

Академия наук СССР

Институт истории
естествознания и техники

ИЗ ИСТОРИИ БИОЛОГИИ

Выпуск 2



ИЗДАТЕЛЬСТВО «НАУКА»

Москва, 1970

Редколлегия:

Л. Я. БЛЯХЕР

Б. Е. БЫХОВСКИЙ

К. М. ЗАВАДСКИЙ

И. И. КАНАЕВ

К. В. МАНОЙЛЕНКО

(ответственный секретарь)

С. Р. МИКУЛИНСКИЙ

(ответственный редактор)

В. И. НАЗАРОВ

(ответственный секретарь)

М. Г. ЯРОШЕВСКИЙ

Настоящий выпуск является продолжением серии, первый выпуск которой под названием «Из истории биологических наук» вышел в 1966 г.

Книга состоит из очерков развития ведущих проблем биологии с XVII в. до наших дней. Главное внимание уделено в ней проблемам развития эволюционного учения в его взаимодействии с генетикой. В этой связи освещается значение труда Ч. Дарвина «Изменение домашних животных и культурных растений», место А. Вейсмана в истории биологии, отношение А. Н. Северцова к неолamarкизму и другие вопросы. Большинство очерков написано известными специалистами в области истории биологии.

Книга рассчитана на биологов, студентов и аспирантов биологических факультетов и всех интересующихся историей естествознания.

ВЗГЛЯДЫ Ч. ДАРВИНА НА ИЗМЕНЧИВОСТЬ И НАСЛЕДСТВЕННОСТЬ¹

А. Е. Гайсинович

Общезвестно то значение, которое имеют в теории естественного и искусственного отбора, созданной Ч. Дарвином, явления изменчивости и наследственности — основной источник, исходный материал, на котором осуществляется процесс отбора в природе и в условиях культивирования и одомашнивания.

Естественно поэтому, что Ч. Дарвин настойчиво искал пути познания закономерностей этих явлений. Считая свое бессмертное произведение «Происхождение видов» лишь «извлечением» из полного труда², где будут даны исчерпывающие данные, на которых покоится его теория, Ч. Дарвин был намерен посвятить вопросам изменчивости и наследственности два других труда: в одном описать явления изменчивости и наследственности в условиях культивирования растений и одомашнивания животных, в другом показать те же явления для организмов, находящихся «в естественном состоянии»³, т. е. в природе. Ему удалось осуществить лишь первый из задуманных трудов, столетний юбилей опубликования которого мы отмечаем.

В этом труде Ч. Дарвин считал своей главной задачей «не... описание всех многочисленных рас животных, обращенных в домашнее состояние человеком, и растений, культивируемых им»⁴, а выяснение общих вопросов изменчивости и наследственности. Материал, предоставляемый практикой, по крайней мере в то время, был наиболее полным и достоверным. Именно для этих целей Ч. Дарвин не только изучил огромную литературу, отра-

¹ Расширенный текст доклада, прочитанного 18 декабря 1968 г. на Заседании МОИП, посвященном 100-летию выхода в свет книги Ч. Дарвина «Изменение животных и растений под влиянием одомашнивания (1868).

² Ч. Дарвин. Сочинения, т. 3 М.—Л., Изд-во АН СССР, 1939, стр. 270; см. также: Избранные письма. М., 1950, стр. 106.

³ Ч. Дарвин. Сочинения, т. 4 М., Изд-во АН СССР, 1951, стр. 101; см. также: Сочинения, т. 3, стр. 300.

⁴ Там же, стр. 99.

жающую многовековой опыт растениеводов и животноводов, и собрал устную и письменную информацию от своих современников — любителей и специалистов, но и сам проделал большое количество экспериментов, особенно на растениях.

Дарвин располагал в отношении основных представителей домашних животных гораздо большим материалом, чем о культурных растениях. Посвятив домашним животным первые восемь глав своего труда, Дарвин уделяет культурным растениям лишь две главы. Далее следует глава о почковых вариациях, т. е. той форме изменчивости, которой, как мы знаем, Дарвин придавал большое принципиальное значение. Начав, таким образом, изложение общих вопросов изменчивости с явлений, характерных для растений, Дарвин, однако, включает в эту главу и материал о «некоторых аномальных формах воспроизведения и изменчивости», к которым он относит прививочные гибриды и ксении у растений и телегонию у животных¹, т. е. вопросы, связанные с явлениями наследственности. И действительно, далее в книге следуют главы о наследственности. Затем излагаются вопросы, касающиеся скрещивания и плодовитости. Следующие две главы посвящены искусственному отбору, и лишь после этого Дарвин возвращается к вопросам изменчивости. Изложением «временной гипотезы пангенезиса» и «заключительными замечаниями» завершается труд Дарвина.

Дарвин, по-видимому, сознавал некоторую произвольность, допущенную им в распределении материала книги; он писал во «Введении»: «...вопросы, о которых идет речь в этой книге, настолько связаны между собой, что довольно трудно решить, каким образом лучше всего их расположить»². Можно строить различные догадки, почему Дарвин следовал в своем изложении, казалось бы, менее логичному плану, изложив вопросы изменчивости в двух отдаленных разделах книги, а главное, рассмотрев вначале вопросы наследственности, гибридизации и искусственного отбора. Конечно, такая последовательность могла получиться в известной мере «стихийно», в процессе написания труда. Такой порядок изложения, очевидно, был обусловлен достоверным материалом, который автор считал особенно важным для обоснования своей концепции. Действительно, в первых же строках первой главы, посвященной вопросам наследственности, Дарвин заявляет: «Очевидно, что изменение, не передающееся по наследству, не проливает света на происхождение видов и не приносит пользы человеку»³. Таким образом, Дарвин придавал явлениям наследственности как основному свойству живых су-

¹ Этих терминов нет у Дарвина, так как они были предложены позже: ксении — В. О. Фоке (1881), телегония — А. Вейсманом (1892).

² Ч. Д а р в и н. Сочинения, т. 4, стр. 99.

³ Там же, стр. 437

ществ первостепенное значение в обеспечении всего того разнообразия живых существ, которые нас окружают, и их преемственности в смене времен. Он писал: «Явление наследственности вообще удивительно... Что может быть удивительнее передачи какой-нибудь маловажной особенности, не составляющей исконого свойства вида, через мужские и женские половые клетки, столь малые, что они невидимы невооруженным глазом, и затем сквозь непрерывные изменения в течение долгого развития, происходящего в матке или яйце; и наконец, проявление этой особенности у потомка, когда он достигает зрелости или даже старости, как это бывает при некоторых болезнях?»¹. При всей сложности и загадочности явлений наследственности Дарвину казалось, что он познал «великое начало наследственности» — атавизм, реверсию, которое в его глазах давало ключ и к объяснению, и к доказательству общности происхождения многих родственных форм жизни.

Когда же Дарвин переходит к изложению вопросов изменчивости, он говорит: «Этот вопрос темен, но может быть нам полезно определить глубину своего невежества»², — и неустанно повторяет это на протяжении своего изложения. Так, начиная изложение главы о «прямом определенном действии внешних условий существования», он пишет: «Если мы спросим себя, почему в домашнем состоянии изменился тот или другой признак, мы в большинстве случаев оказываемся в совершенных потемках»³.

Следовательно, Дарвин считал материалы, собранные им по вопросам наследственности, более достоверными и важными, поэтому он и включил спорные и туманные вопросы изменчивости в конец книги, так же как и свою «временную гипотезу пангенезиса», которую, как он отмечает в своей «Автобиографии», «так основательно разругали»⁴.

Нам думается, что мы поступим в полном соответствии с духом идей Дарвина, если также начнем их изложение с вопросов наследственности.

* * *

В трех главах книги Дарвина, посвященных вопросам наследственности, собран огромный фактический материал. Дарвин старается раньше всего показать ту универсальную роль, которую играет наследственность в определении морфологических, физиологических и психических особенностей живых су-

¹ Ч. Д а р в и н. Сочинения, т. 4, стр. 438.

² Там же, стр. 639.

³ Там же, стр. 656.

⁴ Ч. Д а р в и н. Сочинения, т. 9. М., Изд-во АН СССР, 1959, стр. 234.

ществ, как нормальных, так и патологических. «Все они,— пишет Дарвин,— как полезные, так и вредные, как имеющие самое ничтожное значение, вроде, например, оттенка цветка, окрашенного пучка волос или просто характерного жеста, так и имеющие величайшую важность, например влияющие на мозг или на такой совершенный и сложный орган, как глаз; как столь серьезно изменяющие строение, что заслуживают название уродства, так и столь своеобразные, что они нормально не встречаются ни у одного члена того же естественного класса,— все они часто наследуются человеком, низшими животными и растениями»¹.

Однако Дарвин этим не ограничивается. Он пытается найти закономерности в передаче признаков по наследству. Литературные данные, к которым вынужден был прибегать Ч. Дарвин, сообщали о чрезвычайно разнообразном, а иногда и противоречивом проявлении наследственных признаков. Одни признаки передавались непрерывно от поколения к поколению, другие внезапно исчезали в ближайших поколениях, чтобы вновь появиться в дальнейших. Наконец, в ряде случаев вместо одного признака внезапно появлялся другой, новый. Одним признакам была свойственна передача только по женской линии, другим — по мужской и т. д. Разобраться в этом видимом хаосе казалось невозможным. Кроме того, со свойственной Дарвину добросовестностью и объективностью, он не оставляет без внимания ни один факт, каким бы необычным или противоречащим его представлениям он ни казался. Недаром Дарвин, приступив к написанию своего труда, признается в одном письме: «Трудность в том, чтобы знать, чему верить. Почти что ни одно утверждение не стоит и полупушки, столь запутаны факты. Хочу думать, что был достаточно осторожен в своих утверждениях по этому вопросу»². Однако нам теперь ясно, что среди описываемых Дарвином фактов немало или полностью ошибочных, или искаженных в литературе.

В формировании представлений Ч. Дарвина о явлениях наследственности сказалось незнание сущности полового размножения и роли в оплодотворении мужских и женских половых клеток и их элементов. Хотя уже в 40—50-х годах XIX в. англичане Берри, Нельсон и Ньюпорт утверждали, что для оплодотворения достаточно одного сперматозоида, проникающего в яйцеклетку и сливающегося с ней, однако эти предположения еще не были общепринятыми и их подвергали сомнению. Излагая в «Изменениях животных и растений» литературные данные по этому вопросу, Дарвин приходит к выводу, что «для оплодотворения яйца нужен не один сперматозоид», иначе якобы будет «слишком мало формативного вещества для самостоятельного

¹ Ч. Д а р в и н. Сочинения, т. 4, 1951, стр. 500.

² Ч. Д а р в и н. Избранные письма. М., ИЛ, 1950, стр. 113.

развития», и «полного развития зародыша не происходит»¹. Аналогичные соображения Дарвин высказывает и о растениях и приходит к следующему общему выводу: «Эти факты нам ясно показывают, что количество своеобразного формативного вещества, содержащегося в сперматозоидах и в пыльцевых зернах, является наиважнейшим элементом в акте оплодотворения»². Такое толкование процессов оплодотворения и развития с чисто количественной стороны оказало решающее влияние на представления Дарвина и в вопросах наследственности. Оно не противоречило, прежде всего, предположению о многоотцовстве (суперфетации) и телегонии, которое мы находим у Дарвина. С этим же пониманием гармонизировало представление о «силе» наследственности, варьирующей как от присущей ей препотенции (преимущества в передаче), так и от числа поколений, которым наследственный признак передавался. Например, у Дарвина можно встретить утверждение, что та или иная «раса может обладать большой силой наследственности и тем не менее при скрещивании уступать в препотенции всякой другой расе»³ или что «наследственность... усиливается от соединенного влияния обоих родителей»⁴ и т. д. Наконец, мнимые явления прививочных гибридов, описываемые Дарвином, привели его к убеждению, что возможно образование гибридов «без участия половых органов»; это, по его убеждению, «рано или поздно...изменит взгляды физиологов на половое размножение»⁵. Не удивительно поэтому, что Дарвин не видел принципиальной разницы между половым и вегетативным размножением и искал единого объяснения для всех процессов воспроизведения в органическом мире. Это представление нашло отражение в его гипотезе пангенезиса.

С количественным пониманием явлений наследственности находились в тесной связи и традиционные представления о «слитном» наследовании признаков при скрещивании. С точки зрения понятия «кровности», бытовавшего в сельскохозяйственной практике на протяжении веков и связанного с весьма древними представлениями о крови как наследственном начале, легко интерпретировались результаты скрещиваний внутри пород — как дающие «чистокровное потомство», а межпородные — как дающие «полукровное», «четвертькровное» и т. д. потомство, в зависимости от «доли» «крови», «влившейся» от тех или иных пород или их гибридов. Такой же метод классификации межрасовых скрещиваний у человека способствовал появлению аналогичной

¹ Ч. Д а р в и н. Сочинения, т. 4, стр. 728.

² Там же.

³ Там же, стр. 502.

⁴ Там же, стр. 501.

⁵ Там же, стр. 415.

терминологии: мулат ($1/2$ «белой крови» и $1/2$ «черной»), терцерон, квартерон, квинтерон и т. д.¹ Эти представления прочно укоренились в биологической литературе в эпоху Дарвина и нашли отражение и в его представлениях. Уделив в своем труде значительное внимание явлениям, наблюдающимся при скрещивании (гл. XV—XIX), Дарвин толкует их в значительной мере исходя из представлений о «слитной» наследственности. Он говорит о «слиянии», «смешении», «сглаживании» признаков при скрещивании. Благодаря этому скрещивание рассматривалось им в качестве фактора, препятствующего сохранению старых и вновь возникающих признаков, снижающего размах изменчивости видов, разновидностей, пород и рас. Он заявляет: «...когда особям одной и той же разновидности предоставлена возможность беспрепятственно скрещиваться, в конце концов достигается единообразие признаков»². Такие представления мешали раскрытию закономерностей наследственности и, как увидим, привели Дарвина к ошибочной оценке роли различных типов изменчивости в эволюционном процессе.

Однако, несмотря на все эти заблуждения, неизбежные при том уровне знаний, на котором находились вопросы, связанные с явлениями размножения и наследственности, Дарвину удалось полуинтуитивно распознать ряд закономерностей наследственности, которые окончательно были раскрыты оставшимся ему неизвестным современником Г. Менделем (1866).

Уже на основании прекрасного знакомства с работами выдающихся предшественников Менделя — Кельрейтера, Найта, Госса, Герберта, Сажрэ, Гэртнера, Годрона, Нодэна и многих других — Дарвин совершенно правильно характеризует поведение наследственных признаков в скрещивании. Неоднократно упоминает он о наблюдающихся при этом закономерностях. Приведу одну из наиболее удачных его формулировок этих закономерностей: «Как общее правило, потомство, полученное от скрещивания, в первом поколении бывает примерно промежуточным между родителями, но внуки и последующие поколения постоянно возвращаются в большей или меньшей степени к одному или обоим предкам»³. Конечно, этой формулировке, явно навеянной наблюдениями над поведением видовых и расовых признаков в целом, еще далеко до предельно четкого анализа поведения единичных признаков в работе Менделя. Однако у Дарвина мы

¹ См. в кн: Olby R. C. *Origins of mendelism* (London, 1966, p. 68) таблицу из книги XVIII в. с определением «долей крови» при межрасовых скрещиваниях (White C. *The regular gradation in man*, 1799). Дарвин также приводит заимствованные из этой книги расчеты о смешении рас (Сочинения, т. 4, стр. 505). См. у него же ссылку на книгу Бронна, в которой дана «таблица относительных количеств крови при последовательных скрещиваниях».

² Ч. Д а р в и н. Сочинения, т. 4, стр. 580.

³ Там же, стр. 475.

находим сведения и о его собственных экспериментах, в которых он следил за поведением в скрещивании отдельных признаков и привел даже точные цифровые данные. Таковы, например, его эксперименты по наследованию пелорической (симметрической) формы цветков у львиного зева (*Antirrhinum majus*). Скрестив пелорическую форму с обычной, зигоморфной (несимметрической) формой, Дарвин получил потомство, в котором все 90 гибридов были с зигоморфной формой цветка, т. е. оказавшейся доминантной. В результате самоопыления гибридных форм Дарвин получил 127 растений, из которых 88 были зигоморфными, а 37 — пелорическими, «возвратившись, — как пишет Дарвин, — к строению одного из дедов»¹. Следовательно, Дарвин наблюдал расщепление 88:37, т. е. близкое к 3:1 (теоретическое ожидание — 93,75:31,25).

Дарвин пытается объяснить преобладание в первом поколении этого признака и появление во втором скрытого признака, исходя из тех же представлений о «силе» наследования, прослеживая ее от поколения к поколению. Он пишет: «Таким образом, мы имеем в одних и тех же растениях две противоположные скрытые склонности. Склонность производить нормальные или неправильные цветки, подобные цветкам обыкновенного львиного зева, в первом поколении преобладала; склонность к пелорин, по-видимому, усилившаяся после пропуска одного поколения, возобладала в значительной части второй партии семянцев»². Подобная интерпретация «силы» и «слабости» в передаче породных и видовых признаков неоднократно используется Дарвином в многочисленных приведенных им в книге примерах, взятых как из литературы, так и на основании его собственных экспериментов по скрещиванию ряда культурных растений и домашних животных: голубей, кур и др. При этом его внимание, направленное на поиски эволюционного значения наблюдаемых явлений наследственности, приковали случаи реверсии, т. е. возврата к признакам далеких предков. Как известно, появление признаков диких предков при межпородных скрещиваниях голубей, кур, лошадей и других домашних животных служило Дарвину одним из доказательств происхождения современных пород от диких видов животных. И он пытается истолковать многие явления наследственности, исходя из этого «великого закона».

В этом же смысле истолковывает Дарвин и появление в потомстве скрытых признаков при расщеплении. Так, в письме к Гукеру от 13 сентября 1864 г. он пишет: «Тенденция гибридов возвращаться к одному из родителей является частью более широкого закона (что, как я совершенно убежден, я могу доказать

¹ Ч. Д а р в и н. Сочинения, т. 4, стр. 492.

² Там же дается частично исправленный перевод. — А. Г.).

экспериментально), а именно, что помесные расы, а также виды стремятся вернуть признаки, существовавшие у предков сотни и тысячи поколений назад»¹.

Несмотря на то, что Дарвин собрал большой материал для иллюстрации явлений «преимущественной передачи признаков»², «неслияния признаков»³, «скрытых признаков»⁴, т. е. всех тех случаев, которые свидетельствовали о наличии каких-то устойчивых элементов, сохраняющихся при размножении и развитии и вновь появляющихся при расщеплении, преимущественное внимание Дарвина к реверсии помешало четкому и ясному осмысливанию наблюдавшихся фактов.

А между тем он весьма был близок к такому пониманию. Этот новый подход Дарвин мог обнаружить прежде всего в трудах своих современников опубликовавших свои данные в те же годы, когда он работал над своей рукописью. Я имею в виду публикации Ш. Нодэна (1863, 1865) и Г. Менделя (1866). И если работа Менделя осталась Дарвину неизвестной, то работе Нодэна он получил в 1863 г. от самого автора, с которым находился в переписке.

В литературе можно встретить утверждения, что Дарвин не признавал теорию Нодэна⁵. Однако это ошибочное утверждение основано на фазе в уже цитировавшемся нами письме к Д. Гукеру. В нем Дарвин отклонял теорию Нодэна лишь в качестве объяснения «реверсии к давно утерянным признакам»⁶. Что же касается концепции Нодэна о «разъединении сущностей», находящихся в половых клетках и определяющих расхождение признаков в скрещиваниях, то она произвела на Дарвина большое впечатление и он воспользовался ею в своей гипотезе пангенезиса. Объясняя явление реверсии, Дарвин повторяет теорию Нодэна, заменив лишь «сущности» последнего своими гипотетическими «геммулами». Он пишет: «...в половых элементах гибрида содержатся как чистые, так и гибридные геммулы, и, когда два гибрида спариваются, сочетание чистых геммул, происходящих от одного гибрида, с чистыми геммулами, происходящими из тех же частей от другого, неизбежно повлечет за собой полную реверсию признаков... Сочетание чистых геммул с гибридными приведет к частичной реверсии. Наконец, гибридные геммулы, про-

¹ Ч. Дарвин. Избранные письма, стр. 177.

² Ч. Дарвин. Сочинения, т. 4, стр. 487—498.

³ Там же, стр. 510—512.

⁴ Там же, стр. 477—481.

⁵ См., например: Darlington, C. D. Darwin's place in history. Oxford, 1959, р. 52. Дарлингтон утверждает также, что Дарвин якобы не делал различия между первым и вторым поколением гибридов. «Он никогда сам их не изучал... А корпускулярная теория наследственности... была полностью чужда его уму». Голословность этих утверждений очевидна.

⁶ Ч. Дарвин. Избранные письма, стр. 177; см. также: Сочинения, т. 4, стр. 476.

сходящие от обоих гибридных родителей, просто воспроизведут первоначальную гибридную форму»¹. И далее Дарвин добавляет: «В этих замечаниях я, собственно, придерживаюсь взглядов Нодэна, который говорит об элементах или сущностях двух скрещенных видов»².

Современному генетику очевидна та ошибка, которую допускает Дарвин, называя геммулы «гибридными». Их в половых клетках не должно быть вообще, и, в соответствии с теорией Нодэна, Дарвин должен был говорить о двух типах «чистых» геммул — одном, повторяющем «чистый» отцовский тип, и другом — повторяющем «чистый» материнский тип. Гибридная форма получится от соединения не гибридных геммул, а «чистых» геммул разных типов — отцовского и материнского. В этой ошибке проявилась та неясность, которая была у Дарвина да и у Нодэна, в их представлениях о процессах оплодотворения. Дарвин усугубляет эту ошибку, распространяя понятие гибридности на сами гибридные организмы, заявляя, что «гибриды и помеси заключают в себе все признаки обоих родителей, не слившиеся, а лишь смешанные в разной пропорции в различных частях тела»³. Очевидно, Дарвину еще было недоступно понимание различия между передачей наследственных элементов через половые клетки и их реализацией при развитии организма. А между тем он гениально догадывался об этом различии, неоднократно заявляя, что «наследственная передача и развитие — различные силы»⁴. Ведь, по его уже убеждению, явления реверсии свидетельствуют о том, что «мужские и женские половые элементы, почки (растений) и даже взрослые животные в случае смешанных пород в течение нескольких поколений, а в чистых породах в течение тысяч поколений сохраняют признаки, написанные как бы невидимыми чернилами, но во всякое время готовые развиться при известных условиях»⁵.

Дарвин прекрасно применяет этот принцип передачи «скрытых» признаков и для наследования признаков, «ограниченных полом», или, как мы бы теперь сказали, «сцепленных с полом», таких, как гемофилия, дальтонизм и многие другие, заявляя, что «сыновья никогда не наследуют [эти] особенности прямо от отцов и лишь дочери передают скрытую склонность, так что она проявляется только у внуков, рожденных от дочерей»⁶.

Таким образом, Дарвин снова и снова приходит к мысли о существовании наследственных элементов, которые сохраняют свое постоянство и в скрытом состоянии содержатся в половых

¹ Ч. Д а р в и н. Сочинения, т. 4, стр. 756.

² Там же, стр. 756.

³ Там же, стр. 475.

⁴ Там же, стр. 502, 503, 737, 754.

⁵ Там же, стр. 484, 502.

⁶ Там же, стр. 494.

клетках. Все это заставляет нас признать, что Дарвин был близок к пониманию корпускулярной природы наследственности и лишь недостаточное знание в его время вопросов, связанных с интимными процессами созревания половых клеток и оплодотворения, не позволило ему четко отграничить явления наследственности и развития.

* * *

Попытаемся теперь по возможности сжато охарактеризовать взгляды Дарвина, касающиеся вопросов изменчивости. Как мы уже указывали, эти вопросы изложены по крайней мере в шести главах разных частей его труда. К тому же проблемы изменчивости Дарвин весьма искусственно расчленил на выяснение «причин» изменчивости и определение ее «законов». В двух главах, посвященных причинам изменчивости (гл. XXII и XXIII), Дарвин ставил перед собой задачу установить относительную роль внешних и внутренних факторов, вызывающих изменчивость. Однако при этом он еще не мог учесть, что огромный фактический материал, привлекаемый им для выяснения этих вопросов, был совершенно неоднороден и объединял по крайней мере три типа изменений. Это, во-первых, были данные, относящиеся к групповой изменчивости — видовой, породной и расовой; во-вторых, Дарвин имел дело с фактами мутационной изменчивости. И наконец, большое количество факторов относилось к явлениям индивидуальной ненаследственной изменчивости. Очевидно, что относительная роль внешних и внутренних факторов совершенно различна в каждом из этих типов изменчивости. Между тем Дарвин пытался найти единое решение вопроса.

Дарвин всегда был убежден, что «изменчивость всех типов бывает прямо или косвенно вызвана изменением условий существования»¹. Действие внешних условий осуществляется, по Дарвину, на всех стадиях развития организмов. «Причины, вызывающие изменчивость, влияют и на взрослый организм, и на зародыш, и, вероятно, на половые элементы еще до момента оплодотворения»². Однако он был столь же глубоко убежден, что характер ответа организмов на эти воздействия в основном определяется их свойствами и закономерностями. Дарвин не устанно повторяет это во всех своих основных трудах. Так, знаменитая формулировка Дарвина, в которой он сравнивает внешние условия с искрой, а внутренние свойства организмов — с горючим материалом, определяющим «характер пламени», вызывавшая неизменные нападки ламаркистов и механистов

¹ Ч. Д а р в и н. Сочинения, т. 4, стр. 643.

² Там же, стр. 655.

всех оттенков и направлений, а также попытки доброжелательных комментаторов считать ее лишь «неудачной формулировкой», не отражающей истинных взглядов Дарвина, встречается в его сочинениях по крайней мере трижды: один раз в «Происхождении видов» и дважды — в «Изменениях животных и растений»¹. Очевидно, что Дарвину она казалась удачной. Впрочем, эта формулировка ничем принципиально не отличается от десятка других формулировок, в которых не содержится столь пугающее комментаторов сравнение с искрой и порохом. Я процитирую лишь одну из них: «...при определении характера вариации, организация, или конституция существа, испытывающего влияние, обыкновенно представляет собой гораздо более важный элемент, чем характер изменяющихся условий»².

Столь же постоянен был Дарвин в определении основных типов изменчивости. Он различал два типа изменений — определенные и неопределенные. Определенные изменения происходят, по Дарвину, в результате «определенного действия» условий существования, «при котором особи одной и той же разновидности... изменяются все или почти все в одинаковом направлении»³. Неопределенные изменения зависят от неопределенного характера действия условий существования, в результате которого одни особи одной и той же разновидности изменяются в одном направлении, а другие — в другом. Такие изменения затрагивают лишь единичные особи.

Важно отметить, что Дарвин считает неопределенный тип влияния условий существования преобладающим. Он пишет, что «в большинстве случаев изменение условий, по-видимому, действует неопределенно, вызывая разнообразные вариации»⁴.

Дарвин считал, что неопределенная, или колеблющаяся изменчивость происходит в результате воздействия измененных условий как на весь организм в целом, так и, особенно, на воспроизводительную систему, т. е. органы размножения. При этом возникают единичные изменения (single variations) у отдельных особей часто настолько резкого характера, что они граничат с уродством. Таковы раньше всего почковые вариации у растений, затем внезапно появляющиеся особенности, сразу оказывающиеся наследственными и не сливающимися с другими признаками при скрещивании и поэтому дающие начало новым разновидностям, сортам и породам. На основании такой характеристики Дарвин относит к ним не только такие породы, как анконские овцы, рогатый скот ньята, черноплечие павлины, но и отдельные признаки — «различные окра-

¹ Ч. Дарвин. Сочинения, т. 3. М., 1939, стр. 277; т. 4, стр. 436, 673.

² Ч. Дарвин. Сочинения, т. 4, стр. 672; см. также аналогичные утверждения на стр. 639, 669, 718, 719, 770 и др.

³ Там же, стр. 656.

⁴ Там же, стр. 768.

ски, отсутствие шерсти на коже, гладкость листьев, отсутствие рогов или хвоста, добавочные пальцы, пелория, карликовость и пр.»¹.

Дарвин полагал, что подобные внезапные, скачкообразные изменения значительно чаще появляются у культурных растений и домашних животных. Он вообще считал, что в культуре организмы подвергаются большему воздействию измененных условий существования, чем в природе². Поэтому и неопределенная изменчивость «играла», по его мнению, «более важную роль в образовании наших домашних пород»³.

Наоборот, в природных условиях такие единичные резкие изменения не имеют, по Дарвину, больших шансов сохраниться и передаться потомству. В этом Дарвин особенно убедился после ознакомления в 1867 г. с критической статьей Ф. Дженкина. Как известно, Дженкин считал, что единичные изменения не имеют никаких шансов сохраниться в потомстве, так как будут поглощены при скрещивании с массой неизменившихся особей. Дарвин полностью принял это возражение и, подготавливая в 1869 г. пятое издание «Происхождения видов», он отклонял значение неопределенных единичных изменений для эволюционного процесса в естественных условиях, умышленно специально подчеркивая следующее: «Сомнительно, чтобы такие внезапные и значительные уклонения в строении, как те, которые иногда попадают у наших домашних рас, в особенности у растений, могли непрерывно размножаться в естественных условиях»⁴. «Кошмар Дженкина», по выражению К. А. Тимирязева, был тяжелым испытанием для теории Дарвина. В письме к А. Уоллесу от 2 февраля 1869 г. он признавался: «Я всегда полагал более важными индивидуальные различия; но я был слеп и думал, что единичные изменения могут гораздо чаще сохраняться, чем это мне представляется возможным или вероятным теперь»⁵.

Таким образом, заведомо наследственные изменения, которые, по его мнению, при скрещивании не сливаются и «передаются в неизменном состоянии от обоих родителей или от одного из них»⁶, не имеют шансов сохраниться в потомстве! Поразительно, что Дарвин не заметил этого противоречия со своими собствен-

¹ Ч. Д а р в и н. Сочинения, т. 3, стр. 275; см. также: т. 4, стр. 765.

² См., например: Ч. Д а р в и н. Сочинения, т. 4, стр. 592.

³ Там же, стр. 512.

⁴ Ч. Д а р в и н. Сочинения, т. 3, стр. 300.

⁵ Ч. Д а р в и н. Избранные письма, стр. 510.

П. Форциммер высказывает сомнения, что эта перемена взглядов Дарвина произошла лишь после ознакомления со статьей Дженкина, и на многочисленных цитатах пытается показать, что Дарвин всегда придерживался такой точки зрения (P. Vorzimmer. Charles Darwin and blending inheritance.—Isis, v. 54, 1963, p. 371—390). Не подлежит, однако, сомнению, что Дарвин колебался в этом вопросе и склонялся то к одному, то к другому решению.

⁶ Ч. Д а р в и н. Сочинения, т. 4, стр. 510.

ными данными; тем более он «не подозревал, что обстоятельный, обставленный цифрами фактический ответ на возражения Дженкина был дан еще за 2 года до появления его статьи»¹. Так писал К. А. Тимирязев, имея в виду работу Г. Менделя, и высказывая предположение, что «обратись Мендель к Дарвину, тот, конечно, позаботился бы, чтобы отметить в своих трудах его заслуги...»². Однако, к сожалению, этого не произошло, и Дарвину пришлось самому находить выход из противоречия, создавшегося в результате признания, что наиболее распространенный, по его же мнению, тип изменений — неопределенные изменения — не имеет шансов сохраниться в природе и поэтому не может играть существенной роли в эволюционном процессе. Они сохраняются лишь в культуре благодаря вмешательству человека.

Оставалось выяснить роль определенных изменений. Однако вопрос о наследовании «прямого и определенного действия внешних условий существования», как формулирует его Дарвин, был сильно запутан и неясен. В соответствии с недостаточными и поэтому частично ошибочными представлениями о процессах образования половых клеток Дарвин не мог вскрыть принципиального различия между наследственными признаками организмов и ненаследственными их изменениями. Он был убежден, что половые клетки формируются элементами, поступающими из всех частей организма. Вот почему он в принципе считал, что любой признак, в том числе и вновь приобретенный, должен найти отражение в половых клетках. Не удивительно, что для него требовали специального объяснения скорее не факты унаследования измененных признаков, а факты их ненаследования. Недаром Дарвин неоднократно заявляет: «...в общем мы можем заключить, что наследование — правило, а ненаследование — аномалия»³.

Интересно, что, несмотря на столь превратные представления. Ч. Дарвин весьма критически оценивает случаи так называемого наследования приобретенных признаков и принимает их за достоверные лишь в отношении строго ограниченных групп изменений. К ним относятся, по Дарвину, раньше всего «следствия упражнения и неупражнения, включая сюда изменение образа жизни и акклиматизацию»⁴. Эти типы изменений Дарвин считает образующимися по «законам изменчивости» и в целом наследственными. Однако, поскольку подавляющее большинство фактов, приводимых Дарвином для иллюстрации этих «законов», относится к видовым, расовым, породным и сортовым при-

¹ К. А. Тимирязев. Сочинения, т. 7. М., 1939, стр. 233.

² Там же, стр. 469.

³ Ч. Дарвин. Сочинения, т. 4, стр. 736. См. аналогичное утверждение в «Происхождении видов». — Сочинения, т. 3, стр. 279.

⁴ Там же, стр. 674

знакам культурных растений и домашних животных, очевидно его интересовали не столько вопросы унаследования индивидуальных изменений, сколько характер и размах наследственной изменчивости, определившей возникновение и развитие разнообразия пород и рас домашних животных и культур растений. Все же удивительно, что он даже не ставит вопроса о том, нет ли среди вышеупомянутых типов изменчивости, чинящихся «законам изменчивости», как наследственных, и ненаследственных изменений. Правда, изредка Дарвин говорит об отсутствии точных доказательств унаследования таких изменений. Так, в отношении «ослабленного употребления различных органов» он уверяет, что «есть основания полагать», что «повлияло на соответствующие части у потомков». «Одна добавляет он,— у нас нет надежных доказательств тому, это когда-либо происходит в течение одного поколения»¹. Рассматривая изменения длины кишечника, он просто заявляет, оно «должно быть наследственным», «ибо оно характерно некоторых домашних животных»². Здесь Дарвин явно допускает смешение закономерностей индивидуальной и групповой изменчивости.

Более осторожен и точен Дарвин в этих вопросах в главах посвященных наследственности, где он приводит ряд примеров, когда аналогичные признаки в одних случаях наследуются, а в других — ненаследственны. Так, Дарвин не верит в наследование увечий, но вынужден признаться, что «до последнего времени трудно было прийти к определенному заключению. С одной стороны, известно, что «некоторые увечья наносятся в протяжении огромного числа поколений, но не передаются по наследству»³, но с другой — сенсационные опыты К. Броун-кара (1869—1872) по наследованию последствий повреждения нервной системы вынуждают согласиться с тем, что «действительная операция иногда бывает наследственным»⁴. Подобные противоречивые и неравноценные факты заставляют Дарвина все признавать возможность передачи по наследству «воздействия вредных условий на родителей», «периодических привычек и т. д., хотя он и говорит об этом очень осторожно: «иногда передаются потомству», «передаются большей частью не устойчиво» и т. п.⁵ Исходя из убеждения, что «наследование — правило, а ненаследование — аномалия», Дарвин легко допускает возможность «закрепления» и «усиления» наследования любых признаков, особенно после многих поколений⁶.

¹ Ч. Д а р в и н. Сочинения, т. 4, стр. 678.

² Там же, стр. 678.

³ Там же, стр. 681.

⁴ Там же, стр. 453.

⁵ Там же, стр. 454.

⁶ Там же, стр. 500.

Таким образом, мы приходим к выводу, что Дарвин допускал формы перехода ненаследственных индивидуальных изменений в наследственные и в соответствии со своим тезисом о том, что «изменение, не передающееся по наследству, не проливает света на происхождение видов», считал подобный переход в наследственные изменения аксиомой, не требующей специальных доказательств. Его внимание было приковано к закономерностям групповой изменчивости, которые он и подвергает глубокому анализу. Дарвину было важно установить, в какой степени наследственные изменения, характеризующие ныне существующие и возникающие виды, расы и породы, явились результатом «прямого и определенного действия внешних условий» и какую роль играл в этом отбор. Он противопоставляет две точки зрения: либо «климат, пища и прочее оказали столь определенное и могущественное влияние на организацию наших домашних существ, что благодаря им, без содействия отбора, производимого человеком или природой, образовались новые подразновидности или расы»¹, либо они возникли в результате «накопления, при помощи естественного отбора, наследственных вариаций, полезных для организма и появляющихся независимо от определенного действия этих условий»².

Тщательно сопоставляя факты за и против каждой из этих альтернатив, Дарвин неизменно приходит к выводу об истинности второй точки зрения: характер действия условий существования не играет существенной роли в определении ответа организмов на эти воздействия. Характер возникающих вариаций обусловлен «организацией, или конституцией изменяющегося существа» и является неопределенным по отношению к условиям существования. Соответствие видовых, породных и расовых признаков условиям их существования — результат накапливающего действия естественного или искусственного отбора.

Для обоснования этих взглядов Дарвин приводит многочисленные факты как единообразия видовых, породных и расовых форм при самых разнообразных географических и климатических условиях, так и, наоборот, разнообразие и внезапное появление вариаций при тождестве этих условий. Излюбленными примерами являются породные и сортовые особенности домашних животных и культурных растений, определяемые внезапным появлением единичных вариаций. Он пишет: «...существует множество вариаций, например изменение черепа у скота ниата у бульдога, длинные рога у скота кафров, сросшиеся пальцы слитнокопытной свиньи, огромный хохол и вздутый череп польских кур, зоб у дутыша и множество подобных случаев, которые едва ли можно приписать определенному действию

Ч. Д а р в и н. Сочинения, т. 4, стр. 657.

Там же, стр. 664.

внешних условий существования...»¹. В отношении культурных растений он снова и снова приводит примеры возникновения почковых вариаций и приходит к заключению: «...я не могу представить себе разряда фактов, которые с большей силой внушали бы нам убеждение, что во многих случаях значение так называемых внешних условий существования для какой-либо определенной вариации бывает совершенно несущественным сравнительно с организацией, или конституцией изменяющегося существа»².

Решительно склоняясь к признанию ведущей роли внутренних факторов в определении изменчивости, Дарвин тем не менее считает, что относительно причин изменчивости все еще ничего не известно. Он с большой осторожностью говорит о самопроизвольном характере изменчивости, особенно при возникновении «внезапных вариаций», полагая, что их «спонтанный» или «случайный» характер объясняется нашим незнанием («невежеством») в вопросах о причинах изменчивости³. Но он подчеркивает, что это не означает признания отсутствия причинной обусловленности процессов изменчивости. Дарвин заявляет: «... без сомнения, (даже) всякая слабая вариация должна иметь свою возбуждающую причину; но попытки разыскать причину каждой из них ... безнадежны... Даже при изменениях, являющихся результатом определенного влияния условий существования, когда все или почти все особи, испытавшие одинаковое воздействие, изменяются одинаково, мы редко видим, в чем состоит связь между причиной и следствием»⁴.

Правда, Дарвину кажется, что ему удалось установить некоторые «законы» изменчивости, изложению которых он посвящает три следующие главы (гл. XXIV—XXVI). Однако, как нам теперь ясно, лишь так называемый «закон аналогичной или параллельной изменчивости» имеет отношение к закономерностям наследственной изменчивости. Дарвин формулирует этот закон следующим образом: «Сходные признаки иногда появляются у нескольких разновидностей или рас, происходящих от одного из того же вида, и в более редких случаях — у потомков совершенно различных видов»⁵. Для Дарвина этот закон казался важным с двух точек зрения. Прежде всего, подобно реверсии — «великому закону наследственности», он служил источником доказательств общности происхождения разновидностей и видов.

¹ Ч. Д а р в и н. Сочинения, т. 4, стр. 668.

² Там же, стр. 671.

³ Там же, стр. 168, 433, 637.

⁴ Там же, стр. 673.

⁵ Там же, стр. 715. Не следует смешивать этого закона с «соотносительной изменчивостью гомологичных частей», которая, по Дарвину, заключается в том, что «гомологичные части склонны изменяться одинаковым образом» (там же, стр. 697).

от исходных форм; с другой стороны, он снова свидетельствовал, по Дарвину, о том, что «каждая незначительная вариация управляется законом и в гораздо большей мере определяется характером организации, чем характером тех условий, в которых находится изменяющееся существо»¹.

Другие «законы изменчивости», установленные Дарвином,— это «следствия упражнения и неупражнения, включая сюда изменение образа жизни и акклиматизацию; остановка в развитии; соотносительная изменчивость; слияние гомологичных частей; изменчивость множественных частей; компенсация роста...»² и пр. Все эти закономерности имеют, по Дарвину, много общего, заключающегося, по его мнению, в том, что они основаны на «координирующей силе организма». Недаром он начинает изложение с явлений регенерации (стр. 674—676). Очевидно, под «законами изменчивости» Дарвин понимает процессы морфогенеза — развитие и рост частей и органов и их взаимоотношения между собой в этих процессах. При этом и здесь у него фигурируют факты изменчивости совершенно неоднородные. Наравне с преобладающими здесь фактами групповой изменчивости — видовыми и породными признаками — приводятся сведения об индивидуальной изменчивости под влиянием изменений в характере пищи, водной среды, температуры, почвы, климата и т. д.

В результате рассмотрения всех этих данных Дарвин в сущности приходит к выводам, принципиально не отличающимся от его заключений, сделанных на основе выяснения «причин» изменчивости. В отношении групповой изменчивости он более решителен. Если уже раньше он заявлял, что «сомнительно, чтобы перемена в характере питания была могущественной причиной изменчивости»³, то теперь он говорит уже о географической среде в целом: «... что касается новых разновидностей, то мы не имеем данных, подтверждающих неизбежность прямой связи между изменением конституции потомков и характером климата, в котором живут родители. Наоборот, несомненно, что как выносливые, так и нежные разновидности одного и того же вида появляются в одной и той же стране»⁴.

Менее категоричен Дарвин, когда он рассматривает возможность унаследования изменения привычек, упражнения и неупражнения органов и т. п. факторов. В этих случаях он ссылается обычно на факты индивидуальной изменчивости и с известными оговорками вынужден признать возможность их унаследования. Но при этом он предупреждает: «...во всех таких случаях очень трудно отличить последствия продолжительного отбора от последствий усиленного действия данной части или непосредствен-

¹ Ч. Д а р в и н. Сочинения, т. 4, стр. 718.

² Там же, стр. 674.

³ Там же, стр. 644.

⁴ Там же, стр. 689.

ного влияния какой-нибудь другой причины»¹. В другом месте, относительно изменения привычек, он говорит: «Приведенные до сих пор факты в общем показывают, что, хотя привычка несколько содействует акклиматизации, появление особей, различающихся конституционально, все же представляет собой гораздо более существенный фактор»². В отношении явлений компенсации роста Дарвин думает, что их роль преувеличивают и предупреждает: «... едва ли можно разграничить предполагаемые проявления такой компенсации и проявления продолжительного отбора»³.

Резюмируя данные, рассмотренные в главах, посвященных вопросам изменчивости, Дарвин приходит к следующим выводам: «Изменение условий иногда или даже часто определенным образом влияет на организацию; так что все или почти все особи, подвергающиеся такому влиянию, оказываются измененными одинаковым образом. Но гораздо более частым следствием изменения условий — как при непосредственном их действии на организацию, так и при косвенном влиянии через воспроизводительную систему — бывает неопределенная или колеблющаяся изменчивость»⁴. Таким образом, Дарвин твердо остается на позициях непризнания прямого и направленного действий условий существования на видо- и пороодообразование и постоянно объясняет соответствие между изменениями видовых, породных и расовых признаков и условиями их существования действием естественного и искусственного отбора.

Как известно, в дальнейшем у Дарвина появились сомнения в преобладании неопределенной изменчивости, вызванной неопределенными воздействиями условий существования. Так, 13 октября 1876 г. он писал М. Вагнеру: «По моему мнению, величайшая ошибка, которую я допустил, заключается в том, что я придавал слишком мало значения прямому влиянию окружающей среды, т. е. пищи, климата и т. д., независимо от естественного отбора»⁵. Однако он тут же добавляет, что «произведенным таким образом изменениям» неприсущи адаптивные свойства, так как они не служат «ни к выгоде, ни к невыгоде измененного организма». Для сохранения таких изменений Дарвин готов признать роль фактора изоляции, выдвинутого М. Вагнером.

* * *

Нам остается коснуться «временной гипотезы пангенезиса», которую создал Дарвин для объяснения всех основных способов

¹ Ч. Д а р в и н. Сочинения, т. 4, стр. 677.

² Там же, стр. 691.

³ Там же, стр. 711.

⁴ Там же, стр. 719.

⁵ Ч. Д а р в и н. Избранные письма. М., ИЛ, 1950, стр. 251.

воспроизведения, существующих в органическом мире. Мы уже неоднократно упоминали об этой гипотезе на протяжении всего предыдущего изложения. Это было необходимо, потому что ее содержание тесно связано как с общебиологическими представлениями Дарвина, так и со всей системой его наблюдений и выводов, к которым он пришел в результате своих многолетних размышлений над явлениями размножения, развития и наследственности. Не вызывает сомнений, что эта гипотеза не явилась плодом поспешных умозаключений и что Дарвин придавал ей большое значение. В своем письме к Ч. Лайелю от 22 августа 1867 г. Дарвин сообщает, что свою гипотезу он вынашивает уже 26 или 27 лет и добавляет: «...я склонен полагать что если он (пангенезис. — А. Г.) будет принят в качестве вероятной гипотезы, то явится до некоторой степени важным шагом в биологии»¹. Если учесть чрезвычайную скромность Ч. Дарвина, эта оценка свидетельствовала о том, что он был весьма высокого мнения о своей гипотезе.

В чем же заключалась эта гипотеза и что хотел объяснить ею Дарвин?

Как мы помним, Дарвин был глубоко убежден, что для всех явлений воспроизведения должно существовать общее объяснение. Он писал: «Мы не видим существенного различия между половым и бесполом воспроизведением; а как мы уже показали, бесполое размножение, способность к восстановлению частей и развитие представляют собой проявления одного и того же великого закона»². Итак, он пытался найти этот единый «великий закон», объяснявший все перечисленные им разнородные явления. Ему казалось недостаточным объяснить все явления воспроизведения размножением «клеток или единиц тела»; он считал необходимым допустить наличие более элементарных частиц, «мельчайших крупинок», отделяемых всеми клетками и частями тела. Дарвин полагал, что эти «крупинки», или «геммулы», как он предложил их называть, «собираются из всех частей системы для построения половых элементов, и их развитие в следующем поколении образует новое существо»³. Как видно, Дарвин имел неправильные представления о процессах созревания половых клеток и их роли в оплодотворении. Он отмечал, что «органы размножения в действительности не создают половых элементов, они лишь особым образом определяют скопления и, может быть, размножение геммул»⁴. Только так Дарвин мог понять и объяснить, почему половые клетки способны «выполнять свойственную им функцию — точно передавать потомкам признаки родите-

¹ Ч. Дарвин. Избранные письма, стр. 198.

² Ч. Дарвин. Сочинения, т. 4, стр. 729.

³ Там же, стр. 738.

⁴ Там же, стр. 744.

лей¹. Да это и не удивительно. Сложные процессы созревания половых клеток и претерпеваемое ими при этом редуccionное деление, процесс оплодотворения, заключающийся в слиянии мужского и женского ядер, роль хромосом во всех этих процессах стали выясняться лишь в 70—80-х годах XIX в., т. е. сразу после опубликования Дарвином первого и второго издания «Изменений животных и растений» (1868, 1875).

В свете же своих гипотетических представлений о геммулах Дарвину казалось весьма простым объяснение любых явлений размножения и развития. Достаточно было предположить дополнительно, что геммулы не полностью расходуются при создании ближайшего потомства, а могут сохраняться «в покоем состоянии» и размножаться, не проявляя своих свойств, чтобы найти удивительно простое объяснение самых разнообразных случаев проявления и не проявления наследственных признаков — перескоки через поколения и даже атавизм, т. е. возврат к признакам, оставшимся в скрытом состоянии у тысяч поколений, и т. д. Поскольку геммулы отделяются от всех частей тела на протяжении всей жизни организма, они отражают все изменения, происходящие в нем. Отсюда следует принципиальная возможность наследования индивидуальных отклонений, вызванных воздействиями условий существования. Приходится удивляться, что, несмотря на это, Дарвин весьма осторожно подходил к наследованию приобретенных признаков, признавая его лишь при наличии «бесспорных» фактов.

Еще более широкие возможности для явлений воспроизведения вне половых органов открывало предположение о существовании геммул, циркулирующих по всем частям организма, или, по выражению Дарвина, «по всей системе». По мнению Дарвина, «формативное вещество, способное к развитию», образуется скоплениями геммул, поэтому процесс развития может осуществиться в любой части организма, что происходит, прежде всего, при любых процессах регенерации, а также при всех явлениях бесполого и вегетативного размножения. Наконец, поразительные и загадочные «прививочные гибриды», влияние отцовской пыльцы на ткани материнского организма, ошибочно допускавшиеся передачи признаков предыдущих производителей потомству от последующих (так называемая телегония) и т. д. легко и просто получали объяснение. Таким образом, гипотеза пангенезиса давала, как казалось Дарвину, единое объяснение всем процессам воспроизведения в органическом мире, и это его воодушевляло в процессе борьбы за ее утверждение и признание. Известно, что Дарвину пришлось выдержать почти единодушную резкую и ироническую, иногда издевательскую критику, об-

¹ Ч. Д а р в и н. Сочинения, т. 4, стр. 736.

ушившуюся на его гипотезу как до ее опубликования, так и после.

Первый удар нанесли его ближайшие друзья и соратники. Когда Дарвин направил только что изложенную в рукописи гипотезу «лучшему из критиков и ученойшему человеку» — Г. Гексли, он скромно писал: «Это весьма опрометчивая и недоработанная гипотеза, однако она служит мне хорошим подспорьем, и я могу нанизать на нее целые серии данных»¹.

Ответ Гексли был, по-видимому, уничтожающим и должен был ошеломить Дарвина: его гипотеза не только несостоятельна, но и совершенно не нова, это повторение идей, господствовавших еще в XVIII в., она содержится в произведениях Бюффона и Боннэ. Дарвин отвечает Гексли 12 июля 1865 г.: «Не сомневаюсь, что Ваше суждение совершенно правильно, и постараюсь убедить себя не печатать»². Казалось бы, Дарвин должен был убедиться, что гипотеза неудачна, неоригинальна и не заслуживает опубликования. Однако он вовсе не собирается с ней расстаться. Уже в упомянутом выше письме он продолжает: «... все дело носит слишком умозрительный характер; однако я думаю, что подобная точка зрения будет принята, когда я припоминаю такие факты, как унаследованное действие упражнения и неупражнения и пр.»³ После ознакомления с трудами Бюффона Дарвин снова пишет Гексли: «Я весьма пристыжен этой историей, но не обращен в неверие». И далее в этом же письме Дарвин снова будто бы окончательно осуждает свою гипотезу, заявляя: «... заниматься такими умозрениями, как мои,— чистейший вздор»⁴. Но тут же добавляет: «...однако если у меня хватит силы опубликовать еще одну книгу, боюсь, что я не устою перед «пангенезисом», но, заверяю Вас, я постараюсь говорить о нем как можно скромнее»⁵. Как известно, несмотря на критику Гексли, Дарвин «не устоял» и опубликовал свою гипотезу в 1868 г. в книге «Изменения животных и растений».

¹ Ч. Дарвин. Избранные письма, стр. 181.

² Там же, стр. 182.

³ Там же, стр. 182. (разрядка наша.— А. Г.).

⁴ Как известно, именно эта фраза была использована К. А. Тимирязевым для доказательства своего утверждения, что Дарвин якобы «сам произнес» над гипотезой пангенезиса «строгий приговор» и «безжалостно осудил» ее (К. А. Тимирязев. Сочинения, т. 9. М., 1939, стр. 102). При этом он дает несколько иной перевод этой фразы, а именно, что Дарвин называет свою гипотезу «мусором». В нашем же переводе (Ч. Дарвин. Избранные письма. М., 1950, стр. 182. Разрядка наша.— А. Г.) «вздором» характеризуется вообще занятие умозрениями. Все дальнейшие приводимые нами цитаты из позднейших писем Дарвина, а также судьба главы о пангенезисе свидетельствуют с несомненностью, что утверждения К. А. Тимирязева об «осуждении» Дарвином своей гипотезы не соответствуют действительности.

⁵ Ч. Дарвин. Избранные письма, стр. 182—183 (разрядка наша.— А. Г.).

Дарвину не терпелось узнать мнение других своих друзей авторитетных ученых о пангенезисе, и он еще в корректуре чистых листах начинает рассылку своей книги. В сопроводительных письмах Дарвин рекомендует своим корреспондентам и пустить «скучный» первый том и сосредоточить свое внимание на втором и, особенно, на главе о пангенезисе. Дарвин живо реагирует на каждый отклик по поводу последней. Но их было разительно мало. Друзья Дарвина предпочли вежливо отмазываться или ссылаться на трудность восприятия гипотезы, что не обидеть его резкой критикой¹. Догадываясь об этом, Дарвин всячески предупреждает их, что он не строит иллюзий на этот счет. Так, в письме к А. Грею Дарвин пишет 16 октября 1867: «Главу о том, что я называю «пангенезисом», сочтут за безумную фантазию, и я вполне буду удовлетворен, если Вы считаете ее заслуживающей опубликования; но в глубине души я считаю, что в ней заложена великая истина»². В письме к Д. Гукеру Дарвин писал 17 ноября того же года: «...я с крайним нетерпением жду Вашего мнения о пангенезисе, хотя мне очевидно, сколько ужасающе она несовершенна; даже в чисто гадательных умозаключениях все же для меня является бесконечным удовлетворением как-то вразумительно связать между собой обширные группы различных фактов, которые я уже давно обсуждаю. Я все равно буду удивлен, если Вы наброситесь на нее и на меня с неслыханной жестокостью»³. В одном из последующих писем к тому же Гукеру Дарвин подводит как бы итоги тем откликам, которые он получил в письмах и печати, на свою гипотезу. Он пишет 23 февраля 1868 г.: «Боюсь, что пангенезис является мертворожденным». Однако после перечисления лиц, в том числе Г. Бэкса и Г. Спенсера, которые жаловались на трудности в понимании гипотезы пангенезиса, Дарвин заявляет: «Можете считать меня весьма самонадеянным, когда я заявляю, что, если даже пангенезис ныне является мертворожденным, я уверен, он когда-нибудь в будущем, благодарением господу, возродится — затем каким-нибудь другим отцом и окрещенным другим именем». Далее Дарвин снова перечисляет все те сложные явления и следственности, которые находят объяснение в гипотезе пангенезиса, и воинственно заключает: «...как видите, я упорно не сдаюсь (I die hard) и защищаю свое бедное дитя»⁴.

Однако самое серьезное возражение против гипотезы пангенезиса последовало от двоюродного брата Дарвина, Ф. Гэттона. Он решил проверить его экспериментально и поставил о

¹ Так, Дарвин писал 27 февраля 1867 г. А. Р. Уоллесу: «Никто из моих друзей не хочет высказаться» (Избранные письма, стр. 200).

² Ch. Darwin. Life and Letters, v. III. London, 1887, p. 73.

³ Там же, стр. 74.

⁴ Там же, стр. 78.

ы на кроликах по переливанию крови от черных особей белым и наоборот. Гальтон полагал, что если верна гипотеза Дарвина, то циркулирующие в крови геммулы должны были изменить окраску шерсти у потомства от кроликов, подвергшихся переливанию крови. Гальтон не обнаружил никакого изменения в потомстве и опубликовал 30 марта 1871 г. результаты своих опытов. Хотя Дарвин был полностью в курсе проводившихся Гальтоном опытов¹, он неожиданно для последнего выступил с ответом, в котором отклонял основную предпосылку опыта. Он заявил: Присутствие геммул в крови не может рассматриваться как неотъемлемая часть моей гипотезы, ибо, иллюстрируя ее, я привожу пример самых низших животных, вроде простейших, у которых нет ни крови, ни каких-либо сосудов, и ссылаюсь на растения, у которых жидкость, наполняющая сосуды, если она истая, не может считаться настоящей кровью»².

Это, несомненно, был софистический ответ, так как Дарвин, конечно, при изложении своей гипотезы имел в виду и кровь в качестве среды, служащей для циркуляции геммул³. Однако теперь он заявляет, что «средства распространения геммул... в теле должны, по-видимому, быть одинаковы у всех живых существ»⁴. Итак, прибавилось еще одно неизвестное в гипотезе пангенезиса — пути распространения геммул.

Таким образом, Дарвин вовсе не собирался, несмотря на почти всеобщую критику, отказываться от своей излюбленной гипотезы. «В отношении пангенезиса я еще не собираюсь сворачивать намен», — писал Дарвин А. Р. Уоллесу 28 августа 1872 г.⁵ Еще определеннее говорит он об этом 18 января 1873 г. в письме к А. де Кандоллю: «...несмотря на то, что мою гипотезу пангенезиса бранили со всех сторон, я все же должен смотреть на размножение с этой точки зрения»⁶. Дарвину важно было доказать основное положение своей гипотезы, что половые клетки образуются из скоплений элементов, поступающих из всех частей тела. Он писал Дж. Роменсу 12 июля 1875 г.: «Мне пришлось много

¹ См. письма Гальтона к Дарвину, опубликованные Пирсоном: K. Pearson. The life, letters and labours of Francis Galton, v. II. Cambridge, 1924, p. 157—163.

² Ч. Дарвин. Сочинения, т. 4, стр. 781. В русском издании ошибочно указано, что статья «Пангенезис», цитату из которой мы приводим, опубликована 27 IX. 1871 г. Очевидно, это опечатка: следует 27 IV.

³ Дарвин сам признается в этом во втором издании «Изменений животных и растений» и упоминает о повторении Гальтоном своих опытов с таким же отрицательным результатом. Только исключительная выдержка Гальтона не привела к ссоре между ними. Гальтон ограничился опубликованием ответа, в котором, как признает Дарвин, «подвергает критике также различные неправильные выражения, которые я употребил» (Сочинения, т. 4, стр. 724).

⁴ Ч. Дарвин. Сочинения, т. 4, стр. 781.

⁵ Ch. Darwin. Life and letters, v. III. London, 1887, p. 169.

⁶ Ч. Дарвин. Избранные письма, стр. 231.

думать по этому вопросу, и я убежден в его большом значении, хотя потребуются долбить годы, пока физиологи допустят, что половые органы лишь собирают воспроизводительные элементы»¹. Таким образом, Дарвин был настолько глубоко убежден в принципиальной правоте своей гипотезы, что остался глух к успехам цитологии и эмбриологии, свидетельствовавшим о наличии специфических закономерностей в процессах созревания половых клеток и оплодотворения, целиком осуществляющихся в половых органах. Первой теорией, отразившей эти представления биологии 70—80-х годов XIX в., была теория, созданная Ф. Гальтоном в 1872—1875 гг., т. е. как раз в те годы, к которым относятся приводимые нами высказывания Дарвина.

Как мы видели, Гальтон считал гипотезу пангенезиса несостоятельной и опровергнутой его экспериментами по переливанию крови. Поэтому он пытается создать теорию наследственности, не требующую циркуляции по организму каких-то элементов, скопляющихся в половых органах. Гальтон предположил, что зачатки (*germs*) будущих организмов уже имеются в половых клетках, передаваясь из поколения в поколение. Совокупность этих унаследуемых зачатков Гальтон назвал «корневищем» (*stirp*) и дополнительно допустил наличие в нем двух групп зачатков — одних, порождающих будущий организм, и других, передающихся в «покоящемся» состоянии дальнейшим поколениям. В то время как первые зачатки не размножаются и целиком расходуются на образование развивающегося организма, вторые, «покоящиеся», размножаются, но не развиваются.

Теория Гальтона вела к отрицанию наследования новых признаков, приобретенных организмом при жизни. Гальтон писал «Из вышеприведенных доводов следует заключение, что мы можем почти полностью воздержаться от нашего убеждения в том, что структурные клетки могут вообще воздействовать на половые элементы; мы можем быть уверены, что они осуществляют это в самой незначительной степени; другими словами, приобретенные изменения едва или совсем не наследуются, в точном значении этого слова. Если же они ненаследственны, то вторая группа случаев отпадает, и мы свободны от какой-либо заботы о них. Но если они существуют, хотя бы в слабой степени, всеобъемлющая теория наследственности должна их учитывать»². Как видно, теория Гальтона учитывала необходимость допущения двух типов клеточных элементов — одного, обеспечивающего развитие организма (соматические клетки), другого, обеспечивающего наследственную преемственность поколений. Известно, что все основные умозрительные теории наследственности, воз-

¹ Ч. Дарвин. Избранные письма, стр. 244.

² F. Galton. A theory of heredity.—J. Anthropol. Inst., 1875—1876, v. 5, p. 346.

никишие в дальнейшем, принимали в той или иной форме этот дуализм (Вейсман, 1883—1892; Нэгели, 1884; де Фриз, 1889; и др.). Не подлежит сомнению, что это соответствовало тенденции развития биологии и в той или иной степени опиралось на факты.

Дарвин оказался уже неспособным воспринять те «новые явления», которые нашли отражение в теории Гальтона. В письмах Дарвина к нему это отчетливо видно. Ознакомившись с «Теорией наследственности» Гальтона, он пишет 7 ноября 1875 г.: «Я прочел Ваш очерк с большим вниманием и интересом, но Вы, вероятно, не имеете представления, сколь трудно его понять. Я не могу полностью охватить, только там и сям догадываюсь, каковы пункты наших расхождений»¹. И после перечисления ряда пунктов, в которых он не может согласиться с Гальтоном, он заключает: «Я очень сожалею, что мы в столь многом расходимся с Вами, но я думаю, что Вы желаете знать мое откровенное мнение»².

Серьезные сомнения возникли у Дарвина и в связи с принципиальным отрицанием Гальтоном возможности наследования приобретенных признаков. Он пишет ему в том же письме относительно упражнения и неупражнения частей: «Я совершенно расхожусь с Вами, ибо с каждым годом все более убеждаюсь в значении подобного воздействия»³. По-видимому, как раз в это время у Дарвина созрел план использовать эксперименты по наследованию приобретенных признаков в качестве доказательства гипотезы пангенезиса. И он решил сам организовать подобные опыты. Проведение этих опытов он поручил Дж. Роменсу, которого рассматривал в известном смысле как своего ученика. В то время Роменсу было 25—27 лет, и Дарвин писал ему 29 мая 1876 г.: «...Вы интересуетесь пангенезисом и когда-нибудь, надеюсь, превратите «легкомысленный пустяк» в глубокомысленную теорию...»⁴

К сожалению, никаких точных сведений об этих опытах и их результатах до нас не дошло. В письмах Дарвина к Роменсу встречаются отдельные фразы, относящиеся к ним. Так, 12 июля 1875 г. он выражает надежду, что Роменс успешно продолжает свои опыты. А 29 мая 1876 г. он пишет ему же: «Надеюсь... Ваши эксперименты по пангенезису идут хорошо»⁵. Вот все, что можно обнаружить в письмах Дарвина. Единственное достоверное свидетельство об этих опытах мы находим в воспоминаниях самого Роменса. Он сообщал в 1893 г.: «... уже в 1874 г. я имел длинный разговор с самим Дарвином относительно этого пред-

Ч. Д а р в и н. Избранные письма, стр. 244.

Там же, стр. 245.

Там же.

Там же, стр. 249.

Там же, стр. 244.

мета¹ и под его руководством произвел единственный систематический ряд опытов, вообще предпринятых в этом направлении. Я посвятил ему себя почти исключительно в течение более нежели пяти лет; но, так как все опыты не удались, они никогда не были опубликованы. Я вспоминаю об этом лишь затем, чтобы показать, что представление о том, что теперь называется «непрерывность зародышевой плазмы», витало в уме Дарвина как логическая возможность рядом с тем, что предполагается в его теории пангенезиса,— возможность, которую он стремился опровергнуть путем опытного доказательства противного»².

А несколько позже Роменс уточняет: «Всего я произвел тысячи экспериментов по вегетативной гибридизации (в том числе с побегами, всевозможными луковичками, почками и клубнями), но с неизменно отрицательными результатами»³.

Последнее печатное упоминание Дарвином пангенезиса мы находим в его «Автобиографии», написанной в 1876—1881 гг. В ней он с грустью должен был признать, что его гипотезу «основательно разругали» и она осталась «непроверенной», но и тут он все же выражает надежду, что «если со временем кому-нибудь придется заняться наблюдениями, которые могли бы подтвердить какую-нибудь из подобных гипотез, то я окажу ему добрую услугу, так как при помощи моей гипотезы можно связать воедино и сделать понятным поразительное количество изолированных фактов»⁴.

Итак, до конца своих дней Дарвин не отказался от своей гипотезы и в глубине души сохранял веру в то, что в ней содержится какая-то истина. Нам же теперь очевидно, что основной недостаток гипотезы заключался в том, что Дарвин стремился придать ей универсальное и всеобщее значение, рассчитывая тем самым дать единое объяснение всех явлений воспроизведения в органическом мире⁵. Дальнейшее развитие биологии показало, что научное решение вопросов развития и наследственности возможно лишь в результате раздельного их изучения различными методами на разных объектах и уровнях организации живых существ. Так, закономерности наследственности были установлены раньше всего для высших организмов, размножающихся половым путем. Лишь в наши дни стало возможным изучение явлений наследственности у простейших и микроорганизмов. Создание единой теории всех форм размножения, наследственности и

¹ Речь шла о возможности наследования приобретенных признаков.

² Д. Роменс. Наследственность (Критическое изложение теории Вейсмана Д. Роменсом). СПб., 1894, стр. 6.

³ G. Romanes. Darwin and after Darwin, v. II, London, 1895, p. 143.

⁴ Ч. Дарвин. Сочинения, т. 9. М., Изд-во АН СССР, 1959, стр. 234.

⁵ Поэтому мы никак не можем согласиться с И. Т. Фроловым, что «в целом подходе оказалась наиболее сильная сторона концепции Дарвина» (И. Т. Фролов. Генетика и диалектика. М., 1968, стр. 135).

развития — дело будущего. Естественно поэтому, что смелая, но преждевременная попытка Дарвина потерпела неудачу.

Хотя Дарвин не мог полностью предвосхитить наше современное понимание закономерностей изменчивости и наследственности, он поразительно глубоко осознал основные пути решения этих вопросов.

Ch. DARWIN'S VIEWS ON VARIABILITY AND HEREDITY

A. E. Gaissino vitch

Summary

Darwin's views on variability and heredity were formed in the time, when the laws of fertilization had not been yet discovered. This fact became a reason of some Darwin's erroneous views, especially in his hypothesis of pangenesis. In spite of this he approached a question of «nonblending» characters, of their transmission in «latent» condition, the principles of corpuscular heredity, though he explained them as the results of atavism (reversion). Darwin believed that variations should arise under the influence of environmental conditions, have «indefinite» character and are not adaptive. Darwin underlined, that the character of «answer» of organism is determined by his inside peculiarities. He recognized the role of «definite» mass variations in evolution. The correlation of species and breed characters with the environmental conditions Darwin explained by natural and artificial selection. Darwin's attempt to find the universal explanation of all phenomena of reproduction represents his main error of his hypothesis of pangenesis from which he never refused.