12086
12108

И. И. ШМАЛЬГАУЗЕН

ПРОБЛЕМЫ ДАРВИНИЗМА

ЛЕСНИЧ
БИБЛИОТЕКА

СОВЕТСКАЯ НАУКА
1946

Акад. И. И. ШМАЛЬГАУЗЕН

ПРОБЛЕМЫ ДАРВИНИЗМА

ДОПУЩЕНО ВСЕСОЮЗНЫМ КОМИТЕТОМ
ПО ДЕЛАМ ВЫСШЕЙ ШКОЛЫ
ПРИ СНК СССР
В КАЧЕСТВЕ УЧЕБНОГО ПОСОБИЯ
ДЛЯ БИОФАКОВ УНИВЕРСИТЕТОВ
И ПЕДВУЗОВ

★

ГОСУДАРСТВЕННОЕ ИЗДАТЕЛЬСТВО „СОВЕТСКАЯ НАУКА"
МОСКВА · 1946

Отв. редактор М. М. Местергази. Наблюдал за изданием *Д. А. Лившиц.*

А 24727. Подписано к печати 31/XII 1945 г. Тираж 15000 экз.
Объем 33 п. л. 39 уч.-изд. л. Зак. 307.
Цена книги 28 р., переплет 2 р.

2-я типография „Печатный Двор" им. А. М. Горького треста „Полиграфкнига" ОГИЗа при Совете Министров РСФСР. Ленинград, Гатчинская, 26.

ПРЕДИСЛОВИЕ

Предлагаемое пособие к курсу дарвинизма составлено на основе лекций, которые читались мною в течение ряда лет в Киевском университете, а в последние годы — в Московском. При составлении пособия учтены наличие учебников по дарвинизму, частью достаточно полно освещающих историю эволюционного учения и теорию Дарвина (например, курс И. М. Полякова) и отсутствие какой-либо сводки по современным проблемам дарвинизма.

Поэтому классический материал излагается сравнительно кратко. Для более удобного ознакомления с современными данными весь материал излагается по отдельным проблемам. Особое внимание уделяется при этом морфологическим закономерностям эволюции.

История дарвинизма не выпала полностью из предлагаемого курса. Исторические предпосылки теории Дарвина вкратце разбираются в начале книги, позднейшие судьбы теории обсуждаются в разделе, посвященном борьбе за дарвинизм, а высказывания других авторов подвергаются критическому разбору в начале каждой главы, посвященной одной из основных проблем дарвинизма. Таким образом почти весь материал, в том числе и исторический, дается по отдельным проблемам.

Примеры приводятся главным образом из области зоологии. Ботанический материал привлекается в тех случаях, когда это необходимо по данной теме. Так, например, при рассмотрении факторов эволюции, и в особенности вопросов о значении приспособительных модификаций, привлечение фактов из области ботаники безусловно необходимо. Некоторые формы борьбы за существование и естественного отбора особенно наглядно иллюстрируются именно на ботанических объектах. Однако, вопросы закономерностей эволюции приходится разбирать на зоологическом материале, как более сложном, а вместе с тем более изученном с этих точек зрения. Именно сложность высших форм жизни, включающих к тому же богатейший палеонтологический материал, послужила повсдом для обсуждения целого ряда важнейших теоретических проблем. Кроме того, вопросы морфологических закономерностей эволюции и подверглись особенно глубокой разработке у нас в Союзе именно на материале из области

зоологии позвоночных. Не без влияния оказалось, конечно, то обстоятельство, что взгляды автора развивались в советской школе эволюционистов морфологов, созданной акад. А. Н. Северцовым и работающей в основном на эмбриологическом материале по позвоночным животным.

В предлагаемом пособии принято распределение материала по следующим проблемам:

1. Происхождение мира организмов. Эта наиболее объемистая глава включает историю эволюционной теории, изложение теории Дарвина, ее оценку и историю борьбы за дарвинизм. Она охватывает, следовательно, в кратком изложении, весь материал обычных курсов дарвинизма. 2. Элементарные основы эволюции, т. е. современное положение вопросов изменчивости. 3. Движущие факторы эволюции, т. е. борьба за существование и естественный отбор. 4. Проблема органического многообразия, охватывающая вопросы видообразования и расхождения признаков. 5. Проблема корреляции, т. е. вопросы значения взаимозависимостей в изменении признаков и органов в процессе эволюции организмов. 6. Проблема соотношений между индивидуальным и историческим развитием организмов, включает закономерности, известные под названием биогенетического закона, законов Бэра, теорию филэмбриогенезов акад. Северцова и родственные вопросы. 7. Проблема внешних и внутренних факторов в развитии организма. Здесь в этой главе разбираются закономерности, выражающиеся во взаимозависимостях изменений внешних факторов, строения и жизненных отправлений организмов, а также взаимозависимости между формой и функцией. 8. Основные направления эволюционного процесса в связи с факторами, их определяющими, и 9. Общие закономерности конкретной эволюции органических форм (главным образом по данным палеонтологии).

За предварительный просмотр рукописи и целый ряд редакционных замечаний выражаю свою благодарность А. Л. Зеликману.

ЧАСТЬ ПЕРВАЯ
ОСНОВЫ ДАРВИНИЗМА

I. ВВЕДЕНИЕ. ЭВОЛЮЦИОННАЯ ТЕОРИЯ И ДАРВИНИЗМ

«Когда воззрения, развиваемые мною в этой книге и м-ром Уоллесом, или аналогичные взгляды на происхождение видов сделаются общепринятыми, это будет сопровождаться, как мы смутно предвидим, глубоким переворотом в области естественной истории»

Ч. Дарвин

Теория Ч. Дарвина произвела глубочайший переворот в биологии и даже во всем естествознании. «В лице Чарлза Дарвина биологи потеряли своего Ньютона, но со смертью человека отданная им миру идея не перестала жить, и бесчисленные поколения воспитываются на эволюционном учении, какие бы обвинения на него ни возводили. Оглядываясь на то, что сделано наукой за последние двадцать три года, приходишь к заключению, что нет отрасли знания, на которой не отразилось бы влияние Дарвина... Коротко говоря, эволюционное учение изменило все миросозерцание человека, открыло для его мысли бесчисленные новые пути, «вдохнуло в науку, — говоря словами Уоллеса, — новую жизнь и новые силы» (М. Мензбир, За Дарвина, 1927). Мы можем прибавить, что теория Ч. Дарвина не только заставила по-новому подойти ко всем биологическим проблемам, не только привела к полной переработке важнейших отраслей биологии, но и вызвала к жизни ряд новых биологических дисциплин. Это заставляет оценивать ее не только как гениальную теорию. Дарвинизм открывает перед нами такое широкое поле для дальнейших исследований, не укладывающихся в рамки каких-либо существующих дисциплин, что он сам заслуживает быть выделенным в качестве самостоятельной научной дисциплины.

В истории различных естественных наук повторяются в общем одни и те же пути развития их задач и методов. Начинаясь с простого описания, собирания непосредственно наблюдаемых фактов, наука переходит к систематизации материала, к сравнению, обобщению и выделению известных эмпирических законов. Построение гипотез для более глубокого осмысливания фактического материала, приве-

дение его в согласие с данными других наук, ведет к их проверке, к дальнейшей детализации исследования и к введению экспериментальных методов.

Вместе с тем прогрессивное развитие естествознания сопровождалось все более дробным расчленением самой науки. Так, естествознание («физика» греков) распалось на науки об органической и неорганической природе. Биология разделилась на ботанику и зоологию. Затем появились и более дробные специальности — протистология, энтомология, ихтиология, орнитология и т. п. На ряду с делением по объектам исследования, появились биологические дисциплины, изучающие организмы с различных сторон их строения и жизнедеятельности: систематика, сравнительная анатомия, гистология, эмбриология, физиология. И здесь углубление исследования вело к возникновению все более специальных отраслей биологии. Так, из эмбриологии выделилась механика развития, из гистологии возникла цитология, а из цитологии выделилась кариология... Потребности практической жизни привели, однако, и к возникновению дисциплин, охватывающих материал иначе, чем это принято в теоретической биологии: паразитология, зоотехния, гидробиология, бактериология и т. п. В этих дисциплинах материал рассматривался в существенно иной плоскости и это было частично связано с синтезом данных, добытых в смежных дисциплинах.

Необходимость синтеза назрела главным образом к концу XIX века как в науках о неорганической природе, где он привел к возникновению физической химии, атомной физики... так и в пределах самой биологии. Так возникли уже упомянутая гидробиология, биогеография, экология, генетика... Синтез наук в естествознании — показатель преодоления кризиса, залог нового подъема наших теоретических знаний на высший уровень, соответственно возросшим требованиям современной жизни культурного человечества.

Каково же положение эволюционного учения и дарвинизма в системе биологических дисциплин и можно ли считать дарвинизм научной дисциплиной? Большим распространением пользуются взгляды, что дарвинизм не наука, а мировоззрение, научная теория или даже лишь более или менее удачная гипотеза. Посмотрим, что же является характерным признаком научной дисциплины. Всякая научная дисциплина имеет дело с определенно ограниченным объектом исследования, рассматриваемого в определенном аспекте. Всякая синтетическая научная дисциплина имеет перед собой некоторую определенную научную проблему и, следовательно, совершенно определенные задачи. Так, физиология изучает жизненные процессы, протекающие в организмах, экология ставит своей задачей изучение взаимоотношений между организмом и окружающей его средой, эмбриология исследует закономерности индивидуального развития организмов и его движущие силы (механика развития), генетика изучает закономерности сохранения изменений организмов в процессе их воспроизведения. С другой стороны, дарвинизм изучает закономерности исторического развития организмов и его движущие

силы. Таким образом, по своим задачам дарвинизм стоит в одном ряду с такими общепризнанными научными дисциплинами как эмбриология, генетика и экология.

Подобно другим синтетическим дисциплинам, дарвинизм опирается на методику различных специальных дисциплин — методы сравнительной и экспериментальной морфологии и физиологии, полевой и экспериментальной экологии и генетики. Однако специфическим методом дарвинизма, используемым для изучения конкретного течения процессов эволюции и его факторов, является всесторонний анализ состава природных популяций в различных условиях существования, изучение сезонных и локальных изменений этого состава и изучение закономерностей подобных изменений в экспериментальных условиях.

Обычно полагают, что дарвинизм, возникший в результате синтеза научных достижений всех биологических дисциплин, должен и далее развиваться на базе этих же дисциплин. Конечно ясно, что все биологические дисциплины должны развиваться на основе дарвинизма, однако значит ли это, что эти дисциплины могут обеспечить дальнейшее развитие дарвинизма? История дарвинизма и история развития биологии после Дарвина показывают, что это невозможно. Это оказалось невозможным даже по отношению к тем биологическим наукам, которые возникли в результате восторжествования идей Дарвина — генетике и экологии. И вовсе не случайно, что и в генетике и в экологии столь успешно развивались теории, стоящие в открытой оппозиции к теории Дарвина. Конечно различные стороны, отдельные проблемы эволюционного учения могут и должны разрабатываться в различных биологических дисциплинах, однако сила дарвинизма именно в синтезе биологических знаний и дальнейшее развитие дарвинизма возможно исключительно на почве этого синтеза.

Дарвин использовал в свое время данные систематики и морфологии для обоснования своих представлений о происхождении видов и высших систематических категорий. В результате этого возникла генетическая классификация и филогенетика (Э. Геккель), задачей которых теперь является уже не простое выяснение идеальных соотношений организмов на основе их общего сходства, а установление степеней родства, характера родственных взаимоотношений и реального происхождения организмов. Однако вопрос о движущих силах эволюции и вопрос закономерностей эволюционного процесса лежит все же далеко за пределами филогенетической систематики.

Морфология уделяет последнее время большое внимание изучению закономерностей эволюционного процесса (А. Н. Северцов и его школа). Однако и это возможно лишь при выходе за пределы собственно сравнительной анатомии, на основе синтеза с данными эмбриологии и палеонтологии. Между тем эти дисциплины не могут охватить вопроса о движущих силах эволюции и поэтому обычно оказываются в плену механоламаркистских идей. К тому же они увлечены разработкой своих собственных задач. Эмбриология, в лице механики развития, изучает факторы индивидуального раз-

вития и очень мало пока интересуется историческими процессами их становления и перестройки.

Палеонтология, поглощенная стратиграфией, едва лишь начинает сознавать себя биологической дисциплиной. В лице лучших своих представителей (В. Ковалевский, Л. Долло, О. Абель, Г. Осборн, А. Борисяк) она сделала очень много для создания подлинной палеобиологии или палеоэкологии. Однако вопрос о факторах эволюции закрыт для нее не в меньшей степени, чем для морфологии. Ясно устанавливаемая связь эволюции организмов с изменениями в факторах внешней среды истолковывается поэтому просто как непосредственное влияние последних, т. е. в духе вульгарного механоламаркизма (О. Абель). Реакция империалистического периода развития капитализма привела и здесь к расцвету идеалистических теорий (Г. Осборн, К. Бойрлен, Шиндевольф, Дакé и др.).

Биогеография создана дарвинистами (А. Уоллес), однако и здесь явно устанавливаемая связь с факторами среды истолковывалась позднее нередко упрощенно, как односторонняя прямая зависимость.

Экология, как наука, изучающая взаимозависимости между организмами и средой в процессах их жизнедеятельности и размножения, прямо создана трудами Ч. Дарвина (хотя наименование — экология — предложено Э. Геккелем). Можно также сказать, что это наука, ставящая своей задачей изучение борьбы за существование, т. е. важнейшего процесса, лежащего в основе естественного отбора и эволюции в дарвиновском понимании. К сожалению, и это сложилось пока не совсем так. Экология по возникновении получила сразу же свои собственные и притом очень важные практические, а следовательно, и теоретические задачи. Изучение динамики численности вредителей сельского и лесного хозяйства приобрело огромное значение для теоретической разработки мер борьбы с животными — вредителями наших культур. Изучение взаимоотношений между организмами послужило основой для разработки биологических методов борьбы с вредителями, с распространением растений — сорняков, грибных, бактериальных и паразитических заболеваний. Наконец, появилась и широкая область изучения животных передатчиков паразитарных и бактериальных болезней человека и домашних животных. Все эти задачи наложили известный отпечаток и на направление теоретических исследований экологов. Учение о биологическом равновесии явилось не только плодотворной, но и безусловно необходимой рабочей гипотезой экологов. Только при таком искусственном упрощении задачи, вне исторической динамики форм, можно было в первом приближении решать эти вопросы в необходимом для практики направлении. Принцип биологического равновесия, однако, в корне противоречит историческому пониманию процессов размножения, расселения и вытеснения форм, как они были выявлены трудами Дарвина. И экологи поэтому нередко приходили к антидарвинистическим представлениям автогенеза, ортогенеза, преадаптации и т. п. Вместе с тем изучение условий, нарушающих биологическое равновесие, т. е. вызывающих его сдвиг

в определенном направлении, является основой, позволяющей подойти и к анализу конкретных факторов исторической динамики численности органических форм. Однако по этому пути экологи, как правило, еще не идут. Вместе с тем имеются и принципиальные трудности для развития дарвинизма в рамках экологии. Вопросы морфологии, данные исторического преобразования форм, даваемые морфологией и палеонтологией, лежат далеко за пределами интересов экологов, а без понимания закономерностей формообразования вряд ли возможна в настоящее время успешная разработка проблем дарвинизма.

Наконец, генетика, наука, изучающая преемственность органических форм в процессах их размножения, т. е. явления изменчивости и наследственности, создана опять-таки трудами самого Ч. Дарвина, построившего и первую по времени теорию наследственности. Однако, выход из умозрительного периода развития генетики в единственно плодотворный период применения сознательного эксперимента был дан лишь принятием сильно упрощенных условий опыта. Экспериментирование с отдельными, независимыми признаками и гипотеза их неизменности послужили основой для вскрытия основных эмпирических законов наследственности. Однако, неизбежная вначале схематизация, связанная с упрощением задачи исследователя, привела с логической необходимостью к столкновению с теоретическими представлениями дарвинизма. Ведь и в генетике (как и в экологии) историческая динамика форм выпала из поля зрения исследователя вследствие необходимости упрощения задачи, необходимости избавиться от лишней переменной величины, в условиях и без того не легко учитываемого взаимодействия внутренних факторов, по меньшей мере двух организмов, с факторами внешней среды, в процессе индивидуального развития. Кроме того, задачи генетики, как и всякой специальной дисциплины, ограничиваются лишь определенным, ограниченным кругом явлений. Изучая основную базу наследственной изменчивости организмов, генетика стоит весьма далеко от тех конкретных взаимозависимостей между организмом и окружающей его естественной средой, в которых мы видим движущие факторы эволюции. Концентрируя все свое внимание на закономерностях возникновения и распространения наследственных изменений, генетика склонна переоценивать значение этих закономерностей и нередко пыталась выдвинуть их на первое место для объяснения закономерностей эволюционного процесса. Такое распространение известного ограниченного круга явлений на сложнейшие биологические процессы, привело к появлению таких гипотез, как мутационная теория (Де-Фриз), гибридизационная (Лотси) и преадаптационная (Кено), которые пытались в противоположность дарвинизму объяснить эволюцию органических форм простым мутированием и комбинированием.

В любой из указанных дисциплин учение Дарвина должно быть основой для развития теоретической мысли. Только это и может обеспечить успешную разработку их собственных проблем и дости-

жение практических результатов на высоком уровне современных требований. Однако, в виду ограниченности их задач, ни одна из них не может обеспечить успешную разработку основной проблемы дарвинизма — изучения движущих сил и закономерностей эволюционного процесса. Дальнейший прогресс дарвинизма, его подъем на новый, еще более высокий теоретический уровень возможен лишь вне узких рамок существующих научных дисциплин.

Предлагаемый курс посвящен проблемам дарвинизма. Обычно в дарвинизме видят лишь одну из возможных эволюционных теорий. Поэтому, можно было бы думать, что мы здесь ограничиваем нашу задачу односторонним рассмотрением некоторых проблем исторического развития организмов. Мы считаем дарвинизм единственно правильной теорией. Поэтому наша эволюционная теория и есть дарвинизм. Если мы концентрируем все наше внимание именно на дарвинизме, это не следует понимать как ограничение нашей задачи. Даже наоборот. Прежде всего мы излагаем и подвергаем обстоятельному критическому разбору и представления других эволюционных теорий и во всяком случае не проходим мимо тех фактов, на которые пытаются опереться их защитники. Мы постараемся охватить именно весь основной фактический материал, добытый современной биологией, с целью разрешения этих вопросов. Мы понимаем, следовательно, задачи дарвинизма очень широко. Следует также учесть и то обстоятельство, что только в дарвинизме эволюционная теория осуществила синтез всех биологических знаний. Все другие теории характеризуются ограниченным, односторонним охватом материала и все они поэтому свободно укладываются в рамки тех или других научных дисциплин (генетики, физиологии развития). Именно только в форме дарвинизма эволюционная теория порывает с этими рамками и выходит на самостоятельный путь развития синтетической дисциплины, наиболее широко охватывающей данные биологических наук.

Теория Дарвина разрешила целый ряд важнейших биологических проблем и, как всякое крупное достижение обобщающей мысли, освещающее по-новому огромное количество фактов, поставило на очередь ряд новых проблем, далеко еще не разрешенных.

С точки зрения дарвинизма вполне понятными становятся весьма многие особенности мира живых существ. Единство органического мира, т. е. глубокое сходство строения (1) и отправлений весьма разнообразных организмов, прерывистость его многообразия, т. е. разделение на обособленные группы (2), иерархическая субординация, т. е. соподчинение систематических подразделений (3), приспособленность, выражающаяся в соответствии строения и функций организма окружающей его нормальной жизненной обстановке (4), существование своеобразных ископаемых флор и фаун и их преемственность, т. е. связная последовательность во времени (5), особенности географического распределения организмов, явно отражающего исторический ход изменений в распределении суши и воды (6), поразительное сходство между индивидуальным развитием организмов и рядом ступеней их постепенного усложнения от низших к

высшим представителям данной группы (типа, класса...) (7) — вот краткий перечень некоторых проблем, разрешенных эволюционной теорией в виде учения Дарвина. Эти проблемы вполне разрешены в их общей форме, хотя и ставят еще ряд вопросов, подлежащих более глубокому изучению. К этому нужно прибавить, что 2-я, 3-я и 4-я проблемы оказались для других эволюционных теорий по существу недоступными.

Ряд других важнейших проблем, поставленных Ч. Дарвином, подвергся глубочайшей разработке, однако и до сих пор является предметом оживленной дискуссии. Таковы наиболее актуальные проблемы современности:

1) изменчивость и наследственность как элементарные основы эволюции, и, в частности, вопрос об источниках изменчивости, 2) движущие силы эволюции и, в частности, вопрос о значении естественного отбора, его формах и направлениях, 3) целостность организма в его исторических преобразованиях, т. е. проблема корреляций, 4) закономерности эволюции и, в частности, выражения ее необратимости, направленности и т. п.

С этими теоретическими проблемами связаны и задачи практики: 1) овладение изменчивостью, 2) эффективность селекции в различных условиях культуры, 3) реконструкция флоры и фауны, 4) ограждение наших культур от вредных организмов и неблагоприятных влияний, 5) освобождение человека от угрозы распространения паразитарных и бактериальных заболеваний.

Все эти проблемы рассматриваются в дальнейшем изложении в их логической последовательности.

II. ПРОИСХОЖДЕНИЕ МИРА ОРГАНИЗМОВ

«Любопытно созерцать густо заросший берег, покрытый многочисленными разнообразными растениями, птиц, поющих в кустах, насекомых, порхающих вокруг, червей, ползающих в сырой земле, и думать, что все эти прекрасно построенные формы, столь отличающиеся одна от другой и так сложно одна от другой зависящие, были созданы благодаря законам, еще и теперь действующим вокруг нас. Эти законы, в самом широком смысле — Рост и Воспроизведение, Наследственность, почти необходимо вытекающая из воспроизведения, Изменчивость, зависящая от прямого или косвенного действия жизненных условий и от упражнения и неупражнения, Прогрессия размножения, столь высокая, что она ведет к Борьбе за жизнь и ее последствию — Естественному отбору, влекущему за собой Расхождение признаков и Вымирание менее совершенных форм. Таким образом, из войны природы, из голода и смерти непосредственно вытекает самый высокий результат, который ум в состоянии себе представить, — образование высших животных. Есть величие в этом воззрении, по которому жизнь, с ее различными проявлениями, творец первоначально вдохнул в одну или ограниченное число форм; и между тем как наша планета продолжает вращаться согласно неизменным законам тяготения, из такого простого начала развилось и продолжает развиваться бесконечное число самых прекрасных и самых изумительных форм».

Ч. Дарвин

Земля имеет свою историю. Не всегда на ней были такое распределение суши и моря, такие почвы и такие климатические условия, как в настоящее время. Более того, мы можем считать установленным, что в далекие геологические времена условия жизни очень сильно отличались от современных. В начале палеозоя, т. е. несколько сот миллионов лет тому назад, не было ни наземных животных, ни наземных растений — суша представляла почти безжизненную пустыню. Еще много ранее не было и высших водных организмов, а температурные условия делали, быть может, жизнь и вообще невозможной. Земля не всегда была населена. Жизнь возникла на известной стадии развития земной коры. Организмы лишь постепенно расселялись по земле. Вместе с тем ископаемые остатки организмов показывают, что раньше земля была населена иными, и при том частью значительно менее совершенными, организмами. В течение долгой истории развития земной коры возникали все новые организмы. Как они появлялись и откуда взялись современные нам растения и животные?

1. ИСТОРИЯ ЭВОЛЮЦИОННОГО УЧЕНИЯ

По религиозным представлениям большинства народов, как сама земля, так и населяющие ее живые существа сотворены божеством и притом именно такими, какими мы их знаем.

В науке вера в сотворение организмов называется креационизмом (creatio — сотворение). Креационистские представления держались в том или ином виде до средины прошлого века, а в замаскированной форме веры в деятельность особых непознаваемых творческих сил довольно распространены и в настоящее время.

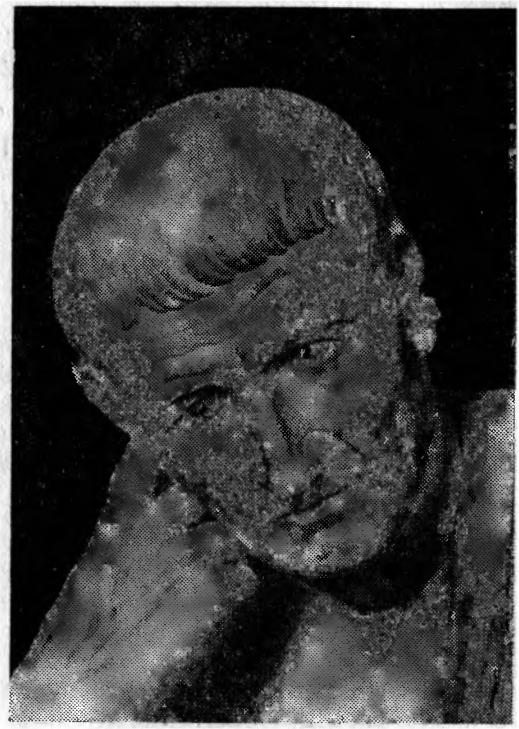


Рис. 1. Аристотель (384—322 г. до н. э.). Гениальный греческий философ. Крупнейший естествоиспытатель древности.

Однако уже очень давно в наиболее культурных странах древности — в Греции и позднее в Риме, отдельные философы-натуралисты доходили до представления о естественном развитии всех вещей, в том числе и живых организмов, из первичных элементов или стихий.

Гераклит (540—480 г. до н. э.) учил о вечном движении материи и о борьбе противоположностей как источнике жизни и гармонии. Эмпедокл (485—425 г. до н. э.) говорил о постепенном развитии организмов из случайного соединения частей. Демокрит (460—360 г. до н. э.) полагал, что части организма приспособляются к известным условиям внешней среды, и так же, как Эмпедокл, считал, что только удачные сочетания частей приводили к жизнеспособной организации.

Взгляды этих греческих философов-материалистов развивались затем в весьма поэтической форме древне-римским философом Лукрецием Каром (95—55 г. до н. э.). Аристотель (384—322 г. до н. э.), стоявший в общем на идеалистических позициях, также держался некоторых представлений о развитии организмов. Этот процесс развития направляется у него, правда, «конечными причинами» и

«целями». Исследования и представления Аристотеля имели огромное влияние на дальнейшее развитие науки. В особенности следует отметить значение его попыток дать научную классификацию организмов, его исследований строения и отправлений весьма значительного числа животных. Аристотель обращает внимание на единство строения высших животных, на сходство в положении и строении их органов, устанавливает известную градацию в цепи форм, идущих от низших ступеней организации к высшим, наиболее сложным формам и, наконец, улавливает известные закономерности в соотносительном развитии органов: «... природа дает одной части то, что она забирает у другой части». Таким образом мы находим у Аристотеля в зачатке представления о единстве строения организмов и о их последовательной градации, о гомологии органов и о их корреляции в развитии (точнее: о их равновесии и о компенсациях при их изменении).

Все эти взгляды получили затем дальнейшее развитие лишь у натурфилософов и у первых эволюционистов нового времени — Ж. Сент-Илера и Ламарка. Вместе с тем, однако, все представления Аристотеля подчинены его телеологическим воззрениям: функция определяет строение органа, поскольку последний всегда существует для совершения известных действий. Эти действия и есть цель, ради которой существует данный орган. К началу прошлого столетия эти взгляды были восприняты и развиты знаменитым морфологом Ж. Кювье.

Мысль о естественном развитии организмов, возникшая у древнегреческих философов-материалистов, встречается затем вновь, в более ясной форме, лишь у философов и натуралистов XVIII века — Ламеттри, Дидро и др.

Различные представления о естественном развитии организмов принято называть эволюционизмом (evolutio — развитие). Ни древние греки, ни натурфилософы XVII—XVIII веков не создали и не могли создать подлинной эволюционной теории. В их высказываниях имеются лишь элементы эволюционизма, не связанные в какую-либо целостную концепцию. Наука того времени не обладала еще достаточными фактами, чтобы противопоставить вере в сотворение подлинное знание истории организмов.

Известный натуралист Бюффон (1707—1788) имел возможность изучить как огромное число современных растений и животных, доставлявшихся ему из различнейших стран, так и весьма значительный палеонтологический материал. Он также дошел до некоторых эволюционных представлений. Бюффон приписывал большое значение влияниям климата, питания и одомашнения и соответственно пытался объяснить исторические изменения флор и фаун изменениями климата земли и соответствующими миграциями животных, сопровождавшими постепенное охлаждение земного шара. Зоолог Ласепед говорил о сходстве организмов известной группы и объяснял это сходство происхождением от общей родоначальной формы, причем также думал об изменяющем влиянии среды, скрещивания и т. п.

Морфолог Жоффруа Сент-Илер (1772—1844) допускал возможность резкой трансформации организмов и защищал (против Ж. Кювье) мысль о единстве плана строения всех живых существ. В качестве фактора, преобразовывающего организацию живых существ, предполагалась внешняя среда в виде климатических и вообще физических влияний.

Все эти высказывания не объединялись, однако, в какую-либо теорию и только у Ламарка мы впервые встречаем вполне последовательно развитую мысль о постепенном развитии всех организмов из простейших форм жизни и впервые имеем попытку объяснить это развитие действием естественных сил, влияющих, как это показывают наблюдения, на организацию растений и животных.

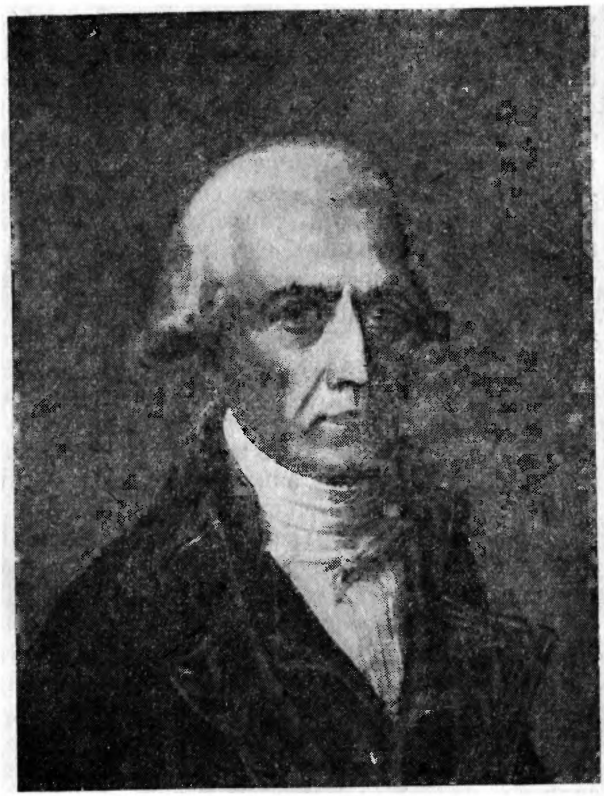


Рис. 2. Ж. Б. Ламарк (1744—1829).
Выдающийся французский натуралист. Основатель первой эволюционной теории.

По учению Жана Баптиста Ламарка (1744—1829), изложенному в его знаменитой «Философии зоологии» (1809), весь мир организмов развивался исторически согласно естественным законам из простейших форм жизни. Однако, надо прибавить, что эти непреложные законы, по убеждению Ламарка, установлены творцом. Развитие органического мира шло путем естественной «градации» от простых форм организации ко все более сложным и совершенным. Движущей силой в данном случае является «постоянное стремление природы к постепенному усложнению видоизменений в строении организма» или «стремление природы к прогрессу». В этом выражается первый, и притом важнейший принцип эволюции как один из «естественных законов» природы. Это развитие по пути усложнения организации не определяется влиянием каких-либо условий существования. Наоборот, в постоянной

и неизменной среде градация должна была бы, по Ламарку, обнаружиться в наиболее правильном, чистом виде. На самом деле, однако, в силу влияния различных «обстоятельств», т. е. различных факторов и условий внешней среды, животные вынуждены изменять свои привычки, а следовательно и свое строение, нарушая этим правильность градаций. В этом выражается второй принцип исторического развития организмов (который занял в представлениях позднейших ламаркистов главное место), изложенный в известных законах Ламарка.

Первый закон. «Во всяком животном, не достигшем предела своего развития, более частое и неослабевающее употребление какого-нибудь органа укрепляет мало-по малу этот орган, развивает его, увеличивает и сообщает ему силу, соразмерную с длительностью самого употребления, тогда как постоянное неупотребление его неприметно ослабляет его, приводит в упадок, последовательно сокращает его способности и, наконец, вызывает его исчезновение».

Второй закон. «Все, что природа заставила особей приобрести или утратить под влиянием обстоятельств, в которых с давних пор пребывала их порода, и, следовательно, под влиянием преобладающего употребления известного органа или под влиянием постоянного неупотребления известной части, — все это она сохраняет путем размножения в новых особях, происходящих от прежних, если только приобретенные изменения общи обоим полам или тем особям, от которых произошли новые».

Здесь предполагается, что изменение внешних условий ведет к изменению потребностей животных, обитающих в этих условиях. Изменение потребностей приводит к изменению привычек, направленных к удовлетворению этих потребностей. Изменение привычек связано с усиленным упражнением одних органов и неупражнением других. Упражнение органов влечет за собой их усиление, а неупражнение ведет к их ослаблению. Эти изменения передаются по наследству и усиливаются в ряду поколений.

Ясно, что этот второй принцип эволюционной теории Ламарка занимает вполне подчиненное положение: в силу косвенного влияния внешней среды через упражнение и неупражнение органов животные изменяются соответственно этим условиям, но не усложняются и не совершенствуются. Основным принципом эволюции по Ламарку является градация, как «естественный закон» природы.

Отметим вместе с тем, что оба принципа Ламарка по существу телеологичны, так как, если первый принцип градации означает усовершенствование согласно имманентному «закону», то второй принцип включает представление об изначальной целесообразности реакций всех организмов на упражнение и неупражнение органов и на изменение внешней среды вообще (у растений — через более простые физиологические процессы обмена веществ).

Теория Ламарка в свое время не имела успеха и надо сказать, что она и не была достаточно обоснованной. Крупнейшему авторитету того времени — зоологу, морфологу и палеонтологу Ж. Кювье

не составило особого труда отвергнуть представления современных ему эволюционистов при помощи бесспорных фактов, показывающих отсутствие заметных изменений у известных нам животных за, казалось бы, огромное время, измеряемое тысячелетиями человеческой истории (Ж. Кювье внимательно изучил остатки животных, вывезенные из египетских пирамид). Колоссальные периоды времени, на которые ссылались Ласепед и Ламарк, казались тогда фантастическими.

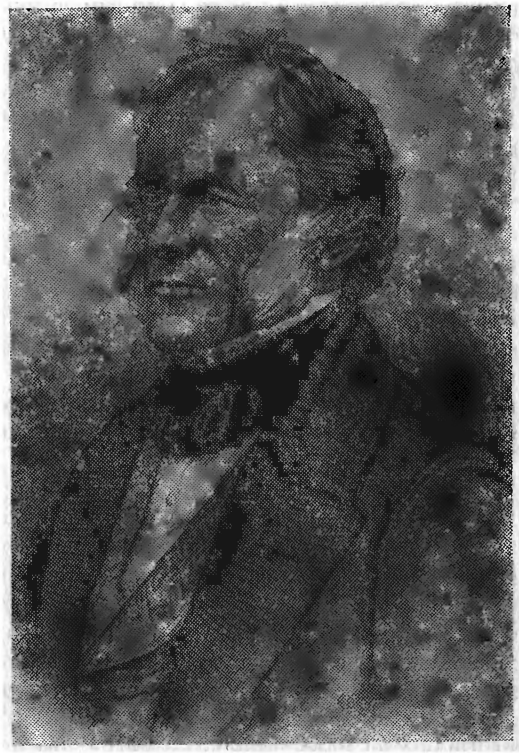


Рис. 3. Ч. Лайелл (1797—1875).

Известный английский геолог. Основатель униформистской концепции (актуализма) в геологии.

Понадобились десятилетия работы геологов над изучением истории земли, чтобы добыть действительные знания о процессах, протекавших в земной коре, и определить масштабы времени, в течение которого развивалась на ней жизнь. В этой связи нельзя не упомянуть Ч. Лайелла (1797—1875), как основателя современной геологии, положившего конец теории катастроф Ж. Кювье и объяснившего всю историю земной коры деятельностью тех же сил, которые проявляются и в настоящее время. Теперь, на основании новейших данных, мы уже твердо знаем, что история организмов на земле охватывает время во всяком случае не менее нескольких сот миллионов лет.

ПРЕДПОСЫЛКИ ДАРВИНИЗМА

Эволюционная теория могла быть построена и могла рассчитывать на успех только на известном уровне развития естествознания и, в частности, — геологии и биологии. Систематика растений и животных, достигшая уже к началу XIX века высокого уровня, на каждом шагу сталкивалась с трудностью дать вполне объективный критерий видовых различий. Между тем по господствовавшим еще креационистским представлениям каждый вид считался результатом отдельного акта творения (видов существует столько, сколько их создало

ЭТОЙ БИБЛИОТЕКА

изначально бесконечное существо», — Линней) и, следовательно, не мог быть связан в каких-либо отношениях с другим видом. К большим трудностям привели и успехи морфологии. Глубокое сходство в строении значительных групп организмов заставляло уже говорить о их взаимной «близости» и даже о их «родстве». Последнее понималось фигурально, т. е. как единство плана их строения (Ж. Сент-Илер). Возникло учение о «типах» животного царства (Ж. Кювье 1769—1832), которое было углублено благодаря эмбриологическим исследованиям, показавшим поразительное сходство ранних стадий развития зародышей животных, принадлежащих к одному типу (К. Бэр 1792—1876). Открытие клеточного строения показало общее сходство строения даже таких далеких организмов, как животные и растения. Наконец, учение о гомологии органов, объединявшее общие закономерности этого «типического» сходства (Ж. Сент-Илер, Р. Оуен 1804—1892) и учение о параллелизме последовательных стадий зародышевого развития высших животных и ряда ступеней их совершенствования при переходе от «низших» к «высшим» животным (Кильмейер 1765—1844, Меккель 1781—1833) ставили перед биологией целый ряд задач, совершенно неразрешимых с позиций креационизма.

Однако успехи естествознания и прогресс теоретической мысли в области биологии в свою очередь были обусловлены крупнейшими сдвигами в общественных отношениях того времени. Они были подготовлены развитием социально-экономических отношений в первой половине прошлого века. Если мы не будем этого учитывать, мы не поймем ни возникновения эволюционного учения, ни его значения для дальнейшего развития культуры, науки и сельского хозяйства, ни значения личности и творчества самого Ч. Дарвина в развитии величайшей биологической теории.

Развитие капиталистических форм народного хозяйства было связано с дальнейшим ростом производительных сил, с организацией совершенно новых производств, требовавших новых источников сырья и новых рынков. Отсюда — колониальная экспансия, связанная с рядом исследовательских экспедиций, результатом которых было дальнейшее накопление научных материалов в частности по геологии и биологии (в чем принял участие и Ч. Дарвин). С другой стороны, и сельское хозяйство начинало в Англии приобретать капиталистические формы. Интенсификация культур, проблема повышения урожайности ставили вопрос о создании более продуктивных сортов культивируемых растений. Животноводство, достигшее невиданных ранее масштабов, стало на путь сознательного улучшения пород домашних животных. И именно в Англии в этом направлении были достигнуты крупные успехи. Человек явно овладевал искусством изменять природу животных и растений, что никак не вязалось с представлением о их неизменности.

Таким образом, с развитием буржуазного общества, связанным с успехами геологии, биологии и сельского хозяйства, к средине прошлого века была окончательно подготовлена почва для действи-

тельно научной разработки эволюционной теории. Это и было сделано Ч. Дарвином (1809—1882). Ч. Дарвин пришел к эволюционизму совершенно самостоятельно на основании наблюдений, сделанных им во время кругосветного путешествия по Южному полушарию (рис. 5). Нахождение в Ю. Америке ископаемых остатков броненосцев и ленивцев (рис. 6), которые в иных формах встречаются и в настоящее время в той же Ю. Америке, а также нахождение на удаленных островах (Галапагосские острова) животных явно материкового происхождения, но в то же время отличающихся от материковых видов, имело для Ч. Дарвина решающее значение. В течение 20 лет Дарвин собирал материалы для построения эволюционной теории. Лично им использованы, кроме материалов, собранных во время путешествия, музейных и литературных материалов, также данные очень многих его корреспондентов, нередко ставивших определенные наблюдения по просьбе Ч. Дарвина. В особенности Ч. Дарвин поддерживал связь с растениеводами и животноводами, лично культивировал многие растения и животных, ставил над ними наблюдения, опыты скрещивания и другие строго продуманные эксперименты. Результатом этого огромного труда и явилось его «Происхождение видов» (1859) — синтез всех научных знаний того времени. Это произведение, по своей глубине далеко опередившее свой век, остается и в настоящее время венцом прогрессивной биологии. Ч. Дарвин доказал происхождение всего мира организмов из одного корня, путем их постепенного расхождения, обособления все новых форм, их непрерывного приспособления к окружающим условиям жизни и почти неуклонного усложнения организации. Дарвин дал впервые последовательную материалистическую теорию, объясняющую этот процесс эволюции и его неизбежное следствие — необычайное разнообразие форм жизни, представленных в данное время множеством явно друг от друга обособленных групп особей — видами. Эта тео-

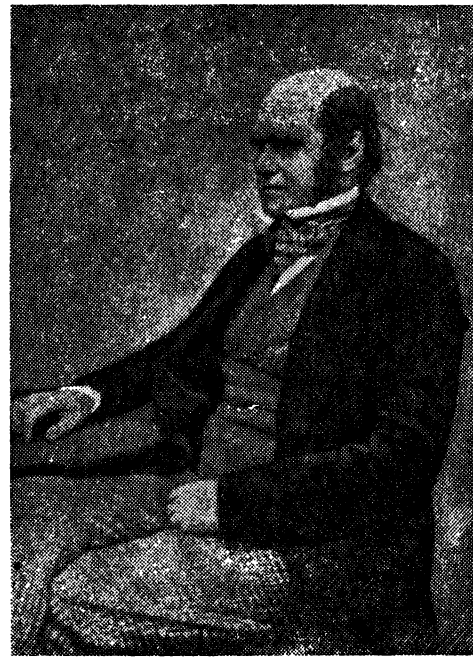


Рис. 4. Ч. Дарвин (1809—1882).

Величайший биолог, вскрывший закономерности развития органического мира и его движущие силы. Портрет 1854 г. В это время Дарвин разрабатывал основы своей теории.

рия «естественного отбора», т. е. переживания в борьбе за существование наиболее приспособленных особей, была одновременно с Ч. Дарвином высказана и А. Уоллесом (1823—1913) на основании

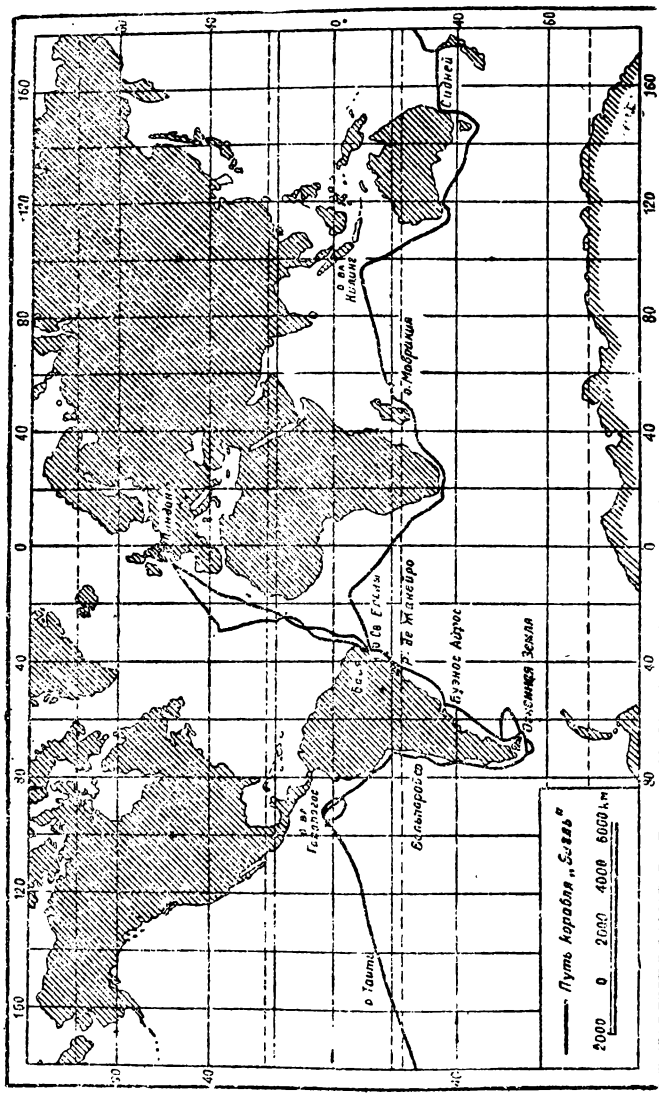


Рис. 5. Маршрут кругосветного путешествия Дарвина на корабле «Бигль» (1831—1836).

наблюдений над фауной Малайского архипелага (оба сообщения напечатаны вместе в 1858 г. в журнале Линнеевского общества). Однако известно, что Ч. Дарвин работал над своей теорией уже раньше. Еще во время своего путешествия, пораженный характером

фауны Галапагосских островов, он вносит в свою записную книжку следующее замечание по поводу особенностей тамошних дроздов-пересмешников (Mimus): «Если имеется хотя бы малейшее основание для этих замечаний, то зоология Архипелага вполне заслуживает исследования; ибо такого рода факты подорвали бы неизменность видов». Немедленно после возвращения на родину, уже в 1837 г. Ч. Дарвин стал систематически собирать материалы, касающиеся проблемы происхождения видов: «В июле начал первую записную книжку о «трансмутации видов». Приблизительно с предыдущего

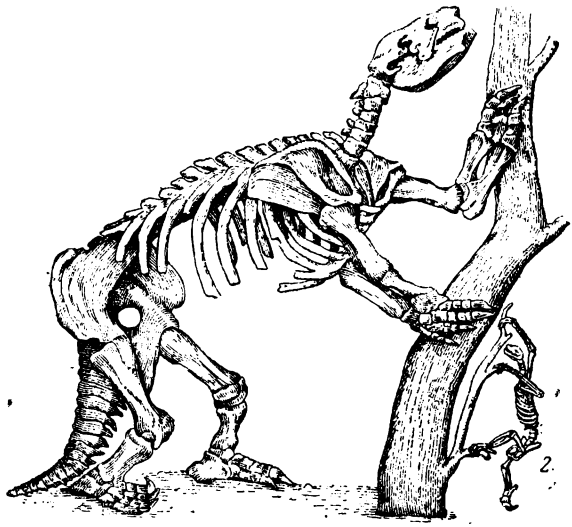


Рис. 6. Ленивцы Южной Америки.

Ископаемый Mylodon robustus (1) и современный Bradypus tridactylus (2). Их нахождение в одной стране навело молодого Дарвина на мысль о естественном происхождении современных форм от ископаемых.

марта был крайне поражен характером южно-американских ископаемых — и видов Галапагосского архипелага. — Эти факты (особенно последний) положили начало всем моим воззрениям». В 1842 г. он сделал уже первый набросок своей теории (объемом 35 страниц). В 1844 г. он изложил ее в виде рукописной статьи объемом 230 страниц. Эти статьи были напечатаны лишь после смерти автора, однако в них заключались уже все существенные элементы теории Дарвина за исключением лишь принципа расхождения признаков.

Ч. Дарвин обработал гораздо больший и неизмеримо более разносторонний материал, чем А. Уоллес и провел сразу же гораздо более глубокий его анализ. Поэтому общепризнанным автором теории является Ч. Дарвин, давший затем дальнейшее развитие теории в применении к человеку, к домашним животным и культивируемым

растениям, а также разработавший ряд важнейших частных проблем биологии уже на базе эволюционной теории (приспособление растений к перекрестному опылению, возникновение способности к движению у растений и мн. др.).

Трудами Ч. Дарвина история происхождения всех организмов из гораздо более простых форм жизни полностью выяснена. Факт

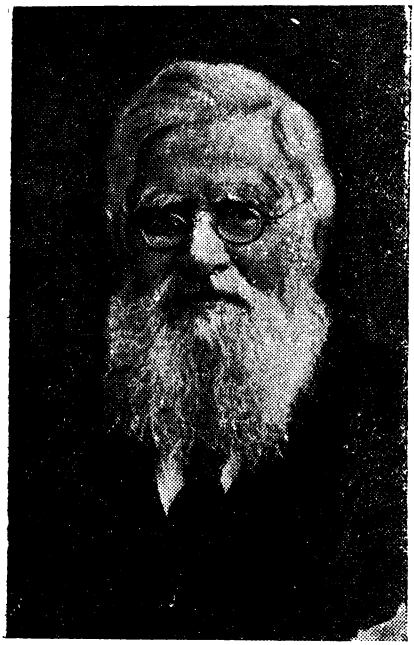


Рис. 7. А. Уоллес (1823—1913).

Известный английский биолог-зоогеограф, одновременно с Дарвином высказавший мысль о происхождении видов в результате действия естественного отбора.

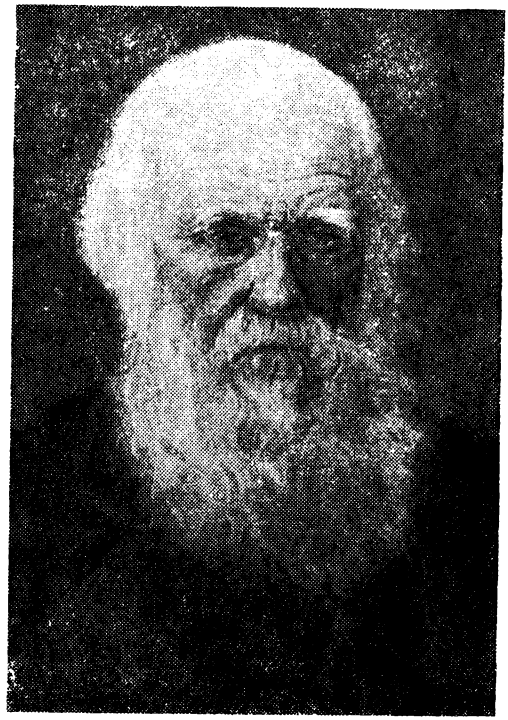


Рис. 8. Ч. Дарвин в последний период жизни.

органической эволюции доказан с максимальной убедительностью. Прежняя вера в сотворение всех живых существ окончательно уступила место точному знанию истории их развития.

Заслуга Ч. Дарвина не ограничивается, однако, доказательством реальности эволюции. Дарвин разработал замечательную теорию, в которой полностью вскрыты и основные движущие силы этой эволюции.

Приводим основные даты из жизни Дарвина.

ОСНОВНЫЕ ДАТЫ ИЗ ИСТОРИИ НАУЧНОЙ ДЕЯТЕЛЬНОСТИ ЧАРЛЗА ДАРВИНА

(по С. Л. Соболю)

1809. 12 февраля. Рождение Ч. Дарвина.

1825. Октябрь. Дарвин поступает на медицинский факультет Эдинбургского университета.

1826. Первое знакомство с учением Ламарка.

1827. Дарвин переходит в колледж Христа Кембриджского университета.

1831. Январь. Дарвин сдает выпускные экзамены и получает право стать священником.

Август. Дарвин совершает геологическую экскурсию по Северному Уэльсу под руководством проф. А. Седжвика.

Август. Дарвин получает предложение отправиться в качестве натуралиста в кругосветное путешествие на корабле «Бигль».

27 декабря. «Бигль» оставляет берега Англии.

1832. Ноябрь. Дарвин получает вышедший в январе этого года 2-й том «Основ геологии» Ляйелля, содержащий биологические главы.

1832—1833. Дарвин находит в Патагонии и Уругвае остатки ископаемых гигантских млекопитающих (главным образом неполнозубых) третичного и четвертичного времени. («Удивительное сродство между вымершими и современными животными одного и того же материка прольет когда-нибудь больше света на вопрос о появлении и исчезновении организмов на земной поверхности, чем какой бы то ни было другой разряд фактов». — «Дневник путешествия на Бигле»).

1835. 15 сентября — 20 октября. Пребывание Дарвина на Галапагосских островах. Дарвин открывает своеобразие галапагосских видов животных и растений при их общем сходстве с американской фауной и флорой. («Если имеется хотя бы малейшее основание для этих замечаний, то зоология архипелагов вполне заслуживает исследования, ибо такого рода факты подорвали бы неизменность видов». — Из неопубликованных при жизни черновых записей, сделанных во время путешествия. Запись от сентября 1835 г.).

1836. 19 января. Австралия. Дарвин устанавливает, что австралийский муравьиный лев «принадлежит к тому же роду, но к другому виду, чем европейский. — Что же скажет теперь по этому поводу неверующий? Можно ли думать, что два творца изобрели каждый столь красивое, столь простое и в то же время столь искусное приспособление? Допустить это невозможно. Несомненно, над всей вселенной работала одна рука. Геолог, быть может, высказал бы предположение, что периоды творения были различные, что они были отдалены один от другого во времени и что творец делал передышку в своей работе». (Из чернового текста «Дневника путешествия»).

1836. 2 октября. Возвращение «Бигля» в Англию.

1837. «Приблизительно с марта был крайне поражен характером южноамериканских ископаемых и видов Галапагосского архипелага. Эти факты (особенно последний) положили начало всем моим воззрениям». (Из дневника Ч. Дарвина).

1837. «В июле я начал первую из своих записных книжек, в которые занёс потом факты, касавшиеся происхождения видов. Уже и ранее я много думал об этом предмете, но с той поры я не переставал над ним работать в течение двадцати лет» («Автобиография»).

1838. «В октябре... прочел я, ради развлечения, Мальтуса «О народонаселении». Будучи подготовлен продолжительными наблюдениями над образом жизни растений и животных, я оценил все значение повсеместно совершающейся борьбы за существование и сразу был поражен мыслью, что при таких условиях полезные изменения должны сохраняться, а вредные уничтожаться» («Автобиография»).

1839. Первое издание „Дневника изысканий по геологии и естественной истории стран, посещенных во время кругосветного плавания корабля «Бигль»".

1839—1841. Издание под редакцией Дарвина «Зоологических результатов путешествия на «Бигле».

1842. «В июне... я в первый раз... набросал самый краткий очерк своей теории карандашом на 35 страницах» («Автобиография»).

1844. «В течение лета ... краткий очерк теории разросся до 230 страниц, которые я тщательно переписал» («Автобиография»). («Очерки» 1842 и 1844 гг. впервые изданы в 1909 г.).

1845. Второе издание «Дневника путешествия на «Бигле».

1851. Выход в свет монографий о современных и ископаемых Lepadidae (усоногие раки).

1854. Выход в свет монографий о современных и ископаемых Balanidae и Verrucidae (усоногие раки). 9 сентября. «Покончил с упаковкой всех моих усоногих. — Приступил к приведению в порядок заметок для теории видов» (Дневник Ч. Дарвина).

1856. «В начале 1856 г. Ляйелль посоветовал мне изложить мои воззрения со всею возможною подробностью, и я тотчас же принялся за осуществление этого плана. Размеры сочинения должны были превысить раза в три или четыре размеры моего позднее появившегося «Происхождения видов» («Автобиография»).

20 июля. В письме к Аза Грею Дарвин впервые кратко знакомит его с теорией естественного отбора.

1857. 5 сентября. Письмо к Аза Грею, в котором Дарвин подробно излагает основные моменты своей теории. Это письмо впоследствии послужило одним из доказательств приоритета Дарвина в создании теории естественного отбора.

1858. 18 июня. Дарвин получает от А. Р. Уоллеса для ознакомления и отзыва статью «О стремлении разновидностей к неограниченному отклонению от первоначального типа», в которой Уоллес излагает свою теорию происхождения видов, в существенном совпадавшую с теорией Дарвина. В тот же день Дарвин направляет эту статью Ляйеллю с предложением «получить согласие м-ра Уоллеса для возможно скорого напечатания его очерка».

29 июня. По настоянию Ляйелля и Гукера Дарвин соглашается передать им копию своего письма Аза Грею от 5 сентября 1857 г. и часть второй главы «Очерка» 1844 г. для опубликования этих материалов вместе со статьей Уоллеса в Линнеевском обществе.

1 июля. На общем собрании Линнеевского общества, созванном «специально для избрания члена Совета на место скончавшегося вице-президента Роберта Броуна», были доложены: письмо Ляйелля и Гукера на имя секретаря Линнеевского общества, излагающее историю вопроса, и указанные работы Дарвина и Уоллеса.

20 июля. Дарвин приступает к написанию «Извлечения из сочинения о видах» (т. е. «Происхождение видов»).

20 августа. Выход в свет 3-го тома (9-й выпуск) зоологической серии «Журнала Линнеевского общества», в котором на стр. 45—62 напечатаны работы Дарвина и Уоллеса, доложенные 1 июля, под общим заглавием: «О стремлении видов образовывать разновидности и о сохранении разновидностей и видов естественными способами отбора».

1859. 25 мая. Первая корректура «Происхождения видов».

1 октября. Дарвин подписывает к печати последний лист корректуры «Происхождения видов».

24 ноября. Выход в свет «Происхождения видов» в количестве 1250 экземпляров, распроданных в тот же день.

1860. 7 января. Выход в свет второго издания «Происхождения видов» (3000 экземпляров).

9 января. Дарвин приступает к пересмотру своего рукописного «Сочинения о видах» (начатого в 1856 г.) с целью подготовки к печати «Изменений животных и растений в условиях одомашнения», работы, которую он готовил в течение 8 лет (1860—1867).

1861. 30 апреля. Выход в свет третьего (измененного и расширенного) издания «Происхождения видов», в котором впервые появляется «Исторический очерк» (3000 экземпляров).

1862. 15 мая. Выход в свет сочинения «Опыление орхидей».

1865. Первое издание «Лазящих растений» (в «Журнале Линнеевского общества»).

1866. Июнь. Выход в свет четвертого, значительно расширенного издания «Происхождения видов» (1250 экземпляров).

1868. 30 января. Первое издание «Изменение животных и растений в условиях одомашнения».

4 февраля. Дарвин приступает к работе над сочинением о происхождении человека.

10 февраля. Добавочный тираж «Изменений животных и растений в условиях одомашнения».

1869. Май. Выход в свет пятого издания «Происхождения видов» (2000 экземпляров).

1871. 24 февраля. Первое издание сочинения «Происхождение человека и половой отбор» (2500 экземпляров).

1872. Январь. Выход в свет шестого, значительно расширенного издания «Происхождения видов». В этом издании, объем которого вырос в 1,5 раза по сравнению с объемом первого издания, появляется новая, VII глава («Возражения против теории естественного отбора»), посвященная преимущественно полемике с Майвартом (книга Майварта «On the genesis of species» появилась в 1870 г.). Это было последнее прижизненное издание, исправленное Дарвином. Появившиеся при жизни Дарвина еще два издания (1878 и 1880 гг.) являются лишь перепечатками шестого издания.

Ноябрь. Выход в свет сочинения «Выражение ощущений у человека и животных» (9000 экземпляров).

1874. Осень. Второе издание сочинения «Происхождение человека и половой отбор».

1875. 2 июля. «Насекомоядные растения» (3000 экземпляров, из которых 2700 были распроданы немедленно).

Осень. Второе издание «Изменений животных и растений в условиях одомашнения». Второе издание «Лазящих растений» (впервые в виде отдельной книги).

1876. Май — июнь. Дарвин пишет автобиографию.

10 ноября. Выход в свет сочинения «Перекрестное опыление и самоопыление в растительном царстве» (1500 экземпляров).

1877. Июль. «Различные формы цветов у растений одного и того же вида» (1250 экземпляров).

Второе издание «Опыления орхидей».

1878. Второе издание «Перекрестного опыления и самоопыления».

1879. Осень. Выход в свет сочинения «Жизнь Эразма Дарвина».

1880. 6 ноября. «Способность к движению у растений» (1500 экземпляров были проданы в тот же день).

Второе издание «Различных форм цветов».

1881. 10 октября. Выход в свет сочинения «Дождевые черви» (2000 экземпляров были проданы в тот же день).

1882. 6 и 16 марта. Доклады в Линнеевском обществе о действии углекислого аммония на корни и хлорофильные зерна.

18 апреля. Доклад в Лондонском зоологическом обществе в связи с работой ван Дика «Об изменении одной расы сирийских уличных собак под действием полового отбора».

1882. 19 апреля. Смерть Ч. Дарвина.

2. УЧЕНИЕ Ч. ДАРВИНА

«Употребляемые натуралистами термины — сродство, родственная связь, общность типа, отцовство, морфология, приспособительные признаки, рудиментарные и абортивные органы и т. д. — перестанут быть метафорами и получат ясный смысл. Когда мы перестанем смотреть на органическое существо, как дикарь смотрит на корабль, т. е. как на нечто превышающее его понимание; когда в каждом произведении природы мы будем видеть нечто, имеющее длинную историю; когда в каждом сложном строении или инстинкте мы будем видеть итог многочисленных приспособлений, каждое из которых полезно их обладателю, подобно тому как всякое великое механическое изобретение есть итог труда, разума и даже ошибок многочисленных тружеников; когда мы выработаем такое воззрение на органические существа, — как неизмеримо, — говорю на основании личного опыта, — возрастет интерес, который представит нам изучение естественной истории».

Ч. Дарвин

Во время своего путешествия на корабле «Бигль» Ч. Дарвин задумывался над сходством ископаемых представителей фауны (Megatherium, Megalonyx, Scelidotherium, Mylodon и др.) Ю. Америки с современными ленивцами и броненосцами. Предположения о повторности актов творения казались ему мало вероятными. Более естественной представлялась мысль о том, что современные представители этих групп являются видоизмененными потомками ископаемых. При изучении островных фаун Ч. Дарвин обращает внимание, с одной стороны, на их своеобразие и, с другой стороны, на их сходство с фаунами ближайших материков. Если эти островные виды созданы для жизни на островах, то почему они так сходны с материковыми формами? Почему острова Зеленого мыса имеют фауну сходную, хотя и не идентичную, с африканской, а Галапагосские острова—фауну, напоминающую южноамериканскую? Почему между фаунами удаленных друг от друга архипелагов имеются такие большие различия, если на островах условия существования в сущности весьма сходные? Ведь если бы животные были созданы для той среды, в которой они обитают, то естественно было бы ожидать далеко идущего сходства между населением Галапагосских островов и островов Зеленого мыса. Не естественнее ли предположить, что фауна островов сходна с материковой фауной только потому, что она происходит от материковых форм, так или иначе попавших на эти острова? Почему своеобразные представители островных фаун, как, например, гигантские сухопутные черепахи Галапагосских островов, а также местные птицы — вьюрки (Geospiza) и пересмешники (Mimus) распадаются на ряд видов и разновидностей, ограниченных в своем распространении одним островом? Неужели нужно предполагать, что для каждого острова был сотворен особый вид или разновидность? Не естественнее ли предположение, что представители одной группы

произошли от одного общего родоначальника, расселившегося по островам и видоизменившегося в различных направлениях? Дарвин пишет в своем «Путешествии»: «Можно действительно представить себе, что в связи с первоначальной бедностью птиц на этом архипелаге был взят один вид и модифицирован в различных концах архипелага».

Таким образом у Ч. Дарвина была подорвана вера в сотворение отдельных видов животных. Место этой веры заняло убеждение в естественном происхождении видов от иначе организованных предковых форм. По возвращении в Англию он поставил поэтому своей задачей разрешить не только вопрос о реальности исторического преобразования видов, но и вопрос о способах и причинах изменения животных и растительных форм. Для разрешения этих вопросов Ч. Дарвин обратил главное внимание на изучение домашних животных и культивируемых растений, так как несомненно человеку удалось добиться больших изменений их организации при выведении множества различных пород и сортов. Дарвин пишет во введении к «Происхождению видов»: «Что касается вопроса о происхождении видов, то вполне мыслимо, что натуралист, размышляющий о взаимном сродстве между органическими существами, об их эмбриологических отношениях, их географическом распространении, геологической последовательности и других подобных фактах, мог бы притти к заключению, что виды не были созданы независимо одни от других, но произошли, подобно разновидностям, от других видов. Тем не менее подобное заключение, хотя бы даже хорошо обоснованное, оставалось бы неудовлетворительным, пока не было бы показано, почему бесчисленные виды, населяющие этот мир, изменились таким именно образом, что они приобретали то совершенство строения и взаимоприспособления, которое справедливо вызывает наше изумление. Натуралисты постоянно ссылаются на (влияние) внешние условия, каковы климат, пища и т. д., как на единственную возможную причину изменений. В известном, ограниченном смысле, как будет показано далее, это, может быть, и верно; но было бы нелепо приписывать одним (влиянию) внешним условиям организацию, например, дятла с его ногами, хвостом, клювом и языком, так поразительно приспособленными к ловле насекомых под корою деревьев. Равным образом и в отношении омелы, получающей свое питание из известных деревьев и имеющей семена, разносимые некоторыми птицами, и раздельнополые цветы, безусловно нуждающиеся в содействии известных насекомых для переноса пыльцы с одного цветка на другой, — было бы нелепо объяснять строение этого паразита и его связи с различными группами органических существ действием внешних условий, привычкой или волевым актом самого растения.

Поэтому в высшей степени важно получить ясное представление о способах изменения и взаимоприспособления (организмов). В начале моих исследований мне представлялось вероятным, что тщательное изучение домашних животных и возделываемых растений представило бы лучшую возможность разобраться в этом темном

вопросе. И я не ошибся; как в этом, так и во всех других запутанных случаях я неизменно находил, что наши сведения об изменении при одомашнении, несмотря на их неполноту, всегда служат лучшим и самым верным ключом». (Ч. Дарвин.)

ПРОИСХОЖДЕНИЕ ДОМАШНИХ ЖИВОТНЫХ И КУЛЬТИВИРУЕМЫХ РАСТЕНИЙ

Домашние животные и культивируемые человеком растения в известной мере сходны с определенными дикими видами животных и растений. Это сходство не объясняется представлениями об их сотворении. Почему домашних животных нужно было создавать по образу и подобию диких. И почему в разных местностях созданы столь различные породы. Гораздо вероятнее, что домашние животные произошли от диких. Вместе с тем трудно допустить, что некоторые дикие виды в их естественном многообразии были просто полностью приручены человеком и в своем первобытном состоянии не сохранились, т. е. что наши многочисленные породы представляют результат простого одомашнения столь же многочисленных диких форм (видов и разновидностей). Так как все домашние породы отличаются от всех ныне существующих диких форм целым рядом признаков, особо ценимых человеком, то гораздо вероятнее предположить, что они изменились в определенных направлениях и что человек каким-то образом повлиял на направления этих изменений. Человек не просто выбрал из дикой фауны и флоры подходящие для культивирования организмы. Он их изменил в нужных направлениях и увеличил разнообразие их форм, создав и продолжая создавать из немногих диких видов все новые хозяйственно ценные породы и сорта.

Своими исследованиями Дарвин как раз и доказал правильность этих предположений. Анализируя проблему происхождения отдельных видов домашних животных, Дарвин особенно внимательно останавливается на выявлении их конкретных родоначальников среди представителей диких фаун. Особенное внимание Ч. Дарвина привлекли породы домашнего голубя. Число хорошо выраженных пород голубей свыше 150, а вообще их насчитывается несколько сотен. Различные породы во многом чрезвычайно различаются друг от друга (рис. 9). При этом различия эти касаются не только внешности, т. е. общих пропорций, цвета и характера оперения, но и глубоко захватывают всю организацию. Весьма различны длина клюва (длинный клюв гонца и короткий клюв турмана или дутыша), длина конечностей (длинные ноги дутыша и короткие ноги турмана), различно число хвостовых перьев (от 12 перьев большинства голубей до 48 перьев у трубастого голубя), различно число позвонков и строение грудины. Учитывая глубину этих различий, Дарвин подчеркивает, что в некоторых отношениях эти различия таковы, что систематика могла бы на этом основании отнести различные породы к разным видам и даже родам. И однако Дарвин с уверенностью

приходит к заключению, что все породы домашнего голубя, несмотря на эти глубокие различия, произошли от одного дикого вида — скалистого голубя Columba livia, который и в настоящее время обитает по берегам Средиземного и Черного морей и по Европейскому побережью Атлантического океана. При всех своих различиях, домашние голуби все же гораздо ближе к скалистому голубю, чем к какому бы то ни было другому дикому виду голубя. Сходство это простирается и на инстинкты. Подобно домашним голубям, гнездящимся на зданиях, дикий скалистый голубь гнездится на скалах, но не на деревьях. Наконец, особенно интересно, что при скрещивании разных пород домашнего голубя Дарвин многократно наблюдал в потомстве возврат (атавизм) к окраске родоначальной дикой формы. Многие гибриды были по своей сизой окраске поразительно сходны со скалистым голубем. В пользу того, что именно все породы домашнего голубя произошли от одного лишь дикого вида, говорит также свободная скрещиваемость и неограниченная плодовитость всех гибридов между ними.

Таким образом все породы домашнего голубя обязаны своими различиями человеку, который их вывел из одного лишь вида — из дикого скалистого голубя.

По вопросу о происхождении домашних кур Дарвин произвел не менее обстоятельное исследование. Несмотря на весьма крупные различия между многочисленными породами домашней курицы, различия, простирающиеся на самые различные признаки окраски, характера головных придатков (рис. 10) и оперения, общей величины и пропорций, формы черепа и др., все они обнаруживают известное сходство по морфологическим и физиологическим признакам лишь с одним диким видом Индии и Малайского архипелага — банкивской курицей Gallus bankiva. Сходство по окраске и другим признакам, сходство голоса, легкая приручаемость и плодовитость при скрещивании с домашней курицей заставляют Дарвина считать именно этот дикий вид за родоначальную форму, из которой человек вывел все породы домашней курицы (и прежде всего наиболее к ней близкие бойцовые породы). Для собак Дарвин принимает происхождение их от нескольких близких диких видов. Однако он подчеркивает, что различия между исходными дикими видами, конечно, были гораздо менее значительными, чем различия между такими крайними формами домашней собаки как борзая, бульдог, санбернар, шпиц, пудель или левретка. Существующие породы домашней свиньи выведены из двух диких видов — обыкновенной европейской дикой свиньи Sus scrofa (рис. 11) и азиатской Sus vittatus. Разнообразные породы домашней овцы выведены из 2—3 диких видов. Породы крупного рогатого скота — от двух видов. Относительно лошади Дарвин предполагал, что она выведена из одного дикого вида (в настоящее время принимают, что домашняя лошадь происходит по меньшей мере от двух диких видов).

Во всех этих случаях человеку удалось достигнуть огромного разнообразия форм и весьма глубоких различий между отдельными

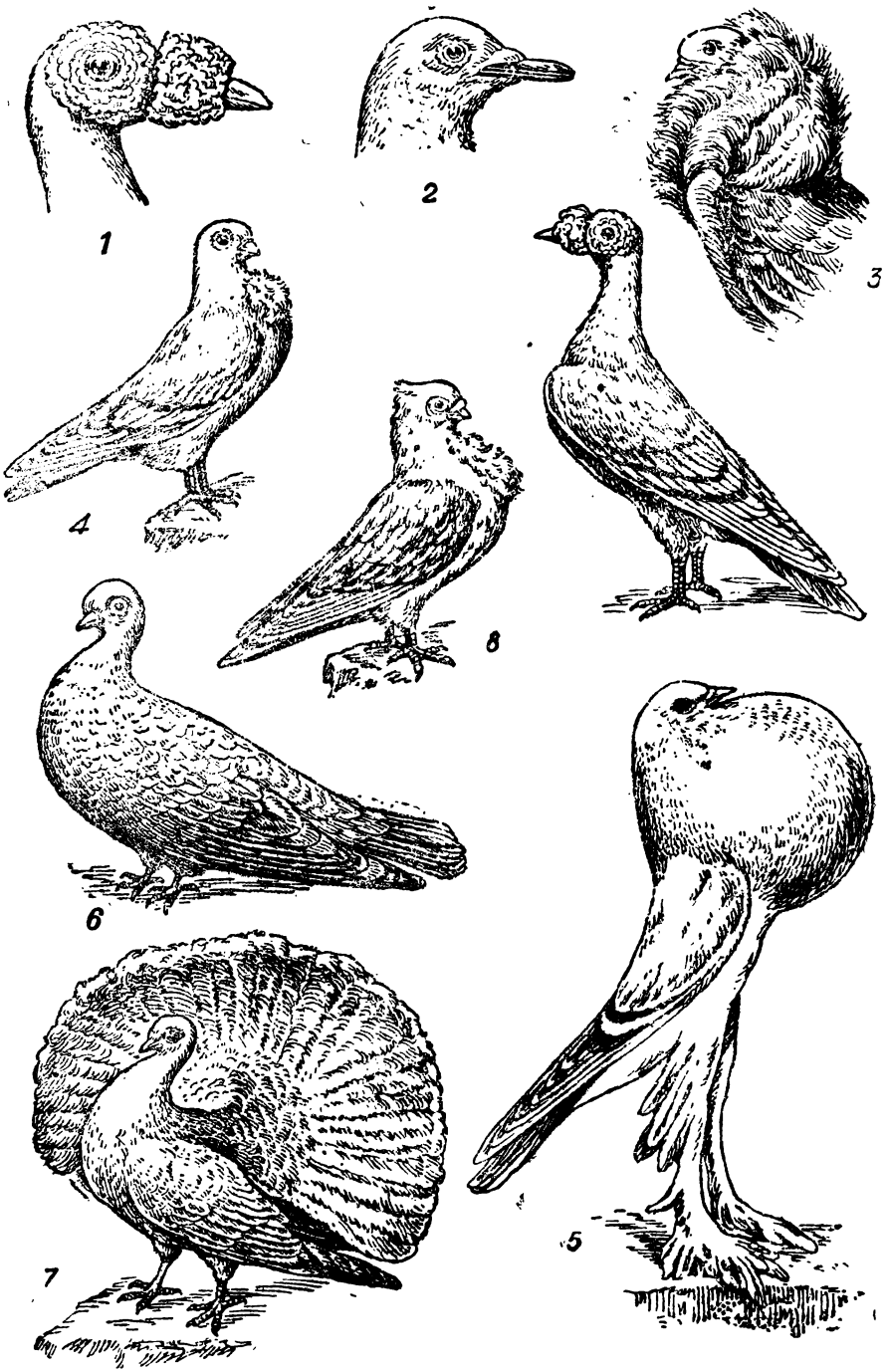


Рис. 9. Породы домашнего голубя.

1 — гонец, *2* — дикий голубь, *3* — якобинец, *4* — совиный, *5* — дутыш, *6* — турман, *7* — трубастый, *8* — кудрявый. Их разнообразие и вместе с тем сходство с одним видом дикого голубя (Columba livia), их взаимная скрещиваемость и плодовитость гибридов, связанная нередко с возвратом к признакам дикого предка, привели Дарвина к выводу, что все предки домашнего голубя выведены человеком из одной родоначальной формы.

породами. Чем же это было достигнуто? «Отчасти это может быть отнесено на долю прямого и определенного действия внешних усло-

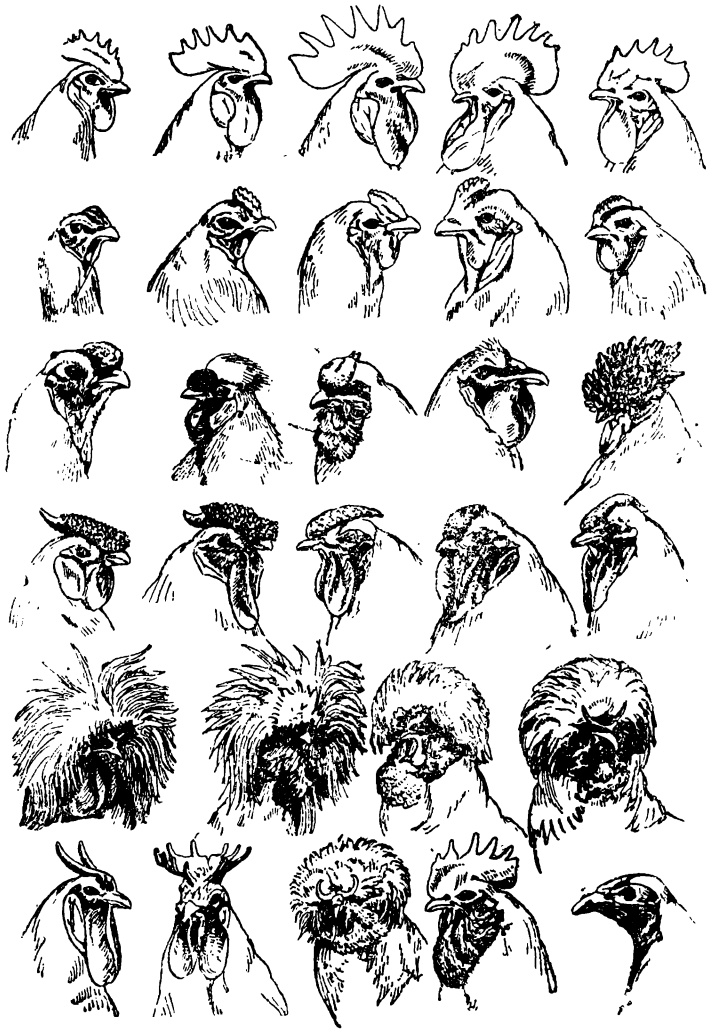


Рис. 10. Изменяемость головных придатков у домашних кур (петухов).

Каждая форма является типичной для определенной породы.

вий, отчасти — на долю привычки; но было бы слишком смело пытаться объяснять этими фактами различия между ломовой и скаковой лошадью, между борзою и ищейкой, карьером и турманом. Одна из самых замечательных особенностей наших домашних пород заключается в том, что мы видим у них приспособления, полезные,

правда, не для самого животного или растения, а для потребностей или прихоти человека» (Дарвин). Дарвин ссылается на опыт выдающихся животноводов и растениеводов его времени. «Ключ к объяснению заключается во власти человека накоплять изменения путем отбора: природа доставляет последовательные изменения; человек слагает их в известных, полезных ему направлениях. В этом смысле можно сказать, что он сам создал полезные для него породы». «Ре-

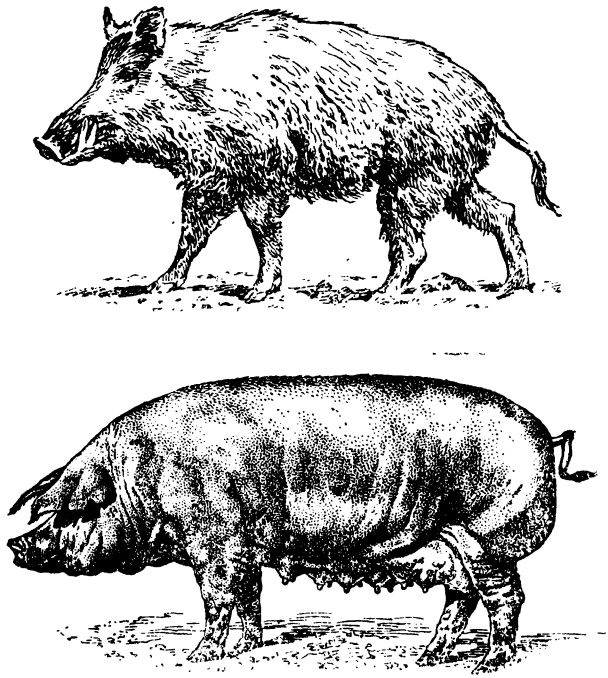


Рис. 11. Дикий кабан (Sus scrofa) и английская домашняя свинья.

Короткая морда, редукция шерстного покрова, небольшие конечности и в особенности мощный слой подкожного жира как результат одомашнения, сопровождавшегося искусственным отбором.

зультаты, достигнутые английскими животноводами, всего лучше доказываются громадными ценами, уплачиваемыми за животных с хорошей родословной, которые вывозятся во все концы света. Улучшение ни в коем случае не достигается скрещиванием различных пород; все лучшие животноводы высказываются решительно против этого приема, практикуя его разве только в применении к близким между собой подпородам. А в тех случаях, когда было произведено скрещивание, самый строгий отбор оказывается еще более необходимым, чем в обыкновенных случаях. Если бы отбор заключался только в отделении резко выраженной разновидности и разведении

ее, то принцип этот был бы до того очевиден, что едва ли заслуживал бы внимания; но его значение заключается в громадных результатах, получаемых накоплением в одном направлении у следующих друг за другом поколений различий, совершенно незаметных для непривычного глаза, — различий, которые я, по крайней мере, тщетно пытался оценить». (Дарвин).

Казалось бы этому противоречит тот факт, что домашние животные выведены были еще доисторическим человеком, когда вряд ли могла быть речь о «методическом» отборе, т. е. о сознательном применении методов современных Дарвину английских животноводов. Однако Дарвин указывает на весьма вероятное при этом значение бессознательного отбора. Последний является необходимым результатом простого сохранения наиболее ценных животных (наиболее удойной коровы, лучше несущейся курицы...) и получения от них приплода, в то время как особи менее выгодные для содержания убивались и съедались в первую очередь. Человек думал при этом лишь о своей непосредственной выгоде, а вовсе не задавался целью улучшить или хотя бы изменить породу. В этом смысле отбор был бессознательным, однако он мог быть весьма эффективным, в особенности при тех длительных сроках, в течение которых развивалось человечество.

Если верно предположение Дарвина, что проводившийся человеком бессознательный искусственный отбор (дополненный позднее методическим отбором) привел к образованию домашних животных и культурных растений из их диких родоначальных видов, то вполне понятным становится то обстоятельство, что наши домашние породы животных и сорта растений несут на себе «отпечаток потребностей и прихоти человека» (рис. 12, 13).

Так, среди крупного рогатого скота различают рабочий скот, мясной и молочный. Масштаб изменений ясен из того, что полудикая корова дает удой в 700—800 литров в год, а современная культурная корова — до 10 000 литров и более. Овцы разводятся мясные и шерстные. Достижения отбора видны из того, что у старой немецкой породы на 1 кв. дюйм приходится около 5000 волос, а у мериноса — до 48 000 волос. Среди кур различают кроме декоративных пород, выражающих лишь прихоти человека (хохлатые куры, шелковистые, японские, карликовые и т. п.), — мясные и яйценоские. Результаты отбора у последних видны по тому, что дикая курица откладывает 25 яиц в год, а хорошая домашняя несушка 200—300 и даже более яиц. Породы лошадей также определяются требованиями человека в отношении перевозки тяжестей или скорости передвижения. Отсюда резкие различия крайних форм — тяжеловоза и английской скаковой. Все эти свойства домашних животных ценятся человеком, но вовсе не выгодны для самих животных. У домашней свиньи, например, возможно такое накопление подкожного жира, что животное едва передвигается и, конечно, в естественной природе, без ухода со стороны человека существовать не могло бы. Это касается большинства хорошо выраженных пород домашних живот-

ных. Они могут существовать исключительно под защитой человека.

Эффективность искусственного отбора предполагает, конечно, наличие индивидуальных особенностей в ценимых человеком свойствах. Действительно Дарвин показал, что признаки, характерные для определенной породы, как раз и отличаются особенною измен-

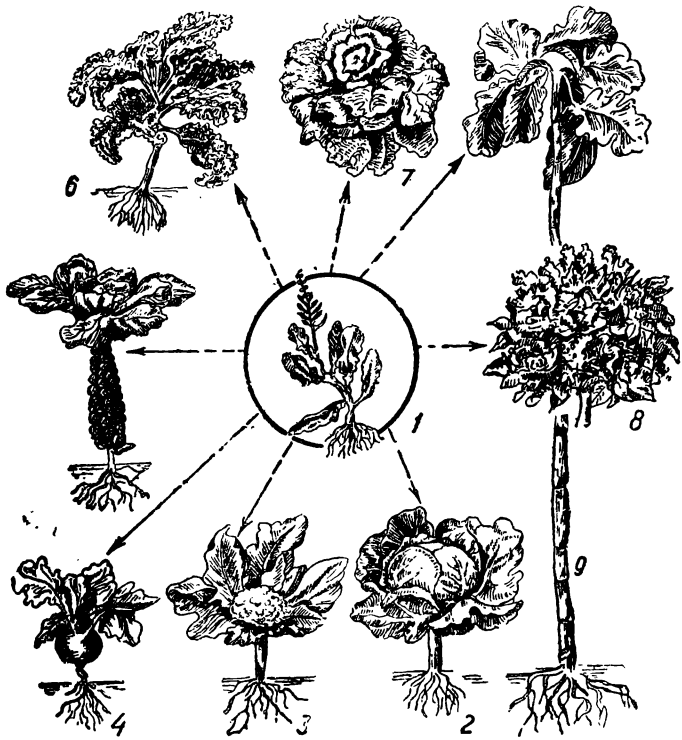


Рис. 12. Изменяемость капусты под влиянием человека.

1 — дикая однолетняя, *2* — кочанная, *3* — цветная, *4* — кольраби, *5* — брюссельская, *6* — лиственная, *7* — савойская, *8* — брокколи, *9* — кормовая.

чивостью. Правда, причины и природа индивидуальной изменчивости бывают различными и значение различных форм изменчивости для выведения пород домашних животных может быть также различным. Дарвин подверг поэтому чрезвычайно глубокому анализу явления индивидуальной изменчивости, в значительной мере предвосхитив современные исследования. В некоторых отношениях эти исследования оказались и до сих пор еще непревзойденными. Дарвин считал, что источником изменений должны быть влияния измененных условий существования. При этом «влияния на потомство могут быть или определенными, или неопределенными». Отсюда

два основных вида изменчивости: 1. Определенные или массовые вариации «когда все или почти все потомство особей, подвергавшихся известным условиям, изменяется одинаковым образом» и 2. Неопределенные или индивидуальные вариации.

Наблюдения Дарвина показали, что «неопределенная изменчивость является гораздо более обычным результатом измененных условий, чем изменчивость определенная, и, вероятно, играла более важную роль в образовании наших домашних пород. Мы видим неопределенную изменчивость в тех бесконечно разнообразных незначительных особенностях, которыми отличаются особи того же вида и которые невозможно объяснить унаследованием их от одного из родителей или от более отдаленных предков. Нередко даже резко выраженные отличия проявляются у молоди одного помета, и у семян из одной и той же коробочки. На протяжении длинных промежутков времени среди миллионов особей, выращенных в одной и той же стране, почти на одинаковой пище, появляются уклонения в организации, настолько резко выраженные, что они заслуживают названия уродств, но нет возможности провести какую-нибудь определенную черту отличия между уродствами и менее значительными изменениями. Все подобные изменения организации, крайне незначительные или более резко выраженные, проявляющиеся у многих особей, живущих вместе, могут рассматриваться как неопределенные воздействия условий существования на каждый индивидуальный организм, подобно тому, как простуда действует неопределенным

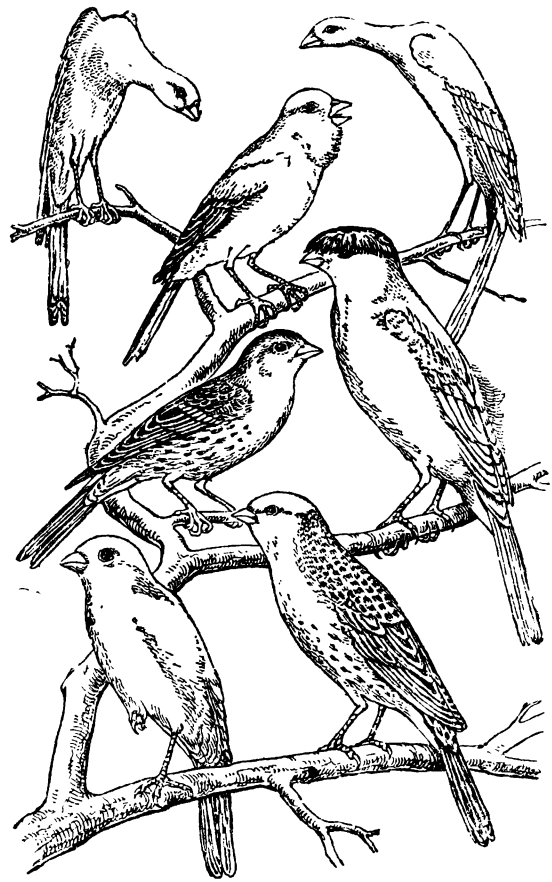


Рис. 13. Изменяемость в признаках пород домашней канарейки.

Посредине слева — дикая исходная форма (из Ромэнса.)

образом на различных людей соответственно сложению их тела или конституции, вызывая то кашли и насморки, то ревматизм или воспаление различных органов». (Дарвин).

Следовательно, в данном случае специфика реакции определяется в основном индивидуальными особенностями данной особи: «Природа условий имеет в определении каждого данного изменения подчиненное значение по сравнению с природой самого организма».

Именно эти неопределенные вариации оказываются наследственными, а само собой разумеется, что «изменение не наследственное для нас несущественно». Дарвин пришел к выводу, что при образовании пород наших домашних животных и сортов культурных растений «известная доля, но мы не знаем какая, может быть приписана определенному воздействию жизненных условий. Известное, может быть, и значительное влияние может быть приписано упражнению и неупражнению органов. Конечный результат, таким образом, оказывается крайне сложным»... «Но самой важной силой из всех причин, вызывающих изменение, было, повидимому, накопляющее действие отбора, применявшегося методически и быстро или бессознательно и медленно, но зато с более действительными результатами». (Дарвин).

Таким образом Дарвин пришел к выводу, что породы домашних животных и сорта культивируемых растений были выведены человеком путем более или менее систематического отбора. Материалом для этого отбора послужила в основном неопределенная наследственная изменчивость организмов.

ИЗМЕНЧИВОСТЬ В ПРИРОДНЫХ УСЛОВИЯХ И ТЕОРИЯ ЕСТЕСТВЕННОГО ОТБОРА

Дарвин пришел к выводу, что породы домашних животных и сорта культивируемых растений представляют результат накопляющего действия отбора индивидуальных уклонений в признаках интересующих человека. В связи с этим он высказывает предположение, что быть может сходным путем происходило образование видов и разновидностей в природных условиях. В этом случае требовалось установить наличие неопределенной индивидуальной изменчивости и у диких видов животных и растений. Кроме того гипотеза требовала приведения доказательств существования какого-то направляющего фактора, действующего аналогично отбору, практикуемому человеком.

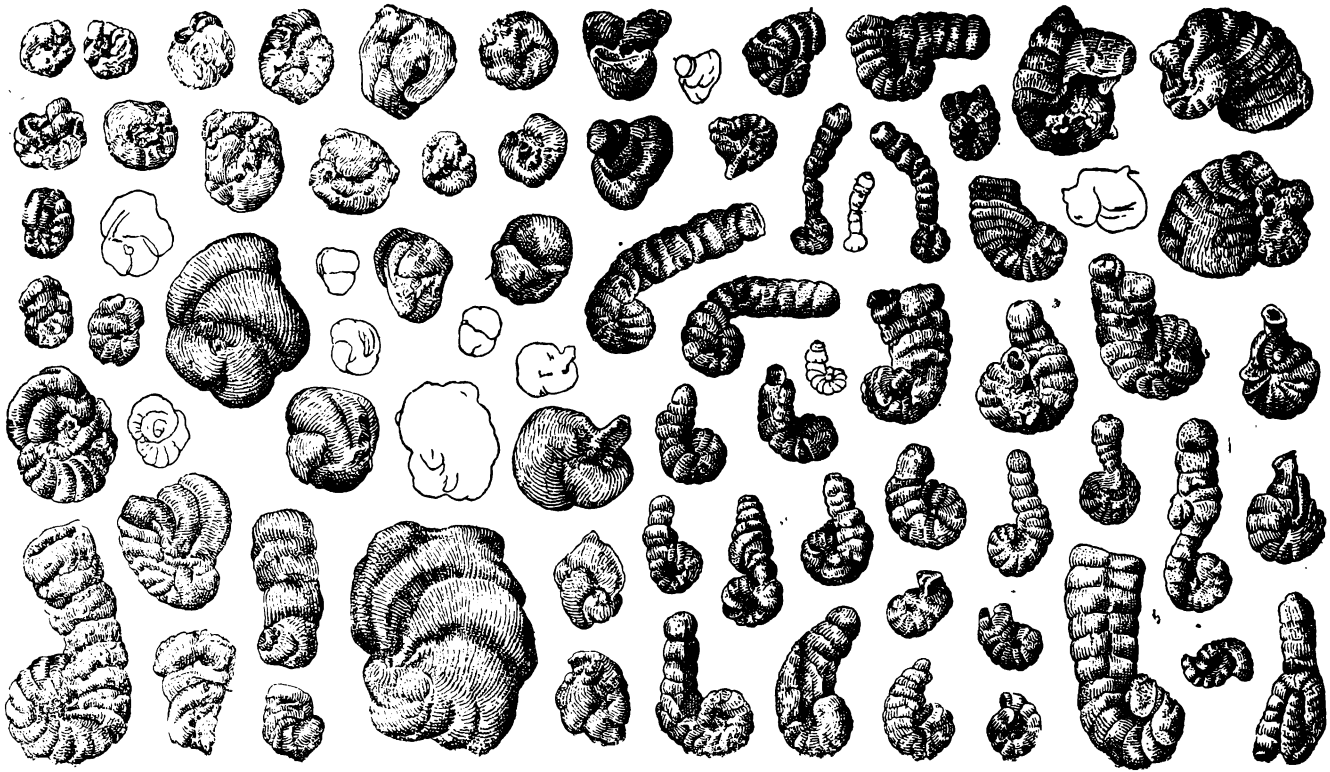
Индивидуальная изменчивость домашних животных хорошо известна каждому хозяину. Однако дикие животные одного вида на первый взгляд кажутся весьма однородными и постоянными в своих признаках. Внимательное изучение показало все же широкую изменчивость у представителей дикой фауны и флоры. Факты этого рода были хорошо известны еще Дарвину и он подчеркивает, что эти изменения захватывают различнейшие признаки организации, в том числе и самые существенные. Одна из первых сводок по изменчиво-

сти животных была сделана его сподвижником А. Уоллесом, который отмечает значительную независимость в вариациях различных частей организма. Такие изменения имеют в значительной мере «неопределенный» характер (рис. 15). Они могут быть полезны для организма, но чаще они безразличны или прямо вредны. В некоторых случаях отдельные особи одного вида обладают более постоянными отличиями от других особей и тогда обнаруживаются явления внутривидового полиморфизма. В других случаях индивидуальные вариации бывают весьма значительными и близкие виды настолько сближаются в отдельных особях, что становятся трудно разграничимыми (рис. 14). В еще большей мере это касается разновидностей, которые при наличии индивидуальных изменений оказываются связанными непрерывным рядом переходных форм. При этом теряется и критерий для распознания видов и разновидностей. Ненадежность морфологического критерия была ясна уже Бюффону и Ламарку, которые на этом основании приходили к отрицанию реальности вида. Недостаточность морфологических методов заставила прибавить к ним физиологический критерий вида. Бюффон и Кювье пытались доказать, что разновидности отличаются от видов своей неограниченной плодовитостью при скрещивании. Различные виды между собой не скрещиваются, или, если скрещиваются, то не дают плодовитого потомства. Дарвин показал, однако, что и этот критерий не имеет безусловного значения: с одной стороны, иногда особи, принадлежащие к разным ясно выраженным, т. е. несомненным видам, скрещиваются и дают плодовитое потомство и, с другой стороны, иногда разновидности, связанные всеми переходами, в своих крайних представителях между собой не скрещиваются или дают потомство с пониженной плодовитостью. В особенности интересно, что в некоторых случаях реципрокные скрещивания между двумя видами или разновидностями дают противоположный результат (потомство может быть получено лишь при оплодотворении самки одного вида самцом другого, но не при скрещивании в обратном направлении, т. е. при оплодотворении самцом первого вида самки второго).

При отсутствии твердых, безусловных критериев, приходится считаться с наличием многочисленных, «сомнительных видов». Дарвин рассматривает их как зарождающиеся виды. Этим самым он дал разрешение проблемы, давно уже смущавшей биологов-систематиков.

Чрезвычайно важным является то обстоятельство, что в природе имеются все переходы от индивидуальной изменчивости к групповой (рис. 16). Индивидуальная изменчивость сглаживает определенность границ между разновидностями и видами. С точки зрения Дарвина это становится понятным, если принять, что индивидуальные различия являются основой, на которой путем их накопления строятся различия между разновидностями, а затем и видами.

«Не подлежит сомнению, что до настоящего времени не удалось провести ясной пограничной черты между видами и подвидами, т. е. формами, которые, по мнению некоторых натуралистов, при-



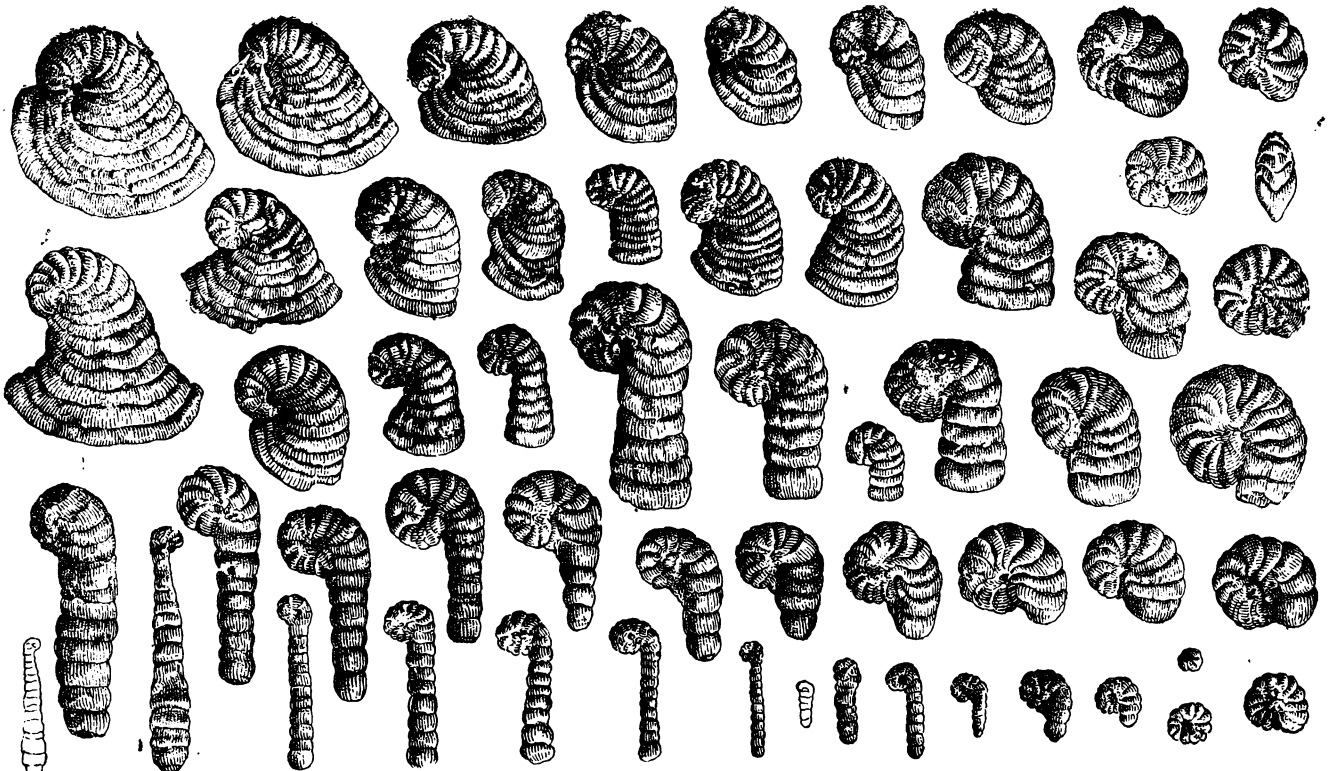


Рис. 14. Изменяемость корненожек Peneroplis в природе.

ближаются к видам, но не вполне достигают этой степени, или между подвидами и резкими разновидностями и индивидуальными различиями. Эти различия примыкают одни к другим, нечувствительно сливаясь в один непрерывный ряд, а всякий ряд производит на наш ум впечатление действительного перехода.

На основании этого я считаю индивидуальные различия, хотя они мало интересны для систематика, крайне важными для нас, так как они представляют собой первые шаги к образованию разно-

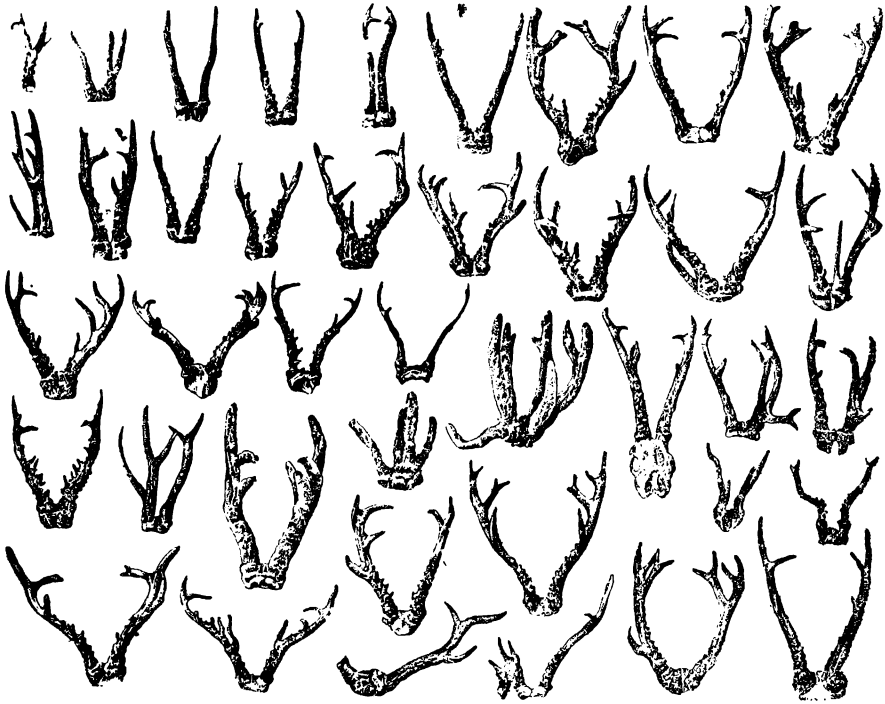


Рис. 15. Индивидуальная изменчивость рогов сибирской косули (Capreolus pygargus Pall.) в природе.

видностей, настолько незначительных, что о них, как обыкновенно полагают, не стоит даже упоминать в естественноисторических сочинениях. Разновидности, которые в некоторой степени более различаются между собой и в некоторой степени постоянны, я рассматриваю как ступени к более резко выраженным и постоянным разновидностям, а эти последние — как ступени к подвидам, а затем к видам... Ясно выраженная разновидность может быть вследствие этого названа зарождающимся видом». (Дарвин).

В пользу такой гипотезы, объясняющей возникновение новых видов в природных условиях, говорит также ряд других фактов,

установленных Дарвином. Широко расселенные, распространенные и обыкновенные виды наиболее изменчивы. Они дают многочисленные разновидности, «так как они подвергаются действию разнооб-

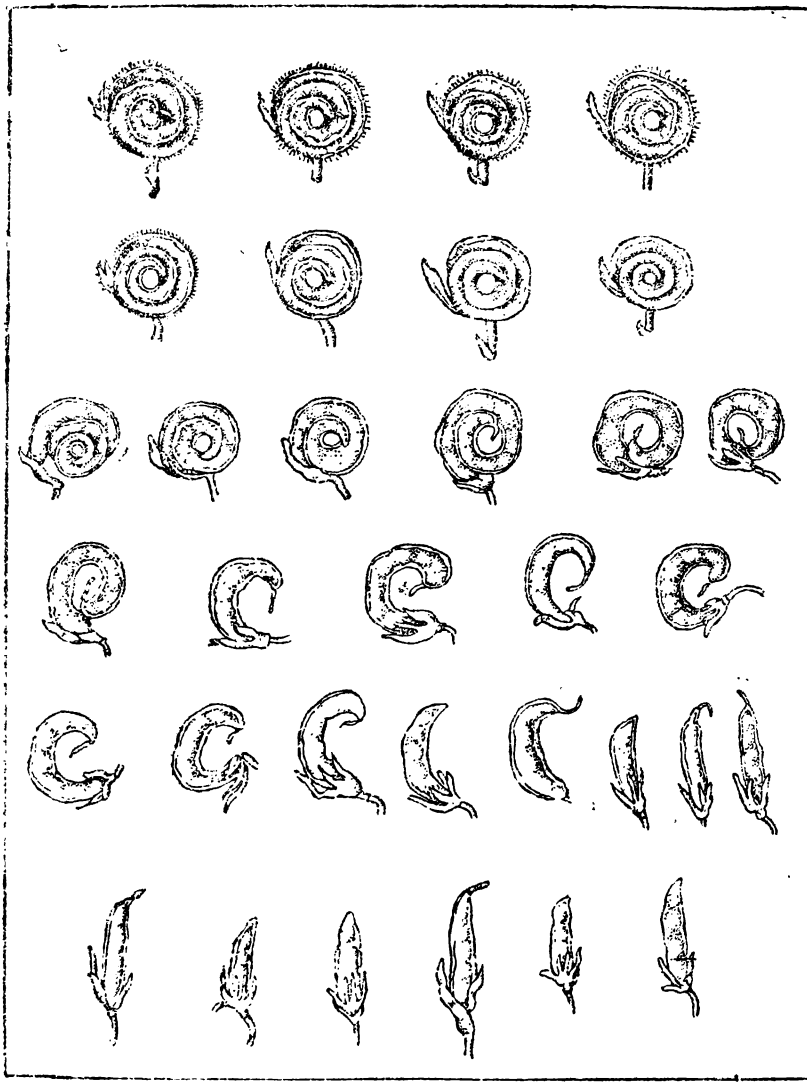


Рис. 16. Постепенные переходы между двумя видами дикой люцерны (Medicago glutinosa и Medicago falcata).

Энолого-географическое разделение крайних форм еще не привело (через вымирание промежуточных форм) к полному обособлению указанных видов.

разных физических условий и должны конкурировать с различными группами органических существ (а это обстоятельство... не менее, если не еще более, важно)». (Дарвин).

Следовательно, виды наиболее процветающие, наиболее изменчивы и находятся на пути к интенсивному образованию новых видов.

Вместе с тем в больших родах и виды обычно богаты разновидностями и межвидовые различия часто невелики. В благоприятных условиях существования малые роды разрастаются в большие при непрерывном процессе видообразования и в то же самое время продолжается и дифференциация внутри самих видов. Разновидности превращаются затем в виды, а виды получают значение новых родов. Род при этом разрастается до уровня семейства.

Неопределенная индивидуальная изменчивость является таким образом основой, материалом для образования новых форм, разновидностей и видов. При этом происходит непрерывное н а к о п л е н и е изменений в определенных направлениях. Чем же достигается такое накопление? По аналогии с искусственным отбором, производимым человеком, Дарвин создает свою теорию естественного отбора, обусловленного борьбой за существование.

«Благодаря этой борьбе изменения, как бы они ни были незначительны и от какой бы причины ни зависели, если только они сколько-нибудь полезны для особей данного вида, в их бесконечно сложных отношениях к другим органическим существам и физическим условиям жизни, будут способствовать сохранению этих особей и обычно унаследуются их потомством. Эти потомки будут в свою очередь иметь более шансов выжить, так как из многочисленных особей любого вида, периодически нарождающихся, остается в живых только незначительное число. Я назвал этот принцип, в силу которого каждое незначительное изменение, если только оно полезно, сохраняется, термином «естественный отбор» для того, чтобы указать этим на его отношение к отбору, применяемому человеком. Но выражение, часто употребляемое м-ром Гербертом Спенсером, — переживание наиболее приспособленного — более точно, а иногда и одинаково удобно». (Д а р в и н).

Термин «борьба за существование» нельзя считать вполне удачным. Во всяком случае он послужил поводом для многих недоразумений, так как нередко полагали, что Дарвин имеет при этом в виду активные формы межвидовой борьбы, т. е. само взаимное истребление одних животных другими. Борьба за существование есть непосредственное следствие увеличения числа особей при ограниченности жизненных средств. Однако не следует забывать, что Дарвин употребляет это выражение в самом широком смысле.

Теория Дарвина представляет строго логическое построение, основанное на ряде твердо установленных предпосылок. Такими предпосылками являются: 1) стремление каждого вида к беспредельному размножению («геометрическая прогрессия размножения»), при невозможности такого размножения вследствие ограниченности жизненных средств и вследствие наличия многих внешних препятствий для этого размножения (наличие врагов, паразитов, болезней и неблагоприятных физических условий); 2) изменчивость, т. е. постоянное возникновение многочисленных индивидуальных уклонений, благодаря которым отдельные особи оказываются в различном положении по отношению к другим организмам и вообще к усло-

виям внешней среды (органическим и неорганическим); хотя бы немногие указанные уклонения могут иметь характер полезных изменений, и могут обусловить переживание данных особей; 3) наследственность некоторых таких изменений. Логическим выводом из этих положений является борьба за существование (1), при которой немногие выживающие особи (в среднем из потомства каждой пары достигают зрелости и оставляют дальнейшее потомство лишь две особи в каждом поколении) оказываются отличными от уничтоженных и при том именно хоть немного более приспособленными (2). В силу наследственности эти особенности передаются потомству (3), накопляются и суммируются в этом потомстве, приводя путем «естественного отбора» к образованию новых разновидностей и видов, более приспособленных к современным условиям внешней среды. Факт существования избирательного уничтожения многочисленных особей, конечно, ничуть не умаляется в своем значении тем обстоятельством, «что все существа в значительной мере подвергаются и чисто случайному истреблению, не имеющему никакого отношения к естественному отбору». Значение имеет лишь то, что в среднем будут переживать более приспособленные особи.

Наш заяц очень хорошо защищен в сухой листве цветом своей шерсти, в которой имеются коричневые, желтые, белые и черные пигменты. Однако на снегу темная шерсть резко выделяется, и в стране с длительным снежным покровом преимущество могут получить особи, у которых зимой имеется несколько большая примесь белого цвета. В ряду поколений зимний отбор наиболее светлых особей привел к образованию зайца-беляка. Таким образом естественный отбор приводит не только к образованию новых форм, но вместе с тем и к развитию приспособлений. История развития органических форм и есть по Дарвину история развития приспособлений организма к окружающей его среде.

В борьбе за существование переживают не просто уклоняющиеся особи, а именно более стойкие, более приспособленные к данным условиям. Поэтому теория естественного отбора Дарвина является не только теорией видообразования. Она является именно всеобъемлющей теорией эволюции, так как она объясняет нам и почти непрерывный процесс усовершенствования организации и факты поразительного приспособления животных и растений к условиям их существования, в том числе к другим организмам, и исключительное многообразие органических форм. Со всем этим мы познакомимся ближе в дальнейшем.

РАСХОЖДЕНИЕ ПРИЗНАКОВ

> «Чем разнообразнее строение, общий склад и привычки потомков какого-нибудь вида, тем легче они будут в состоянии завладеть более многочисленными и более разнообразными местами в экономии природы, а следовательно, тем легче они будут увеличиваться в числе». (Ч. Дарвин)

Особое значение имеет дарвиновский принцип расхождения признаков. Он очень удачно дополняет теорию естественного отбора, объясняя процесс образования систематических группировок и возникновение перерывов между этими группировками через вымирание промежуточных форм.

Далеко не всегда одно лишь определенное приспособление может дать организму преимущества в борьбе за существование. Здесь имеют значение и разные способы добывания жизненных средств и разные препятствия, с которыми организму приходится бороться, и разные средства, при помощи которых организм защищается от одних и тех же вредных влияний.

Логика заставляет нас думать, что в борьбе с неблагоприятными физическими условиями (климата) выживают в среднем наиболее крепкие, здоровые особи; в борьбе с бактериями и паразитами — наиболее иммунные к данным видам бактерий и паразитов; в борьбе с хищниками выживают более быстрые, сильные, вооруженные (обладающие средствами активной защиты), либо лучше укрывающиеся, защищенные своими инстинктами и средствами пассивной защиты — броней, колючками, иглами, защитной окраской, ядовитостью, отвратительным вкусом или запахом и т. п.; в борьбе за пищу побеждают особи, лучше ее добывающие в данных условиях; в борьбе за свет побеждают наиболее быстро растущие растения и т. п. Вместе с тем от врагов могут спасаться и те особи, которые быстрее убегают, и те особи, которые лучше защищаются, и те, которые лучше скрываются. Наоборот, пищу могут успешнее добывать и те из хищников, которые быстрее преследуют добычу, и те особи, которые лучше подстерегают и подкрадываются, и те, которые менее заметны, и те, которые обладают более развитыми органами чувств (зрения, обоняния, слуха). Одни особи могут выжить потому, что они ловят и самых быстрых животных, другие — потому, что они одолевают и самых сильных.

Это-то и лежит в основе одного из важнейших принципов теории Дарвина — принципа расхождения признаков. Насекомые небольших островов при всяком ветре легко уносятся в море и гибнут в волнах. Наибольшие шансы выжить, т. е. не быть унесенными в море, имеют, с одной стороны, наилучшие летуны, способные противостоять действию ветра и, с другой стороны, вовсе не летающие особи. Этим определяется расхождение признаков в потомстве, приводящее к образованию крайних форм. Большинство островных насекомых действительно бескрылы (рис. 76), однако, немногие летающие насекомые имеют весьма сильные крылья. У глубоковод-

ных рыб обычные органы зрения оказываются бесполезными и они нередко атрофируются. С другой стороны, однако, преимущество могут получить рыбы с очень развитыми органами зрения (в особенности при наличии органов свечения). Североамериканские волки диференцировались на две различные формы: «... по свидетельству Пирса, в Катскильских горах, в Соединенных Штатах, встречаются две разновидности волка: одна, имеющая статьи борзой собаки и преследующая оленей, и другая, более грузная, на более коротких ногах, чаще нападающая на стада овец». (Ч. Дарвин).

Среди хищных млекопитающих выделились две прогрессивные группы. Одни хищники настигают свою жертву прыжками из-за засады, вонзаются когтями и перегрызают шейные сосуды. Это — кошки, обладающие короткими ногами, втяжными когтями и короткой пастью. Другие хищники настигают свою добычу, хватают ее и рвут на-бегу. Это — волки, обладающие длинными ногами, сильной шеей и большой пастью.

Стремление к расхождению признаков определяется по Дарвину возможностью занять наиболее разнообразные места в экономии природы. Борьба (конкуренция) между наиболее близкими формами (особями одного вида, одной разновидности) наиболее остра, так как они обладают наиболее сходными потребностями. «Но борьба, почти неизменно, будет наиболее ожесточенной между представителями того же вида, так как они обитают в той же местности, нуждаются в той же пище и подвергаются тем же опасностям» (Ч. Дарвин). Особи уклоняющиеся, т. е. расходящиеся по своим потребностям, выходят из этой борьбы и попадают в более благоприятные условия существования. Борьба между специализирующимися крайними формами ослабляется. В то же время исходная форма оказывается в наихудших условиях, так как, не специализируясь в каком-либо направлении, она вынуждена бороться со всеми лучше вооруженными конкурентами (т. е. с крайними формами). Промежуточные формы вымирают, как менее приспособленные, а переживают и увеличиваются в числе лишь наиболее резко отличающиеся друг от друга и специализирующиеся крайние уклонения. После отмирания центральной формы внутри вида, крайние формы, т. е. разновидности, превращаются в виды. Специализация и расхождение на этом, однако, вовсе не обязательно прекращается. Эти процессы могут углубляться все более, приводя к дальнейшему накоплению различий, что выражается в превращении этих видов в роды, семейства и т. д. Прогрессивная эволюция новых форм сопровождается, конечно, и дальнейшей диференциацией этих видов, родов и т. д. В результате «наибольшая сумма жизни осуществляется при наибольшем разнообразии строения».

Таким образом теория естественного отбора, совместно с принципом расхождения признаков, объясняет нам существование иерархической субординации систематических категорий, существование необычайного многообразия органических форм и прерывистый характер этого многообразия. Этот же принцип объясняет нам одно-

временное существование огромного разнообразия организмов в одной и той же местности, все ресурсы которой оказываются при этом почти максимально использованными.

3. ДОКАЗАТЕЛЬСТВА СУЩЕСТВОВАНИЯ ЭВОЛЮЦИИ

«Почему виды, которые, как предполагают, были созданы на Галапагосском архипелаге и нигде более, несут такой несомненный отпечаток сродства с видами, созданными в Америке? Ни в условиях жизни, ни в геологическом строении островов, ни в их высоте и климате, ни в пропорциональных соотношениях между различными совместно живущими классами нет ничего близко похожего на условия южно-американского побережья; на самом деле, есть даже большое различие во всех этих отношениях. С другой стороны, по вулканическому характеру почвы, по климату, высоте и размерам существует большое сходство между Галапагосским архипелагом и островами Зеленого мыса; но какое полное и абсолютное различие между их обитателями! Обитатели островов Зеленого мыса относятся к обитателям Африки, как обитатели Галапагосских островов к обитателям Америки. Подобные факты не поддаются объяснению с обычной точки зрения, допускающей независимое сотворение, тогда как, по принятому здесь воззрению, очевидно, что Галапагосские острова, по всей вероятности, получили своих колонистов из Америки, благодаря ли действующим иногда способам переноса или благодаря существовавшей некогда непрерывности суши (хотя я не верю в это учение), а острова Зеленого мыса — из Африки; хотя такие колонисты и могли испытать изменения, но принцип наследственности указывает на место их первоначального возникновения».

Ч. Дарвин

В учении Дарвина мы имеем целостную теорию, глубоко обоснованную огромным фактическим материалом. Доказательства существования эволюции у Дарвина сливаются в одно целое с доказательством правильности его теории эволюции, т. е. теории естественного отбора. Это соединение совершенно правомочно, если эта теория является единственно возможной. Поэтому и мы могли бы принять ту же систему изложения. Однако мы должны учесть и позднейшую историю учения Дарвина в буржуазных странах и тот факт, что теория естественного отбора и до настоящего времени не является общепризнанной, непрерывно извращается и является предметом острой дискуссии не только за рубежом, но частью и у нас в Союзе. Это заставляет нас рассмотреть отдельно все элементы дарвиновской теории и сконцентрировать все внимание на разборе тех положений, которые выдвигались критикой.

В виду сказанного мы остановимся сначала на доказательствах существования эволюции, поскольку они особых споров в настоящее время не вызывают. Лишь после этого, имея в своих руках ряд бес-

спорных положений, перейдем к более детальному рассмотрению теории Дарвина и всех ее элементов. Это облегчит нам критический разбор основных возражений антидарвинистов.

А. Единство мира организмов основано на общности их происхождения

В основе всего мира живых существ лежат одни и те же химические субстанции, относящиеся к группе белковых тел. Необычайно сложная и разнообразная, и вместе с тем индивидуально постоянная, белковая молекула, содержащая длинную цепь аминокислотных радикалов, обладает в живом организме способностью увеличиваться в своей массе и давать начало новым идентичным молекулам за счет усваиваемых более простых веществ окружающей среды. Энергия, необходимая для этих процессов синтеза, черпается частью из химических реакций расщепления или окисления окружающих веществ или веществ самого организма, и, в конечном счете, получается путем использования солнечной энергии (растениями). Среди белковых веществ организмов особое значение имеют наиболее сложные нуклеопротеиды, входящие в состав клеточного ядра, как его важнейшая субстанция, так называемый хроматин морфологов. У бактерий эти вещества имеются также в наличии, но только не всегда сконцентрированы в ядре, как у всех вышестоящих растений и у всех животных, а находятся в рассеянном состоянии или ядро имеет более простое строение. Все типичные растения и все животные имеют тело диференцированное. Простейшие обладают одним или несколькими ядрами в цельном протоплазматическом теле. Огромное большинство растений и животных, начиная с водорослей и кишечнополостных, имеет сложное «многоклеточное» тело, разделенное на множество элементарных единиц — клеток, состоящих из протоплазматической массы с включенным в нее ядром. Клеточное строение объединяет и растения и животных. Это сходство не является поверхностным. И у растений и у животных хроматин ядра концентрируется в определенном для каждого вида числе единиц — хромосомах. И у растений и у животных клетки обладают ограниченным ростом и по достижении предельных размеров делятся. Во время деления в клетке выявляется сложный двигательный механизм, в виде ахроматинового веретена, хромосомы занимают определенное положение звезды по экватору веретена, расщепляются, и продукты их расщепления расходятся к полюсам, давая начало дочерним ядрам (рис. 17). После такого митотического деления ядра и сама клетка делится на две. Механизм клеточного деления оказывается глубоко сходным у растений и у животных. В высшей степени сходным оказывается по своей сущности и половой процесс у растений и у животных. В особенности у низших растений, у водорослей, а также у мхов и папортников диференцировка половых продуктов и оплодотворение в высшей степени напоминают соответствующие процессы у животных.

Различия между растениями и животными достигают наибольшей степени у высших их представителей. Однако еще Дарвин показал, что такие характерные для животных жизненные проявления, как питание другими организмами, с использованием готовых белковых соединений или способность к движению, встречаются даже и у высших растений (насекомоядные растения, вьющиеся и лазающие растения). Единство мира живых существ ясно проявляется в их химическом составе, в тончайшем строении и в основных жизненных процессах.

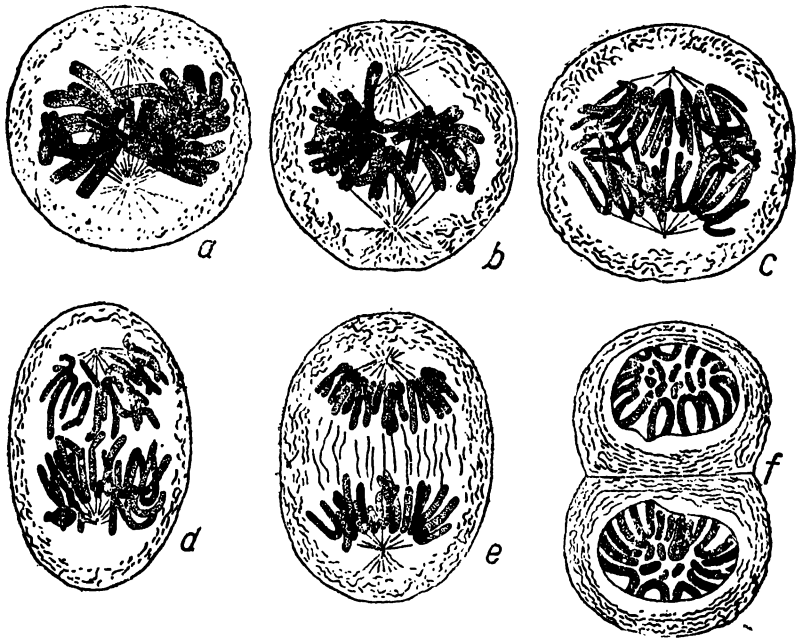


Рис. 17. Схема митотического деления клетки животного.

Процесс деления растительной клетки протекает вполне сходно (нет лишь обособленных центросом), указывая на родство основ строения животных и растений.

Еще яснее, конечно, проявляется единство строения и функций в пределах каждого из обоих крупных царств живой природы — среди растений и среди животных. В пределах этих царств наиболее глубоким сходством оказываются связанными представители одного класса растений или одного типа животных.

Объективная оценка этого сходства должна была привести и креациониста Ж. Кювье к учению о типах животного царства. Основатель современной эмбриологии К. Бэр еще глубже обосновал это учение фактами необычайного сходства ранних стадий развития зародышей животных, относящихся к одному типу (правило зародышевого сходства, см. VII, 3).

Дальнейшее развитие сравнительной эмбриологии, трудами главным образом А. Ковалевского, показало, однако, большое сходство

наиболее ранних стадий развития вообще у всех многоклеточных животных. Единство мира животных подчеркивается общностью ранних стадий дробления, стадий бластулы и гаструлы (рис. 18). Э. Геккель использовал эти факты для построения своей известной теории Гастреи, по которой все многоклеточные животные произошли от общих предковых форм, построенных, подобно современным низшим кишечнополостным (гидра), из двух клеточных слоев, ограничивающих первичную пищеварительную полость и первичное ротовое отверстие.

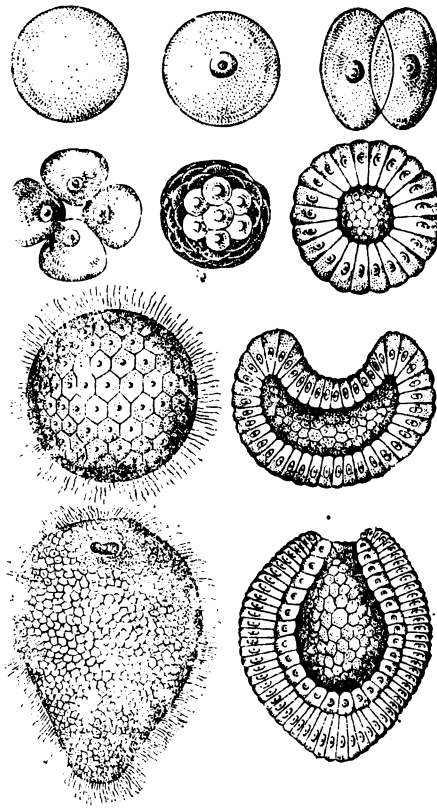


Рис. 18. Ранние стадии индивидуального развития многоклеточного животного (кораллового полипа Monoxenia darwinii, по Геккелю).

Стадии морулы («тутовой ягоды»), однослойного пузырька — бластулы и двуслойного бокала—гаструлы, повторяются в той или иной форме у всех сложных животных, явно указывая на общность их происхождения.

В самом деле, трудно объяснить это сходство иначе, как общностью происхождения всех многоклеточных животных и даже всех живых существ вообще.

Что сходство близких организмов выражается не только в их строении и функциях, а имеет гораздо более глубокое значение истинного родства, видно в особенности хорошо по некоторым кровяным реакциям. Уже давно был установлен вред переливания крови от одного животного к другому, которое нередко приводило к смерти при введении заметного количества чуждой крови. При введении в кровь незначительного количества крови или чуждых белков в крови животного образуются защитные вещества различного рода (гемолизины, растворяющие чуждые кровяные тельца, агглютинины, склеивающие их, и преципитины, осаждающие чуждые белковые тела). Для нас здесь особенно интересны преципитины, вызывающие реакции осаждения. Преципитины, образующиеся, например, в сыворотке кролика, при введении в его кровь некоторого количества крови или кровяной сыворотки шимпанзе, обладают свойством осаждать белки из сыворотки шимпанзе при прибавлении к сыворотке иммунизированного таким образом кролика. Интенсивность реакции осаждения может быть измерена объемом получающегося осадка. Оказывается эта реакция специфична по отношению к белкам шим-

панзе. Однако эта специфичность не строго ограничена. Реакция получается и при приливании кровяной сыворотки гориллы или оранга к сыворотке иммунизированного кролика. Она получается и при приливании сыворотки человеческой крови. Объем осадка при этом меньший чем при приливании кровяной сыворотки шимпанзе, против которой получен иммунитет. Реакция удается и с мелкими обезьянами Старого Света, однако объем осадка оказывается значительно меньшим. Наконец, совершенно ничтожная реакция может быть получена и с кровяной сывороткой обезьян Нового Света. Одним словом, реакция ослабевает при переходе к более отдаленным организмам. Сама ее возможность указывает на биохимическую близость белковых тел. Интенсивность реакции осаждения дает одно из объективных мерил самой интимной близости биохимической характеристики организмов. Как метод для оценки родственности организмов, подобные белковые реакции оказываются применимыми и к растениям. Устанавливаемая этими методами биохимическая близость организмов может быть рассматриваема как реальное их родство с еще большим основанием чем иные виды сходства. Для животных это в буквальном сысле «кровное» родство организмов.



Рис. 19. Euglena viridis.

Представитель биченосцев, обладающих глазным пятном и соединяющих в себе признаки автотрофных зеленых растений со способностью заглатывать органический пищевой материал и переваривать его подобно животным.

Промежуточные формы

Единство органического мира подчеркивается также существованием организмов, занимающих промежуточное положение между крупными их систематическими подразделениями. В царстве протистов мы знакомимся с многочисленными формами организмов, занимающих промежуточное положение между растениями и животными. В особенности некоторые представители биченосцев могут быть с равным основанием отнесены и к водорослям и к простейшим животным. Нередко они обладают хлоропластами и способны ассимилировать углерод, подобно растениям, и одновременно обладают органами движения — жгутиками, органами чувств — глазными пятнышками и даже ротовым отверстием и способностью подобно животным захватывать внутрь плотный органический питательный материал. Таковы различные Volvocales, представители Chlamydomonas, Euglena (рис. 19) и другие. И между типами животного царства нет той пропасти, которую постулировал их основатель — Ж. Кювье. Известен ряд организмов, занимающих довольно неопределенное положение в системе, совмещающих в себе характерные черты различных типов. Так,

например, ползающие ктенофоры — Ctenoplana Kowalevskii, Coeloplana Metschnikovi (рис. 20) и сидячая Tjalfiella tristoma обнаруживают ряд признаков, сближающих их с плоскими ресничными червями (Turbellaria) — ветвящиеся гастральные каналы, ресничный покров на брюшной поверхности (при этом рудиментарные весельные пластинки погружаются глубоко в кожу). Первичнотрахейные виды Peripatus (рис. 21) — хотя и относятся к типу членистоногих, но обладают рядом признаков, сближающих их еще с кольчатыми червями. Гомономная сегментация хорошо выражена как в наружной кольчатости, так и в метамерном расположении примитивных пучков трахей, открывающихся метамерными же стигмами. Конечности Peripatus, хотя и членистые, но имеют вид коротких выростов, напоминающих еще параподии кольчецов. Наибольшее значение имеет, однако, то обстоятельство, что первичнотрахейные обладают типичными для аннелид метамерными выделительными канальцами — нефридиями. Переходное положение занимает и мечехвост Limulus (рис. 22 и 23), ракообразное весьма близкое по своему строению к паукообразным.

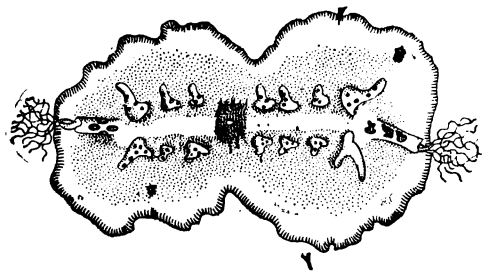


Рис. 20. Coeloplana metschnikovi.

Плавающий гребневик, соединяющий в себе наравне с признаками кишечнополостных животных и некоторые признаки плоских червей. Такие формы указывают на путь вероятного образования низших червеобразных животных.

Еще интереснее кишечнодышащие. Хотя они в настоящее время относятся чаще к хордовым животным, но обладают рядом признаков, сближающих их с червеобразными и в особенности с иглокожими. Общая червеобразная форма тела Balanoglossus (рис. 24) и разделение его целомической полости на три последовательных отдела (соответствующих хоботку, ошейнику и туловищу) сближают его с некоторыми «олигомерными» червями. Однако личиночная форма — tornaria (рис. 25) до такой степени сходна с личинками иглокожих, что в их родстве не может быть никаких сомнений. Сходство увеличивается еще аналогичной судьбой передней цело-

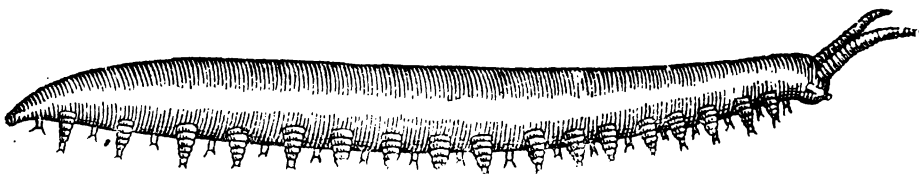


Рис. 21. Peripatus laurocerasus.

Первично-трахейное животное, соединяющее в себе признаки высших червей (кольчецов) и членистоногих.

мической полости, которая развивается у Balanoglossus как непарная полость хоботка, открывающаяся наружу порой, через которую она может наполняться водой. Хоботок при этом набухает и превращается в плотный орган, помогающий животному зарываться в песок. У иглокожих асимметрично развитая передняя полость дает начало воднососудистой системе, сообщающейся посредством поры каменистого канала с внешней средой. Воднососудистая система наполняется водой, перемещением которой могут набухать и выдвигаться своеобразные локомоторные органы — амбу-

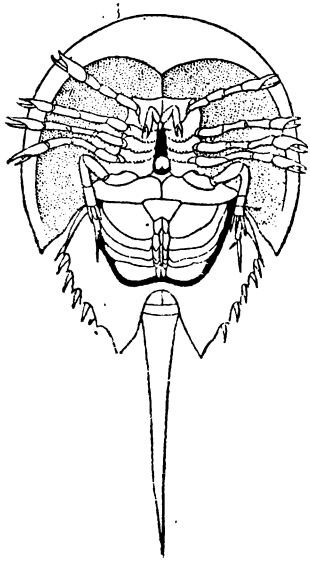


Рис. 22. Мечехвост — Limulus polyphemus.

Своеобразный представитель членистоногих, занимающий вместе с ископаемыми ракоскорпионами промежуточное положение между древнейшими ракообразными и паукообразными.

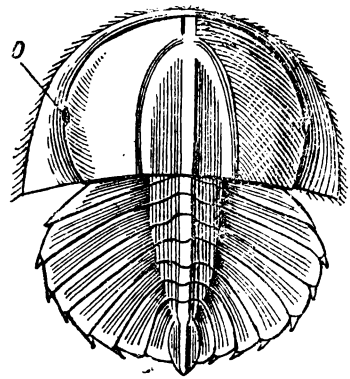


Рис. 23. Личинка мечехвоста.

Сходна по внешности с ископаемыми трилобитами и вполне отвечает известным стадиям их развития. *О* — глаз.

лякральные ножки. Наличие этой системы представляет одну из наиболее характерных, нигде более не встречающихся, особенностей типа иглокожих. И только у кишечнодышащих передняя полость целома

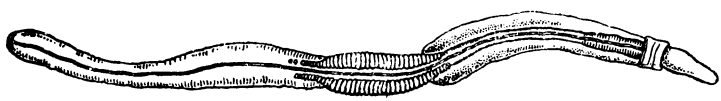


Рис. 24. Balanoglossus.

Червеобразное животное, занимающее промежуточное место между малощетинистыми червями, иглокожими и хордовыми животными и указывающее на существование между ними родственных связей.

превращается в сходный, хотя и гораздо более простой «гидроцель». Нередко поэтому кишечнодышащих объединяют вместе с иглокожими в тип Ambullacralia. С другой стороны, однако, их родство с хор

довыми также не возбуждает никаких сомнений. Кишечнодышащих связывает с хордовыми прежде всего общность строения дыхательной системы. Так же как у хордовых, у них дыхательный аппарат представлен системой жаберных щелей, сообщающих глоточную область с внешней средой. Через эти щели проводится непрерывный ток воды, входящий через ротовое отверстие. Устройство дыхательного аппарата, и даже его скелет, в высшей степени сходны с устройством жаберного аппарата низших хордовых животных — оболочников и ланцетника. Сходны у них и приспособления к пассивному питанию — в брюшной части глотки имеется мерцательный покров, вызывающий ток слизи, направленный вперед, навстречу входящему току воды. К этой слизи пристают оседающие из воды планктонные организмы и частицы детрита, и переносятся затем вдоль спинной стенки глотки назад в кишечник. Это устройство напоминает строение несколько более дифференцированного поджаберного желобка — эндостиля низших хордовых. У Balanoglossus имеется также слепой выступ спинной стенки кишечника, направленный вперед, в область хоботка, который сравнивают с зачаточной хордой. Еще важнее, однако, то обстоятельство, что в пределах довольно примитивной нервной системы имеется один участок совершенно своеобразного строения. Именно, вдоль спинной стенки ошейника ствол нервной ткани имеет трубчатое строение. Это составляет (так же как и присутствие внутреннего жаберного аппарата) исключительную, нигде более не встречающуюся, особенность строения всех хордовых животных.

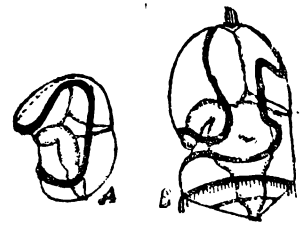


Рис. 25. Личиночные формы кишечнодышащих (Balanoglossus).

A — диплеуруда, вполне подобная диплеуруле иглокожих; *B* — торнария, построенная также по типу личинок иглокожих.

Таким образом, кишечнодышащие, особенно в лице их типичного представителя — Balanoglossus и близких к нему форм, занимают несомненно промежуточное положение между разными типами животного царства. Balanoglossus по своему строению и развитию является вполне реальной и несомненной связью между хордовыми, иглокожими и червеобразными организмами. Существованием таких форм убедительно доказывается единство животного мира, и трудно объяснить это единство как-либо иначе, чем существованием настоящего родства между ними, т. е. общностью их происхождения.

В свое время Ламарк ввел в науку, вполне затем укоренившееся, понятие беспозвоночных животных, противопоставив всех низших животных высшим — позвоночным животным, обладающим высоко диференцированным внутренним скелетом, опирающимся на продольную членистую ось — позвоночник. И вот, исследования А. Ковалевского показали, что типичные, казалось бы, беспозвоночные — сидячие, мешковидные асцидии, которых ранее нередко сближали с моллюсками, развиваются весьма сходно с низшими позвоночными (рис. 26). Из яиц асцидий развивается свободно пла-

вающая личинка, построенная в основном по тому же плану, как и позвоночные животные (рис. 27). Она обладает продольной осью внутреннего скелета — упругой хордой, подобно зародышам всех позвоночных. Со спинной стороны от этой оси помещается трубчатая центральная нервная система, полость которой впереди расширена в желудочек головного мозга, снабженного глазком и отоцистом. С брюшной стороны в целомической полости помещается кишечник, передний глоточный отдел которого прорезан рядом жаберных щелей, служащих дыхательным аппаратом. В брюшной стенке глотки имеется эндостиль, в качестве органа пассивного питания. По бокам от хорды у личинки имеется даже метамерно расчлененная мускулатура. Такая личинка обнаруживает совершенно поразительное сходство с личинкой ланцетника, который в то время считался низшим позвоночным животным (рис. 28). Однако весьма велико и сходство с личинкой круглоротых, у которых, кроме того, развивается в качестве органа пассивного питания такой же эндостиль, как у ланцетника и у личинок асцидий. На основании этих исследований пришлось всю группу беспозвоночных оболочников присоединить к позвоночным и дать им всем новое наименование типа хордовых животных.

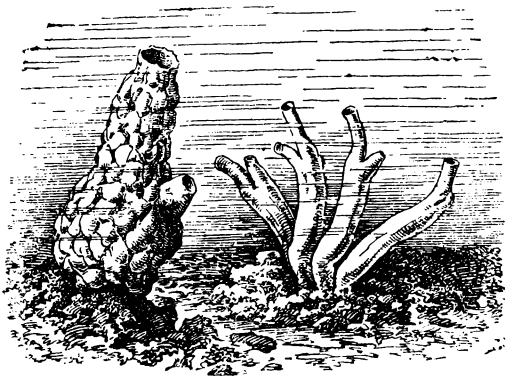


Рис. 26. Взрослые асцидии (Phallusia mammilata, слева, и Ciona intestinalis).

Беспозвоночные животные, сходные по своему индивидуальному развитию с позвоночными животными.

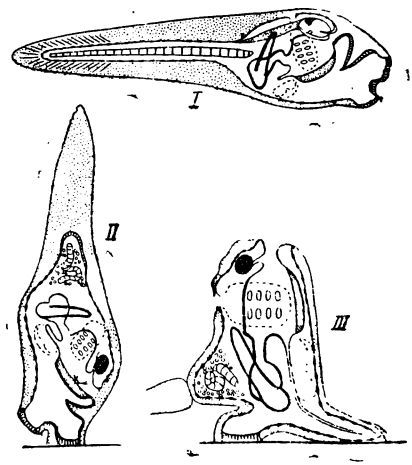


Рис. 27. Свободноплавающая личинка асцидии *(I)* и ее превращение *(II)* в сидячую асцидию *(III)*.

Единство органического мира подчеркивается не только общностью основных принципов организации и индивидуального развития и существованием промежуточных форм, связывающих царство растений с царством животных, а также отдельные типы животного царства между собой. Еще яснее видна связь между классами как растительного, так и животного царств, между отрядами, а тем более

между семействами и более мелкими систематическими подразделениями. Мы ограничимся лишь немногими примерами, относящимися к типу хордовых животных. Между классами рыб и амфибий настоящих переходов в современной фауне нет, однако все же имеются организмы, обладающие до известной степени промежуточным характером. Таковы двоякодышащие рыбы (рис. 29), обладающие легкими и употребляющие свои парные конечности в качестве органов опоры при ползании по дну водоемов и передвижении среди водорослей. У двоякодышащих кровеносная система весьма похожа на кровеносную систему амфибий (легочное кровообращение, частичная редукция жаберного кровообращения, брюшная вена и редукция кардинальных). То же самое относится, в несколько меньшей мере, и к кистеперым рыбам (легкие с их кровообращением, функция и строение парных конечностей). Наконец, у личинок двоякодышащих, а также у личинок кистеперых рыб, имеются наружные жабры, напоминающие наружные жабры личинок амфибий. В ископаемой фауне известны формы, позволяющие установить еще более тесную связь между рыбами и амфибиями.

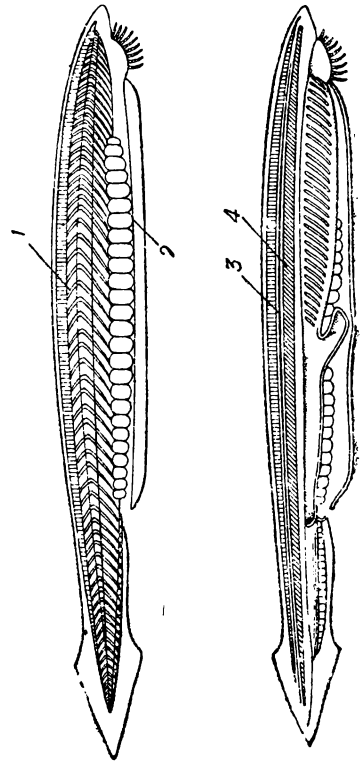


Рис. 28. Схема строения ланцетника (Amphioxus lanceolatus), как современного представителя низших хордовых животных.

1 — миомер; *2* — половые железы; *3* — нервная трубка; *4* — хорда.

Палеонтологические данные (как будет показано в дальнейшем) позволяют также перебросить совершенно ясные мосты между амфибиями и рептилиями, между рептилиями и птицами, а также между рептилиями и млекопитающими. Среди последних и в современной фауне име-

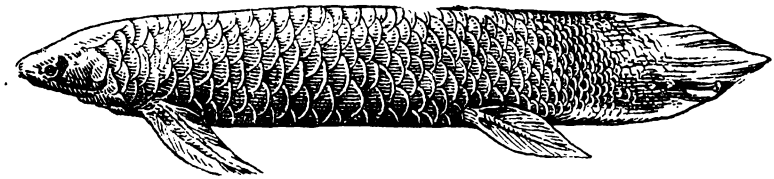


Рис. 29. Двоякодышащая рыба (Ceratodus forsteri).

Представитель группы, весьма распространенной в палеозойских отложениях. Она соединяет в себе признаки организации типичных рыб и низших наземных позвоночных — амфибий.

ются еще яйцекладущие формы с клоакой и с невполне постоянной температурой тела — однопроходные (ехидна и утконос), как низшие представители млекопитающих, обладающие лишь зачаточными млечными железами. Имеются промежуточные формы и между отрядами и подотрядами млекопитающих. Так, например, лазающее насекомоядное тупайя (Tupaja) столь сходно с приматами, что многими современными авторами рассматривается как низший представитель последних (рис. 30). Среди полуобезьян одна форма — долгопят (Tarsius) занимает обособленное положение по некоторым весьма важным признакам высшей организации (например, наличие дисковидной плаценты), так что может рассматриваться и как низший представитель обезьян (его неправильно пытались даже сблизить



Рис. 30. Скелет лазающего насекомоядного Tupaja:
Тупайя по многим признакам организации может быть в равной мере отнесена и к низшим приматам.

с непосредственными предками человека). Все это показывает отсутствие жестких граней между подразделениями органического мира и подчеркивает единство его организации, что не вяжется с верой в самостоятельное возникновение каждого вида организмов, но является естественным результатом единства их происхождения.

Своеобразие таксономического распределения организмов

Если бы мы попытались изобразить графически существующее многообразие организмов на листе бумаги, выражая их организационную близость условно близостью расположения точек, соответствующих отдельным видам, то мы были бы поражены своеобразием распределения этих точек (видов). Они расположились бы естественными группами (сближенных точек), соответствующими родам организмов (рис. 31). Эти группы в свою очередь были бы собраны в пучки, соответствующие семействам. Последние группировались бы в естественные сгущения пучков (семейств), соответствующие отрядам и т. д. Одним словом мы имели бы ясное графическое выражение иерархической субординации систематических подразделений, при котором каждая высшая таксономическая единица (например, класс)

составляется из группы ниже стоящих единиц (например, отрядов), сходных между собою больше, нежели с какой бы то ни было иной равноценной группой (отрядом) другой высшей единицы (класса).

Это своеобразное распределение организмов совершенно не вяжется с верой в независимое сотворение отдельных видов организмов (если только не предполагать, что воля творца была связана необходимостью творить организмы по иерархически подчиненным планам организации, что означает тавтологию, т. е. отказ от всякого объяснения). Наоборот, эти соотношения становятся совершенно понятными с точки зрения единства происхождения, т. е. кровного родства всех организмов, при котором все таксономические подразделения являются отражением основных этапов реального исторического расхождения признаков. Упомянем тут же, что распределение организмов, показывающее родственные их связи, находит совершенно естественное объяснение именно с точки зрения дарвиновской теории, являясь одним из ее весьма солидных подтверждений.

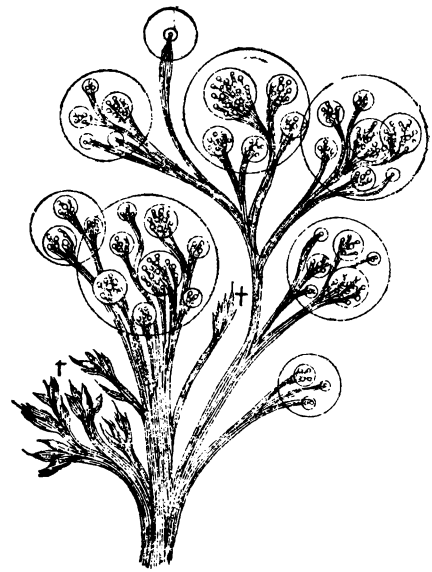


Рис. 31. Таксономическое распределение организмов.

Сходные виды группируются вместе, образуя роды. Роды группируются в не менее естественные семейства. Известное число сходных семейств образуют отряды и т. д. На схеме показано распределение видов и родов в 8 современных семействах одного отряда. Одно семейство находится на пути к вымиранию и представлено лишь одним родом с одним видом. Такое соподчинение таксономических групп выражает различные степени родства организмов, что показано на схеме последовательным ветвлением родословного древа. † означает несколько вымерших ветвей.

Если представить себе родословное древо живых существ в горизонтальном разрезе соответствующем современной или какой-либо предшествующей геологической эпохе, то отдельные ее ветви покажутся в виде точек, расположенных как раз таким образом, как это показано на нашем графике.

Значение систематических подразделений, как показателей родства организмов

Распределение организмов по сходству их строения указывает на объективное существование иерархически соподчиненных естественных группировок. Между всеми систематическими единицами имеются действительно перерывы. Между высшими единицами эти перерывы более значительны, чем между ниже стоящими, т. е., как было сказано, между равноценными единицами (например, родами),

внутри ближайшей высшей единицы (семейства) сходство больше, чем между теми же единицами (родами), принадлежащими к различным высшим единицам (семействам). Существование отдельных форм промежуточного характера, объединяющих признаки различных таксономических единиц, о значении которых мы выше говорили, не противоречит сказанному. Между различными систематическими единицами имеются все же вполне реальные грани. Существование этих граней также не противоречит представлению об общности происхождения различных организмов. Если представить себе родословное древо организмов, то отдельные ветви, в современную или иную данную эпоху (т. е. поперечные разрезы через эти ветви), оказываются в виде вполне обособленных и быть может даже резко отличающихся друг от друга единиц. Однако в прошлые эпохи обязательно когда-то был момент, когда эти ветви едва только обособлялись друг от друга или от общего ствола близко родственных форм. Обособленность систематических подразделений не дана извечно, а развилась постепенно, по мере исторического расхождения признаков, среди организмов, произошедших ранее из единой и однородной группы живых существ.

Чем ниже систематическая единица, тем более сходны принадлежащие к ней организмы. Это сходство особенно велико между особями, принадлежащими к одному виду. Оно здесь достигает не только максимальной морфологической, но и наибольшей физиологической близости. Вместе с тем мы устанавливаем в данном случае и нечто принципиально новое, не встречающееся между особями, принадлежащими к разным видам. Разные особи одного вида постоянно скрещиваются между собой и в их потомстве соединяются воедино признаки родительских особей. Это скрещивание всегда поддерживает значительную о д н о р о д н о с т ь населения. Между особями, принадлежащими к разным видам, подобное скрещивание возможно лишь в виде исключения и практически не имеет никакого значения. Грани между различными видами всегда вполне реальны. Однако и здесь мы должны отметить, что в процессе исторического расхождения признаков всегда можно отметить момент первого обособления видов друг от друга и в этот момент становления граница между ними сглаживается. Момент возникновения новых видов, когда их обособление еще едва лишь намечается, когда они лишь начинают становиться вполне реальными и ясно отграниченными систематическими единицами, может, конечно, упасть и на нашу современную эпоху. Такие виды систематики называли «сомнительными» видами. В этом случае мы присутствуем при самом процессе видообразования. Установление таких исторических моментов становления новых форм имеет особое значение для эволюционной теории. Не случайно Дарвин отметил «происхождение видов» в самом заглавии своей бессмертной книги.

Вид является поэтому важейшей систематической категорией. Ограниченность его существования во времени, его возникновение из другого вида, его слияние с ним в прошлом и его растворение

в новых видах, по мере дальнейшей дифференциации, в будущем и в какой мере не подрывает реальности его обособления, как естественной группы весьма сходных и совместно размножающихся, т. е. скрещивающихся между собой особей. Вид, как объективно существующая единица, имеет свое начало и имеет свой конец. И начало и конец, совпадающий с началом новых видов, являются важнейшими, узловыми точками эволюционного процесса, в которых особенно ярко выражается его творческий характер.

Начальные этапы видообразования отмечаются внутривидовой дифференциацией — образованием «разновидностей», т. е. мелких подразделений: подвидов, географических рас, экологических, сезонных форм или иногда даже небольших местных популяций. Значение этих малых подразделений уже давно служило предметом дискуссии. Еще Линней умел их различать. Однако, как Линней, так и другие креационисты, не придавали им большого значения, рассматривая их как временный результат модифицирующего влияния уклоняющихся факторов (климата и локальных особенностей почвы, питания и т. п.).

Проводилось принципиальное различие между видами, которые сотворены как самостоятельные организмы, и разновидностями тех же видов, как непрочными результатами их видоизменения. Между видами не может быть, по взглядам креационистов, никакой связи, никаких переходов, никаких физиологических соотношений. Наоборот, между разными разновидностями в пределах вида не может быть реальных различий по существу. По взглядам креационистов только вид имеет реальное существование и притом неизменность во времени. Все другие систематические единицы совершенно искусственны.

На самом же деле все конкретные систематические единицы имеют реальное существование как естественные группировки организмов в данную эпоху. Вместе с этим Дарвин показал их изменчивость и ограниченность существования во времени. Этому не противоречит то обстоятельство, что большинство систематических категорий оценивается, т. е. возводится в тот или иной ранг, на основании субъективных моментов. Ту конкретную естественную группу, которую один автор называет семейством, нередко другой автор с неменьшим основанием принимает за большой род и т. п.

Дарвин положил много труда на доказательство отсутствия принципиальных различий даже между основной и наиболее определенной единицей — видом и его более мелкими подразделениями — разновидностями (подвидами). Этот факт в особенности важен потому, что в корне подрывает представления креационистов.

Ненадежность морфологических критериев вида и разновидности была известна уже давно и поэтому еще Ж. Кювье настаивал на значении физиологического критерия — скрещиваемости и полной плодовитости потомства, полученного от любых особей в пре-

делах вида. Однако Дарвин ясно показал, и позднейшие исследования лишь подтвердили это, что и этот критерий не имеет безусловного значения. Иногда и особи, принадлежащие к разным несомненным, морфологически ясно обособленным видам, не только скрещиваются меж собой, но и дают вполне плодовитое потомство. Теперь

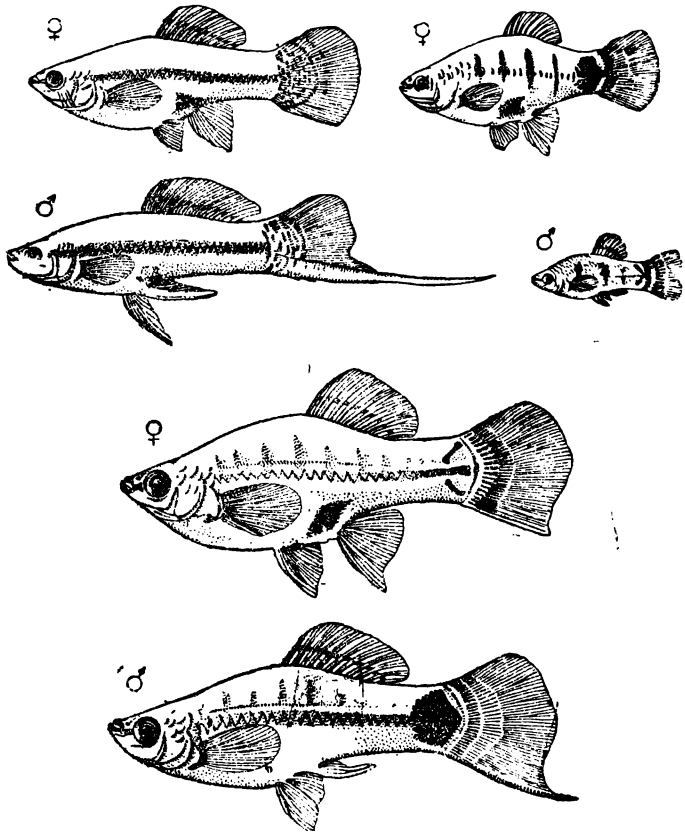


Рис. 32. Плодовитые межродовые гибриды карпозубых живородок.

Вверху слева — самка и самец Xiphorhorus; справа — Platypoecilus; внизу — гибриды первого поколения (самка и самец).

известны не только межвидовые, но и межродовые гибриды, которые оказались вполне плодовитыми (рис. 32). Таковы зубробизоны (в Аскания-Нова), гибриды между яком (♀) и рогатым скотом (♂), гибриды между некоторыми лососевыми рыбами и т. д. Еще чаще удавалось получить плодущее потомство от растительных межвидовых и межродовых гибридов (рис. 33). Как на особенно замечательные примеры отдаленных гибридизаций можно сослаться на плодущие гибриды между редькой и капустой, на гибриды между

черемухой и черешней, между персиком и диким миндалем (Мичурин), на плодущие пшенично-ржаные (Державин) и пшенично-пырейные (Цицын) гибриды.

С другой стороны, однако, иногда и разновидности плохо скрещиваются, и известны случаи полной стерильности разных форм внутри вида.

У растений известны и специальные приспособления, устраняющие возможность самоопыления (гетеростилия). При этом в одной и той же популяции имеются две формы, внутри каждой из которых опыление оказывается невозможным.

Условность физиологического критерия вида особенно убедительно доказывается тем, что в некоторых случаях реципрокные скрещивания дают противоположный результат. Так, например, при опылении «ночной красавицы» Mirabilis jalapa ♀ пыльцой Mirabilis longiflora ♂ можно легко получить потомство. Можно было бы на этом основании принимать их за разновидности. Однако при обратном направлении скрещивания Mirabilis jalapa ♂ на Mirabilis longiflora ♀ потомства не получается. На этом основании их следует отнести к разным видам. Один и тот же критерий дает таким образом противоречивый результат и это лучше всего показывает ненадежность его изолированного применения.

Между разновидностью и видом нет вполне принципиальных и безусловных различий, они различаются между собой лишь по степени расхождения. Это объясняется тем, что в самом деле разновидность переходит в вид. Разновидность есть зачинающийся вид, а вид есть вполне оформившаяся и более резко обособившаяся разновидность. Прогрессирующая разновидность со временем приобретает значение хорошего вида.



Рис. 33. Гибрид (посредине), полученный в результате скрещивания пшеницы и ржи.

Возможность межвидовой и даже межродовой гибридизации указывает на существование реального родства организмов, относящихся к различным видам.

Другие доказательства видообразования

Кроме фактов наличия переходов между некоторыми видами и невозможности установления безусловного критерия для распознавания видов и разновидностей, имеются и другие косвенные доказательства существования процесса видообразования. Ч. Дарвин собрал много фактов такого рода. Он обратил особое внимание на то обстоятельство, что виды, представленные большим числом особей, обыкновенные и широко расселенные, обнаруживают наибольший полиморфизм, более или менее явно показывая распад на местные формы — подвиды. С другой стороны, виды бедные особями, ограниченные в своем распространении, представляются более однородными — не обладая достаточными преимуществами они не в состоя-

нии. конкурировать с более распространенными видами, а вместе с тем и не могут образовать новые формы.

«Альфонс де Кандоль и другие показали, что растения, широко расселенные, обыкновенно образуют разновидности; этого можно было ожидать, так как они подвергаются действию разнообразных физических условий и должны конкурировать с различными группами органических существ (а это обстоятельство, как увидим далее, не менее, если не еще более, важно)».

«Но мои таблицы показывают далее, что в любой ограниченной области виды наиболее обыкновенные, т. е. представленные наибольшим числом особей, и виды, наиболее широко разбросанные в пределах своей области (а это условие совершенно отлично от широкого ареала распространения, а в известном смысле и от обыкновенности вида), — что эти виды всего чаще производят разновидности, достаточно резко выраженные, чтобы быть отмеченными в ботанических работах. Значит, именно виды, наиболее процветающие, или, как их можно назвать, господствующие, — те, которые широко расселены, наиболее широко рассеяны по своей области и наиболее богаты особями, — чаще всего дают начало хорошо выраженным разновидностям, или, с моей точки зрения, зарождающимся видам». «...виды редкие будут во всякий данный период времени изменяться и совершенствоваться медленнее и в жизненной борьбе будут побеждены изменившимися и усовершенствовавшимися потомками видов обыкновенных». (Ч. Дарвин).

Соответственно и виды больших родов оказываются более дифференцированными, чем виды малых родов, «так как всюду, где уже образовалось много близких видов (т. е. видов одного рода), должно, как общее правило, еще продолжаться образование новых разновидностей, или зарождающихся видов. Где растет много взрослых деревьев, мы ожидаем найти и много поросли. Где образовалось много видов одного рода путем изменений, там обстоятельства благоприятствовали и, можно ожидать, продолжают в общем благоприятствовать этим изменениям». В качестве конкретного примера можно было бы привести байкальских бокоплавов (рис. 126), которые представлены большим числом эндемичных родов (32), с очень большим числом видов (более 200) и значительным числом подвидов. Очевидно, после образования Байкала бокоплавы нашли здесь благоприятные условия и сильно размножились. «Господствующая» форма дифференцировалась, дала начало многим видам, которые распадались дальше, преобразовывались в роды, а новые виды продолжают и далее диференцироваться, образуя подвиды и экологические формы.

Точно так же в больших родах виды представляют более близкие степени родства, скучены вокруг других видов и этим напоминают еще разновидности. Вместе с тем виды, связанные близким родством с другими видами, имеют обычно, подобно разновидностям, ограниченное распространение.

Все это понятно, если виды были прежде разновидностями. Крупные виды с их разновидностями во многом напоминают роды с их

видами, так как и в самом деле крупные виды находятся на пути преобразования в роды.

Гомология органов, как одно из дальнейших выражений реального родства организмов

Сходство органов животных (принадлежащих к одному и тому же типу), выражающееся в их положении, соотношениях с другими органами, в общем плане строения и в развитии из сходного зачатка зародыша, уже давно обращало на себя внимание исследователей, совершенно независимо от каких-либо теорий происхождения живых существ. Ж. Сент-Илер называл такое сходство аналогией, а Р. Оуен ввел для него современный термин — гомология органов. При господстве креационистских представлений такое сходство не могло иметь разумного объяснения. В нем видели лишь одно из выражений единства плана, которым руководился творец при создании животных, относящихся к одной группе (типу). При этом иногда употреблялось и выражение «родство» организмов. Однако это было лишь фигуральное обозначение идеальной близости. Эволюционная теория естественно считает глубокое сходство гомологичных органов выражением общности происхождения сравниваемых форм и видит в нем одно из доказательств реального родства организмов.

Рассмотрим в качестве конкретного примера гомологичных органов строение парных конечностей наземных позвоночных. Скелет конечности амфибий, рептилий, птиц и млекопитающих, несмотря на довольно крупные различия во внешнем виде конечностей и в выполняемой ими функции, оказывается построенным весьма сходно (рис. 34). Мы видим, что кости скелета связаны в весьма сходную систему. Несмотря на различия в форме отдельных элементов, они сходны именно в своей взаимосвязи. С поясом сочленяется в передней конечности одна удлиненная кость (плечо — humerus), обладающая характерной формой суставных поверхностей и некоторыми не менее характерными выростами для прикрепления мышц. Эта кость несет две несколько менее длинные кости, взаимно до известной степени смещаемые (локтевая и лучевая кости). Одна из них несет локтевой отросток для прикрепления мышц. Дистально к ним прикрепляется кисть, состоящая из основания (запястье), разбитого на группу определенных небольших косточек и ряда (обычно пяти) расчлененных лучей, образующих пясть и пальцы конечности. Некоторые косточки могут отсутствовать, другие могут быть замещены комплексом сросшихся косточек, но все же в основном в каждой конечности мы находим одни и те же «гомологичные» элементы скелета (на рисунке они обозначены одинаковыми буквами). Коренное различие функций конечностей может быть связано с очень большими изменениями их строения (вспомним, например, крыло птицы), однако это не мешает нам распознать в их скелете тот же основной план строения, те же гомологичные части. Огромное разнообразие в функциях конечностей млекопитающих чрезвычайно слабо отра-

жается на основных чертах их строения. Скелет крыла летучей мыши, скелет ласта кита, служащего для плавания, скелет роющей лапы крота, скелет передней ноги таких прекрасных бегунов, как копытные, или таких массивных животных как слон, скелет обезьяньей

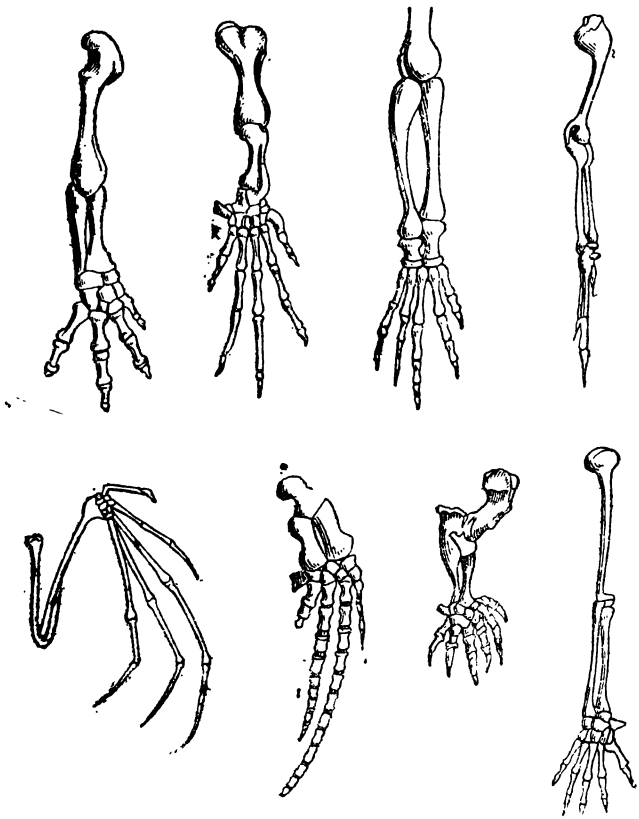


Рис. 34. Гомология конечностей наземных позвоночных.

В верхнем ряду слева направо: скелет конечностей саламандры, морской черепахи, крокодила и птицы; в нижнем ряду: летучей мыши, кита, крота и человека. Гомологичные части обозначены одинаковыми буквами. Сходство строения конечностей, несущих весьма различные функции, объяснимо лишь общностью происхождения всех наземных позвоночных.

конечности, служащей для лазания или хватания, или, наконец, скелет руки человека — все они различаются по общей форме отдельных элементов, однако в сущности построены по одному и тому же плану и содержат сходно расположенные, т. е. гомологичные части. Значение этого сходства соотношения частей в общем плане строения гомологичных органов еще увеличивается во много раз, если мы учтем, что в индивидуальном развитии этих животных гомоло-

гичные органы развиваются сходным путем из совершенно сходных зачатков. Зачатки конечностей у зародышей млекопитающих и даже у зародышей всех наземных позвоночных вообще настолько сходны, что с трудом верится, что из таких одинаковых зачатков могут развиться органы, столь различающиеся по своим функциям.

Сходство строения гомологичных органов получает свое научное объяснение лишь в эволюционной теории. Это сходство — убедительное доказательство общности происхождения сравниваемых животных. Известный орган (например конечность) их общего предка (амфибии) во время дальнейшей истории видоизменялся в различных направлениях соответственно тем новым функциям, которые он приобретал в новой обстановке. Некоторая общая основа их строения и в особенности основные черты их зародышевого развития длительно сохраняются у потомков, как доказательство общности их давнего исторического прошлого.

Б. Отражение истории организмов на их строении и на процессах зародышевого развития

Установление гомологии органов во многих случаях дает уже возможность судить об истории сравниваемых организмов. Однако обыкновенно этих данных недостаточно, так как далеко не всегда можно среди родственных организмов с несомненностью отличить производную форму от исходной. Поэтому всегда имеется опасность принять измененную форму за родоначальную или наоборот.

В некоторых случаях, однако, история организма отражается на его строении совершенно ясно и такие факты дают одни из лучших доказательств реальности эволюции. Таково, например, значение рудиментарных органов.

Рудиментарные органы как свидетельства исторического прошлого

Существование в некоторых случаях недоразвитых органов, сходных по своему строению и связи (гомологичных) с известными органами родственных животных, но не несущих их типичной функции, бесполезных, повидимому, для их обладателей, совершенно непонятно с точки зрения креационизма. Какой смысл имеют скрытые в стенках тела у китообразных (рис. 35) недоразвитые кости таза и задних конечностей (бедро)? Трудно найти какое-либо разумное объяснение их существования вне рамок эволюционной теории. Согласно последней — это остатки задних конечностей, служивших у далеких предков китообразных нормальными органами движения, но утративших эту функцию при переходе к водной жизни, когда роль двигательного органа перешла к хвостовому плавнику. У некоторых змей, именно у удавов, по бокам клоаки также имеются остатки таза и задних конечностей. Эти бесполезные рудименты могут рассматриваться только как наследие отдаленных предков,

которые передвигались, подобно ящерицам, при помощи парных конечностей. У змееобразных ящериц можно проследить за постепенной редукцией конечностей по мере удлинения их тела и перехода к новому способу ползания при помощи боковых извивов тела. Вряд ли у кого-либо возникнут сомнения в том, что крылья птиц — органы летания, и если мы знаем бегающих нелетающих птиц, каковы, например, страусы, обладающие все же крыльями, то они вторично утратили способность летать. У страусов имеются крылья, как обособленные, нормально не функционирующие органы. У Ново-Зеландской птицы бескрыла или киви — крылья совсем рудиментарны и скрыты в наружном оперении. Единственное рациональное объяснение существования этих недоразвитых органов, не несущих свойственной им функции, в происхождении бегающих птиц от нормально летавших родоначальных форм. Рудименты боковых пальцев у лошади (так называемые грифельные косточки) с такой же несомнен-

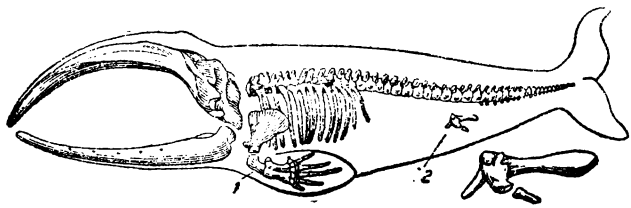


Рис. 35. Скелет беззубого кита с рудиментом таза и задних конечностей.

Внизу — рудиментарные части приведены в увеличенном виде. Существование рудиментарных органов указывает на происхождение животных от иначе организованных предков, у которых эти органы несли нормальную для них функцию.

ностью указывают на происхождение современной лошади от трехпалого родоначальника.

Рудиментарные глаза многих обитателей пещер, как, например, пещерной рыбы (Amblyopsis) или протея (Proteus anguineus) глубоко скрыты под кожей и нормально не функционируют (рис. 36). Точно так же рудиментарны и лишены своей функции органы зрения у многих роющих животных — у безногих амфибий (гимнофион), у подземных змей (Typhlops), у кротообразных млекопитающих. Во всех этих случаях возможно лишь одно разумное объяснение — эти животные произошли от нормальных зрячих форм, которые видоизменялись и в частности утратили зрение в связи с переходом к подземной жизни или к жизни в пещерах, где органы зрения оказались бесполезными. Рудименты глаз являются бесспорными свидетельствами их исторического прошлого. Точно так же жужжала двукрылых насекомых являются рудиментарными крыльями и доказывают их происхождение от нормальных четырехкрылых форм.

И у человека имеются многочисленные рудиментарные органы. Таковы, например, рудиментарные мышцы, двигающие ушной ра-

ковиной, которые нормально не функционируют. Во внутреннем углу глаза у человека имеется полулунная складка, представляющая собой рудимент третьего века или мигательной перепонки, функционирующей у многих млекопитающих и других позвоночных. У человека, в особенности у зародыша, имеются рудиментарные небные валики, которые хорошо развиты у многих млекопитающих.

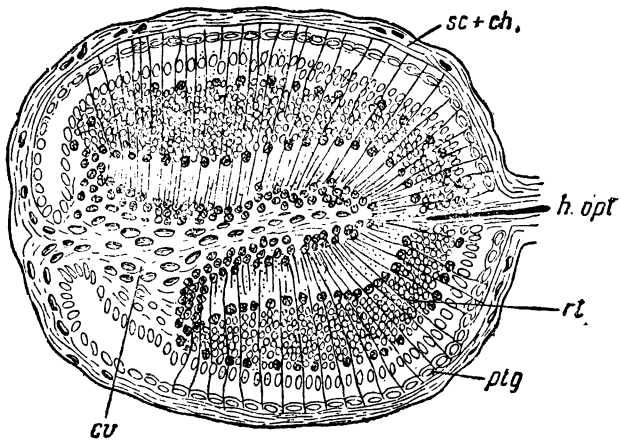


Рис. 36. Рудиментарный глаз протея (Proteus anguineus).

cv — стекловидное тело; *n. opt.* — зрительный нерв; *pig* — пигментная оболочка; *rt* — сетчатка; *sc* + *ch* — склера и сосудистая оболочка. Существование рудиментарных органов зрения указывает на происхождение пещерных животных от нормальных зрячих форм.

Число примеров рудиментарных органов человека могло бы быть значительно увеличено. Однако достаточно приведенного, так как и оно вполне ясно указывает на родство человека с другими животными.

Сходство эмбриональных стадий высших животных с дефинитивным состоянием ниже стоящих животных

Мы уже указывали на то, что животные, относящиеся к одному типу, обнаруживают особо значительное сходство на ранних стадиях индивидуального развития и что это сходство очевидно указывает на общность их происхождения (правило зародышевого сходства). Однако, еще интереснее то сходство, которое обнаруживают известные стадии эмбрионального развития высших животных с дефинитивными состояниями ниже стоящих животных (правило рекапитуляции, см. гл. VII, 3, 4).

Изучение эмбрионального развития высших, наземных позвоночных показало, что у них закладываются и достигают известного

уровня развития некоторые органы, не имеющие у взрослого животного никакого значения, но вполне сходные с органами, характеризующими взрослых рыб. Таков, например, жаберный аппарат, т. е. орган водного дыхания рыб. У зародышей высших позвоночных он, конечно, не достигает полного развития, однако он проходит у них основные стадии своего эмбрионального развития (рис. 37). Закладывается ряд жаберных щелей, соединяющих полость глотки с внешней средой, между ними располагаются мезенхиматозные зачатки скелета и мускулатуры, зачатки жаберных нервов и кровеносных сосудов (артериальные дуги). В основном эмбриональное развитие начинается совершенно так же как и у рыб. Однако у рыб развитие продолжается затем дальше и приводит к сформированию функционирующего дыхательного аппарата с его внутренними жаберными лепестками. Между тем у высших позвоночных развитие останавливается на ранней стадии, жаберные щели зарастают, а зачатки скелета и мускулатуры получают иное значение, входя главным образом в состав гортани. Жаберный аппарат высших позвоночных рудиментарен. Рудименты эти имеют одно лишь временное значение эмбриональных зачатков. Это преходящие или, как говорят, «провизорные» образования. Вряд ли можно объяснить существование эмбрионального жаберного аппарата у высших животных как-либо иначе, как только унаследованием от живших в воде и дышавших жабрами рыбообразных родоначальных форм. Отказ от такого истолкования фактов означает отказ от научного объяснения. У птиц во взрослом состоянии черепная коробка сплошная, но у зародыша и даже у молодого птенца она состоит из тех же отдельных костей, которые различимы в черепе взрослых рептилий, от которых, как известно, некогда произошли птицы. У беззубых китов эмбрионально закладываются зубы и притом даже весьма многочисленные. Это является очевидным свидетельством их происхождения от форм, обладавших зубами, подобно современным зубастым китам. У взрослых млекопитающих таз состоит из пары «безымянных» костей, однако у зародыша здесь развиваются три кости: лонная, седалищная и подвздошная, которые у взрослого животного срастаются между собой. Стадия трех самостоятельных костей повторяет фазу, сохраняющуюся у рептилий

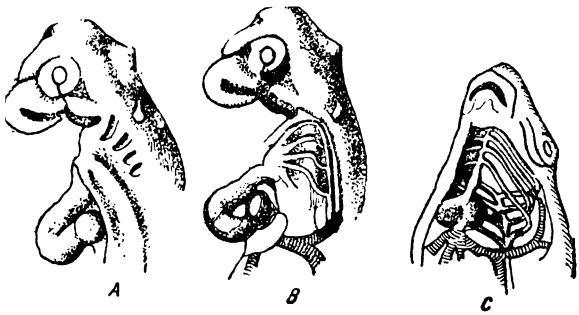


Рис. 37. Закладка жаберных щелей у зародыша наземного позвоночного (курицы).

У второго зародыша (*B*) удалены покровы, чтобы показать артериальные дуги, идущие по жаберным дугам, между жаберными щелями. Справа (*C*) для сравнения показаны артериальные дуги зародыша костистой рыбы. Факт закладки частей жаберного аппарата у зародышей наземных позвоночных объясняется их происхождением от рыбообразных предков, дышавших жабрами.

в течение всей жизни. У человека эмбрионально закладывается сплошной волосяной покров на всем теле, включая и лицо. Несомненно это доказывает происхождение человека от форм, обладавших во взрослом состоянии таким же сплошным волосяным покровом как обезьяны и другие млекопитающие.

У крабов известен паразит саккулина, имеющий вид мешка, набитого половыми продуктами и обладающего как бы корневой системой, пронизывающей все тело хозяина (рис. 38). Из яиц этого паразита развивается прежде всего одноглазая личинка с тремя парами членистых плавательных ножек — типичный науплиус, ранняя личинка ракообразных (рис. 39). Затем эта личинка преобразовывается в более сложную форму, напоминающую небольших взрослых низших рачков рода Cypris. Говорят о циприсовой стадии развития саккулины. Позднее эта личинка еще более усложняется и приобретает несомненное сходство с усоногими раками (рис. 40). Как и последние, личинка переходит к сидячей жизни. Она прикрепляется к какому-либо крабу и, переходя к паразитизму, испытывает обратное развитие — теряет все свои характерные органы и превращается в почти бесформенного паразита. История этого организма выступает с предельной ясностью. Родоначальная форма, относящаяся к усоногим ракам, прикреплялась не к камням и скалам, как большинство последних, а стала прикрепляться к крабам и постепенно перешла к паразитическому питанию со всеми вытекающими отсюда последствиями.

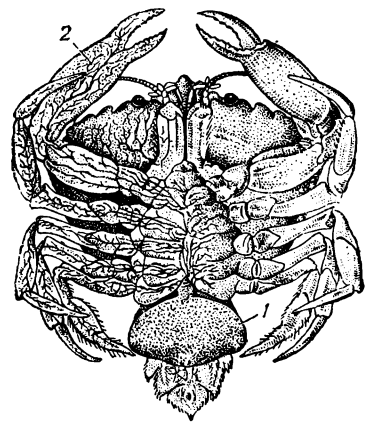


Рис. 38. Саккулина (Sacculina carcini) — мешковидный паразит краба (Carcinus maenas).

1 — взрослая саккулина, висящая под брюшком краба; *2* — корнеобразные выросты саккулины в теле краба.

Из яиц свободно плавающей морской лилии Antedon развивается личинка, которая превращается затем в небольшую лилию, сидящую на длинном стебельке (рис. 41). Позднее лилия освобождается от стебелька и превращается в свободно плавающую форму. На стадии стебельчатой лилии она во многом сходна с сидячими лилиями рода Pentacrinus. Эта стадия и обозначается как пентакриноидная стадия развития. Она дает ясные указания на происхождение современных свободных лилий от сидячих (что подтверждается и палеонтологическими данными).

Иногда в течение индивидуального развития животных выявляется сходство не со взрослым состоянием родоначальных форм, а с их зародышами или личинками. Нередко это дает не менее убедительные доказательства их происхождения чем только что приведенные примеры.

Из яиц асцидий развивается свободно плавающая личинка со сложной организацией хордового животного (рис. 27). Эта личинка прикрепляется затем к подводному предмету и испытывает значительное упрощение и изменение своего строения. Она теряет свои органы чувств и органы движения и теряет свой трубчатый мозг (от центральной нервной системы сохраняется лишь один нервный узел). В мешковидном теле асцидий трудно признать представителя

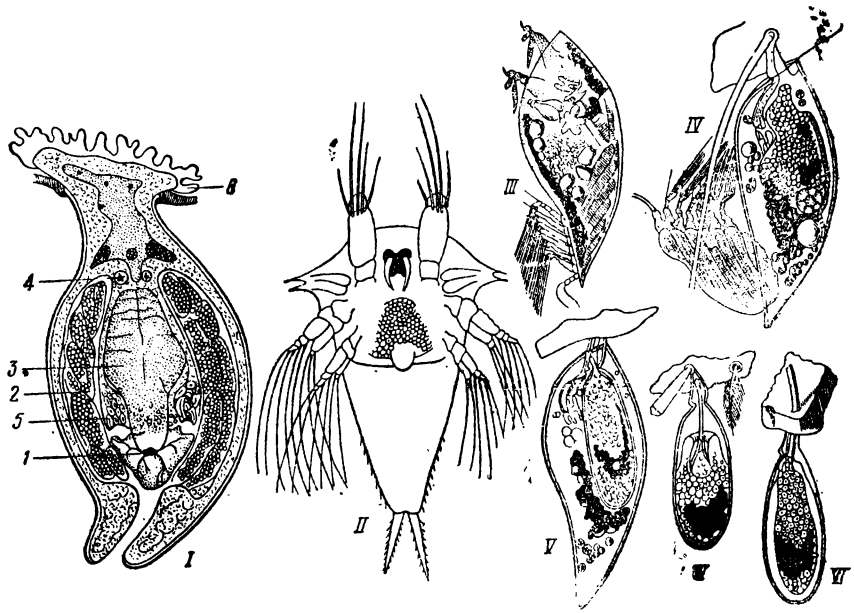


Рис. 39. Развитие саккулины.

Из яиц паразита развивается типичная личинка раков — науплиус (*II*), превращающийся позднее в циприсовидную личинку в двустворчатой раковине (*III*). Личинка приобретает строение усоногого рачка, прикрепляется к крабу, теряет затем все свои органы и в виде маленького неправильного мешочка врастает внутрь хозяина и превращается во взрослую саккулину. История развития паразита явно документирует историю его происхождения от сидячих усоногих раков. *I* — молодая саккулина в продольном разрезе: *1* — нервный узел; *2* — массы яиц, *3* — яичник; *4* — семенник; *5* — придаточная половая железа; *6* — корневидные отростки. *II* — свободно-плавающая личиночная стадия науплиуса. *III* — циприсная стадия. *IV*, *V*, *VI*, *VII* — стадии регрессивного развития после прикрепления.

высоко организованных хордовых животных. Однако история развития доказывает это с несомненностью. Кроме того, мы видим здесь ясное отражение исторического прошлого асцидий, перешедших к сидячей жизни и утративших в связи с этим высшую организацию подвижного животного.

Личинки амфибий обладают наружными жабрами, вполне сходными с личиночными жабрами двоякодышащих рыб и несомненно унаследованными от общих с ними рыбообразных предков (от примитивных кистеперых рыб).

Личиночная форма моллюсков — veliger — на ранних стадиях своего формирования вполне сходна с личиночной формой кольчецов — трохофорой и несомненно документирует их происхождение от высших червей (так же как и дробление и сходство ранних стадий развития вообще). В этих примерах рекапитуляция предковых состояний естественно сходится с проявлениями зародышевого сходства родственных форм.

В. Географическое распространение организмов как выражение исторических процессов

С точки зрения веры в сотворение организмов их географическое распределение должно представляться неразрешимой загадкой. В самом

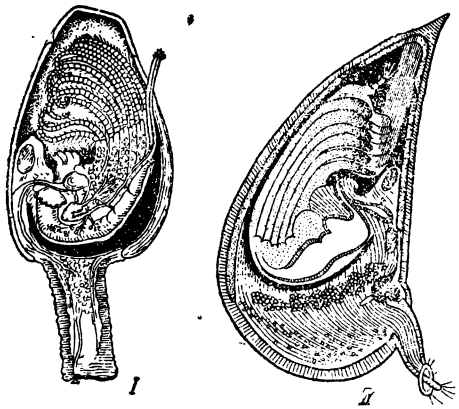


Рис. 40. Усоногий рак — «морская уточка» (Lepas) со вскрытой раковиной сбоку.

I — взрослый рачок. *II* — циприсная стадия.

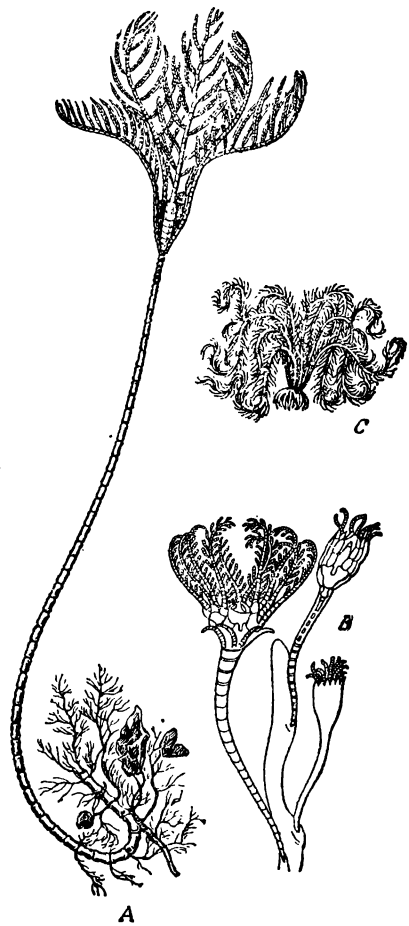


Рис. 41.

A — сидячая морская лилия Rhizocrinus lofotensis. *B* — сидячие личинки свободно плавающей морской лилии Antedon mediterranea, *C* — взрослая лилия Antedon macronema.

деле, непонятно, почему для сходных климатов удаленных точек земного шара как, например, для умеренного климата Австралии и Европы, для Южной Америки, Южной Африки и Австралии, лежащих в одних и тех же широтах, или для тропической Америки и тропической Африки созданы столь различные организмы и почему для Африки и Европы созданы многие сходные организмы.

Еще менее понятно своеобразие островных фаун, не находящееся ни в какой связи с климатическими особенностями данных островов.

На самом деле животные вовсе и не «созданы» для определенного климата или определенной территории. Это лучше всего доказывается многочисленными случаями успешной акклиматизации ввезенных к нам животных и растений и в особенности нередкими случаями заноса различных животных и растений в чуждые страны, где они не только успешно размножились, но и стали вытеснять представителей местной фауны и флоры.

При изучении географического распространения животных и растений ясно выступает значение водных и частью горных преград, а также безводных пространств пустынь для расселения многих представителей сухопутной фауны и флоры.

Река Днепр является, например, такой гранью ареалов распространения правобережного крапчатого суслика (Citellus suslicus) и левобережного серого суслика (Citellus pygmaeus). Обыкновенный ёж встречается исключительно в правобережной Украине и отсутствует в левобережной. Не менее ясно и значение водоразделов и пространств суши для расселения водных организмов.

Так, например, по всей Сибири от Приморского края до Урала, при значительных различиях климата на этом огромном пространстве, водится сибирский тритон Salamandrella (Hynobius) Kayserlingii, однако нигде в европейской части Союза, даже на западных склонах Урала, он не встречается, хотя на восточных склонах Урала он очень обыкновенен. Недавнее его нахождение в Горьковской области объясняется вероятно заносом через любителей. Пустыня Сахара — столь значительная преграда для распространения животных, что является естественной границей между резко отличными фаунами двух разных зоогеографических областей: эфиопской и палеарктической. Такое же значение имеют и горные цепи Средней Азии, образующие северную границу Индо-Малайской области. Панамский перешеек является естественной преградой, отделяющей фауну теплых вод Атлантики от фауны Тихого океана. Фауны этих океанов в общем, конечно, сходны. Этому способствует и то обстоятельство, что сам Панамский перешеек имеет геологически недавнее происхождение. Тем более интересно, что при совершенно сходных климатических условиях, по обеим сторонам Панамского перешейка имеются свои характерные представители морской фауны. Из 407 видов Тихоокеанской стороны только 71 вид встречается и на Атлантической. Из всего числа 1200 видов рыб, живущих по обе стороны перешейка, только 71 вид, т. е. 6% общего числа, оказываются общими. Однако многие виды являются весьма сходными. Около 100 видов имеют «параллельные» им формы по ту сторону перешейка. Этот «параллелизм» очевидно связан с недавним возникновением перешейка и указывает, следовательно, на недавнее расхождение этих фаун.

Еще А. Уоллес разделил всю фауну суши на 6 зоогеографических провинций (рис. 42). И в настоящее время различают: 1) палеарктическую область, охватывающую Европу, Северную Африку,

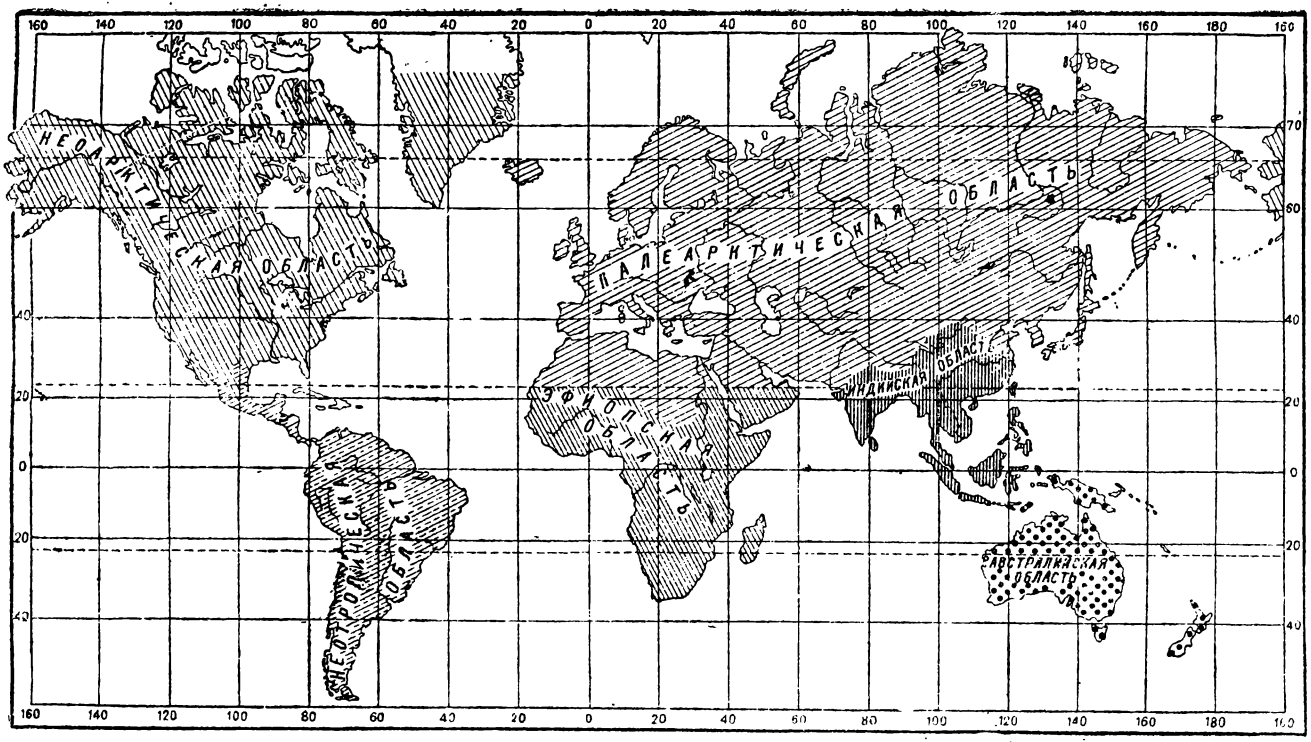


Рис. 42. Зоогеографические области земного шара.

Отдельные области характеризуются своей фауной. Своеобразие фаун объясняется исторической обособленностью соответствующих территорий.

Северную и Среднюю Азию, Японию; 2) неарктическую область — в Северной Америке; 3) Эфиопскую область, занимающую Африку к югу от Сахары; 4) Восточную или Индо-Малайскую область, охватывающую Южную Азию и Малайский архипелаг; 5) неотропическую область, простирающуюся по Южной и Центральной Америке и, наконец, 6) Австралийскую область, охватывающую Австралию, Новую Гвинею, Новую Зеландию, Тасманию, Новую Каледонию, Соломоновы острова и юго-восточную часть островов Малайского архипелага.

При этом палеарктическая и неарктическая области столь сходны, что их нередко объединяют под наименованием Голарктики. Кроме того, эти фауны связаны переходами и с Восточной и с Эфиопской, почему весь этот комплекс иногда обозначают как Арктогеа, противополагая Неотропической области — Неогеа и Австралийской — Нотогеа.

Сходство фаун огромных пространств суши Северного полушария, сходство ясно выраженное, не взирая на большие климатические различия, несомненно обусловлено геологически недавним существованием непрерывной связи между азиатским и американским континентами на месте нынешнего Берингова пролива. Во время исторического прошлого нашей суши происходило поэтому беспрепятственное расселение многих животных и растений по всем странам Северного полушария.

Наоборот, фауны Южной и Северной Америки или, точнее, неотропической и неарктической областей, несмотря на существование сухопутной связи между ними, обнаруживают в высшей степени глубокие различия. Геологические данные показывают, однако, что эта связь установилась лишь недавно. Южная, Центральная и Северная Америки были разделены водными пространствами на месте Панамского перешейка и далее на Севере, в области Мексики. Распределение животных и своеобразие неотропической фауны делается понятным при учете сравнительно недавнего исторического прошлого соответствующих пространств суши.

Страны Южного полушария обнаруживают огромные различия в населяющих их фаунах и это получает исчерпывающее объяснение в давней оторванности этих материков друг от друга.

В Южной Африке живут многочисленные высшие копытные, крупные хищники и высшие обезьяны. В Южной Америке нет этих форм, но имеются своеобразные примитивные копытные — лама, тапиры, пекари; имеются ленивцы и броненосцы, имеются лишь низшие (широконосые) обезьяны — ревуны и игрунки, а также некоторые представители сумчатых (опоссумы — Didelphyidae и Caenolestes); много оригинальных птиц: южно-американский страус — нанду, тинаму, колибри, туканы. Отметим, что фауна Ю. Америки не только своеобразна, но во многом и весьма примитивна.

Еще более своеобразна, а вместе с тем и еще более примитивна фауна Австралии. В Австралии, ко времени ее открытия европейцами, вовсе не было плацентных млекопитающих за исключением

летучих мышей, а также некоторых мышей, собаки динго и свиньи (на Новой Гвинее), очевидно завезенных еще первобытным человеком. Зато в ней имеется огромное разнообразие сумчатых млекопитающих и два рода клоачных — ехидна и утконос. Таким образом Австралия заселена наиболее примитивными формами современных млекопитающих вообще. Высших млекопитающих в ней не было, хотя имеются все условия для их процветания, как это показывает факт позднейшего ее заселения при участии человека (кролики и свиньи там даже одичали). Из птиц характерны австралийский страус — эму, казуар, райские птицы, лирохвосты. Из рыб интересно «живое ископаемое» двудышащая рыба Ceratodus. На Новой Зеландии своеобразны бескрыл или киви и попугаи стрингопс и нестор, а также остатки гигантских выбитых бегающих птиц моа (Dinornis), но в особенности заслуживает внимание существование примитивнейшей рептилии — гаттерии (Sphenodon), также «живого ископаемого».

Геологические данные показывают, что Австралия обособилась от Южной Азии в юрский период, когда высших млекопитающих еще не существовало. Дольше (еще в третичном периоде) сохранилась связь Австралии и Южной Америки через антарктический материк и это служит объяснением некоторого сходства их фаун (сумчатые). Таким образом географическое распределение животных находится в явной зависимости от истории населенных ими континентов.

Интересно отметить примитивность фаун более изолированных (Ю. Америка) и, в особенности, малых (Австралия) континентов. Крупные острова материкового происхождения приближаются в этом отношении к малым материкам и выражают эту закономерность, пожалуй, еще более ярко. Поразительны различия в фауне между Мадагаскаром и Африкой. Мадагаскар населен эфиопской фауной, и это вполне согласно с его происхождением, путем обособления от Африканского материка. Однако, в то время как для Африки характерны крупные копытные — быки, антилопы, жирафы, зебры, носороги и слоны, большие хищники — львы, леопарды и гиены, а также высшие обезьяны (павианы, мартышки и человекообразные), на Мадагаскаре нет ни крупных хищных, ни копытных (имеется, правда, одна свинья), ни настоящих обезьян. Зато на Мадагаскаре имеются более примитивные виверры и масса разнообразнейших полуобезьян (лемуров, из которых 4 семейства эндемичны, т. е. встречаются только на этом острове). Имеется множество различных хамелеонов и остатки выбитой гигантской бегавшей птицы Aepyornis. Особенно интересно, что здесь на Мадагаскаре сохранились наиболее примитивные из современных насекомоядных — тенреки (Centetes и Hemicentetes). Мадагаскар отделен от Африки весьма глубоким и древним Мозамбикским проливом и это давнее обособление острова вполне объясняет нам своеобразие его фауны и ее значительную примитивность. Последнее, однако, указывает также на то, что на малых пространствах суши темп прогрессивной эволюции оказывается более низким, чем на больших континентах. Объяснение этим фак-

там будет дано в дальнейшем изложении. Они являются одним из доказательств правильности дарвиновской теории естественного отбора.

Не менее яркими свидетельствами исторического прошлого фаун и флор являются многочисленные факты прерывистого распространения организмов (рис. 43). Еще Дар-

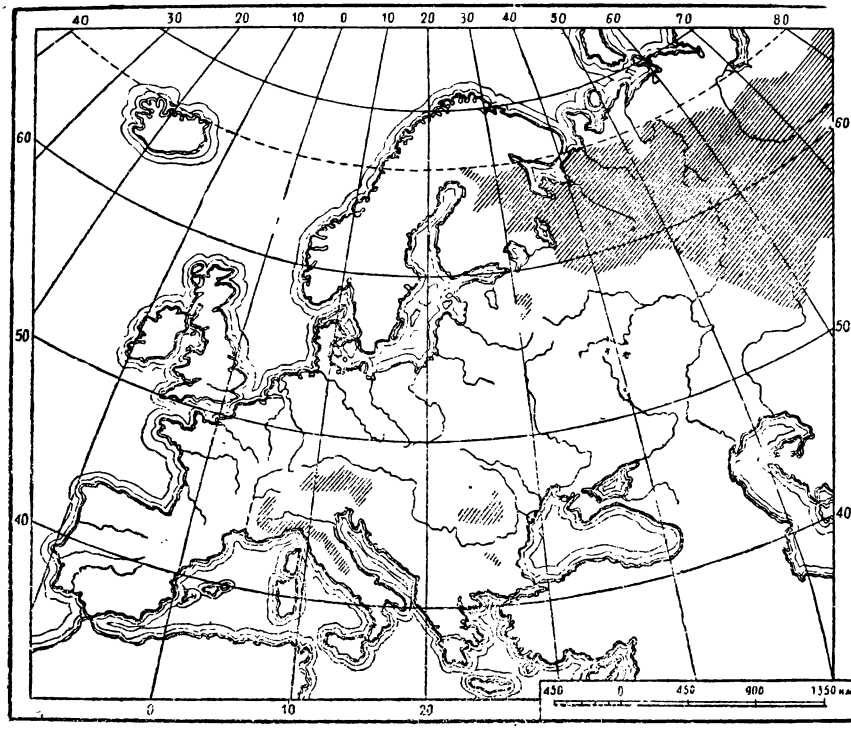


Рис. 43. Карта Европы, показывающая арктическо-альпийское разъединение ареала Clematis alpina.

Ареал распространения обозначен штрихами. Пример прерывистого распространения организмов.

вин обратил особое внимание на поразительный факт сходства или даже идентичности многих альпийских растений и высокогорных животных, живущих на горных цепях и вершинах, разделенных низменными пространствами в тысячи километров. Особенно важно, что нередко те же растения и животные встречаются, кроме того, и в полярных странах: «... замечательно, что многие растения живут в снеговой области Альп и Пиренеев и на крайнем севере Европы; но еще замечательнее, что растения Белых гор в Соединенных Штатах Америки те же, что и в Лабрадоре, и почти те же, как мы это знаем от Аза-Грея, что растут на высочайших горах Европы». Дарвин дал

блестящее объяснение этим фактам, основываясь на несомненном геологическом прошлом. Во время общего охлаждения стран северного полушария в течение последнего ледникового периода они были, очевидно, сплошь заселены арктическими формами. Однако, по мере того как климат становился вновь теплее, арктические формы должны были, с одной стороны, отступать к северу, а, с другой стороны, подниматься на горные хребты, следуя направлению отступавших ледников. Таким образом современное прерывистое распространение альпийских форм есть результат потепления климата северного полушария в послеледниковое время. Раньше их распространение было сплошным.

И другие случаи прерывистого распространения организмов объясняются их отступанием в различные «убежища» после сплошного распространения данных форм в периоде их процветания. Так, например, тапиры представлены в современной фауне одним видом в Индо-Китае и 4 видами в Центральной и Южной Америке. Где-либо в промежуточных областях их в настоящее время не имеется. Однако палеонтологические находки остатков тапира показывают их сплошное (в третичном периоде) распространение по континентам Азии, Европы и Сев. Америки.

Бизоны имеются в настоящее время в Северной Америке (Bison americanus) и имелись в восточной Европе (недавно еще в Беловежской пуще и на Кавказе B. bonasus). Однако ископаемый Bison priscus был распространен по всей Европе, Азии и Сев. Америке. Удивительным кажется факт разорванного распространения человекообразных обезьян в Эфиопской и в Индо-Малайской областях. Однако ископаемые остатки третичных человекообразных обезьян показывают факты их сплошного распространения в Южной Азии, Европе и во всей Африке.

Гигантская саламандра Cryptobranchus japonicus водится в Японии. Близкая к ней форма Cryptobranchus (Menopoma) alleghaniensis — в Сев. Америке. Однако ископаемая Andrias Scheuchzeri найдена в Европе и показывает вероятность сплошного распространения этих родственных форм в прежние времена.

Прерывистое распространение характерно для организмов, находящихся в периоде своего угасания. Многие примитивные и специализированные формы обладают таким островным распределением. Из хрящекостных рыб ложкорыл (Spatularia folium) встречается в Миссисипи (Сев. Америка), а родственная форма (Psephurus) — в Ян Тсе Кианге (Китай); скафиринх (Scaphirhynchus) находится в Миссисипи, а виды близкого рода (Pseudoscaphirhynchus) живут в Средней Азии в Аму-Дарье и Сыр-Дарье. Один вид рыбы, близкий к щуке — умбра (Umbra) водится в Дунае, а другой вид того же рода живет в Сев. Америке.

Подобные же примеры можно привести и для растений. Тисс (Taxus baccata) встречается в Европе, на Кавказе, в Гималаях, а близкие виды — на Амуре, на Сахалине, в Японии и в Канаде. Араукарии (Araucaria) растут в Южн. Америке, в Австралии и на

Новой Гвинее. Обыкновенная липа растет в Европе, а близкий к ней вид — на Амуре; обыкновенный наш граб распространен в Европе, в Западной Азии его нет, но близкий вид имеется в Китае и Японии. Азалия растет на Кавказе и в горах Малой Азии, но встречается также в Белоруссии.

Во всех этих случаях прерывистое распространение есть результат вымирания или вытеснения вида в промежуточных областях.

Островные фауны определяются историей происхождения самих островов

Острова могут иметь материковое происхождение, т. е. представлять результат обособления от материка при погружении промежуточной области, или они имеют океаническое происхождение, в результате подъема суши со дна океана — таковы вулканические и коралловые острова. Вместе с тем фауны материковых островов принципиально отличны от фаун океанических островов.

Материковые острова имеют фауну весьма сходную с фауной ближайшего материка. Фауна эта тем более своеобразна, чем более длительна история существования острова как обособленной части суши. Крупные европейские острова, как, например, Британские острова, имеют фауну почти совершенно идентичную с фауной европейского континента. Несколько более обособленные острова Средиземного моря, Корсика и Сардиния обладают также европейской фауной. Однако многие типичные для континента животные представлены здесь местными подвидами или даже близкими видами. Целый ряд европейских птиц образуют на этих островах особые подвиды. То же касается и млекопитающих. Известен местный подвид благородного оленя (Cervus elaphus corsicanus), дикий кот Сардинии (Felis sarda), небольшой сардинский заяц (Lepus mediterraneus), баран муфлон (Ovis musimon), сардинская свинья (Sus meridionalis), маленькая местная лисица (Vulpes ichnusae). На острове Крит имеется эндемичный еж (Erinaceus nesiotus), барсук (Meles arcalus), своя местная куница (Martes foina bunitis) и особый дикий кот (Felis agrius).

Острова, давно обособившиеся от материка, имеют более отличную фауну, характеризующуюся не только местными видами, но и эндемичными родами и семействами, как мы это видели на примере Мадагаскара. Длительная история острова как обособленной части суши неизменно связана с крупными изменениями его организмов, которые приобретают значение нигде более не встречающихся эндемиков. Островные животные имеют свою историю и эта история определяется историей самого острова, на котором их организм явно преобразовывался.

Океанические острова имеют прежде всего весьма бедную фауну, и это в особенности касается тех сухопутных животных, которые не могут преодолеть значительного водного пространства. На удаленных островах такие животные полностью отсутствуют. Отсутствуют на океанических островах и амфибии, так как они не

выносят морской воды. Вся фауна несет на себе отпечаток случайности заселения отдельными представителями с ближайших материков.

Галапагосские острова исследованные Дарвином, имеют вулканическое происхождение. Они удалены на 1000 километров от западных берегов Южной Америки. Фауна имеет явно американское происхождение. Кроме птиц, которые очевидно занесены по воздуху (108 видов, из которых 82 ограничены в распространении островами), сухопутных животных немного. Они, однако, интересны, так как показывают ход видообразования на отдельных островах. На островах встречались 15 видов гигантских сухопутных черепах; каждый вид обитал только на одном острове. Только на большом центральном острове «Эльбмарл» имелось 4 вида этой черепахи. Однако на этом острове не 1 вулкан (как на других), а 5 и он, очевидно, образовался путем слияния 5 островов. Изоляция сухопутной фауны на отдельных островах привела к обособлению особых видов на каждом острове. Такая же дифференциация произошла с гекконом Phyllodactylus (один центральный вид Ph. galapagensis и 6 периферических на 6 отдельных островах). Эндемичная ящерица — игуана (Amblyrhynchus cristatus) интересна тем, что она населяет все острова. Однако это береговая ящерица, плавающая в море (единственный известный вид морской ящерицы) и питающаяся водорослями. Близкая к ней, и очевидно родоначальная, форма Amblyrhynchus (Conolophus subcristatus) живет на суше. Южно-американский род ящериц Tropidurus представлен на островах 8 эндемичными видами, живущими каждый на одном острове. Нелетающих млекопитающих и амфибий на островах не было. Однако имеется довольно много птиц американского происхождения, из которых особенно интересны дрозды-пересмешники эндемичного рода Nesomimus, состоящие из 11 видов, родственных материковому роду Mimus, и вьюрки рода Geospiza и близких родов, заключающих не менее 23 эндемичных видов. Видообразование этих форм явно связано с приобретением оседлости на отдельных островах.

На Азорских островах, удаленных на 1400 километров от ближайшего берега Португалии, сухопутных позвоночных не было вовсе. Имеются лишь 1 вид летучей мыши и различные птицы европейского происхождения. На Бермудских островах из наземных позвоночных имеются лишь 1 вид ящерицы, а также птицы и летучие мыши американского происхождения. На острове Св. Елены, удаленном на 1800 километров от берегов Африки, вполне сухопутных позвоночных не было вовсе; из материковых птиц имелся лишь один зуек африканского происхождения (морские птицы встречаются, конечно, на всех островах). На острове имеется 20 видов улиток (все они эндемичны) и 129 видов жуков, из коих 128 — эндемики. Интересно, что $^2/_3$ этих жуков — долгоносики, которые, либо они сами, либо их личинки, живут на дереве или в дереве. Этот образ жизни, конечно, облегчает их случайный перенос морскими течениями и ветром на обломках деревьев. Улитки же могли быть занесены либо на таких же обломках, либо на лапах птиц.

На Гавайских островах, отстоящих на 3000 километров от ближайшего материка, имелись из сухопутных позвоночных лишь 2 эндемичные ящерицы и ряд эндемичных видов птиц (рис. 107). Интересно большое разнообразие улиток, из которых более 300 видов и до 100 подвидов относятся к одному лишь роду Achatinella. Это показывает, что все они произошли от одной лишь случайно занесенной формы, которая нашла на этих островах благоприятные условия существования и соответственно дала начало интенсивному видообразованию.

Во всех случаях фауна океанических островов составляется из форм, которые случайно заносятся на них по воздуху или по воде с материка или с другого острова. Она очень бедна сухопутными формами, за исключением лишь хорошо летающих. Амфибий совсем не бывает. Случайность заселения подчеркивается крайней ограниченностью группового разнообразия (незначительное число отрядов, семейств, родов), а благоприятные условия существования — богатством местных видов и подвидов.

Г. Данные палеонтологии как непосредственные исторические документы

Вымершие фауны и флоры

Значение ископаемых остатков организмов, как документов исторического прошлого земной коры, понималось иногда даже древними греками, которые из факта нахождения остатков морских животных делали правильный вывод, что современная им суша была некогда дном моря. Ясно понимал значение ископаемых организмов, как остатков живших когда-то существ, и знаменитый Леонардо да Винчи. Однако, это исключения. В общем, вплоть до начала прошлого века, существование ископаемых остатков не имело разумного объяснения — в них видели неудачные акты творения, «игру природы» или результат действия каких-то мистических сил.

Лишь Бюффон начал проводить планомерное сравнение ископаемых форм с современными и стал рассматривать первые как остатки родоначальных организмов, от которых произошли современные формы. Ему были известны находки мамонтов и носорогов в Сибири и он считал это свидетельством того, что в Сибири раньше был теплый климат. По мере охлаждения земли, начиная с полюсов, эти животные передвигались по направлению к экватору. Таким образом, по мнению Бюффона, современные слоны и носороги представляют собой измельчавших потомков ископаемых европейских и азиатских мамонтов и носорогов. Мы знаем теперь, что это мнение было ошибочным, однако у Бюффона была правильная мысль об исторической преемственности ископаемых и современных форм.

Ж. Кювье, общепризнанный основатель палеонтологии, также видел в ископаемых остатках животных и растений представителей фаун и флор давно прошедших времен. Будучи, однако, креационн-

стом, он не связывал современных форм с ископаемыми и считал каждый вид организмов результатом отдельного творческого акта. Ископаемые фауны и флоры являются, по Ж. Кювье, свидетельствами прошлого. Однако он не думал об их преобразованиях, а объяснял реально устанавливаемую геологией историческую смену фаун и флор катастрофами, уничтожавшими всю жизнь на известной территории. Ж. Кювье улавливал наличие резких качественных преобразований в смене последовательных фаун, но не замечал существования связи, переходов, которые в действительности перебрасывают мост между ними и документируют их преемственность. Это было установлено лишь в дальнейшем, с увеличением количества известных ископаемых. На ряду с существованием некоторых форм, которые действительно полностью вымирают и не переходят в следующую эпоху, имеются в любой фауне многочисленные формы, переходящие с более или менее значительными изменениями, а иногда и почти неизменными, в более поздние геологические периоды. Современное население земной коры полностью коренится в прошлом и представляется как результат преобразования известной части ископаемой фауны и флоры предшествующей геологической эпохи.

Доказательство преемственности ископаемых фаун и флор современной палеонтологией, переход одних и тех же форм из одного горизонта в другой и постепенное их замещение близкими формами, получают свое рациональное объяснение только в эволюционной теории. Вытеснение одних форм другими, процветание в определенную эпоху одних организмов и вымирание других находят свое наиболее простое объяснение именно в теории естественного отбора Ч. Дарвина.

Геологическая последовательность нахождения ископаемых организмов

Уже начиная с Ж. Кювье в палеонтологии твердо установлен факт постепенного повышения организации животных и растений, постепенного приближения состава ископаемых фаун и флор к современным, при переходе от древнейших геологических формаций к наиболее новым.

Из растений в кембрии известны лишь остатки водорослей. Первые сосудистые растения — псилофиты появляются в силуре. В девоне распространяются уже папоротникообразные и плауновые. В каменноугольном периоде появляются хвощевые и, несколько позднее, глоссоптерии, в перми—хвойные. В мезозое развивается богатая флора папоротников, хвойных и саговых. Наконец, в мелу появляются покрытосемянные, которые уже в третичное время достигают бурного расцвета.

Для животных начальные звенья эволюции утеряны, так как они развивались в основном ранее, а древнейшие осадочные породы дошли до нас в слишком метаморфизированном виде. В кембрийских отложениях имеются уже в наличии представители почти всех типов

животного царства, за исключением лишь позвоночных (хордовых). Однако все остатки этого времени относятся к низшим их представителям. Во всяком случае в кембрии еще не было более специализи-

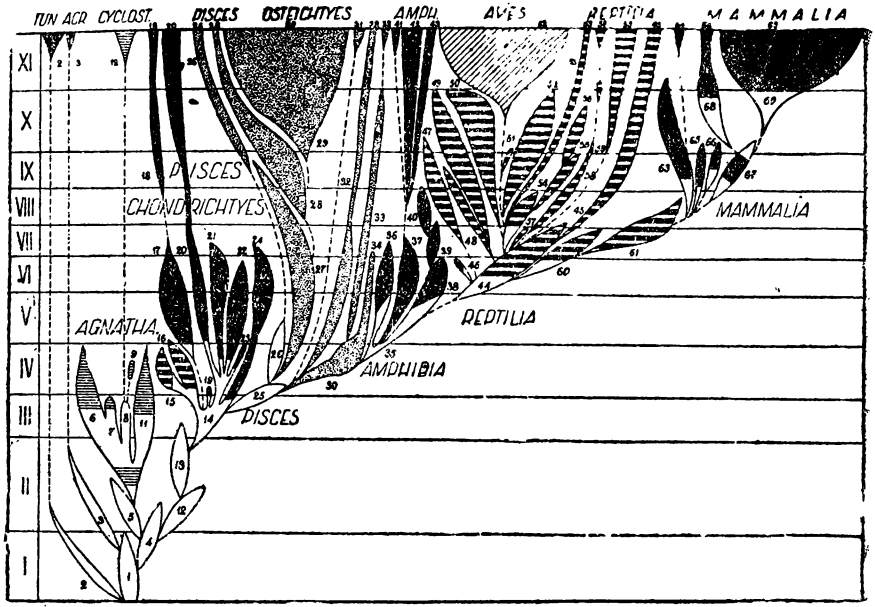


Рис. 44. Геологическая история позвоночных животных.

Отдельные филогенетические ветви обозначены в виде листьев, ширина которых означает относительное обилие представителей в данной эпохе. Незакрашенные места означают отсутствие ископаемых остатков.

I — кембрий; *II* — н. силур; *III* — в. силур, *IV* — девон; *V* — нижн. каменный уголь; *VI* — верхн. каменный уголь; *VII* — пермь; *VIII* — триас; *IX* — юра; *X* — мел; *XI* — третичный период.

1—11 — бесчелюстные (*1* — Protochordata, *2* — Urochordata. *3* — Acrania, *4* — Protocraniata, *5* — Entobranchiata, *6* — Osteostraci. *7* — Anaspida, *8* — Cyclostomata, *9* — Palaeospondyli, *11* — Heterostraci); *12—24* — хрящевые рыбы (*12* — Ectobranchiata, *13* — Protognathostomata, *14* — Chondrichthyes, *15* — Antiarchi, *16* — Arthrodira, *17* — Bradyodonti, *18* — Holocephali, *20* — Elasmobranchii, *21* — Pleuracanthi, *22* — Cladoselachii, *23* — Stegoselachii, *24* — Acanthodi); *25—34* — костные рыбы (*25* — Actinopterygii, *26* — Chondrostei, *27* — Palaeoniscidae, *28* — Holostei, *29* — Teleostei, *30* — Crossopterygii, *31* — Polypterini, *32* — Dipnoi, *33* — Coelacanthini, *34* — Rhipidistia); *35—43* — амфибии (*35* — Stegocephala, *36* — Lepospondyli, *37* — Phyllospondyli, *38* — Embolomeri, *39* — Rhachitomi, *40* — Stereospondyli, *41* — Apoda, *42* — Anura, *43* — Urodela); *44—61* — рептилии (*44* — Cotylosauria. *45* — Chelonia, *46* — Mesosauria, *47* — Ichthyosauria, *48* — Protorosauria, *49* — Sauropterygia, *50* — Ornithischia, *51* — Saururae, *52* — Saurischia, *53* — Crocodilia, *54* — Pseudosuchia, *55* — Rhamphorhynchoidea, *56* — Pterodactyloidea, *57* — Eosuchia, *58* — Rhynchocephalia, *59* — Squamata, *60* — Pelycosauria, *61* — Therapsida); *62* — птицы; *63—69* — млекопитающие (*63* — Multituberculata, *64* — Monotremata, *65* — Triconodonta, *66* — Symmetrodonta, *67* — Pantotheria, *68* — Marsupialia, *69* — Placentalia). По Матвееву.

рованных иглокожих (были цистоидеи) и не было высших раков, насекомых и высших головоногих (были наутилиды). Насекомые, в виде примитивных прямокрылых, появляются в каменноугольном периоде, жуки возникают в триасе, а мухи и бабочки—лишь в юре.

Интересна история возникновения представителей позвоночных, как наиболее высоко стоящих животных, обладающих к тому же твердым известковым скелетом, обеспечивающим относительно хорошую сохранность в ископаемом состоянии и дающим возможность судить с достаточной полнотой об их организации (рис. 44).

Низшие представители позвоночных — щитковые известны, начиная с нижнего силура (рис. 46). Настоящие рыбы появляются в верхнем силуре. В девоне имеются уже кроме хрящевых рыб (элазмобранхий) также двудышащие, кистеперые и хрящекостные рыбы (Chondrostei). Костные ганоиды (Holostei) достигают господства в мезозое, во второй половине которого (с юры и мела) появляются настоящие костистые рыбы (Teleostei), достигающие полного расцвета в третичный период.

Наземные позвоночные, в виде примитивнейших стегоцефалов, возникли в верхнем девоне и достигли уже полного расцвета в каменноугольном периоде. В перми возникли рептилии, достигшие исключительного развития в мезозое. Остатки первоптицы найдены в юре, а настоящие птицы известны начиная с мела. Полного расцвета птицы достигли в третичный период. Млекопитающие возникли в лице примитивнейших представителей еще в триасе. В течение всего мезозоя они, однако, не занимали видного положения. Только с мела начинается их диференциация, которая уже в третичное время привела к образованию всех современных (и ряда быстро вымерших) групп.

Таким образом, палеонтологические остатки дают нам с полной ясностью историческую последовательность возникновения различных позвоночных. Первыми появились низшие рыбы, затем амфибии, позднее рептилии и, наконец, птицы и млекопитающие, как наиболее высоко организованные позвоночные. История показывает постепенность перехода от низших к высшим формам жизни.

Ископаемые промежуточные формы

Палеонтология рисует нам не только общую последовательность возникновения различных типов, классов и отрядов органического мира, она показывает во многих случаях и ясную связь между этими группами, в виде некоторых промежуточных форм, которые иногда имеют несомненное значение реальных переходов (рис. 46).

Среди ископаемых растений особый интерес представляют небольшие древнейшие наземные растения— псилофиты (силур, девон), во многом сходные еще с водорослями, но объединяющие в себе признаки различных сосудистых растений, а также первичные папоротники (Primophilices), девон — кам.-уголь, напоминавшие еще псилофитов. Значение подлинных переходных форм имеют и семенные папоротники (каменный уголь), как формы исходные для семенных растений, сохранившие, однако, еще общий характер папоротникообразных. Интересны также различные бенеттиты (триас-юра) и саговниковые (от каменного угля и доныне), как формы переходные к современным покрытосемянным (рис. 45).

Особый интерес представляют ископаемые остатки животных, позволяющие связать рыб с наземными позвоночными (рис. 47). Среди последних в ископаемом состоянии известны формы, сохранившие ряд несомненных рыбьих признаков (рис. 48). У многих стегоцефалов имелся покров из костных чешуй, иногда на всем теле, как у рыб, или только на брюхе (брюшной панцырь, переходящий у рептилий в так называемые брюшные ребра). Черепная крышка была сплошной (стегальной), как и у

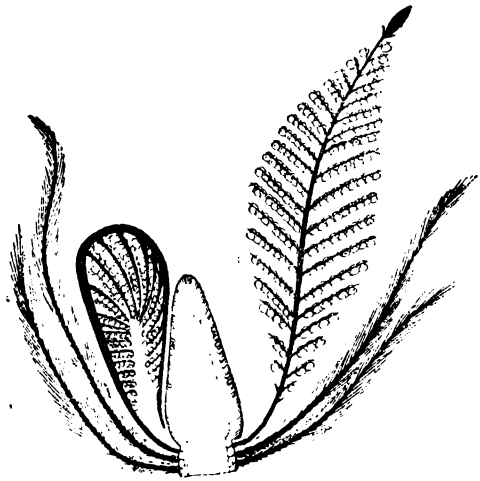


Рис. 45. Цветок Cycadoidea ingens

Представитель ископаемых бенеттитов (мезозой), близких к саговниковым и образующих вместе с последними переходы к покрытосемянным цветковым растениям.

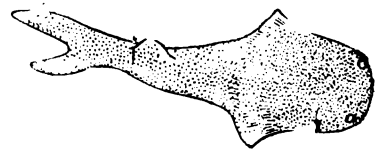


Рис. 46. Thelodus.

Один из древнейших представителей ископаемых бесчелюстных позвоночных (верхний силур и девон).

хрящекостных, двоякодышащих и кистеперых рыб и состояла из того же большого числа костей, как и у последних. Среди этих костей можно отметить заднетеменные кости, как характерные

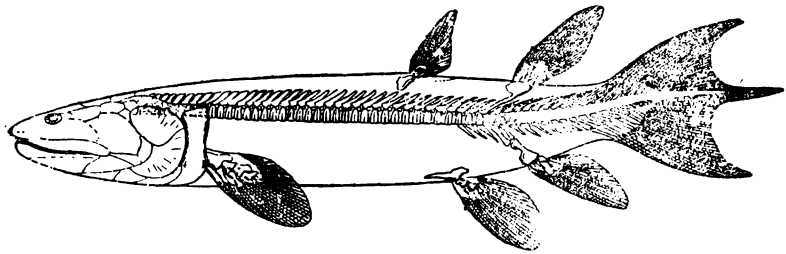


Рис. 47. Ископаемая кистеперая рыба Eusthenopteron (верхний девон).

Представитель форм переходных к наземным позвоночным.

элементы черепа кистеперых и некоторых других рыб, с одной стороны, и стегоцефалов — с другой. Интересна и специфическая рыбья кость — парасфеноид, подстилающая череп снизу, имеющаяся не только у стегоцефалов, но перешедшая и к современ-

ным амфибиям. Внимания заслуживают и покровные кости плечевого пояса. Для рыб с костным скелетом, и в особенности для двоякодышащих и кистеперых, наиболее характерно присутствие двух костей — ключицы (clavicula) на брюшном и клейтрума (cleithrum) на спинном отделе пояса. Те же кости имелись и у стегоцефалов (рудимент клейтрума сохранился и у современных бесхвостых амфибий).

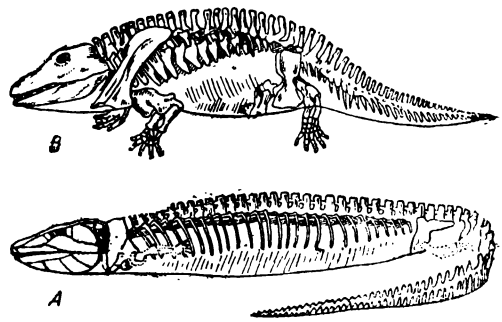


Рис. 48. Скелеты стегоцефалов.

A — примитивный Eogyrinus (каменный уголь) и *B* — более специализированный Eryops (пермь) как представители наиболее древних наземных позвоночных, сохранившие еще известные черты сходства с рыбами.

У наиболее примитивных девонских стегоцефалов (Ichthyostegidae) были и рудименты костей жаберной крышки (praeoperculum). У некоторых стегоцефалов были и остатки характерной для рыб связи между покровными костями плечевого пояса и крышей черепа (supracleithrale и postemporale у Eogyrinus, рис. 48). Кроме того, органы боковой линии у Ichthyostegidae были заключены в замкнутые каналы, как у рыб. С другой стороны, у некоторых ископаемых кистеперых ноздри лежали на нижней поверхности головы, подобно хоанам двоякодышащих и амфибий и парные плавники обладали скелетом, поразительно напоминающим скелет пятипалой конечности (рис. 47).

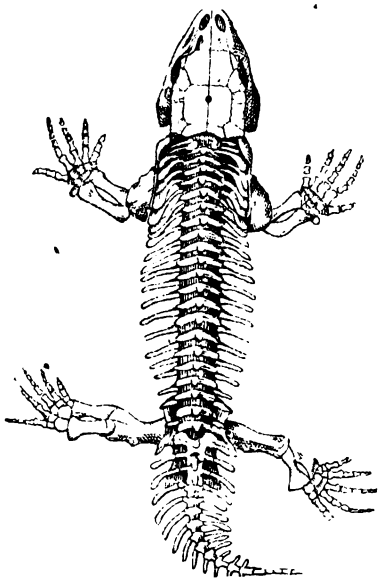


Рис. 49. Скелет примитивного котилозавра Seymouria (пермь).

Занимает переходное положение между стегоцефалами и древнейшими рептилиями.

Хотя мы и не знаем всех промежуточных звеньев между рыбами и наземными позвоночными, все же и известные уже ископаемые лежат на пути такого перехода и с несомненностью доказывают его реальность.

Наиболее примитивные рептилии — котилозавры, были во многом еще близки к стегоцефалам. В частности у них имелась также сплошная наружная крыша черепа. Особенно интересны пермские сеймурии (Seymouria, рис. 49). По крыше черепа они вообще не отличимы от стегоцефалов, к которым некоторые авторы их и отно-

сят. Несомненно, что они представляют собой вполне реальные промежуточные звенья между амфибиями и рептилиями. И в пределах самих рептилий известны интересные промежуточные формы. Таков, например, Eunnotosaurus—ящерообразная форма со спинным щитом из расширенных ребер, как бы зарождающаяся черепаха. Известны остатки юрских первоптиц (Archaeornis и Archaeopte-



Рис. 50. Отпечаток первоптицы Archaeornis siemensii в литографском сланце (юра).

Переходная форма, обладавшая еще многими признаками рептилий.

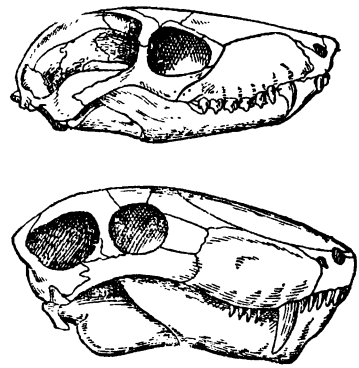


Рис. 51. Черепа териодонтов.

~~Сборку~~ — примитивный Scymnognathus и ~~спицу~~ — специализированный Ictidopsis, как формы, занимающие промежуточное положение между рептилиями и млекопитающими.

тух, рис. 50), имевших еще длинный хвост из 18—20 позвонков, подобно рептилиям, обладавших несросшимися позвонками и свободными пальцами с когтями на передней конечности. Грудина была у них плоская, а в брюшной стенке лежали брюшные ребра, как у крокодилов. С другой стороны, тело было покрыто перьями и передние конечности служили крыльями того же типа, как и у птиц (хотя и гораздо более слабыми). Это вполне реальные переходные формы от рептилий к птицам. Недостающие звенья этого перехода дополняются ископаемыми псевдозухиями, среди которых были лазавшие

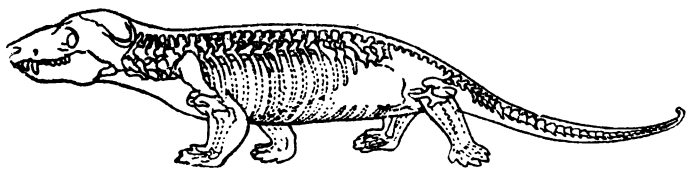


Рис. 52. Реставрация терподонта Cynognathus.

Сходен с млекопитающими по внешнему виду и по способу передвижения (как и по строению скелета).

на деревьях формы, черепа которых были чрезвычайно похожи на птичьи по составу и общей форме. Эти формы дали начало, с одной стороны, крокодилам и динозаврам, с другой стороны, птицам. История последних достаточно ясно прослеживается, невзирая на понятную «неполноту геологической летописи».

Группа ископаемых зверезубых рептилий (Theriodontia) и в особенности найденные недавно Ictidosauria связывают рептилий с млекопитающими (рис. 51). Общее сходство формы черепа и его состава, с одной скуловой дугой, с двойным затылочным бугром, с длинным наружным слуховым проходом и высокой нижней челюстью, состоящей главным образом из большой зубной кости (dentale), со вторичным костным нёбом и т. д. указывает на явное родство с млекопитающими. Аналогичная диференцировка зубов и их однократная смена дополняют это сходство. Сходен, однако и позвоночник и, в особенности, конечности с их поясами (рис. 52). На лопатке развивался гребень, имелся хорошо выраженный локтевой отросток, и то же число фаланг пальцев (2, 3, 3, 3, 3), как и у млекопитающих. Мы должны рассматривать эти формы как рептилий, в высшей степени приближающихся к млекопитающим. У Ictidosauria, по Бруму, имелось даже двойное сочленение нижней челюсти с черепной коробкой. В таком случае мы имеем перед собой действительно вполне реальную переходную форму.

Известны промежуточные звенья и между отрядами и подотрядами млекопитающих.

Существование таких форм доказывает наличие настоящих переходов от ископаемых более примитивных форм к современным выше организованным животным и показывает конкретную историю возникновения современных подразделений животного царства.

Ряды ископаемых форм и предки современных

Во многих случаях остатки родственных ископаемых форм столь обильны, что позволяют воссоздать непрерывные ряды форм, которые при критическом подходе могут довольно верно отображать их действительную историю. В настоящее время известны довольно уже многочисленные генеалогические ряды ископаемых организмов. Особенно хорошо изучены и вместе с тем особенно интересны для нас млекопитающие, которые при относительно большой величине и сохранности скелетных остатков оказываются и наиболее доступными для исследования. Хорошо известна история хищных, китообразных и, в особенности, различных ветвей копытных. Мы сошлемся на историю развития слонов, начиная от эоценового меритерия (Moeritherium). Эта история демонстрирует нам постепенное увеличение размеров тела, развитие хобота и оригинальную специализацию зубной системы (рис. 53). Из резцов развивается лишь одна пара, которая у настоящих слонов образует огромные верхние бивни. Из четырех бугорчатых коренных зубов развиваются шестибугор-

чатые и затем многобугорчатые зубы мастодонтов и складчатые зубы настоящих слонов, у которых число складок возрастает от 3—4 (у древнейших ископаемых) до 27 (у мамонта и у современного индийского слона). Вместе с увеличением размеров коренных зубов постепенно устанавливается своеобразная горизонтальная их смена.

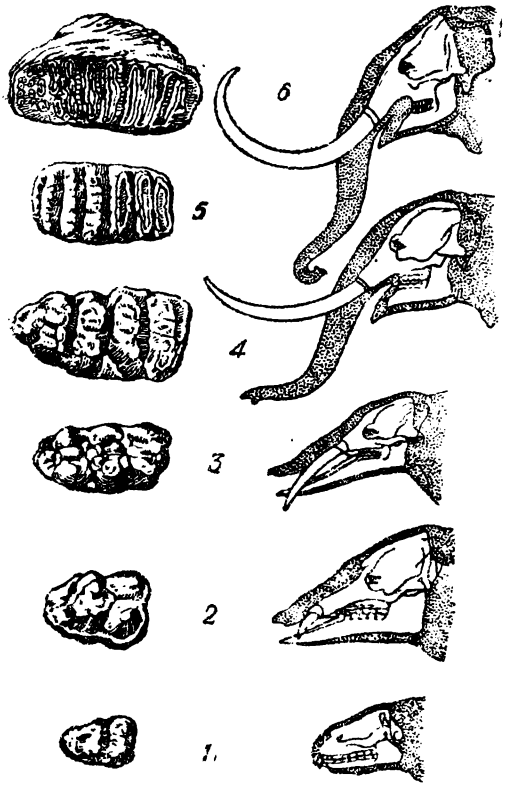


Рис. 53. Палеонтологический ряд слонов.

Изображены черепа с контурами головы и коренные зубы. *1* — Moeritherium (верхний эоцен), *2* — Palaeomastodon (нижний олигоцен), *3* — Trilophodon (миоцен), *4* — Mastodon (дилювий), *5* — Stegodon (плиоцен), *6*— Elephas (совр.).

Еще полнее известна история лошади (рис. 54). От примитивных форм первых копытных (Phenacodus) прослежен полный ряд предков лошади, начинающийся от Hyopsodus и ведущий через Eohippus, Orohippus, Mesohippus, Pliohippus или Hipparion к современному роду Equus. Здесь перечислены лишь основные формы. Кроме того, известны еще дальнейшие промежуточные звенья и множество вымерших боковых ветвей. Во всем этом ряду происходило постепенное увеличение размеров тела, редукция боковых пальцев, редукция и прирастание локтевой кости к лучевой, редукция и прирастание малой берцовой к большой берцовой кости, постепенное увеличение коронки коренных зубов и усложнение их строения. Мы видим действительно весьма последовательный ход этих изменений, ведущих к современной однопалой лошади с призматическими коренными зубами сложно-складчатой структуры.

История современной лошади ясно прочитывается по подлинным документам.

Непосредственная последовательность ископаемых форм

Указанные нами ряды форм конструируются человеком на основе критической оценки многих данных; однако они обычно не даются непосредственно в последовательных слоях одних и тех же отложений.

Тем интереснее и важнее, что палеонтология дает нам иногда и совершенно непосредственные записи истории.

Еще Неймайр описал последовательные изменения моллюсков — палюдин (Paludina s. Vivipara) в плиоценовых отложениях Сла-

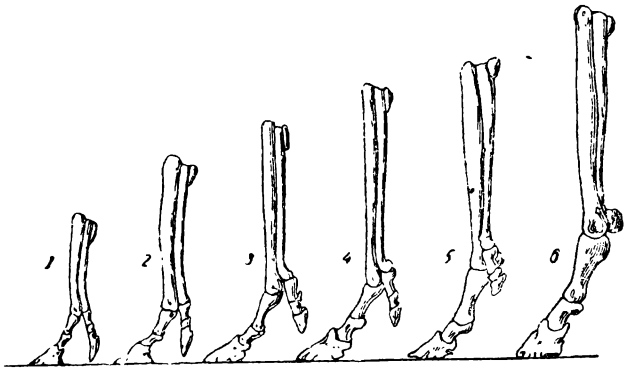


Рис. 54. Исторический ряд изменений строения передней конечности предков лошади.

1 — Mesohippus, *2* — Miohippus, *3* — Parahippus, *4* —Merychippus, *5* — Merychippus cohipparion, *6* — Pliohippus.

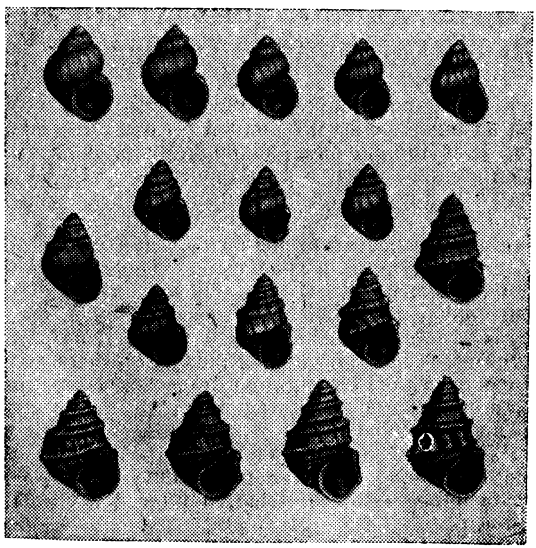


Рис. 55. Непрерывные ряды изменений раковины палюдин.

В плиоценовых отложениях Славонии от Paludina neumayri до P. (Tulotoma) hoernesi.



Рис. 56. Непрерывный ряд изменений раковины катушек Gyraulus (Planorbis) trochiformis в последовательных напластованиях миоценовых отложений Штейнгейма.

вонии (а также на острове Кос в Эгейском море). Эти изменения в структуре раковины, приобретающей ребристое строение, столь

значительны, что конечные формы относят к другому роду — Tulotoma (рис. 55). Они связываются с изменением солевого состава данного водоема.

Такое же значение имеет и установленный в миоценовых отложениях Штейнгейма (Вюртемберг) Гильгендорфом, и уточненный Готшиком, ряд форм Planorbis multiformis (Gyraulus trochiformis). Здесь особенно интересно, что в одном водоеме развитие шло дивергентно по нескольким разным направлениям (рис. 56). Изменения формы раковины весьма значительны (переход от плоской раковины к башенкообразной) и в одной ветви оказались частично обратимыми. Эти изменения ставят в связь с изменением теплового режима вследствие временного прорыва вод из горячих известковых источников. Позднее известковые воды уступили место кремнекислым.

Для нас особенно важно отметить, что изменения обнаруживались в последовательных пластах, образовавшихся путем осаждения в одном водоеме. Следовательно, это не сконструированные человеком, а непосредственно данные исторические ряды последовательных форм. Вряд ли возможны еще более объективные доказательства существования эволюции.

4. БОРЬБА ЗА СУЩЕСТВОВАНИЕ И ДОКАЗАТЕЛЬСТВА РЕАЛЬНОСТИ ЕСТЕСТВЕННОГО ОТБОРА

> «Благодаря этой борьбе изменения, как бы они ни были незначительны и от какой бы причины ни зависели, если только они сколько-нибудь полезны для особей данного вида, в их бесконечно сложных отношениях к другим органическим существам и физическим условиям жизни, будут способствовать сохранению этих особей и обычно унаследуются их потомством. Эти потомки будут в свою очередь иметь более шансов выжить, так как из многочисленных особей любого вида, периодически нарождающихся, остается в живых только незначительное число. Я назвал этот принцип, в силу которого каждое незначительное изменение, если только оно полезно, сохраняется, термином естественный отбор для того, чтобы указать этим на его отношение к отбору, применяемому человеком. Но выражение, часто употребляемое м-ром Гербертом Спенсером, — переживание наиболее приспособленного — более точно, а иногда и одинаково удобно».
>
> Ч. Дарвин

В основе дарвиновской теории лежит факт весьма интенсивной размножаемости организмов. Если бы для этого размножения не было преград, то увеличение численности любого вида живых существ шло бы в геометрической прогрессии. Это означает, что и медленно размножающиеся организмы очень быстро заняли бы всю поверхность земного шара. В самом деле, этому размножению противостоят многочисленные препятствия, приводящие к огромной

смертности, в особенности среди личинок и молоди. Эта смертность, как правило, возрастает с увеличением численности, однако это не значит, что размножение приводит к настоящему перенаселению, характеризуемому недостачей жизненных средств. Во многих случаях смертность определяется в основном врагами и паразитами, размножающимися параллельно увеличению численности тех организмов, которые служат им пищей. Таким образом, не только при наличии перенаселения, но и без этого, размножению любого вида организмов всегда противостоят всевозможные препятствия. Таковыми являются неблагоприятные влияния физических факторов, истребление врагами и паразитами, болезни и голод. Организм встречает в этих факторах сопротивление не только увеличению своей численности, но и своему существованию. Только путем преодоления этого сопротивления данный вид может сохранить для себя и для своего потомства место в фауне или флоре данной территории. Именно эту форму активности организма в обеспечении своей жизни и жизни своего потомства Ч. Дарвин назвал борьбой за существование.

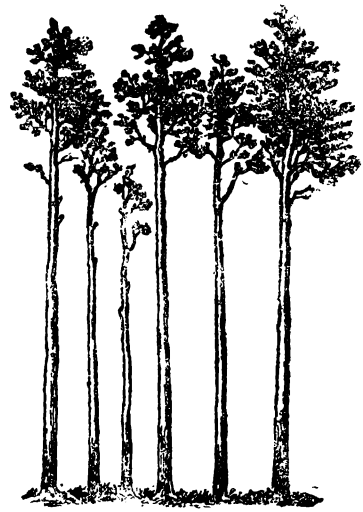


Рис. 57. Угнетение роста деревьев в лесу.

Выражение борьбы за свет, в которой побеждают быстрее растущие деревья.

Термин борьба, быть может, выбран не вполне удачно. Во всяком случае он дал повод к недоразумениям, так как многие видели в ней лишь прямую борьбу всех против всех. Между тем в дарвиновском понимании борьбы речь идет именно не о прямой борьбе, а, в основном, о конкуре́нции (рис. 57) и нередко о весьма пассивных формах соревнования. Впрочем, английский термин «struggle» и означает скорее «активность», «деятельность», чем «борьба». Дарвиновское понимание борьбы охватывает в сущности разнообразнейшие формы взаимодействия между организмом и окружающей его средой (в широком смысле, охватывающей не только всю неорганическую и органическую природу, но и других особей того же вида). Следовательно, в понимание «борьбы» входят и различные формы сотрудничества, как это ясно видно из примеров, приведенных самим Ч. Дарвином. Сам Дарвин никогда не давал определения своего термина, а ограничивался лишь описанием различных примеров и разъяснением смысла, вкладываемого в понятие борьбы за существование. Приводим пояснения, данные Ч. Дарвином.

«Термин «Борьба за существование» в широком смысле этого слова. Я должен предупредить, что применяю этот термин в широком и метафорическом смысле,

включая сюда зависимость одного существа от другого, а также включая (что еще важнее) не только жизнь одной особи, но и успех ее в оставлении после себя потомства. Про двух животных из рода Canis, в период голода, можно совершенно верно сказать, что они борются друг с другом за пищу и жизнь. Но и про растение на окраине пустыни также говорят, что оно ведет борьбу за жизнь против засухи, хотя правильнее было бы сказать, что оно зависит от влажности. Про растение, ежегодно производящее тысячу семян, из которых в среднем вызревает лишь одно, еще вернее можно сказать, что оно борется с растениями того же рода и других, уже покрывающими почву. Омела зависит от яблони и еще нескольких деревьев, но было бы натяжкой говорить о ее борьбе с ними потому только, что если слишком много этих паразитов вырастет на одном дереве, оно захиреет и погибнет. Но про несколько сеянок омелы, растущих на одной и той же ветви, можно совершенно верно сказать, что они ведут борьбу друг с другом. Так как омела рассеивается птицами, ее существование зависит от них и, выражаясь метафорически, можно сказать, что она борется с другими растениями, приносящими плоды, тем, что привлекает птиц пожирать ее плоды и, таким образом, разносить ее семена. Во всех этих значениях, нечувствительно переходящих одно в другое, я ради удобства прибегаю к общему термину «Борьба за существование» (Ч. Дарвин).

Как велика интенсивность размножения живых существ и как велика их истребляемость, видно из следующих примеров.

Форель откладывает ежегодно в течение не менее 10 лет жизни в половозрелом состоянии около 600 икринок. Всего около 6000 яиц. Если принять среднюю численность форелей постоянной, то от каждой пары родителей сохраняется в виде половозрелого потомства только одна пара. Следовательно, из 6000 зародышей форели гибнут на различных стадиях в среднем 5998, а полностью выживают и оставляют потомство лишь 2 особи. Однако форель не принадлежит к числу особенно плодовитых рыб. Сельдь откладывает по 40 000 икринок ежегодно в течение около десятка лет; карп — по 200 000 икринок в течение нескольких десятков лет; осетр — по 2 000 000 икринок в течение многих десятков лет. Треска откладывает по 10 миллионов, а морской налим около 60 миллионов яиц. Из этих почти астрономических чисел выживают однако и оставляют в свою очередь потомство в среднем лишь 2 особи. Вся остальная масса гибнет, частью еще в виде яиц и зародышей, главным образом в виде мальков и молоди, частью же и во взрослом состоянии. Также весьма велика плодовитость большинства растений: пастушья сумка производит около 38 000 семян, энотера—около 118 000, полынь — около 1 миллиона семян.

Это удивительное расхождение между числом жизней зарождающихся и полностью осуществляемых является вполне объективным мерилом интенсивности борьбы за существование. Эта потенциально высокая интенсивность размножения еще более возрастает, если дополняется наличием быстрой смены поколений. Мясная муха про-

изводит около 20 000 личинок. Их рост продолжается 5 дней; стадия куколки длится еще 5—6 дней. Численность мух может, следовательно в благоприятных условиях увеличиться в 2 недели не менее как в 10 000 раз. Потомство полевой мыши от одной пары может в течение двух лет достигнуть 14 000 особей. К. Тимирязев приводит расчет в отношении одуванчика. Если предположить, что одно растение производит лишь 100 семян, и допустить, что потомство все будет выживать и производить столько же семян, то через 10 лет количество особей этого растения потребовало бы для своего размещения пространства, превышающего в 15 раз поверхность всей земной суши.

Однако и медленное размножение может привести к быстрому увеличению численности. Дарвин приводит пример слона, который достигает половой зрелости в возрасте 30 лет и размножается очень медленно. Если одна пара слонов в течение жизни дает только 3 пары слонят и они все выживут, то за 750 лет от одной пары слонов произошло бы потомство в 19 000 000 особей.

Это все теоретические расчеты. Но и в действительности, если животное мало истребляется, то оно и при незначительной плодовитости может достигнуть огромной численности. Странствующий голубь (Ectopistes migratorius) откладывает лишь по два яйца. Однако в Сев. Америке он составлял колонии невероятных размеров (в миллиарды особей), пока человек не взялся за истребление этой беспомощной птицы. Буревестник откладывает лишь одно яйцо, однако это одна из самых обыкновенных морских птиц и его общая численность весьма велика.

Даже крупные млекопитающие размножаются в благоприятных условиях очень быстро. Колумб оставил на о-ве С.-Доминго несколько голов рогатого скота. Спустя 27 лет на острове уже встречались стада по 4000—6000 голов одичавшего скота. В Южной Америке одичали и размножились завезенные туда из Европы рогатый скот и лошади. Они составляли огромные табуны (в пампасах Буэнос-Айреса было около 12 миллионов коров и 3 миллионов лошадей). В Новой Зеландии одичали и размножились свиньи, приносившие огромный вред сельскому хозяйству, так что их пришлось истреблять. То же самое произошло в Австралии с кроликами. Во всех странах быстро размножился, при косвенном содействии человека, домашний воробей. Его размножение связано с увеличением числа лошадей; в настоящее время, с введением автомобиля, число воробьев в культурных странах, и особенно в городах, быстро уменьшается.

В особенности быстро идет иногда расселение и размножение сорных трав и животных — вредителей сельского хозяйства, попадающих в благоприятные условия на культивируемых человеком полях.

В Европе распространился ряд американских сорных трав. Еще в большей мере разрослись европейские сорняки в Америке. В окрестностях городов в Австралии распространены теперь исключительно сорные травы европейского происхождения, которые вытеснили

там туземную растительность. В Европе в прошлом веке погибло большинство виноградников от завезенной из Америки филлоксеры. Наоборот, в Америке произвели в свое время невероятные опустошения завезенные из Европы насекомые-вредители, особенно гессенская муха (Cecidomyia destructor) и непарный шелкопряд (Ocneria dispar). Для последнего известна и точная дата его заноса. В 1868 г. любитель натуралист Трувело случайно выпустил в одном из городов штата Массачузет несколько гусениц непарного шелкопряда, привезенных им из Европы.

Быстро расселяются и водные организмы. Завезенная в 70-х годах из Америки элодея (Elodea canadensis) быстро разрослась в пресных водах всей Европы и в некоторых местах заглушает всю местную растительность. Некоторые речки до того заросли элодеей, что становились непроходимыми для судоходства и их приходилось очищать от этих зарослей. У немцев элодея получила показательное название «водяной чумы» (Wasserpest).

Несмотря на эту способность организмов к быстрому размножению, фактически ему всегда довольно скоро кладется предел.

Редко естественный предел размножения определяется ограниченностью пищевого материала. Остров Св. Елены при его открытии был покрыт густым лесом, но в течение 200 лет ввезенные туда козы и свиньи превратили его поверхность в пустыню, так как они поедали всю поросль и для старых деревьев не было смены. Обычно размножение ограничивается другими факторами — хищниками, паразитами, эпизоотиями или для более защищенных форм — климатическими факторами (зимний холод и голод). «Количество пищи, необходимое для каждого вида, конечно, определяет крайний предел его размножения; но очень часто средняя численность вида зависит не от добывания им пищи, а оттого, что он служит добычей другим животным». Дарвин ссылается при этом на истребляемость куропаток, тетеревов и зайцев мелкими хищниками. «Климат играет важную роль в определении средней численности видов, и периоды очень низкой температуры или засухи, повидимому, самая действительная из препон для размножения» (Ч. Дарвин).

Невероятно быстрое размножение растений или животных, занесенных в другие страны, если климатические условия для них благоприятны и имеется подходящий пищевой материал в достаточном количестве, объясняется тем, что здесь, в новой для них стране, нет тех врагов, которые ограничивали их размножение на родине. Рано или поздно происходит, однако, приспособление и размножение новых врагов, начинающих привыкать к новому роду пищи и истреблять размножившихся пришельцев.

Основными факторами, ограничивающими размножение большинства растений и животных, и являются биотические факторы — хищники, паразиты, болезни и, особенно, активные конкуренты. Лишь на втором месте мы поставим физические факторы, приобретающие более серьезное значение в пустынях и полярных странах. В умеренных странах известное значение имеет зимний холод и голод.

Для насекомых фактором, ограничивающим размножение, являются главным образом птицы, хищные жуки и мухи, в особенности, наездники и другие паразиты (в том числе патогенные бактерии и грибы); кроме того, известное значение имеют и климатические факторы (холод, осадки, засухи). Для растений большое значение имеют зимние морозы, весенние заморозки, засухи, растительноядные животные, а также болезни и активные конкуренты (борьба растений за свет).

При случайно благоприятных условиях размножения известного года, плодовитые животные, например, некоторые насекомые, увеличиваются в своей численности с необычайной скоростью. Происходят вспышки «массового размножения», как они известны для многих вредителей сельского хозяйства (для непарного шелкопряда, для соснового шелкопряда и шелкопряда-монашенки, для озимой совки, лугового мотылька, свекловичного долгоносика, для клопа-вредной черепашки и т. п.). Вслед за такой вспышкой идет, однако, размножение врагов этих насекомых — птиц и особенно паразитирующих мух и наездников, получающих обильный корм и благоприятные условия для развития потомства. Вскоре наступает такое перепроизводство хищников и паразитов, что они быстро приводят к почти полному истреблению насекомого. Уничтожение своей пищи ведет, однако, затем к голодовке и гибели самих хищников. Резкое падение численности хищников и паразитов создает тем самым условия для возможности новой вспышки массового размножения. Отсюда периодические колебания численности — «волны жизни», ясно устанавливаемые для многих животных с высокой интенсивностью размножения. И для растительных организмов известны интенсивные вспышки массового размножения. Таково, например, хорошо нам знакомое явление «цветения» воды. Виды, менее плодовитые и обладающие большей длительностью жизни, не дают таких ясных колебаний. Все же сходные картины наблюдаются, например, в колебаниях численности и в соотношении между числом зайцев и числом лисиц, которые за ними охотятся.

Все эти факты показывают действительное наличие борьбы за существование, даже и в тех случаях, когда нет и речи о недостатке в жизненных средствах. По меткому выражению Энгельса, «можно и без мальтусовских очков заметить в природе борьбу за существование, заметить противоречие между бесчисленным множеством зародышей, которых порождает в своей расточительности природа и незначительным количеством тех из них, которые достигают зрелости; и противоречие это в действительности разрешается по большей части борьбой за существование, принимающей иногда крайне жестокий характер».

Изучение этой борьбы экологами привело к известному учению о равновесии, которое предполагает, что всякое нарушение существующих соотношений приводит в действие силы, стремящиеся восстановить это равновесие. Это учение отражает, конечно, лишь положение данного момента и не выражает динамики исторического

его изменения. Между тем не трудно показать, что в результате борьбы за существование происходит в самом деле смещение предполагаемой точки равновесия, происходит длительное и коренное изменение соотношений, связанное с исчезновением одних форм и возникновением других, с вытеснением одних видов и распространением других.

Эта историческая динамика численности органических форм может быть показана на многих конкретных примерах.

Древнейшие, доисторические леса Дании состояли из осины и березы. Страна поднималась, климат становился суше и мягче и преобладание получила сосна. Как показывают остатки, сохранившиеся в торфяниках, сосна была затем вытеснена дубом. Но уже во времена римлян преобладающим деревом в Дании был, как и в настоящее время, бук. И на животных можно наблюдать такое вытеснение одних форм другими и не только по ископаемым остаткам, но и по данным ближайшего исторического времени. Серая крыса (Mus decumanus) повсеместно вытесняет черную крысу (Mus rattus), которая не так давно одна населяла всю Европу.

Лесная мышь (Mus sylvaticus) кое-где проникает в дома и вытесняет домашнюю. Заяц-беляк (Lepus timidus) во многих местах вытесняется обыкновенным русаком (Lepus europeus). Наш большой рак (Astacus leptodactylus) распространяется на запад и вытесняет в Европе меньшего европейского рака (Astacus fluviatilis). Желтый таракан-«пруссак» (Blatta germanica) постепенно вытесняет большого черного таракана (Periplaneta orientalis), который раньше безраздельно господствовал в России. Европейский воробей вытеснил в Америке местных вьюрков.

Во всех этих случаях виден непосредственный результат борьбы за существование между двумя различными видами. И вместе с тем виден и характер тех взаимоотношений, которые Дарвин назвал борьбой за существование. Ведь дело здесь не в том, что пруссак прямо борется и побеждает черного таракана и точно так же заяц-русак не борется в прямом смысле слова с беляком.

Дарвин условно употреблял выражение «борьба за существование» для обозначения всех тех сложных взаимоотношений между организмом и средой, которые выражаются в конце концов в двух противоречивых тенденциях: в стремлении организма к безграничному размножению и в постоянных противодействиях этому размножению со стороны внешней среды. Размножаемость и истребляемость выступают в теории Дарвина в роли движущих противоречий эволюционного процесса.

Дарвин разбирает все исключительно «сложные соотношения между всеми животными и растениями в борьбе за существование» и приходит к выводу, что «борьба за жизнь особенно упорна между особями и разновидностями того же вида». Значение движущего фактора в эволюции имеет именно борьба особей, принадлежащих

к одному и тому же виду. При этом совершенно ясно выступают две основные характеристики этой борьбы.

1. Столкновение организма с врагами и вредными влияниями, а также с преградами в добывании средств к жизни и для размножения, связанное с его истреблением, приводит к известному его угнетению (рис. 57) и к повышенной смертности. Вслед за К. А. Тимирязевым можно эту сторону дарвиновской борьбы за существование обозначить термином э л и м и н а ц и я, т. е. устранение от жизни и от размножения.

2. Ограниченность условий, необходимых для жизни и размножения, приводит отдельные особи к с о р е в н о в а н и ю (рис. 57) в добывании средств к жизни (активная конкуренция) и к соревнованию (пассивному) в средствах для защиты своей жизни и жизни потомства.

В примерах, приводимых Дарвином для пояснения его понимания борьбы за существование, всегда одинаково выражены эти обе стороны — наличие соревнования и элиминации. Если лисицы истребляют зайцев, то борьба за существование в дарвиновском смысле происходит не между лисицами и зайцами, а между лисицами, с одной стороны, и между зайцами, с другой. Лисицы активно соревнуются м е ж д у с о б о й в ловле зайцев. Ограниченность числа зайцев, так же как и другие факторы, приводят к элиминации лисиц, в результате которой выживают лишь наиболее крепкие и преуспевающие лисицы. Зайцы также соревнуются м е ж д у с о б о й (пассивно) в средствах защиты от лисиц (окраской, инстинктами, бегом). Истребление лисицами и другими факторами приводит к элиминации зайцев, в результате которой выживают лишь наиболее защищенные зайцы. Наряду с этим имеется и активное соревнование в добывании жизненных средств, но в данном случае оно не играет большой роли.

Дарвиновская борьба за существование, выражающаяся в соревновании и элиминации (особей определенного вида), приводит при наличии индивидуальных различий к переживанию наиболее приспособленных особей, которые лучше добывают себе пищу и успешнее защищаются от врагов и от вредных физических влияний. Это переживание наиболее приспособленных особей Дарвин назвал, по аналогии с искусственным отбором практикуемым человеком, естественным отбором.

Аналогия в данном случае не означает отождествления. Высшие формы искусственного отбора явно отличны от естественного. Человек выбирает подходящие ему особи для размножения. При естественном отборе факторы среды уничтожают менее приспособленные особи и устраняют их от размножения. Принцип действия как-будто прямо противоположный — в первом случае сохранение положительных особей, во втором — уничтожение отрицательных. Однако примитивные формы искусственного отбора в этом отношении приближаются к естественному. Первобытный человек во всяком случае не производил подбора пар, а просто уничтожал менее ценных животных. Различия здесь в значительной мере сглаживаются. В начальных фазах своего возникновения искусственный отбор принципиально не отличен от естественного.

А. Косвенные доказательства эффективности естественного отбора

Можно ли доказать, что смертность, связанная с соревнованием особей одного вида за сохранение жизни, за жизненные средства и за размножение, т. е. элиминация, имеет действительно избирательный характер и ведет, следовательно, к естественному отбору наиболее в данных условиях защищенных, вооруженных и вообще «приспособленных» особей.

Дарвин подчеркивает, как доказательство правильности своей теории, факт приспособленности организма к той именно обстановке, в которой он в действительности живет.

Хотя, как мы увидим далее, в самом деле только теория естественного отбора дает удовлетворительное объяснение этой приспособленности, мы здесь особо отметим существование большой категории приспособлений, являющихся в роли средств пассивной защиты, которые объяснимы именно только с точки зрения теории естественного отбора. Поэтому именно эти приспособления имеют значение весьма убедительных, хотя и косвенных доказательств существования естественного отбора.

Покровительственная или скрывающая (криптическая) окраска

Так обозначают сходство организма по окраске и форме с окружающей средой, благодаря которому он в ней теряется, становится трудно различимым (рис. 58). Это широко распространенное явление касается как взрослого животного, так и любой стадии его развития.



Рис. 58. Белая куропатка на снегу.

Окраска яиц. Яйца морских животных, особенно планктонные, обычно прозрачны. Иногда прозрачны и яйца пресноводных животных (яйца моллюсков Limnaea, Planorbis и др.). Яйца насекомых, откладываемые на кору деревьев и кустарников — светлосерые или серовато-бурые, откладываемые на стеблях и листьях — часто зеленые. Яйца птиц, откладываемые на песок или землю и насиживаемые лишь после достижения полной кладки, каковы яйца ржанок, чибисов, чаек и крачек — серые и бурые с пятнышками, напоминающие окружающую почву.

В тех же случаях, когда яйца недоступны для хищника,

они обычно лишены окраски. Так, у рептилий, зарывающих яйца в землю, они белые. У птиц, строящих закрытые гнезда или гнездящихся в дуплах деревьев или, наконец, сразу насиживающих, яйца также часто белые.

Окраска личинок. Огромное большинство личинок морских животных почти совершенно прозрачны и потому в воде весьма мало заметны. Реже это относится к пресноводным животным (например, личинка комара Corethra), что очевидно связано с тем, что и сами пресные воды менее прозрачны. Гусеницы бабочек часто зеленые под цвет листьев, или темные, под цвет коры или земли. Куколки бабочек обычно серые, бурые, под цвет коры или земли.

Взрослые животные. И среди взрослых морских животных имеются многие прозрачные формы в составе планктона. Таковы медузы, ктенофоры, сальпы и боченочники, многие черви и рачки. У пресноводных форм это бывает редко (ветвистоусые рачки: Sida crystallina, Leptodora hyalina, Holopedium, отчасти Bythotrephes, коловратка Asplanchna).

Нектонные рыбы имеют часто серебристое брюхо и буровато-зеленоватую спину. В этом случае рыба мало заметна сверху, на фоне морской воды, и также мало заметна снизу, на фоне серебрящейся (вследствие полного внутреннего отражения лучей света) поверхности воды. Донные рыбы часто окрашены под цвет песчаного дна (скаты и камбалы). При этом камбалы обладают еще и способностью менять окраску, настраивая ее под цвет окружающего фона. Рыбы, держащиеся в водорослях, имеют часто зеленую, красную или бурую окраску (морские иглы). В пестрых скалах и камнях держатся такие же пестрые рыбы (скорпена), однако наибольшей яркости достигают рыбы, живущие в ярко окрашенных коралловых рифах.

На суше, в зеленой растительности держатся многие зеленые насекомые, большой зеленый кузнечик (Locusta viridissima), зеленые клопы, мухи, орехотворки, зеленые богомолы (Mantis religiosa), стрекозы, зеленые лягушки (квакша), ящерицы, древесные змеи. Много зеленых рептилий и, в особенности, птиц в тропиках, где зеленый цвет дает хорошую защиту в течение всего года. В умеренных странах, с их длинной зимой, птицы чаще имеют серо-бурую окраску под цвет коры деревьев, на которых они в основном держатся. При наличии полового диморфизма самка птиц имеет обыкновенно более скромный наряд. В особенности часто выражена защитная окраска у самок птиц, насиживающих яйца в открытых гнездах. В этом случае обыкновенно самка имеет незаметную серую окраску. Ночные животные — птицы и млекопитающие имеют также мало заметную как днем (на деревьях, на скалах), так и ночью, серую окраску (совы, козодои, летучие мыши, крысы, мыши).

Животные пустынь имеют часто песочно-желтую или желто-бурую окраску. Эта окраска простирается обычно на всю фауну, так как в пустынях за отсутствием каких-либо укрытий все животные находятся на виду. Поэтому здесь однотонную скрывающую

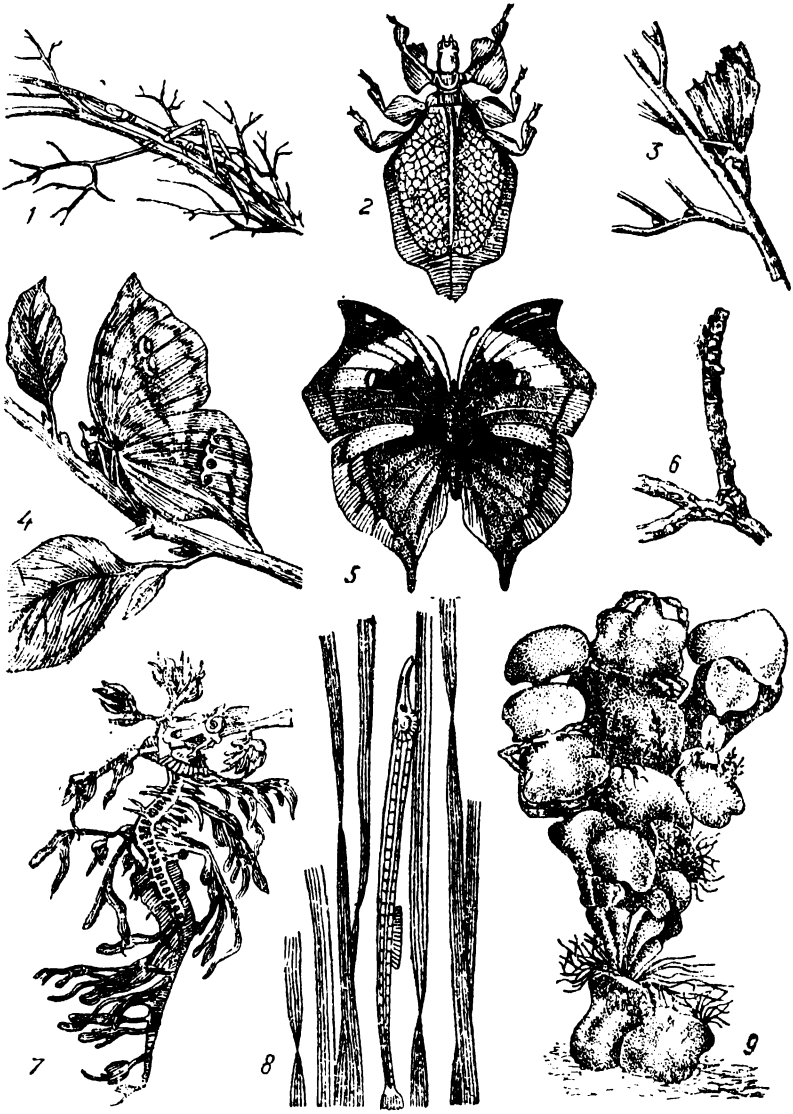


Рис. 59. Защитная окраска и форма у животных.

1 — палочник Bacillus rossii; *2* — блуждающий лист Phyllium siccifolium; *3* — бабочка Libythea celtis; *4* — бабочка Callima inachys, сидящая со сложенными крыльями; *5* — она же с расправленными крыльями; *6* — гусеница сливовой пяденицы Angerona prunaria; *7* — рыба — морской конек — гряличник Phyllopterus eques; *8* — морская игла — рыба Syngnathus acus в зарослях морской травы; *9* — краб Pyenia на водорослях (слева и сверху) (из И. Полякова).

окраску имеют не только насекомые (саранча) и мелкие ящерицы и птицы, но и крупные ящерицы (варан), ядовитые змеи (гадюки, кобры) и все, почти, млекопитающие, как мелкие грызуны и хищники, так и крупные копытные (антилопы, верблюд) и хищники (лев). Среди животных полярных стран часто встречается белая окраска (рис. 58), скрывающая животное на фоне снега (белый медведь, полярный заяц). Нередко при этом наблюдается сезонный диморфизм, так что животное надевает белый наряд только на зиму (заяц-беляк, песец, горностай, полярная сова, белая куропатка).

Покровительственный или скрывающий рисунок и форма. Общая окраска животного под цвет окружающей среды иногда дополняется рисунком, увеличивающим это сходство, или формой, напоминающей неодушевленные или расти-



Рис. 60. Продольные полосы у зеленых гусениц (Satyridae) в траве.



Рис. 61. Косые полосы у зеленых гусениц бражников, кормящихся на кустарниках.

Сходство со свернутым листом. Затенение с брюшной стороны скрывает гусеницу в ее естественном положении брюхом вверх (левый рисунок). Справа — та же гусеница в необычном для нее положении.

тельные объекты этой среды (рис. 59). Так, уже и в характеристике простой скрывающей окраски мы упоминали о цвете почвы или коры деревьев. Это сходство в окраске обычно дополняется рисунком в виде крапинок, линий, напоминающих зернышки почвы или трещинки в коре.

Зеленые гусеницы бабочек имеют иногда (у белянок) продольные полоски, делающие их еще менее заметными на траве (рис. 60), или они обладают косыми поперечными полосками (бражники) и держатся на деревьях и кустарниках; такие гусеницы напоминают свернутый лист с его жилками на изнанке (рис. 61).

Крылья бабочек имеют часто различную окраску сверху и снизу. Интересно отметить, что у дневных бабочек, складывающих свои крылья вверх, скрывающая окраска бывает всегда на нижней сто-

роне, которая только и видна, когда бабочка находится в состоянии покоя. Еще интереснее, что эта окраска имеется часто не на всей нижней поверхности, а именно на нижней стороне заднего крыла и на той части переднего крыла, которая у сидящей бабочки не прикрывается задним крылом (рис. 62). Одним словом, покровительственно окрашены только те поверхности, которые действительно видны, когда бабочка покойно сидит. Чаще всего эта поверхность крыльев окрашена под цвет коры деревьев и обладает рисунком, напоминающим кору или лишайники на этой коре. У ночных бабочек, которые не поднимают крыльев, а в состоянии покоя как бы прижимают их к субстрату, покрывая задние крылья передними, скрывающая окраска и рисунок имеются на верхней поверхности переднего крыла (рис. 63). Задние крылья бывают белыми или ярко окрашенными (шелкопряды, бражники, орденская лента Catocala). Рисунок, имитирующий кору или лишайники, оказывается иногда определенно ориентированным. Бабочка садится, соответственно этому, прямо вертикально или боком на ствол дерева и в этом положении становится незаметной. Иногда, кроме окраски и рисунка, и общая форма тела приобретает сходство с известными объектами внешней среды (подражательное сходство). Ночница Xylina obsoleta (рис. 63) напоминает кусочек гнилого дерева. Известны жуки, напоминающие лишайники (рис. 64);

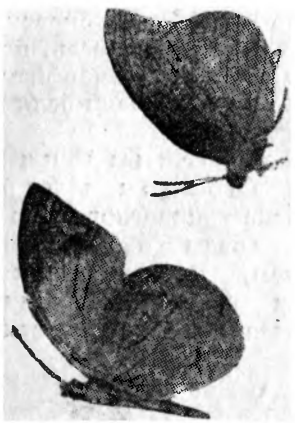


Рис. 62. Распределение защитной окраски у дневной бабочки (Hebomoja glaucippe) по нижней поверхности крыльев в тех частях, которые видны при состоянии покоя.

А — расправленная бабочка, вид снизу; *В* — бабочка со сложенными крыльями (из Вейсмана).

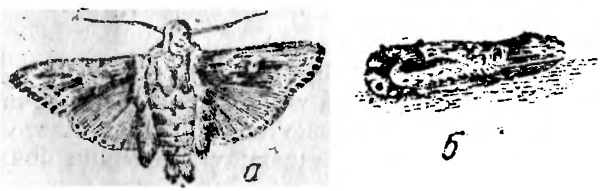


Рис. 63. Распределение защитной окраски у ночной бабочки (Xylina vetusta) по верхней поверхности передних крыльев, которая только и видна при состоянии покоя *(В)*.

цикады, сходные с шипами тех кустарников, на которых они держатся (рис. 65). Шелкопряд Notodonta camelina напоминает сморщенный сухой лист. Сходство с листьями у насе-

комых вообще очень распространено. В этом случае оправдывается указанное ранее правило. У дневных бабочек, какова известная каллима (Kallima parallecta, рис. 59), верхняя сторона крыльев яркая — синяя с оранжевой или светлоголубой полоской, а нижняя сторона — сероватая, желтоватая, краснобурая и иногда зеленоватая с ярко выраженным рисунком листа с его жилками и даже черешком. Бабочка садится на веточку в соответствующей ориентировке и тогда поразительно напоминает высохший лист.

Известны и другие бабочки, хорошо имитирующие лист (Anaea polyxo, Coerois chorinaeus). У ночных бабочек рисунок листа бывает на верхней стороне передних крыльев, а задние крылья могут быть яркими (Phyllodes ornata) (рис. 66).



Рис. 64. Мадагаскарский жук-лишайник (Lithinus nigricristatus).

Два экземпляра на ветке, обросшей лишайником. Справа изолированная особь.

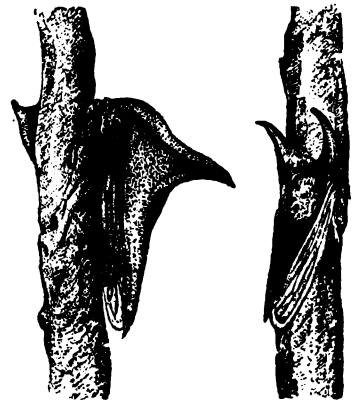


Рис. 65. Бразильские цикады, живущие на колючих кустарниках.

A — Umbolia pyramidalis. *B* — Hemiptera punctata. Из Гесса и Дофлейна.

Напоминают лист и некоторые тропические прямокрылые (рис. 67), (бурые и зеленые Phasmidae). Особенно известен «блуждающий лист» (Phyllium siccifolium), у которого и конечности листообразны (рис. 59).

Замечательно похожи на небольшую бурую или зеленую веточку насекомые — палочники. Ceraxylus laceratus напоминает палочку, обросшую мхом. Гусеницы пядениц похожи на зеленые или бурые веточки и принимают позы еще увеличивающие это сходство. Жуки сем. Buprestidae сходны с птичьим пометом. Chlamys pilula похожи на экскременты гусеницы. Во всех этих случаях инстинкты заставляют насекомое при всякой опасности принимать соответствующую позу, делающую его действительно совершенно незаметным.

И для позвоночных можно указать примеры скрывающего рисунка и формы. Мы уже упоминали об игле-рыбе, которая при своей удлиненной форме мало заметна среди зарослей морской травы (рис. 59). Известен вид морского конька-тряпичника, обладающего придатками, напоминающими красные водоросли (Phyllopterus eques, рис. 59). Многие гекконы обладают хорошо выраженной скрывающей окраской и рисунком под кору деревьев. Ящерица Moloch horridus покрыта колючками и держится в колючих кустарниках Австралии. Поперечные полосы на шкуре тигра также прекрасно скрывают его в зарослях бамбука или камыша.

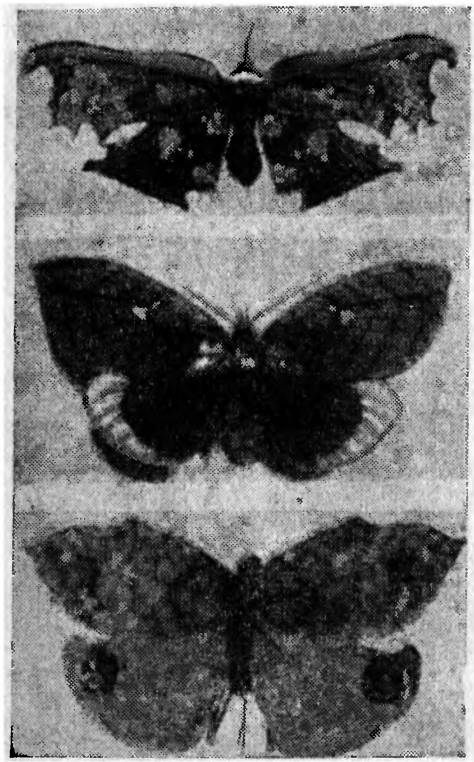


Рис. 66. Листоподражание у ночных бабочек.

Листообразная форма, рисунок и окраска распространяются лишь на передние крылья, если бабочка в состоянии покоя прикрывает ими задние крылья. Сходство дополняется иногда вырезками по краям и прозрачными пятнами, имитирующими повреждения, причиненные гусеницами. *1* — Draconia rusina, *2* — Minodes ornata, *3* — Tanusia corrupta. Из Котта.

Скрывающий эффект рисунка достигается не только простым копированием окружающих предметов. Нередко окраска приобретает такой характер, что скрывает общую форму организма, или как бы разбивает его на части и делает целое неуловимым.

Уничтожение рельефа достигается таким распределением окраски, которое противодействует естественным затенениям. Так, например, у птиц и у млекопитающих брюшная поверхность тела, которая естественно затенена, обладает более светлой окраской чем спина, которая максимально освещается. В результате, тени совершенно скрываются и тело животного с известного расстояния кажется плоским, т. е. совершенно сливается с почвой. Такое уничтожение рельефа при помощи обратного затенения окраски представляет в высшей степени распространенное явление, особенно заметное у многих гусениц (рис. 61) и у большинства позвоночных (принцип Тайера).

Соответствующими затенениями достигается нередко не только видимое уничтожение естественного рельефа, но и впечатление

нового — ложного рельефа, дополняющего эффективность подражательного рисунка и формы. Так, на крыльях многих бабочек, обладающих окраской и рисунком, напоминающими кору деревьев, имитируется и рельеф коры с ее трещинами и нередко выросшими сверху лишайниками.

Разбивка на части, т. е. дезинтеграция зрительного впечатления достигается существованием резких линий или границ между разно окрашенными частями, проходящих через все тело (взятое опять-таки в положении покоя). Резкие линии как-будто ограничивают какие-то иные тела, не похожие на животных, а напоминающие отдельные объекты окружающей неорганической или растительной природы. Такие рисунки также весьма широко распространены как у насекомых (многие бабочки), так и у позвоночных, начиная с рыб и кончая птицами и млекопитающими.



Рис. 67. Листоподражание у прямокрылых. Внизу — два вида Cycloptera. Вверху — Chitonlscus feedjeanus. Из Котта.

Конечно и в этом случае рисунок может служить эффективной защитой лишь при наличии адэкватного фона в окружающей обстановке (рис. 68).

Во всех этих случаях скрывающая окраска тем более защищает животное от врагов руководящихся зрением (особенно от птиц), чем более она совершенна. Если имеются индивидуальные различия в совершенстве окраски, то менее заметные особи очевидно будут менее истребляться чем более заметные. Элиминация будет иметь избирательный характер. Переживать и оставлять потомство будут наиболее незаметные животные. Это касается не только таких беззащитных животных как насекомые. Это относится в равной мере и ко многим крупным животным и даже к хищникам, для которых весьма важно незаметно приблизиться к своей добыче. Менее заметный хищник будет более обеспечен пищей для себя и для своего потомства. Ясно, что уже ничтожное сходство в окраске с окружающей

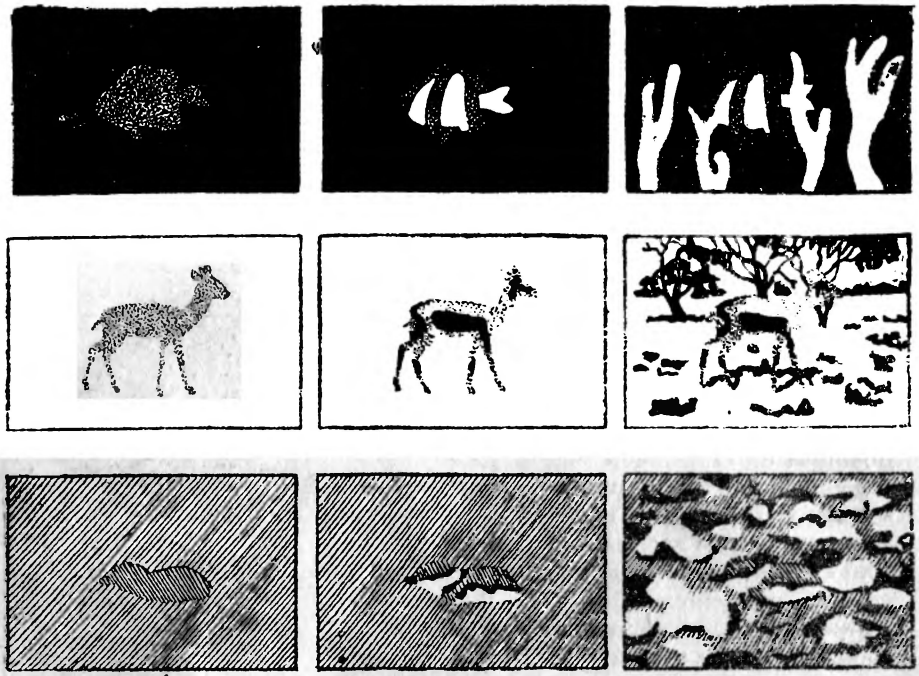


Рис. 68. Сплошная окраска (первый столбец) и значение разбитой окраски (второй столбец) на адэкватном фоне (третий столбец). Из Котта.



Рис. 69. Маскировка глав и разбитая окраска у южноамериканского грызуна вискаша (Lagostomus). Из Котта.

средой, ставит данную особь в более выгодное положение чем любую иную, хотя бы лишь немного более заметную особь.

Сходство, например, с листом, конечно, не появилось сразу в виде случайной вариации. Сначала могла развиться окраска лишь в общем, несколько напоминающая сухой лист, а затем очень постепенно вырабатывались рисунок и форма, и устанавливались соответствующие инстинкты. Известны бабочки, обладающие еще лишь очень отдаленным сходством с листом. Таков, например, один вид каллимы — Kallima rumia (рис. 59). Однако и это несовершенное сходство дает уже некоторую защиту. При обычном наличии индивидуальных вариаций имеется достаточное поле для деятельности естественного отбора, как результата переживания (в среднем) наиболее незаметных особей. Совершенство защитной окраски непосредственно определяет интенсивность элиминации и отбора. Конечно не нужно забывать, что ее эффект может быть использован всегда только в полном согласовании с инстинктами, которые заставляют животное располагаться неподвижно на соответствующем фоне и в надлежащем положении покоя. Параллельно с совершенствованием окраски должна итти и выработка этих инстинктов в силу той же элиминации более заметных особей. Трудно придумать какое-либо иное объяснение для явлений покровительственной окраски кроме теории естественного отбора, которая дает действительно ясное, совершенно непринужденное объяснение для всех этих фактов.

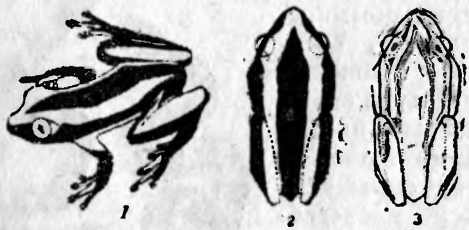


Рис. 70. Разбитая окраска у лягушки Megalixalus fornasinii. Совпадение полос в положении покоя.

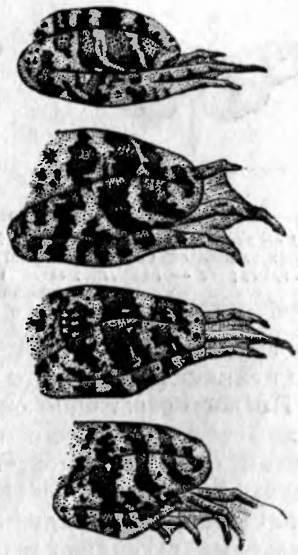


Рис. 71. Разбитая окраска и совпадение полос на задних конечностях, сложенных в положении покоя у травяной лягушки Rana temporaria.

Предостерегающая или предупреждающая окраска (апосемия)

В некоторых случаях животные, даже, казалось бы, совершенно беззащитные, обладают яркими окрасками, ясно выделяющими их из окружающей среды, делающими их особенно заметными. Остав-

ляя пока в стороне те случаи, когда яркие краски служат для более легкого распознавания особей своего вида (что бывает часто у бабочек и у птиц), мы обратим здесь особое внимание на те, более, правда, редкие случаи, когда животное явно выставляет свои яркие краски напоказ и совершенно не боится хищников. Такие факты как будто противоречат описанным явлениям скрывающей окраски и подрывают их значение. На самом деле здесь нет никакого противоречия, так как в этих случаях именно яркая окраска защищает организм и притом еще лучше, чем это было бы при наличии покровительственной окраски.

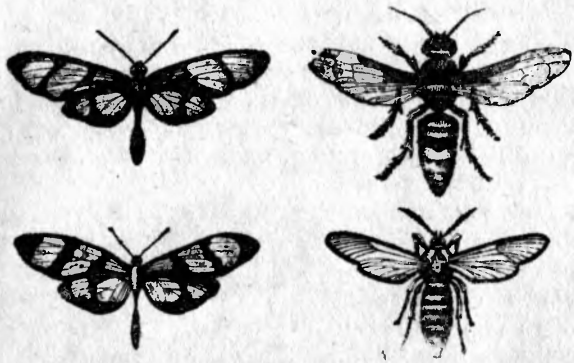


Рис. 72. Мимикрия у насекомых.

1 — несъедобная геликонида Methona psidii; *2* — подражающая ей пиерида Leptalis orise; *3* — оса Vespa crabra; *4* — подражающая ей бабочка-стеклянница Sesia crabroniformis.

Предостерегающая окраска встречается у животных, которые обладают иными, и притом еще более действительными, средствами защиты. В основном это ядовитые, обжигающие или жалящие животные. Таковы некоторые гусеницы, в особенности питающиеся растениями, содержащими ядовитые алкалоиды. Нередко они ярко окрашены. Ядовиты, или по меньшей мере несъедобны, и некоторые бабочки. В их желтом теле бывают ядовитые или раздражающие вещества. Таковы тропические семейства геликонид (рис. 72), данаид, акреид и др. Яркожелтые полосы бывают у ос, у шмелей. Известны также весьма ярко окрашенные ядовитые змеи (Elapidae, рис. 73).

Яркая окраска дает возможность птицам распознать несъедобное или даже опасное животное и спасает последнее от бесполезного нападения. Оно все равно не может быть употреблено в пищу, но может вызвать неприятные ощущения, боль или даже отравление. Такое распознание несъедобных животных дается птицам, конечно, лишь в результате неприятных опытов (т. е. у них

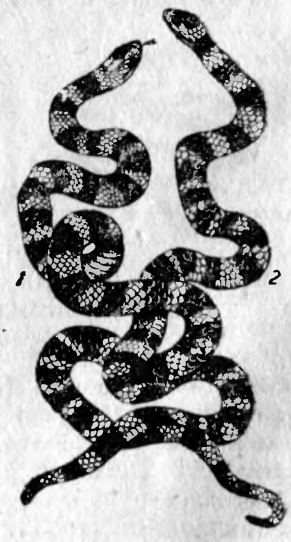


Рис. 73. Мимикрия у змей.

1 — неядовитая Erythrolamprus venustissimus; *2* — ядовитый аспид Elaps fulvius. Яркая окраска из чередующихся красных и черных полос.

вырабатывается условный рефлекс отвращения). Чем сильнее сопутствующее раздражение (яркое зрительное впечатление), тем быстрее и надежнее устанавливается условный рефлекс.

Защитное действие окрасок и инстинктов бывает основано и на обмане зрения. Таковы, во-первых, угрожающие окраски и позы и, во-вторых, явления мимикрии.

Угрожающая или устрашающая окраска.

Гусеница винного бражника (Chaerocampa elpenor) имеет впереди глазоподобные пятна. При опасности она раздувает и приподымает переднюю часть тела, принимая угрожающую позу. Опытом доказано, что птицы действительно пугаются, принимая, повидимому, совершенно безопасную гусеницу за змею. Сумеречная бабочка — глазчатый бражник (Smerinthus ocellata) обладает синими глазоподобными пятнами на красноватых задних крыльях. Если бабочку потревожить, то она расправляет свои крылья, выдвигая этот своеобразный рисунок. И в этом случае доказано, что куры и воробьи пугаются, принимая, повидимому, бабочку за часть головы крупного животного. Конечно, такие окраски не могут иметь значения абсолютного средства защиты. Да впрочем и покровительственная окраска дает, конечно, лишь относительную защиту от некоторых врагов.

Мимикрия (Бэтса) или ложнопредостерегающая окраска, рисунок и форма (псевдоапосемия)

Под мимикрией в тесном смысле слова понимают имитирующее сходство незащищенного организма с защищенным (в широком смысле мимикрией или миметизмом называют вообще защитное сходство с предметами внешней среды).

Известный зоолог-путешественник Бэтс первый заметил, что среди множества пестрых бабочек семейства геликонид (Heliconidae), обычных в долине р. Амазонки, вылавливаются отдельные, сходные с ними по окраске и повадкам представители совершенно иного семейства белянок (Pieridae). Геликониды летают медленно и держатся на виду у птиц большими стаями. От птиц они не улетают и птицы их не преследуют. Они издают неприятный запах и оказываются для птиц несъедобными. Яркая окраска геликонид имеет, следовательно, значение предостерегающей окраски (апосемия). Летающие с ними вместе и вполне съедобные белянки, при сходстве в окраске, совершенно не выделяются в этих стаях геликонид и принимаются птицами за таких же несъедобных бабочек (рис. 72).

Это явление подражательного сходства с защищенными, или «иммунными» организмами оказалось довольно широко распространенным. И в Старом Свете и в Австралии известно теперь много бабочек, имитирующих местных иммунных бабочек, принадлежащих

к семействам Danaidae (Danais, Amauris), Euploeidae, Acraeidae. Интересны явления мимикрии у некоторых представителей Papilionidae (Papilio dardanus, P. polytes). В этом случае подражают только самки (рис. 74). Самцы обладают исходной окраской — это большие красивые бабочки, напоминающие нашего махаона. В Абиссинии встречаются самки Papilio dardanus, сходные по своей окраске с самцами. Очевидно это первоначальный тип самки. Однако, кроме того, встречается еще два типа самок (рис. 74) того же вида, копирующих местных иммунных данаид (Amauris, Danais). В Южной Африке имеются другие формы самок Papilio dardanus — одна копирует местную Danais chrysippus, другая, совершенно иного цвета, копирует Amauris navius, третья копирует Amauris echeria. Чрезвычайно интересно, однако, что Amauris echeria дает ряд локальных форм (подвидов), а параллельно им и самки Papilio dardanus образуют сходные с ними местные формы. Подобный полиморфизм имитирующих самок описан и для Papilio polytes, где изучен и наследственный механизм этого полиморфизма.

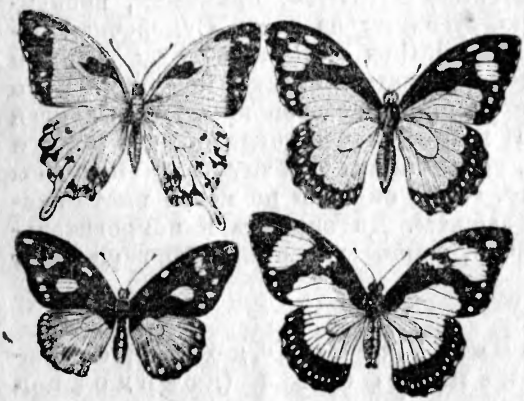


Рис. 74. Африканский махаон Papilio dardanus (merope)

Полиморфизм самок, отдельные формы которых копируют различных иммунных бабочек, характерных для данной местности.

Явления мимикрии распространены и у других насекомых. Многие насекомые имитируют жалящих насекомых (рис. 72). Так, известны жуки, мухи и бабочки, копирующие ос, пчел и шмелей. Очень распространенная муха — ильница-пчеловидка (Eristalis tenax) подражает пчелам и вместе с ними посещает цветы. То же относится к другой мухе — шмелевидной мохнатке (Volucella bombylans). Бабочка — пчеловидная стеклянница Aegeria apiformis напоминает шершня.

Описаны явления мимикрии и у позвоночных животных. Неядовитые змеи (Erythrolampus и др.) иногда очень точно копируют (рис. 73) ярко окрашенных ядовитых змей (Elapidae; Elaps fulivius— коралловая змея Ю. Америки с чередующимися яркокрасными и черными поперечными полосами). Некоторые полагают, что и обыкновенная кукушка имитирует ястреба-перепелятника.

Учение о мимикрии подвергалось острым нападкам со стороны антидарвинистов. Выдвинутые ими возражения не выдерживают серьезной критики. Они были в основном направлены на то, чтобы доказать, что мимикрия не дает безусловной защиты организму. В этом последнем ни один дарвинист, конечно, не сомневается. Наблюдения все же показали, что не только птицы, но даже богомолы из-

бегают иммунных бабочек. Однако верно то, что некоторые увлекающиеся коллекционеры иногда описывали как мимикрию любое случайное сходство между различными организмами, не справляясь, ни о привычках, ни даже о географическом распространении данных видов.

Между тем подражательное сходство может служить защитой лишь при определенных условиях. Образец должен быть действительно защищенной формой; подражающая форма всегда более беззащитна. Образец всегда имеет значительный численный перевес над подражающей формой. Образец и его копия встречаются всегда в одной и той же местности; они держатся вместе в одной и той же стации и обладают сходными инстинктами. Только в этих случаях можно говорить о мимикрии, так как только при таких условиях это сходство дает подражающему виду реальную защиту, т. е. снижает его истребляемость. Если бы имитирующее животное держалось отдельно от иммунного образца, или если бы оно было более многочисленным, то птицы из опыта скоро убедились бы в его съедобности и научились бы отличать его от иммунной формы, хотя бы по различиям в повадках.

Для нас особенно интересны еще некоторые другие закономерности в явлениях мимикрии, так как они являются дальнейшими доказательствами эволюции и в особенности теории естественного отбора.

Подражающая форма всегда уклоняется по внешности от ближайших родственных форм (ср. сказанное о самках Papilio dardanus).

В подражающем виде мы имеем всегда более или менее резко измененную форму. Иногда и исходная форма еще может быть найдена (самка Papilio dardanus в Абиссинии). Очень часто исходная форма окраски сохраняется у самцов (многие виды Papilio). Если оба пола копируют иммунную форму, то у самки достигается обыкновенно более совершенное сходство. С точки зрения теории Дарвина это понятно. Самка обычно менее подвижна и потому более уязвима. Она в большей мере нуждается в защите. Гибель самки имеет, кроме того, большее значение чем гибель самца, так как вместе с нею гибнут и яйца; между тем самец может оплодотворить несколько самок и уменьшение числа самцов не имеет такого значения.

Сходство с иммунной формой — результат эволюции и во многих случаях можно показать, что это сходство развивается постепенно, достигая все большего совершенства. Мы знаем примеры весьма несовершенного сходства. Однако и самое незначительное сходство, например, только в инстинктах, дает уже, хотя бы некоторую, защиту обладающим им особям. Если бабочка даже резко отличной окраски начнет присоединяться к летящей стае геликонид, то она этим самым приобретает уже известную защиту, так как птицы несомненно отрицательно оценивают всю стаю в целом, а не взвешивают достоинства каждой отдельной особи. Любое сходство, хотя бы в общих тонах окраски, значительно уменьшает истребляемость

подражателя и, следовательно, является предметом «накопляющего» действия естественного отбора.

Постепенность приобретения подражательного сходства видна в особенности на самцах тех видов, у которых самки уже хорошо имитируют. У самцов некоторых белянок, копирующих геликонид, на общем белом фоне появляются лишь первые цветные пятна, приближающие их окраску к окраске образца. У самок Papilio dardanus, копирующих Amauris echeria в Ю. Африке, эволюция окраски идет параллельно диференцировке географических форм образца.

В особенности важно то обстоятельство, что сходство является всегда чисто внешним. Морфологические признаки всегда ясно указывают на систематическое положение подражателя. Такие признаки строения крыла как его жилкование в особенности сохраняют специфические особенности данной группы (семейства). Интересно, что один и тот же внешний эффект достигается у образца и у различных подражателей совершенно различными путями. Так, стекловидная прозрачность крыльев достигается либо 1) тем, что чешуйки уменьшаются в величине, хотя сидят тесно, либо 2) тем, что чешуйки располагаются более редко, хотя сохраняют крупную величину, либо 3) тем, что чешуйки утрачивают свой пигмент, либо, наконец, 4) комбинацией предыдущих процессов.

Это показывает, что сходство достигается не в силу каких-либо внутренних причин. Критерием сходства здесь является только зрительное впечатление, производимое на другой организм (птицу), и это показывает значение того фактора, который занимает центральное место в теории Дарвина. Только то с о о т н о ш е н и е между организмами, которое Дарвин назвал борьбой за существование и которое в данном случае связано с избирательным истреблением птицами, руководящимися в поисках пищи зрением, могло определить развитие подражательного сходства, называемого мимикрией.

Что сходство это не вызывается внутренними причинами, видно также из фактов развития полиморфизма самок (Papilio dardanus, P. polytes). Здесь один и тот же организм развивался в различных направлениях соответственно различному положению во внешней среде. Дивергентное развитие не может определяться внутренними факторами (так как они одинаковы), а лишь различными взаимоотношениями с факторами внешней среды.

Д р у г и е с р е д с т в а п а с с и в н о й з а щ и т ы

Кроме защитной окраски наблюдаются и другие средства пассивной защиты от хищников и врагов и притом не только у животных, но и у растений.

У р а с т е н и й нередко имеются иглы и колючки, защищающие их от поедания крупными травоядными животными. Такое же значение имеют алкалоиды и раздражающие масла. Неплохим средством защиты против многих травоядных животных являются обжигающие волоски, содержащие органические кислоты или эфирные

масла (крапива, мята, герань и мн. др.). От многих животных защищают также твердые клеточные оболочки, как богатые кремнеземом оболочки клеток у злаков, а также различные включения в самих клетках. Так, например, «рафиды» — кристаллы щавелевокислого кальция — хорошо защищают ткани растений от поедания улитками, гусеницами, саранчей и даже грызунами.

У животных имеются сходные защитные образования, в виде различного рода панцырей. Таково значение хитинового покрова членистоногих, достигающего иногда большой мощности и твердости (жуки), особенно при его импрегнации известью (раки). Наружный и внутренний скелет многих коралловых полипов, внутренний скелет губок, твердая оболочка асцидий, известковый скелет иглокожих, раковины моллюсков, костные чешуи рыб, роговые чешуи рептилий, и даже перья птиц и волосяной покров млекопитающих имеют частью значение органов защиты. В связи с таким покровом нередко развиваются еще более прочные панцыри (ганоидная чешуя некоторых рыб; чешуя крокодила; панцырь черепах, панцырь броненосцев), или также шипы (некоторые рыбы и некоторые ящерицы) и иглы (ёж, рис. 75, дикобраз).



Рис. 75. Обыкновенный ёж.
Кожные иглы как средство пассивной защиты.

Все эти образования могли развиться лишь в результате естественного отбора, т. е. преимущественного переживания лучше защищенных особей, обладавших более твердыми покровами.

Бескрылые насекомые островов

Еще Дарвин обратил внимание на то, что среди островных насекомых имеется очень много бескрылых форм. На острове Мадера из 550 живущих там видов жуков — 200 нелетающих, либо вовсе лишенных крыльев, либо обладающих рудиментарными крыльями. Из 29 эндемичных родов, т. е. таких, которые исторически очень давно поселились на острове и потому наиболее изменены, 23 рода охватывают исключительно бескрылые формы. Еще больше бескрылых форм имеется на расположенных недалеко от Мадеры трех маленьких скалистых островах. Интересно, что летающие здесь насекомые обладают даже увеличенными крыльями.

На Кергуеленских островах, расположенных на расстоянии тысяч километров от Южной Америки и Австралии и отличающихся бурной погодой, все местные насекомые бескрылы [жуки, бабочки, мухи (рис. 76) и пр.].

Эти факты являются одним из наиболее убедительных доказательств эффективности естественного отбора. На небольших остро-

вах, при любом направлении ветра, почти всякое взлетающее насекомое должно уноситься в море и гибнуть. Поэтому в каждом поколении сохранялись и оставляли потомство всегда наихудшие летуны, которые при ветре держались ближе к земле и не взлетали. Формы с недоразвитыми крыльями имели наибольшие шансы на сохранение жизни (кроме этого в некоторых случаях могли выживать еще только особи, особенно хорошо летающие и могущие противостоять влиянию ветра).

Интересно, что вместе с отсутствием на Кергуеленах летающих насекомых, там все растения опыляются ветром. Те растения, которые по своему происхождению обладали цветами, нормально опыляемыми насекомыми, перешли на опыление ветром и утратили окрашенные венчики (гвоздичные и некоторые другие растения).

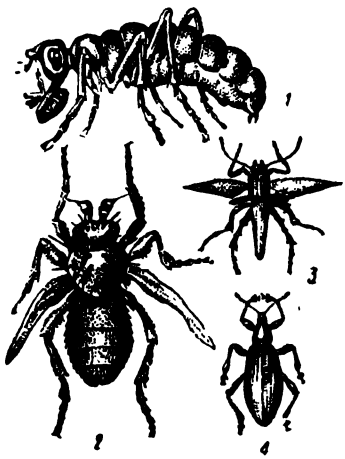


Рис. 76. Насекомые Кергуеленских островов, бескрылые и с рудиментарными крыльями.

1 и *2* — мухи; *3* — бабочка; *4* — жук. Их происхождение объясняется постоянной элиминацией летающих особей, уносимых ветром в море.

Взаимные приспособления организмов друг к другу

Факты взаимного приспособления организмов друг к другу, в особенности взаимного приспособления животных и растений, также следует рассматривать как доказательства правильности теории естественного отбора. Именно по Дарвину направление эволюции определяется взаимоотношениями организма с внешней средой (а следовательно, и с другими организмами). Другие теории, и в частности все виды ламаркизма, если и пытаются (хотя и неудачно) объяснить активное приспособление животных к условиям среды, то совершенно бессильны перед фактами приспособленности некоторых растений к определенным животным.

Особенно интересны приспособления растений к опылению насекомыми, что привлекло внимание Ч. Дарвина. Само возникновение более или менее ярких цветов, издающих различные запахи, связано с появлением насекомых, питающихся нектаром. Яркие краски и запахи имеют значение распознавательных знаков, облегчающих насекомым нахождение нектара. Польза этих особенностей для насекомых совершенно ясна. Однако, по теории Дарвина, ни один организм, конечно, не может видоизменяться и приобрести признаки, полезные только для другого организма. Эволюция организма определяется переживанием и, следовательно, пользой для данного вида, а не для другого. Поэтому приобретение ярких и пахучих цветов должно было определяться не интересами насе-

комых, а интересами самих растений (так же, как эволюция насекомых определяется их собственными интересами в данных условиях среды).

Биологическое значение цветов было вскрыто еще Шпренгелем в конце XVIII века; однако, только Ч. Дарвин мог полностью оценить его; он показал разнообразие и глубину взаимного приспособления цветов и насекомых и выяснил пути его возникновения. Для растения смысл этих приспособлений заключается в обеспечении его опыления и, следовательно, обеспечении размножения. Некоторые растения опыляются, правда, ветром; но тогда удачное опыление является в гораздо большей мере делом случая и требует неизмеримо большего количества пыльцы.

Польза опыления насекомыми совершенно очевидна, в особенности если специализация приспособлений достигает той степени, когда определенное растение посещается определенными видами насекомых. В этом случае опыление, и притом перекрестное, гарантируется при минимальной затрате пыльцы.

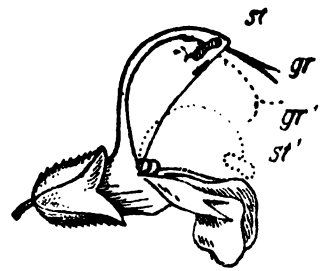


Рис. 77. Приспособление для перекрестного опыления шалфея (Salvia officinalis) при помощи шмелей.

При нажатии шмеля, проникающего в венчик цветка, на выступ у основания тычинки, ее пыльник (*st*) опускается и ударяет о спину шмеля; при посещении шмелем более старых цветов со свешивающимся рыльцем (*gr'*) пыльца переносится на последнее.

Такие приспособления в высшей степени разнообразны. В качестве примера можно привести цветок шалфея (рис. 77). Широкая нижняя губа цветка представляет удобную площадку для посадки насекомого (пчелы). Части органов размножения в виде длинного столбика с двойным рыльцем и парой тычинок располагаются под верхней губой. Рыльце выступает наружу. Тычинки укреплены подвижно как бы на шарнире, с подушечками у их основания. Когда насекомое проникает головой внутрь цветка, чтобы достать нектар, оно толкает подушечки так, что тычинки нагибаются и ударяют своими пыльниками по спинке насекомого. Клейкая пыльца пристает к телу насекомого. Когда насекомое перелетает затем к другому цветку шалфея, оно уносит с собой пыльцу. Когда оно садится на нижнюю губу, оно прежде всего касается спинкой рыльца и оставляет на нем несколько зернышек пыльцы. Так совершается перекрестное опыление и оплодотворение шалфея.

У орхидей цветы нередко замечательно красивы и разнообразны. Вместе с тем в высшей степени совершенны их приспособления для опыления насекомыми. Пыльца часто собрана в комочки (поллинии), которые приклеиваются липкой на конце ножкой к голове насекомого, а в другом цветке в точности попадают на поверхность рыльца. Опыление насекомыми чаще всего оказывается перекрестным, но обычно не исключает возможности самооплодотворения. В других

случаях, однако, имеются приспособления, не допускающие самоопыления. Известны диморфные и даже триморфные цветы одного вида, у которых имеется два или три типа строения, с разным уровнем расположения пыльников и рыльца. Примером может служить диморфизм у обыкновенного первоцвета. Здесь пыльца от цветка с высоким расположением пыльников и коротким пестиком может быть перенесена только на другой цветок с длинным пестиком и низким расположением пыльников, а пыльца от цветка с низким расположением пыльников переносится только на первый тип цветка с коротким пестиком. Взаимные приспособления различных организмов всегда связаны с пользой для обоих партнеров. В приведенных случаях насекомое обеспечивается продуктами питания (нектаром), а растению гарантируется опыление и оставление потомства с минимальной затратой материала (пыльцы). Различные формы симбиоза представляют примеры того же рода — взаимное приспособление сожителей связано с выгодой для обеих сторон.

Конечно, возможны и односторонние приспособления организма — явления нахлебничества, переходящие в паразитизм. В этом случае пользу извлекает один вид, а другой вид сопротивляется и «приспособляется» к наличию бесполезного или вредного сожителя, пытаясь себя оградить от вредных влияний. И такое «приспособление» организма к своим паразитам идет под знаком естественного отбора особей, наиболее защищенных от вредных последствий нападения паразитов.

Дарвин определенно указывал, что «Естественный отбор никоим образом не может вызвать в каком-либо виде изменения, исключительно полезного другому виду, хотя повсеместно в природе одни виды и извлекают пользу из организации других». Антидарвинисты приводили иногда примеры таких «приспособлений», которые как-будто направлены на пользу другого организма. Эти примеры не выдержали критического разбора. Наиболее интересными являются образования галлов на листьях растений под влиянием уколов орехотворок, откладывающих туда свои яйца. В этих галлах развиваются их личинки и это производит впечатление приспособления растения к выводу потомства насекомого, т. е. приспособления, направленного на пользу другого организма. Однако в данном случае образование галлов нельзя рассматривать как приспособление растения — это неизбежная реакция его тканей на введение насекомым раздражающих веществ. В самом деле выработка веществ, вызывающих такую реакцию, есть приспособление насекомого к использованию средств окружающей среды (растения) для выведения потомства. Это объясняется тем, что в процессе естественного отбора происходило преимущественное переживание потомства таких особей насекомого, которые вырабатывали химические вещества, вызывающие наиболее выгодную для выведения потомства реакцию у данного растения, т. е. наилучшие для этой цели галлы.

Б. Прямые доказательства естественного отбора

Все перечисленные доказательства естественного отбора имеют косвенный характер, поскольку приведенные факты допускают лишь одно разумное объяснение, лежащее в рамках теории Дарвина. К прямым доказательствам мы должны отнести установление непосредственных результатов естественного отбора путем наблюдения в природе или по специально поставленным экспериментам в поле или в лаборатории. Такие наблюдения и эксперименты производились лишь в течение последних десятилетий. Они рассматриваются нами в связи с современным положением вопроса о факторах эволюции в главе IV—2.

В. Половой отбор как особая форма естественного отбора

Некоторые случаи полового диморфизма казались Дарвину необъяснимыми с точки зрения обычного естественного отбора, так как они иногда выражаются в развитии признаков, которые можно рассматривать скорее как вредные для жизнеспособности их обладателей, чем полезные. Между тем естественный отбор, казалось бы, не может привести к развитию вредного признака, снижающего жизнеспособность организма, т. е. увеличивающего его истребляемость. Таковы, например, яркие окраски и украшения самцов многих птиц, длинные хвостовые перья самца райской птицы или птицы-лиры, мешающие полету. Так же опасны для жизни и инстинкты некоторых ярко окрашенных птиц, заставляющие их собираться массами на токовищах и издавать при этом громкие звуки, что несомненно может привлечь внимание хищников. Резкие запахи самцов (или самок) некоторых животных, так же как крики и пение, ставят их в опасное положение. Все это противоречит тем принципам защитных приспособлений, о которых мы говорили в предыдущем разделе.

В самом деле мы имеем здесь вполне объективное противоречие, сущность которого была однако блестяще вскрыта Дарвином и послужила не к опровержению его теории, а, наоборот, к новому, блестящему ее подтверждению. Дело в том, что жизнь особи у растений и у животных не имеет самостоятельного биологического значения, и охраняется лишь постольку, поскольку она обеспечивает оставление потомства.

Между тем основные требования обеспечения жизни потомства в некоторых отношениях идут в разрез с интересами самой особи, истощая ее, ставя ее перед серьезными опасностями или даже лишая ее жизни непосредственно после копуляции, откладки яиц (многие насекомые) или выведения потомства.

Половые признаки и, в частности, вторичные половые признаки и развиваются специально в интересах оставления потомства. Это не значит, что эти интересы всегда противоречат жизненным интересам самой особи. Наоборот, это бывает быть может и не так часто. Так, разобранные в предыдущем изложении факты существования

покровительственной окраски у самок некоторых бабочек и птиц или существования мимикрии у самок бабочек, тоже представляют примеры полового диморфизма. Однако в этих случаях половые различия ведут не только к оставлению потомства, но одновременно и к охране самки, наиболее ответственной за оставление этого потомства. Здесь потомство обеспечивается путем защиты жизни самки, а не за ее счет. Покровительственная окраска и мимикрия самок представляют результат обычного естественного отбора, а не полового отбора.

Таким образом нам нужно помнить, что не только половые различия могут быть разного рода (первичные и вторичные половые различия), но и вторичные половые признаки могут иметь разное биологическое значение и разное происхождение.

Мы выделяем следующие половые различия самок и самцов:

I. Первичные половые признаки. Половые железы и органы, непосредственно необходимые для полового акта. Как и другие признаки организации они имеют приспособительное значение. Это — орудия для воспроизведения потомства. Развились они несомненно в результате обычного естественного отбора. В признаках обоих полов ярко выражены все элементы взаимного приспособления.

II. Вторичные половые признаки. Половые различия, непосредственно не связанные с совершением полового акта. Это могут быть:

1. Органы заботы о потомстве. Различные сумки и камеры для выведения молоди. Млечные железы млекопитающих.

2. Средства пассивной защиты одного пола, обычно самки и ее потомства. Защитная окраска. Мимикрия самки.

3. Средства активной защиты особей одного пола, обычно самцов. Клыки, рога и т. п.

4. Приспособления, способствующие спариванию. Органы, используемые самцами для удерживания самки. Мозоли на первом пальце некоторых лягушек.

5. Органы, облегчающие нахождение особей другого пола. В этих признаках ярко выражены черты взаимного приспособления полов. С одной стороны, наблюдаются яркая окраска, звуковые органы, пахучие железы или органы свечения, а, с другой стороны, соответственно, увеличенные органы зрения, органы слуха, органы обоняния и, кроме того, иногда более развитые органы движения.

6. Эти признаки совершенно незаметно переходят в органы, возбуждающие особей другого пола. Нормально у самца. В качестве таковых используются часто яркие окраски, распознавательные рисунки и отметины (у бабочек, рыб, амфибий, рептилий, птиц, обезьян), которые иногда развиваются лишь к периоду половой деятельности, образуя

особый брачный наряд. Окраски и отметины дополняются нередко различными выростами и придатками (рога, бороды, хохлы, кожные выросты, специализированные перья), а также характерными движениями самого животного (пляски насекомых, токование птиц, драки самцов птиц и млекопитающих). Органами для возбуждения самок служат часто звуковые органы самцов (стрекотанье кузнечиков, сверчков, медведок, цикад; квакание лягушек; пение птиц; крики млекопитающих, например, рев оленей, крики обезьян). То же значение имеют и пахучие железы у бабочек и особенно у млекопитающих. Нередко, таким образом, используется трение, воспринимаемое другим полом через органы осязания.

Многие из этих признаков и органов имеют общее значение для обеспечения себя потомством и, следовательно, для поддержания существования вида. Такие признаки как органы заботы о потомстве, средства пассивной или активной защиты одного пола, приспособления, облегчающие спаривание и, наконец, органы, способствующие нахождению особей другого пола, должны были возникнуть в процессе естественного отбора, т. е. в результате преимущественного оставления потомства (и его переживания) особями, обладающими лучшими средствами защиты, лучшими средствами привлечения особей другого пола и лучшими средствами для воспитания и защиты своего потомства.

Дарвин выдвинул поэтому теорию полового отбора для объяснения только двух категорий вторичных половых признаков:

1) для объяснения дальнейшего развития органов защиты самцов как орудий борьбы за самок и

2) для объяснения развития органов, возбуждающих особей другого пола.

В первом случае предполагается наличие борьбы самцов за самок, причем самка достается победителю в этой борьбе, т. е. более сильному и лучше вооруженному самцу, который и передает эти свойства мужскому потомству.

Во втором случае предполагается наличие выбора самками наиболее привлекательных самцов, которые сильнее возбуждают их звуками, яркими красками, плясками, запахами и т. п.

I. Что касается первого вопроса, то в настоящее время можно считать его разрешенным в том смысле, что все эти органы первоначально возникли как обыкновенные средства защиты. Обычно они бывают сильнее развиты у самцов, как у более активного пола.

У многих млекопитающих такое значение имеют зубы. Бивни слонов развиты либо только у самца (у индийского слона), либо у самца они много крупнее чем у самки (у африканского слона). У большинства ластоногих самец просто крупнее и много сильнее, чем самка. Однако у моржей самцы обладают особенно большими клыками. Большие клыки имеются и у диких кабанов. То же самое у самцов человекообразных обезьян — гориллы и орангутана.

Копытные обыкновенно вооружены рогами, которые могут быть у особей обоего пола. Обычно они у самцов развиты сильнее. Это явные органы защиты, развившиеся, очевидно, при участии естественного отбора. Однако у некоторых антилоп и у всех оленей (за исключением северного оленя) рога имеются только у самцов (рис. 78).

Во многих случаях доказано, что самцы в период спаривания действительно дерутся между собой за самок. В этом случае всегда речь идет о стадных животных, у которых самцы берут на себя защиту стада, состоящего из самок и молоди. Наибольшей остро-

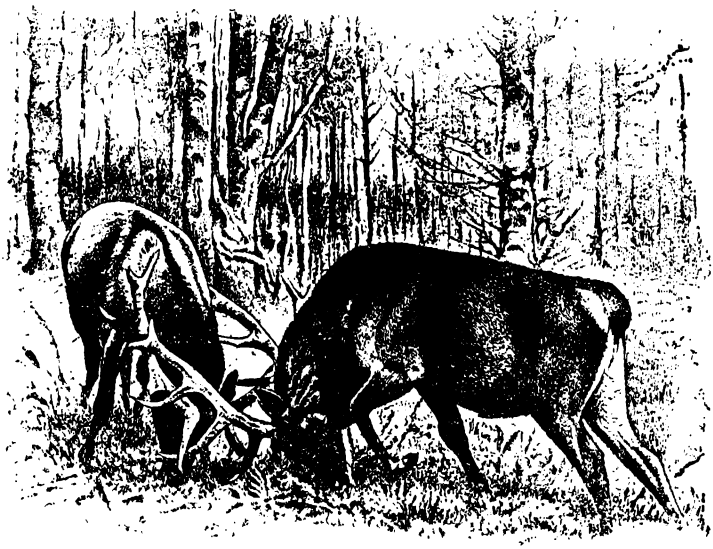


Рис. 78. Рога оленя.

Вторично-половой признак, служащий орудием боя самцов в их драках за самок.

ты достигают бои за самок у полигамов. Как раз у ластоногих, у диких свиней и у многих других копытных имеется хорошо выраженная полигамия.

У полорогих самцы дерутся иногда довольно упорно и более сильный самец собирает вокруг себя больше самок, отгоняя от стада всех других самцов. Однако наиболее жестокие драки известны у оленей (рис. 78). Между бойцами равной силы происходят нередко весьма длительные бои, кончающиеся смертью одного или даже обоих бойцов, безнадежно сцепившихся рогами.

Во всех этих случаях орудия боя возникли, очевидно, как средства активной защиты на основе обычного естественного отбора. У стадных животных задача защиты всего стада переходит к самцам,

у которых соответственно сильнее развиваются и специальные органы защиты. Наиболее сильный самец нередко оказывается в роли вожака стада. В дальнейшем такие стадные животные нередко переходили к полигамии, а это приводило к конкуренции и борьбе самцов за самок. Только в этой последней фазе развития орудий боя самцов вполне ясно выступает значение полового отбора, способствующего дальнейшему развитию органов, возникших как обычные средства активной защиты.

II. Что касается *органов привлечения и возбуждения особей другого пола*, то и они, очевидно, не возникли сразу как таковые, а произошли путем дальнейшего развития средств распознавания особей своего вида.

Это видно при рассмотрении конкретных примеров. Мы начнем с насекомых и перейдем затем к позвоночным, у которых роль полового отбора выражена яснее.

Органы свечения самки обыкновенного светляка представляют несомненно средства привлечения самцов (это доказано непосредственными опытами). Однако небольшой орган свечения имеется и у самца, а у некоторых тропических светляков самцы светят лишь немногим слабее самок. У бразильского жука Pyrophorus noctilucus оба пола светят одинаково и оба летают. Ясно, что органы свечения возникли у обоих полов как видовые признаки, позволяющие особям одного вида находить друг друга. Это распознавание облегчало в особенности встречу особей разного пола. В дальнейшем биологическая диференцировка полов, связанная с меньшей подвижностью самки, постепенно углублялась и привела к утрате крыльев у самки. Вместе с тем роль разыскивающего пола перешла полностью к самцу, а органы свечения самки давали необходимый ориентир для его полета. Свечение самца полностью утратило смысл. Все это развитие могло итти под руководящим влиянием одного только естественного отбора. Ни о каком выборе не может быть и речи. Однако возможны элементы конкуренции между самками — лучше светящаяся самка скорее привлечет самца и вряд ли останется неоплодотворенной.

Звуковые органы насекомых развиты у самцов и несомненно являются средствами привлечения самок, как это показывают очень остроумные опыты, поставленные с сверчками (самка и самец помещались в разных клетках в удаленных помещениях и соединялись телефоном; при пении самца, самка неизменно подбегала к телефонной трубке). У полевого сверчка наблюдались и драки самцов. И здесь, очевидно, нет выбора самками лучше поющего самца, однако элементы конкуренции возможны, так как более громкое пение слышно дальше и может скорее привлечь самку.

Пахучие железы особенно распространены у бабочек. У большинства ночных бабочек они имеются у самок, и в этом случае самцы обладают сильно развитыми органами обоняния на сяжках. Еще чаще пахучие железы встречаются у самцов. Самцы бражника издают интенсивный запах мускуса; другие бабочки обладают

нередко приятными запахами ягод, плодов или цветов. Пахучие органы самцов являются средствами полового возбуждения самки.

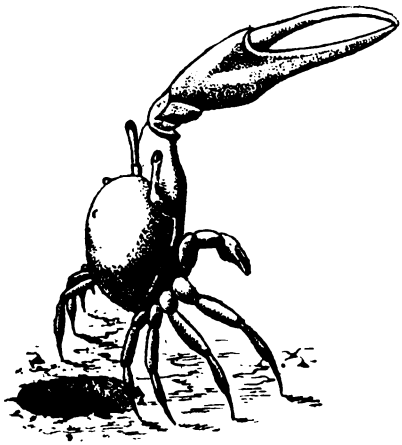


Рис. 79. Самец краба (Gelasimus), ухаживающий за самкой.

Первоначальное значение этих органов, очевидно, также состояло в облегчении распознавания особей того же вида и, в частности, другого пола, но затем к этому прибавились функции привлечения и полового возбуждения самок. При наличии конкуренции между самцами в средствах привлечения и возбуждения самок можно было бы говорить и о специальном половом подборе, однако у насекомых вполне явной конкуренции между самцами, повидимому, нет.

Пестрая окраска и яркие отметины насекомых являются несомненно средствами опознания особей своего вида. Наблюдается и половой диморфизм, при котором самец обыкновенно окрашен ярче. Самка часто обладает более ясно выраженной защитной окраской. Она, очевидно, привлекается отметинами самца, но, конечно, здесь нет речи о каком-либо выборе.

Видовые отметины дополняются иногда и своеобразными движениями. Это известно у некоторых насекомых (у мух), у крабов (рис. 79) и в особенности у пауков. Последние принимают иногда удивительно своеобразные позы, всячески демонстрируя перед самкой свои видовые отметины. Несомненно, что эти пляски имеют значение средств возбуждения самки (только в состоянии полового возбуждения хищная самка паука может допустить к себе самца, в противном случае она его просто съедает). Явной конкуренции между самцами, однако, повидимому нет.

У позвоночных животных органы привлечения и возбуждения особей другого пола не менее разнообразны, чем у насекомых.

У рыб и амфибий встречается не только половой диморфизм в



Рис. 80. Половой диморфизм у птицы.

Самцовое оперение, окраска и движения как средство привлечения и возбуждения особей другого пола. Самец и самка колибри Lophornis ornatus.

окраске, но и яркие брачные наряды самцов. Примером последних может служить брачная расцветка обыкновенного тритона (Triton taeniatus). У самцов амфибий бывают и хорошо развитые голосовые аппараты (кваканье лягушек), служащие средством привлечения самок.

Однако наибольшее значение имеют органы привлечения и возбуждения самок у птиц (рис. 80) и у млекопитающих.

У птиц такими средствами служат яркие окраски и отметины, токование, крики и пение.

Яркие цвета и характерные рисунки оперения птиц возникли, очевидно, у обоих полов как распознавательные признаки для особей данного вида (рис. 83). Они очень часто имеют ясно выраженный видовой характер, позволяя отчетливо различать особей близких видов. Эти же видовые отметины служат, конечно, и для облегчения встречи полов. У самок, насиживающих в открытых гнездах, нередко развивалась малозаметная покровительственная окраска и тогда половой диморфизм оказывается обусловленным одним только обычным естественным отбором. Таково же и значение звуков, издаваемых многими птицами, что приводит у других птиц к выработке мелодичного пения, в особенности совершенного у самцов. Украшения самцов дополняются часто ухаживанием, состоящим в характерных движениях самца перед самкой, или более сложным и иногда коллективным токованием. Отсутствие собственных украшений восполняется иногда собиранием блестящих и ярких предметов — раковин, камешков, перьев, цветов и ягод как у австралийских беседочниц, строящих специальные шалаши и садики для своих ухаживаний. Токование страуса, райских птиц, фазана-аргуса (рис. 81) и многих других птиц достигает большой сложности. Однако самец токует в данном случае в одиночку перед своей самкой. Явной конкуренции самцов тогда нет и значение полового отбора неясно. Очевидно, все эти особенности развиваются в результате естественного отбора как средства, обеспечивающего оплодотворение и оставление потомства. Нередко наблюдается коллективное токование. Наиболее демонстративен тетеревиный ток. Тетерева весной собираются из года в год на определенных токовищах. Сначала слетаются самцы, начинающие свои пляски и драки. Позднее прилетают самки, которые

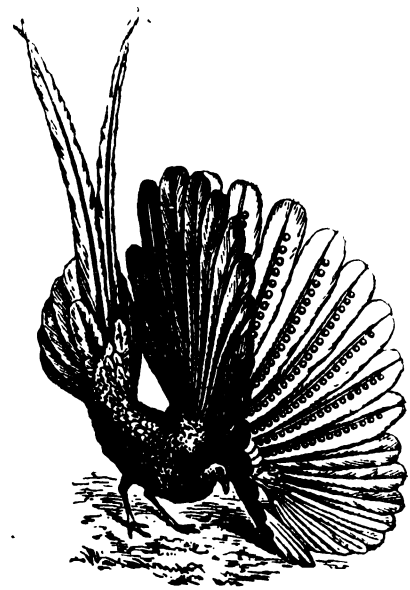


Рис. 81. Токующий фазан-аргус. Из Дарвина.

устраиваются в качестве наблюдателей вокруг токовища. Ток обеспечивает встречу особей данного вида, привлекает и возбуждает самок. Нельзя сказать, чтобы самки выбирали наиболее красивых или победоносных самцов, но вся картина действует на них возбуждающе и возможно, что самые сильные, яркие и возбужденные самцы действуют на них особенно сильно. Ток турухтанов особенно интересен в том отношении, что он связан с чисто показными боями, никому никакого вреда не доставляющими. Широкий воротник из перьев брачного наряда великолепно защищает их от слабых ударов длинного, но довольно гибкого клюва. Здесь особенно ясно видно, что главное значение имеют пляски и общая картина боя, как средства, возбуждающие самок (и стимулирующие окончательное созревание половых продуктов). Возбуждение является здесь рефлексом на определенные зрительные раздражения. Ясной конкуренции самцов может и не быть, так что спаривание становится скорее делом случая, чем выбора. Однако многие куриные — полигамы, и в этих случаях наблюдаются ожесточенные драки между самцами и совершенно явная конкуренция самцов.



Рис. 82. Самцовые орнаменты у обезьян. «Усы» у Midas.

У млекопитающих распознавательные отметины в виде окрасок и специфического рисунка не так распространены, как у птиц. Но все же и у них они иногда приобретают значение средств привлечения и возбуждения особей другого пола. В особенности это имеет место у приматов (рис. 82). У лемуров, у мартышек и у павианов встречаются и яркие окраски и особые волосяные образования (бороды и усы) как специфические украшения самцов. В других случаях самцы приматов обладают сильно развитым голосовым аппаратом.

Однако в большинстве случаев млекопитающие пользуются для разыскания особей своего вида, и в особенности другого пола, обонянием. Пахучие железы бывают у обоих полов, но обыкновенно развиты гораздо сильнее у самцов. Таковы мускусные и другие железы различных млекопитающих, располагающиеся обычно у половых органов (бобр, мускусная крыса, циветта), иногда на брюхе (мускусная кабарга), на спине (пекари и даманы), по бокам шеи (верблюд) или на голове (серна, козы, антилопы, олени). Выделяемые ими запахи служат не только для привлечения самок, но и средствами их возбуждения. Очевидно, на этой почве возможна известная конкуренция между самцами.

ЗАКЛЮЧЕНИЕ

Из рассмотренного материала видно, что совершенно ясная активная половая конкуренция имеется главным образом лишь при полигамии или при численном перевесе особей одного пола (самцов). В этом случае бывают бои самцов из-за самок и несомненная картина типичного полового отбора.

Что же касается предположений о выборе самцов самками, то собственно выбора не имеется, но самка может легче найти самца, обладающего более действительными средствами привлечения (более громким голосом, яркой окраской или сильным запахом). Однако обычно бывает скорее наоборот — самец отыскивает самку, а для самки никакого выбора и не остается. В таких случаях, когда имеется активная конкуренция самцов из-за самок, принимающая острую форму прямой борьбы, а это бывает главным образом у полигамов, мы не можем рассматривать эти отношения как исходные. Первичные соотношения между полами выражаются в их равной численности. Полигамия с резкой конкуренцией самцов всегда представляет явление производное. Таким образом даже в этих случаях развития вторичных половых признаков под влиянием типичного полового отбора как, например, орудий боя самцов, можно говорить главным образом лишь об их у с и л е н и и в результате половой конкуренции, но вряд ли можно говорить об их первоначальном возникновении под влиянием того же фактора.

Во многих случаях орудия боя, возникая как средства защиты сразу у обоих полов, достигают у самцов большего развития, используются в драках самцов между собой в период яра и тогда усиливаются под влиянием полового отбора. Возможен и обратный порядок развития.

Нередко хорошо развитые признаки самцов, как, например, рога полорогих, а иногда и оленей, возникая первоначально у самцов, передаются затем вторично на самок. Например, у антилоп наблюдаются все переходы от полного отсутствия рогов у самок до их полного развития, как и у самцов. Из оленей только самка северного оленя обладает хорошо развитыми рогами (все же они меньше, чем у самца).

Из этого фактического материала видно, что провести где-либо резкую грань между естественным отбором и половым невозможно. Мы в самом деле имеем переход одной формы отбора в другую и только у полигамов качественная специфика полового отбора выражается совершенно ясно. Это понятно, так как в с е э т и о р г а н ы н е с у т п о м е н ь ш е й м е р е д в о я к у ю ф у н к ц и ю.

В о о р у ж е н и е с а м ц о в, с одной стороны, является с р е д с т в о м з а щ и т ы, развивающимся под влиянием обычного естественного отбора, а, с другой стороны, они представляются орудиями, используемыми в драках самцов между собой и развивающимися под влиянием полового отбора тем сильнее, чем острее конкуренция между самцами (т. е. особенно при полигамии). Кроме

того, однако можно еще прибавить, что такие признаки, как рога копытных, являются и в роли видовых отличий, позволяющих особям одного вида легко находить друг друга и, наконец, они же, будучи характерными признаками самца, действуют через орган зрения рефлекторно на половую систему самки и могут быть и с этой стороны объектом полового отбора. Поэтому можно говорить о рогах оленей как об украшениях самцов с таким же основанием как и о ярких красках самцов у птиц.

Эти последние функции вторичных половых признаков выступают, конечно, яснее там, где идет речь о специальных средствах для привлечения и возбуждения самок, т. е. о ярких окрасках покровов и различных выростов, о характерных движениях самцов, пахучих железах, голосовых аппаратах и т. п. Однако и здесь почти всегда имеются и другие функции, так как и эти признаки имеют более или менее ясное значение видовых отметин.

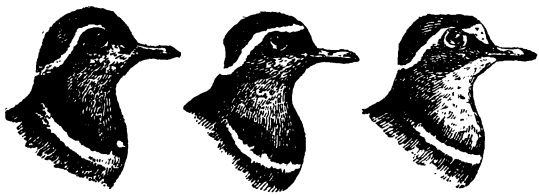


Рис. 83. Распознавательная окраска у африканских ржанок.

1 — Charadrius forbesi; *2* — Ch. bifrontatus; *3* — Ch. tricollaris. Резкие линии, ярко выделяющиеся окраски и разнообразные выросты и придатки служат у птиц видовыми отметинами, облегчающими особям данного вида находить друг друга.

В этих случаях Дарвин предполагал наличие выбора самками более привлекательных самцов. Конечно, при этом не имелось в виду существования у самок особого эстетического чувства. Предполагалось лишь возбуждающее действие самцовых признаков. Однако выбора, в собственном смысле этого понятия, обычно нет. Если и имеются элементы конкуренции между самцами, то они основываются не на выборе самкой, а на большей или меньшей эффективности средств привлечения самки и на достижении необходимого возбуждения ее половой системы (независимо от присутствия каких-либо иных самцов).

Множественность функций органов привлечения не дает возможности свести и их возникновение полностью к одному лишь фактору — половому отбору. Возможны следующие пути их развития:

1. Средства привлечения могут возникать первоначально как видовые отметины (рис. 83) у обоих полов, а затем в дальнейшем развиваться преимущественно у одного из них. Обычно резко выделяющиеся признаки могут развиться только у самцов, обладающих более активными средствами защиты (так как яркие окраски, сильные запахи и звуки привлекают хищников). У самок они могут вторично исчезнуть и даже замениться покровительственной окраской или мимикрией. Иногда они, однако, развиваются наоборот, сильнее у самок, а у самцов вторично редуцируются (как

произошло с органами свечения у светляков и с пахучими железами у многих ночных бабочек).

У птиц яркие окраски, а также крики и пение, возникали чаще у обоих полов сразу. Они позволяют особям одного вида легко находить друг друга и, облегчая встречу обоих полов в период размножения, обеспечивали оставление потомства. Такие признаки развиваются под руководящим влиянием обычного естественного отбора. У самки, нуждающейся в большей защите, они, однако не достигают такого уровня развития, как у самца, и нередко даже вытесняются средствами пассивной защиты, делающими птицу менее заметной. Самка получает покровительственную окраску и не издает почти никаких звуков. Яркая окраска или пение самца приобретает значение полового признака, действующего возбуждающим образом на половую систему самки. В этом случае возникают элементы конкуренции: раньше спариваются самцы, обладающие более эффективными средствами возбуждения, и более возбудимые самки. Более раннее выведение потомства нередко ставит последнее в более благоприятное положение (оно ранее других использует весенние корма, раньше развивается и встречает зиму более окрепшим). Естественный отбор здесь совершенно незаметно переходит в отбор половой. Элементы конкуренции между самцами значительно возрастают при полигамии и тогда половой отбор принимает совершенно ясные формы.

Таким же путем возникали и пахучие железы у обоих полов млекопитающих.

2. Половые признаки в виде ярких окрасок птиц или самцовых украшений млекопитающих (например у обезьян), могли однако возникнуть и сразу у одного из полов, именно у самца, и первичное значение их ограничивается тогда ролью возбудителя половой системы самки, вызывающего полное созревание половых продуктов и обеспечивающего поэтому оплодотворение при последующем спаривании. В этом случае можно говорить о половом отборе как о частной форме естественного отбора, ведущей к развитию вторичных половых различий. Однако, несомненно, что и здесь всегда сказывается значение и обычных форм естественного отбора, так как такие признаки неизбежно приобретают сразу же и значение видовых отметин. Усиление значения последних может привести и к вторичному переносу полового признака самца на самку. В этом случае может произойти даже полное уничтожение вторичных половых различий. Тогда говорят о вторичном мономорфизме полов.

В общем, картина истории развития вторичных половых признаков очень сложная. Сложность эта объясняется реальной сложностью соотношений между организмом и средой, при которой интересы размножения не всегда совпадают с интересами жизни отдельной особи. Невозможно провести резкую грань между половым отбором и естественным. Однако одна из форм многообразного в своих выражениях естественного отбора особенно выделяется своим качественным своеобразием и получила название полового отбора. Последний

действует иногда против обычного естественного отбора на жизнеспособность особи в данных условиях существования. Все же это не дает нам права противопоставлять половой отбор естественному как особый фактор эволюции (противоречия бывают и между иными формами естественного отбора, например, при индивидуальном и групповом соревновании).

Половой отбор есть частная форма естественного отбора, приводящая при конкуренции особей одного пола (обычно самцов) к особому развитию вторичных половых различий, служащих средством привлечения и полового возбуждения самки. Их значение состоит в обеспечении оплодотворения и своевременного оставления потомства.

5. ПРОБЛЕМА ОРГАНИЧЕСКОЙ ЦЕЛЕСООБРАЗНОСТИ

«Так как естественный отбор действует путем конкуренции, то он приспособляет и совершенствует обитателей каждой страны только по отношению к другим ее обитателям; поэтому нам нечего удивляться тому, что виды какой-либо страны, хотя они с обычной точки зрения созданы и специально приспособлены для этой страны, побеждаются и вытесняются натурализованными организмами других стран. Не следует изумляться и тому, что все приспособления в природе, насколько мы можем судить, не абсолютно совершенны, как, например, человеческий глаз, или что некоторые из них не соответствуют нашему представлению о приспособленности».

Ч. Дарвин

«Цветок и пчела будут одновременно или последовательно медленно изменяться и приспособляться друг к другу самым совершенным образом, путем непрерывного сохранения всех особей, представляющих в своем строении незначительные взаимно полезные уклонения».

Ч. Дарвин

А. История проблемы

Факт целесообразности строения и реакций нашего собственного тела, организации животных и растений и всеобщая «гармония» их соотношений издавна обращали на себя внимание человека. По религиозным представлениям весь мир со всеми населяющими его существами сотворен богом. Соответственно этим «креационистским» представлениям вся гармония окружающей природы, так же как и целесообразность организации живых существ, и прежде всего целесообразность организации человека, венца творения, для которого и создан этот прекрасный мир, полностью объясняется творческой волей божества. Такие представления можно назвать теологическими (θεος — бог). Вскрытие всеобщей гармонии

природы считалось вплоть до начала прошлого века доказательством бытия божия. Было совершенно ясно, что каждый организм занимает свое определенное место в гармонии природы и в этом видели цель его сотворения. Вместе с тем любой орган или часть сложного организма выполняет определенную функцию, имеет как бы определенное назначение, существует для чего-то, и в этой роли органа можно видеть смысл его существования или цель его сотворения. Такие представления можно назвать в равной мере телеологическими (τέλος — цель).

По мере развития научного исследования, человечество отходило от этих примитивных взглядов, но не порывало окончательно с религией. Существование неисчислимого разнообразия органических форм делало совершенно невероятными верования в создание особым актом творения каждого отдельного вида организмов. Кроме того уже очень давно была установлена постоянная изменяемость всего сущего (еще у греков — πάντα ρει «все течет» Гераклита). Поэтому часто переходили к представлению о том, что окружающие нас предметы и существа не прямо созданы как таковые, а являются результатом развития по определенным «законам». Творцом создан известный «порядок», регулируемый этими естественными законами и, следовательно, божество является лишь косвенно создателем всего сущего. Это — деистические представления. Деизм искал причины развития в естественных законах и не допускал непосредственного вмешательства божества в явления природы. Поэтому деисты рассматривали процессы, протекающие в природе, так же как материалисты. И однако это еще не означает разрыва с телеологией, так как обычно принималось существование двоякого рода причинности: 1) причины действующие (causa efficiens), стоящие в начале явления, и 2) причины конечные (causa finalis) или цели, стоящие в конце явления и дающие ему направленность к творческому финалу.

Телеологические представления в той или иной форме столь упорно держались и даже держатся до сих пор в биологии, что нам следует ознакомиться с их историей несколько более обстоятельно. Основателем телеологии считают еще греческого философа Анаксагора (500—428 до н. э.), который полагал, что все сущее развилось из первоначального хаоса под управлением высшего разума. Уже Демокрит (460—360 до н. э.) восставал против телеологии, признавая существование одной лишь причинной закономерности или необходимости.

В применении к миру организмов телеология получила свое полное развитие у Аристотеля (384—322 до н. э.). Аристотель признает известную постепенность в развитии природы. Неорганическая материя получает известное оформление и путем преобразования переходит в материю органическую. При этом ничто не происходит случайно; все подчинено известной цели, которая поставлена разумом — первой причиной всех вещей. Таким образом цель направляет движение материи. Вместе с тем эта цель органически связана

с материей и не может существовать вне последней. Организмы развиваются поэтому в силу вложенного в них самих стремления к известной цели. Отсюда название: энтелехия, как сокращенное ἔν αὐτό το τέλος ἔχειν — иметь цель в самом себе.

Представления Аристотеля имели большое влияние на дальнейшее развитие науки, вплоть до прошлого века. Достаточно сказать, что взгляды Ж. Кювье развились под огромным влиянием философских воззрений Аристотеля. Его «принцип условий существования» является телеологическим принципом. Вся организация живых существ создана ради этих условий. Познание отправлений органов, т. е. того, ради чего они существуют, является для Ж. Кювье основной задачей научного исследования. Вместе с тем — «Всякое организованное существо образует целое, единую замкнутую систему, части которой соответствуют друг другу и содействуют путем взаимного влияния одной конечной цели».

Против телеологических представлений Ж. Кювье восставал Ж. Сент-Илер, доказывавший, что организация любого существа есть р е з у л ь т а т его преобразований и единство плана строения есть результат единства п р о и с х о ж д е н и я (а не единства цели).

И Ламарк в построении своей теории эволюции ищет движущие причины развития органического мира. Он находит их в конце концов во «флюидах», проникающих в тело организма из внешней среды. Флюидами в то время называли тонкие подвижные и активные «жидкости», легко проникающие из одного тела в другое. Это понятие близко современному понятию об энергии. Соответственно рассуждения Ламарка как-будто материалистичны и не содержат явных телеологических тенденций. Однако, как правильно отметил Фр. Энгельс, признание внутренней цели является все же сущностью воззрений Ламарка. Как сторонник деистической концепции Ламарк верит в создание особого «естественного порядка», известной «гармонии природы». В понятие предустановленной гармонии входит и признание некоторой изначальной целесообразности как существенного элемента этой гармонии.

В самом деле, учение о последовательной градации форм предполагает развитие на основе изначального «закона», выражающегося в стремлении к совершенствованию, как цели этого развития.

Кроме того, и это еще важнее, известные законы Ламарка построены на том же принятии изначальной целесообразности реакций (см. II, I).

Теория эволюции должна объяснить происхождение целесообразных реакций, а поэтому не может исходить из факта их существования. Выведение целесообразности организации из целесообразности реакций — тавтология, а не объяснение. Между тем во всех течениях ламаркизма заключается (обычно молчаливое) признание изначального характера целесообразности реакций. Таким образом в ламаркизме всегда имеются в скрытой форме телеологические и, следовательно, идеалистические представления. В этом

отношении не может быть никакого компромисса дарвинизма с ламаркизмом.

Материалистическая (механистическая) оценка целесообразности органических форм ведет свое начало также от древних греков. Эмпедокл (485—425 до н. э.) полагал, что первоначально из земли возникли разрозненные органы, которые путем случайного соединения образовали различные более или менее чудовищные тела. Однако все нежизнеспособные чудовища гибли, а сохранялись лишь те сочетания, которые случайно оказались гармоничными по строению и жизнеспособными. Эта же точка зрения была воспринята и разработана глубже величайшим философом-материалистом древности Демокритом (460—360 до н. э.). В этих взглядах ясно видны зародыши будущей теории естественного отбора. Они же были восприняты римским философом — поэтом Лукрецием Каром (95—55 до н. э.) и изложены в его замечательной поэме «О природе вещей».

В дальнейшем мы находим кое-какие элементы теории естественного отбора и, следовательно, материалистического анализа проблемы целесообразности (вскрываемой в соотношениях организма со средой) еще только у некоторых французских философов-материалистов XVIII века (Ламетри, Дидро) и у некоторых натуралистов (Лясепед, Бюффон). Однако, во всех этих случаях мы имеем дело с механистическим материализмом. Формы рассматриваются как данные (в результате самозарождения), т. е. статически, а не в процессе их развития. Интересно, что сходные взгляды возродились много позднее — в современной генетике. По автогенетическим представлениям, нашедшим свое завершение в теории преадаптации (предварительного приспособления), организация дана заранее и естественный отбор играет лишь роль решета, отсеивающего наиболее пригодные, наиболее гармоничные формы.

Только Ч. Дарвину принадлежит честь полного разрешения проблемы на основе строго научного исследования и в связи с общей проблемой эволюции органического мира.

Философы-материалисты (механисты) мыслили себе отбор случайно гармонических комбинаций среди множества готовых самозародившихся форм. Между тем у Дарвина сами эти формы развиваются и естественный отбор является фактором творческим, определяющим это развитие. Поэтому только у Ч. Дарвина проблема органической целесообразности получает правильное освещение и разрешается одновременно с установлением движущих сил эволюционного процесса. Классики марксизма и видели основную заслугу Ч. Дарвина в том, что он, вскрыв законы развития органического мира и разрешив проблему органической целесообразности, дал науке возможность раз и навсегда покончить с телеологическими установками в биологии.

И однако нараставшая в буржуазных странах реакция вызвала новую волну антидарвинистических течений и вместе с тем привела к возрождению телеологии. Не говоря уже о скрытой телеологи-

ческой установке, присущей всем неоламаркистским теориям, телеология возродилась и в совершенно откровенном виде в неовитализме (энтелехия Дриша), и в новейших эволюционных построениях (холизма, протерогенеза и др.) биологов фашистских стран. Естественные факторы эволюции вновь заменяются «направляющим принципом», «творческой идеей», в силу которых «целью» филогении является — человек (Хюене).

Б. Относительная приспособленность организмов по Дарвину

По Дарвину целесообразность строения и функций организма выражается в его приспособленности к известным жизненным условиям, к факторам определенной внешней среды. Таким образом эта целесообразность имеет лишь относительное значение, она выражается лишь в соотношениях организма с данной внешней средой и в соотношениях частей внутри организма. Кроме того она есть результат развития организма в определенной внешней среде, результат развития известных соотношений с разнообразными ее факторами.

Чтобы это было яснее, рассмотрим, в чем выражается целесообразность строения и функций различных организмов.

Приспособленность в соотношениях организма с физическими факторами его нормальной внешней среды

Приспособленность к физическим условиям внешней среды выражается нередко уже в общей форме тела. При этом сразу выявляется, что не сама внешняя среда определяет форму тела, а именно только соотношения между организмом и средой. Так, например, водные животные имеют самые различные формы и это определяется образом жизни, способом плавания, способом питания и т. д.

Быстро плавающие нектонные рыбы имеют веретеновидную форму тела (рис. 173), медленно плавающие могут иметь плоскую и даже лентообразную форму. Донные рыбы имеют приплюснутую форму. Хищники, ловящие добычу коротким быстрым ударом, имеют нередко стреловидную форму и соответствующее распределение плавников (симметричное противостояние анального и спинного плавников). Прибрежные рыбы, держащиеся среди рифов, имеют высокое тело, способное к быстрым поворотам, а планктонные формы могут иметь тело почти шарообразное. Приспособленность формы тела к передвижению в водной среде выражается именно только в данных соотношениях, при данных жизненных условиях. Совершенно различны и приспособления пресноводных животных к стоячей воде или к текучей и притом различны также в зависимости от способности самого организма к активному движению.

Планктонные организмы, обладающие лишь слабыми средствами активного движения, поддерживаются взвешенными в воде благодаря

различнейшим приспособлениям. Иногда это — гидростатические аппараты, в виде воздушной камеры или капелек жира; чаще — всевозможные выросты, увеличивающие сопротивление воды при оседании, и делающие возможным парение в воде (рис. 84). В некоторых случаях это приспособления, подвешивающие организм к поверхностной пленке.

В высшей степени разнообразны приспособления наземных животных к передвижению по суше и это разнообразие вовсе не определяется разнообразием самой почвы, а именно различным отношением организма к этому субстрату. Оно определяется в основном самим организмом и его потребностями, а также всей суммой жизненных условий. Поэтому бег рептилии, бег птицы и бег млекопитающего имеет совершенно различный характер. С другой стороны, приспособления к ползанию, бегу, лазанью, рытью выражают также различные отношения организма к субстрату, по которому он передвигается. Весьма разнообразны и приспособления к планированию и летанию у рыб, амфибий, рептилий, птиц и млекопитающих и в этом разнообразии выражается разнообразие соотношений между организмом и воздушной средой. И, конечно, все эти приспособления могут быть использованы именно только в данной, естественной для этого животного обстановке. Копыта горных коз при их быстром изнашивании растут очень быстро и это весьма целесообразно. Однако при переносе их в долину на мягкую почву быстрый рост копыт приводит даже к затруднению передвижения, так как они деформируются и становятся слишком массивными.

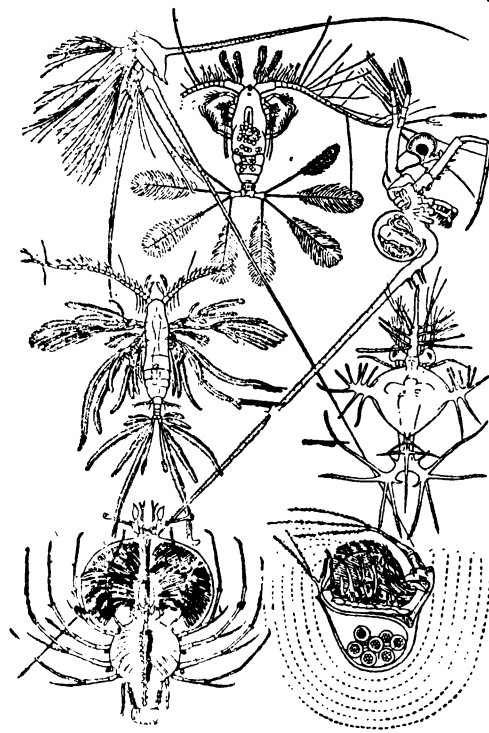


Рис. 84. Приспособления животных к парению в воде путем увеличения поверхности.

Приспособленность организма к внешней среде выражается, конечно, не только в дефинитивной фазе зрелого организма. Она касается всех стадий развития, начиная уже с половых клеток, зародыша и личинки. Сперматозоиды животных обладают свободной подвижностью в жидкой среде определенного состава, в которой

именно и происходит оплодотворение. Споры и пыльца растений имеют нередко приспособления для пассивного переноса ветром. Многие яйца и личинки морских животных, в том числе рыб, живут в планктоне и обладают резко выраженными особенностями планктонных организмов. Нередко личинки живущих на суше насекомых развиваются в воде и обладают целой серией приспособлений для этой жизни.

Семена растений очень часто приспособлены для широкого распространения ветром — различные метательные снаряды для семян выбрасывают их из зрелого плода, а крылообразные выросты

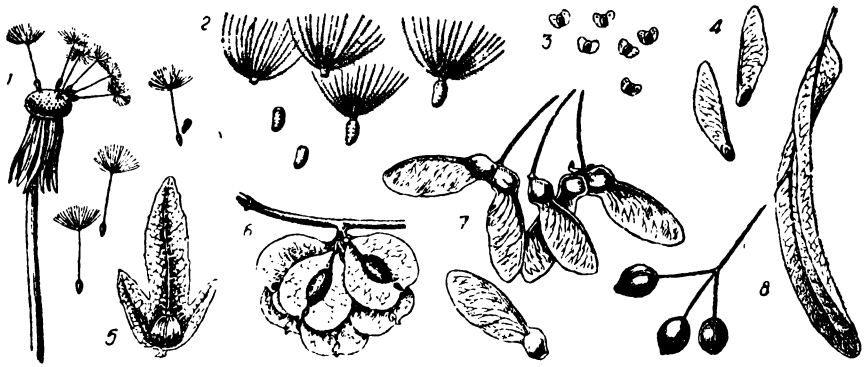


Рис. 85. Приспособление семян к переносу ветром.

«Летающие» семена, плоды и соплодия. *1* — плоды одуванчика; *2* — плоды татарника; *3* — плоды березы; *4* — семена сосны; *5* — плод граба; *6* — плоды вяза; *7* — плоды клена; *8* — соплодия липы.

или более сло́жные летучки поддерживают их в воздухе и способствуют переносу ветром на значительное расстояние (рис. 85). Целесообразность и здесь выражается в соотношениях между устройством плода и семян и свойствами воздушной среды.

Мы разобрали ряд особенно наглядных приспособлений довольно, казалось бы, поверхностного характера. Однако приспособленность организма к той или иной среде выражается во всей его структуре и во всех наиболее интимных его функциях. Так, например, органы дыхания водного животного и его кровь не только приспособлены к водной жизни, но еще и специально к воде с определенным солевым режимом (морской, опресненной или пресной), вне которого они не могут функционировать.

Приспособленность в соотношениях организма с биотическими факторами его внешней среды

Мы уже рассмотрели различные формы целесообразных окрасок, рисунка и формы, как средства пассивной защиты организма в данной среде, к которой он именно и приспособлен. Всякая покрови-

тельственная окраска не имеет никакого значения вне этой специальной среды. Самая совершенная окраска и рисунок бабочки под цвет коры деревьев не дает ей никакой защиты в траве или в листве деревьев. С другой стороны и на стволе дерева защита вовсе не безусловна. Точно так же и яркие предупреждающие окраски иммунного животного хотя и служат средством защиты от бесполезных нападений хищников, но и эта защита, конечно, не является безусловной. Явления мимикрии представляют также средства защиты, имеющие лишь относительное значение. Они действительны лишь в известных условиях — в сообществе тех иммунных форм, которым данные животные подражают. Однако и здесь эта защита имеет лишь относительное значение. Она действительна по отношению к одним организмам и может не иметь никакого значения по отношению к другим. Так, например, мухи и бабочки, подражающие осам и пчелам, получают благодаря этому известную защиту — большинство птиц не трогает ни ос, ни пчел. Однако известны некоторые птицы, которые едят и ос и пчел, а, следовательно, конечно, и их имитаторов.

Панцыри и колючки служат нередко прекрасным средством защиты от одних животных и не имеют никакого значения для других. Точно так же и ядовитые железы не имеют значения абсолютных средств защиты. Даже яд змей оказывается для некоторых животных безвредным — птица секретарь и обыкновенный еж без вреда поедают ядовитых змей.

Средства активной защиты (челюсти, зубы, рога и т. п.), будучи вполне эффективными по отношению к одним хищникам, могут оказаться совершенно бесполезными в борьбе с другими, более вооруженными. Наоборот, разнообразные орудия нападения и другие приспособления для добывания и захватывания животной пищи (органы чувств, органы движения, хватания и разрывания), вполне действительные для одних организмов, оказываются совершенно непригодными для добывания других. Средства эффективные в одной обстановке могут оказаться совершенно неприменимыми в другой. Это дает дальнейшие иллюстрации для общего положения об условном значении любого приспособления, выражающего лишь определенные, исторически установившиеся соотношения.

Чрезвычайно разнообразны и нередко крайне специализированы органы питания. Пассивное питание планктоном обеспечивается у беззубых китов существованием сложно построенной цедилки. Это приспособление имеет свой смысл только при этом питании. Питание насекомыми вызвало к жизни весьма различные приспособления у амфибий, у рептилий, у птиц и у млекопитающих. Эти приспособления могут иметь весьма специальный характер, например у хамелеонов (рис. 104), у которых они могут быть использованы только в их нормальной обстановке. Приспособление копытного млекопитающего к травоядному питанию отражается собственно на всей организации и прочно связывает животное с данным родом питания и данной жизненной обстановкой. Постоянный рост резцов

у грызунов представляется весьма целесообразной особенностью, однако это именно лишь приспособление к своеобразному питанию. Если крысу держать на мягкой пище, то резцы не изнашиваясь вырастают до таких размеров, что делают питание невозможным. Рано или поздно крыса гибнет от голода. Иногда резцы прорастают в противоположную челюсть.

Приспособления паразита к жизни в теле хозяина достигают нередко крайних степеней специализации, так что ни в каком ином хозяине паразит существовать не может. Все его приспособления

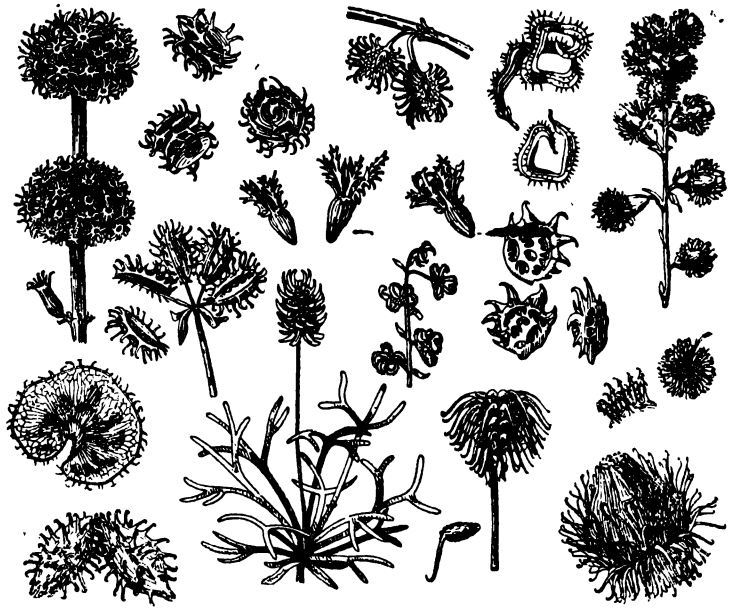


Рис. 86. Семена и плоды с крючочками как приспособлениями для распространения млекопитающими.

сохраняют свое значение только в одной обстановке — в теле определенного хозяина. Приспособления касаются различных стадий развития, которые могут протекать при явлениях смены хозяев.

Интересны и приспособления растений к распространению их семян через посредство животных. С одной стороны, это — ягоды, поедаемые животными (семена разбрасываются затем животными вместе с экскрементами). С другой стороны, — плоды или семена, снабженные крючочками, при помощи которых они цепляются за шерсть млекопитающих и разносятся последними (рис. 86).

Целесообразность, выражающаяся во взаимном приспособлении организмов

Мы уже разобрали некоторые примеры приспособления организмов к органическим факторам окружающей среды. В сущности мы

имеем почти всегда более или менее ясно выраженное приспособление любого организма к жизни в определенном биоценозе. Однако иногда особенно ярко бывает выражено взаимное приспособление двух организмов друг к другу и как раз эти соотношения имеют особое значение как доказательства правильности дарвиновской теории естественного отбора.

Яркими примерами такого взаимного приспособления организмов служат явления с и м б и о з а. В качестве такового можно привести сожительство между раком-отшельником и актинией (рис. 87). Сожительство это поддерживается соответственными инстинктами, заставляющими рака находить подходящую для себя раковину и актинию, которую он берет клешней и сажает к себе на раковину. Рак перемещает актинию, но зато пользуется ее защитой и отбросами. Особенно тесно сожительство между грибом и водорослью в лишайниках. Все формообразование этих комплексных организмов определяется грибом, но служит для ассимиляции, проводимой водорослью. Взаимные приспособления связывают определенные виды, и их существование определяется именно этими соотношениями.



Рис. 87. Рак-отшельник и актинии.

Симбиоз как выражение взаимного приспособления организмов.

Однако наиболее ярки все же взаимные приспособления растений и насекомых (рис. 77). Мы уже видели (стр. 115), что само образование ярких и пахучих цветов, обладающих нектарниками, связано с приспособлением насекомых к посещению этих цветов. Насекомые собирают нектар с цветов и производят, таким образом, перекрестное их опыление. Во многих случаях эти взаимные приспособления столь специализированы, что определенные цветы доступны лишь для посещения определенным видом насекомых. Здесь опять совершенно ясно, что известные структуры целесообразны не сами по себе, а только в определенных соотношениях, выражаемых в данном случае взаимным приспособлением двух видов организмов.

Взаимные приспособления могут быть выражены и между разными особями одного вида, создавая целесообразную специализацию и разделение труда между ними. Таково значение полиморфизма у пчел, у термитов и муравьев (рис. 88), у которых имеются особи, специализировавшиеся на функциях размножения, в то время как у других самок половые органы не развиваются и они специализировались как «рабочие» различного типа, приспособленные для несения совершенно определенных обязанностей — защиты колонии («солдаты»), заготовки продовольствия, ухода за молодью и т. п. Разделение труда может итти у некоторых муравьев в высшей степени далеко и привести к весьма глубоким приспособлениям для выполнения определенной работы. Однако каждая такая особь связана

в своей жизни с определенно организованной колонией. Нередко, например, развитые самки и самцы не могут даже самостоятельно питаться — их кормят «рабочие». Сами рабочие обладают приспособлениями, имеющими смысл только при жизни в колонии и направленными на благо всей колонии. Так, например, щеточки для собирания пыльцы у рабочей пчелы, зоб для собирания нектара. И то и другое имеет смысл только для колонии, так как и пыльца и мед

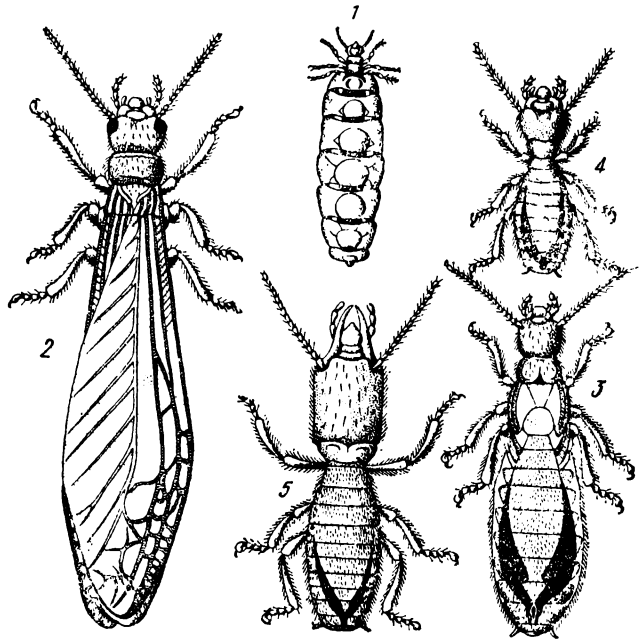


Рис. 88. Полиморфизм у термитов Termes lucifugus.

Пример внутривидовой дифференциации особей, связанной со взаимным приспособлением различных форм. *1* — кладущая самка; *2* — крылатая фаза (половая особь); *3* — добавочная половая особь; *4* — рабочий; *5* — солдат. *1* — $^1/_2$ нат. вел. *2*—*5* — сильно увеличены.

служат запасами продовольствия для питания личинок. То же самое касается и восковых желез, служащих для постройки сот.

Взаимность приспособления выражается и в половых различиях. Половой диморфизм как в первичных, так и во вторичных половых признаках обладает яркими чертами этой взаимной приспособленности. Здесь вся система признаков одного пола имеет значение приспособления для подготовки и реализации полового акта с особью другого пола того же вида. Вне этого определенного соотношения все эти приспособления лишаются всякого смысла и никакого применения иметь не могут. Это касается даже самого оплодотворения, которое, при наличии определенной морфофизиологической диферен-

цировки половых клеток, нормально возможно лишь между яйцом и сперматозоидом одного вида организмов.

Взаимность приспособлений характеризует и соотношения между взрослой особью (обычно самкой) и ее потомством в виде откладываемых яиц, зародышей или даже детенышей. Все приспособления, выражающие различные виды заботы о потомстве, имеют такой взаимный характер.

Строение плаценты, имеющей двойное происхождение за счет тканей матери и зародыша, приспособления к акту сосания молока из млечных желез матери, соответствующие инстинкты у матери и детеныша, могут служить иллюстрацией этой взаимности приспособлений у млекопитающих.

Целесообразность, выражающаяся в реакциях организма, в его инстинктах и поведении

В реакциях организма и в его инстинктах также выражается наследственная приспособленность его к совершенно определенной обстановке. Мы уже при рассмотрении защитных окрасок насекомых указывали, что все они могут дать более или менее реальную защиту лишь при наличии инстинктов, которые заставляют насекомое в минуту опасности принимать определенную позу, располагаться на соответствующих объектах в определенной ориентировке. Только при соблюдении этих условий насекомое действительно становится незаметным. Сами по себе, без данной окраски животного или без наличия подходящего фона, эти инстинкты, конечно, никакой защиты не дают — наоборот, они были бы скорее вредны. Таким образом и инстинкты являются приспособлением лишь при наличии известных соотношений между организмом и средой. При иных соотношениях они теряют все свое значение.

Когда насекомое летит на свет, то это является вполне целесообразной реакцией в естественной его обстановке. Однако, когда насекомое попадает в искусственную обстановку, созданную человеком, и летит на пламя свечи, то эта же реакция оказывается гибельной. Известно множество таких ошибок инстинктов при переносе животного в чуждые ему условия существования.

Реакции в виде более или менее сложных рефлексов и инстинктов оказываются прирожденными и наследственными. Они развились при определенных соотношениях организма с внешней средой, так же как и другие морфофизиологические признаки. Дарвин разбирает вопрос о происхождении инстинктов и показывает на различных примерах, как они развивались путем постепенного совершенствования.

Можно указать на существование промежуточных ступеней, ведущих от весьма несовершенного строительного инстинкта шмелей, строящих отдельные весьма неправильные восковые ячейки, к несколько более совершенной работе мексиканской пчелы (Melipona domestica) и, наконец, к удивительно точной работе инстинктов

нашей домашней пчелы, строющей соты из правильных 6-гранных призм.

Дарвин показывает также постепенность развития своеобразного инстинкта, заставляющего кукушку подбрасывать яйца в чужие гнезда. Вместе с тем Дарвин убедительно доказывает, что инстинкты не могли развиться в результате унаследования привычек. Ведь самые замечательные инстинкты муравьев и пчел свойственны рабочим, а не самцам и не плодовитым самкам. Если бы рабочие, т. е. бесплодные самки и могли совершенствовать свои привычки, то они не могли бы передать свои приобретения потомству именно потому, что они бесплодны. Рабочие получают свои инстинкты по наследству от своих родителей — особей с развитыми половыми органами, которые сами ими не обладают и никак не могут приобретать и совершенствовать привычек, которые ими не могут быть использованы.

Поэтому целесообразные реакции и инстинкты могли быть приобретены лишь путем естественного отбора и накопления слабых наследственных изменений в реакциях и рефлексах данного организма, передаваемых самцами и самками и реализуемых нередко лишь в других особях (бесплодных рабочих).

Целесообразность в соотносительном развитии частей, органов и функций в пределах самого организма и во внутренней структуре органов

Целесообразность во внутреннем строении организма выражается во взаимной приспособленности частей и функций, т. е. в целостности всей организации. Любой сложный организм представляет собой диференцированное целое. Его расчленение определяется физиологическим разделением труда, связанным со специализацией органов и с его функциональным объединением в одно согласованное целое.

Обособление частей связано с их объединением на основе взаимного приспособления. Обособление органов пищеварения, выделения, дыхания означает сосредоточение этих функций для всего организма в отдельных его частях. Тем самым другие части ставятся в отношении этих функций в подчинение к специализированным органам. Все функции, следовательно, должны быть в точности согласованы. Это согласование производит впечатление чудесной целесообразности организации. Но эта целесообразность выражается и здесь главным образом в соотношениях, во взаимозависимостях частей, а не в функции отдельного органа.

Однако с точки зрения выполнения известной частной функции и отдельный орган обнаруживает целесообразность своего внутреннего строения. Нас поражает, например, необыкновенная целесообразность устройства органов чувств, в особенности строение глаза. Целесообразность и здесь выражается во внутренней приспособленности частей — роговицы, хрусталика, зрачка, ретины, которые

только совместно, при строго определенных условиях, отвечают своему назначению. И здесь мы встречаемся с целесообразностью, ограниченной строго определенными соотношениями. К этому следует прибавить, что эти соотношения даже для такого органа как глаз весьма далеки от совершенства. На крайнее несовершенство нашего глаза обратил внимание известный физик Гельмгольц, указавший на существование множества дефектов, недопустимых, с точки зрения физики, для хорошего оптического прибора.

Можно указать на ряд замечательных механических структур как строение хвостового плавника кита с весьма рациональным расположением волокон или строение контурного пера птицы как

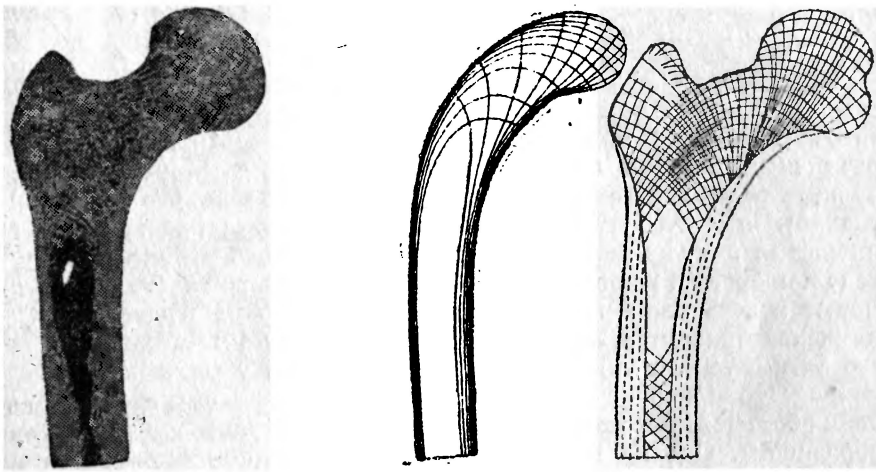


Рис. 89. Функциональные структуры кости.

1 — тонкое строение верхней части бедренной кости человека; *2* — расположение костных пластинок по линиям максимального механического напряжения. Обравчик «целесообразных» функциональных структур.

очень легкой и прочной воздухоупорной механической структуры. Особенно интересна тонкая структура губчатого вещества кости. В длинных костях со своеобразными условиями нагрузки, как, например, в бедренной кости человека (рис. 89), в которой ось суставной головки образует значительный угол с длинной осью самой кости, можно установить и весьма своеобразное расположение костных пластинок. И в этом, и в других случаях, костные пластинки располагаются по линиям максимального сжатия и натяжения при данных условиях нагрузки. Целесообразность этого расположения, вполне согласного с механическими расчетами, сохраняет свое значение исключительно при данных нормальных условиях нагрузки. При иных условиях весь смысл такой структуры совершенно теряется.

Многочисленные примеры таких «функциональных» структур дают нам хитиновые части конечностей и особенно ротовых органов

насекомых. В частности можно отметить целесообразную приспособленность челюстей к несению различных специальных функций у рабочих (и солдат) термитов и муравьев. И здесь приходится повторить то, что было сказано в отношении их инстинктов. Все эти приспособления могли развиться лишь путем естественного отбора наиболее выгодных при данных условиях изменений в ротовом аппарате. Ни в коем случае эти функциональные структуры не могли развиться под непосредственным влиянием функции, так как результаты этого влияния не могли быть переданы потомству в силу бесплодности рабочих особей муравьев и термитов.

Целесообразность, выражающаяся в борьбе организма с вредными влияниями (болезнями, паразитами, повреждениями)

Организмы обладают в более или менее значительной степени, способностью сопротивляться инфекции или проникновению паразитов (фагоцитоз подвижных клеточных элементов, образование различных антител в ответ на проникновение микроорганизмов, чуждых белковых веществ и токсинов, реакции местного воспаления тканей). Во многих случаях организм способен не только к реакции заживления ран, но даже в состоянии восстановить утраченную часть тела или органа. Иногда из сравнительно небольшой части организма может восстановиться целый организм. Часто наблюдается также компенсаторное разрастание известного органа при повреждении его антимера или метамера. Так, например, и у человека известно компенсаторное развитие оставшейся почки при оперативном удалении больной. Все это производит впечатление удивительной целесообразности. Однако некоторые защитные реакции организма принимают при болезнях столь бурное течение, что сами по себе угрожают жизни. Так, например, повышение температуры тела у человека есть показатель интенсивной борьбы с болезнью, однако само это повышение может привести к смерти. Точно так же и местные воспалительные реакции могут привести к отравлению всего организма.

Процессы регенерации производят особенно большое впечатление своей кажущейся исключительной целесообразностью. Однако нередко они приводят к развитию бесцельных или даже вредных образований. Известно, что в некоторых случаях у раков вместо удаленного стебельчатого глаза вырастает излишняя антенна. Вместо антенны иногда вырастает лишняя конечность. У хвостатых амфибий, которые дают ряд классических примеров высокой регенерационной способности, повреждения конечностей приводят нередко к образованию добавочных конечностей, двойниковых и множественных уродств. Повреждение позвоночника приводит к развитию хвостообразного выроста. Ничего целесообразного в таких реакциях нет. Реакция получает целесообразный характер лишь в некоторых совершенно определенных условиях.

Целесообразность в способности к индивидуальному приспособлению

Эта «функциональная» целесообразность была положена Ламарком и его последователями в основу понимания приспособленности организма вообще. Она выражается в многочисленных формообразовательных и физиологических реакциях. Многие растения дают при затенении листья с увеличенной поверхностью — теневые листья. Некоторые болотные растения дают различные листья при росте на суше или в воде. Некоторые животные способны изменять свою окраску в зависимости от цвета того фона, на котором они располагаются. При низкой температуре среды у млекопитающих нередко развивается более густой шерстный покров. Все эти реакции наступают лишь при определенных условиях.

Однако нельзя рассматривать их как безусловно целесообразный ответ организма на изменение факторов внешней среды. И в этом случае при нарушении обычных условий очень часто наступают «ошибочные» ответы.

Так, например, антеридии и архегонии у папоротников развиваются нормально на нижней поверхности заростка, где чаще скопляется влага в виде капелек воды, в которых возможно необходимое для оплодотворения свободное движение сперматозоидов. Это вполне целесообразно. Однако в условиях эксперимента, если плавающие на воде заростки папоротника осветить снизу, архегонии и антеридии развиваются на верхней, сухой поверхности, так что оплодотворение становится невозможным; происходит «ошибочная» реакция. У стрелолиста типичные лентовидные водяные листья развиваются нормально в воде. Это вполне целесообразно. Однако они развиваются и в воздухе при ослабленном освещении, что явно нецелесообразно. Если у ксерофитов имеется два рода листьев — первичные теневые и вторичные ксерофитные, то это в нормальных условиях вегетации вполне целесообразно, так как засуха наступает лишь летом. В этом случае ксерофитные листья развиваются при преобладании ассимиляции над минеральным питанием, что как раз соответствует условиям хорошего освещения и засухи. Однако именно поэтому при обрезывании корней или при культуре в чистой воде (недостаток минерального питания) развиваются ксерофитные листья, что совершенно нецелесообразно.

Существует лишь относительная целесообразность реакций, выражающаяся в приспособленности к определенным, нормальным условиям существования, вне которых вся целесообразность этих реакций сразу теряется. Это явно вскрывает историческую базу всех целесообразных реакций. Они связаны с известной обстановкой, выражаются в определенных нормальных соотношениях с факторами внешней среды именно потому, что они возникли и развились на почве этих соотношений.

Во всех приведенных случаях ясно выступает относительность значения целесообразности строения и функций организма, выра-

жающейся лишь в тех строго определенных соотношениях, которые наблюдаются между данным организмом и свойственной ему определенной средой и, в частности, между одним организмом и другими организмами этой нормальной среды. Целесообразность выражается лишь в приспособленности организма к тем условиям, которые являются для него нормальными, поскольку он приобрел данную структуру и функции именно в этих условиях, в данной среде.

Следовательно, относительное значение приспособленности связывается с историческим процессом приспособления организма к определенной среде.

В. Организация и приспособление

По теории Ч. Дарвина приспособленность организма к определенной среде вырабатывается в процессе его эволюции. История организма (его строения и его функций) и есть история его приспособления к меняющейся среде (с ее физическими и биотическими факторами). История приспособлений неотделима от истории развития самой организации.

Однако антидарвинисты постоянно выдвигали и выдвигают утверждение, что теория Дарвина в лучшем случае объясняет лишь историю приспособлений, а не историю происхождения самой организации. Эта неправильная установка имеет глубокие корни в метафизических представлениях идеалистической морфологии. Она была воспринята Ламарком и до настоящего времени еще не изжита буржуазной наукой. Противоположение приспособления самой организации или явления — сущности, функции — форме или внешних признаков — внутренним доводится метафизической мыслью до полного отрыва их друг от друга. Приспособление противополагают, как нечто внешнее и по существу даже чуждое, самой организации как внутренней основе строения организма. Это — неправильно.

Прежде всего отметим незаконность полного противоположения внешних признаков внутренним. Легкие позвоночных представляют собой бесспорно внутренний орган, но он совершенно непосредственно связан с атмосферным воздухом окружающей среды. Органы чувств являются внешними органами, однако они всегда прекрасно защищены от всех физических факторов внешней среды, за исключением лишь их специфических раздражителей (на этой изоляции как раз и основана их специализированная функция). Внутренний скелет позвоночных животных, хотя и занимает столь глубокое положение, на самом деле несет все нагрузки, непосредственно определяемые положением тела во внешней среде. Органы пищеварения, безусловно внутренние органы, вступают в теснейшую связь с пищевым материалом, как частью внешней среды. Наша кожа с сетью капилляров, потовыми железами и волосяным покровом представляет собой наиболее внешний орган и однако это — существеннейшая часть терморегуляторного аппарата нашего организма, определяющая температуру крови и всего тела.

Вместе с тем все части организации настолько тесно между собою связаны, что здесь не менее трудно отделить существенное от несущественного. Кроме того, специфическая функция любого органа настолько тесно связана с его строением, что почти полностью определяется особенностями структуры и, с другой стороны, само строение обусловлено именно этой функцией.

Нам пришлось сделать вышеуказанную оговорку («почти») только для данного момента, так как строение органа определяется не только его настоящей функцией, но и предшествующей его историей, которая определялась в свою очередь особенностями прежней функции. Вместе с тем исторические основы организации, обусловленные прежней функцией, могут не быть полностью использованы в жизнедеятельности современного организма (рудиментарные органы и структуры). Если принять во внимание это историческое развитие организма, приходится безоговорочно признать существование взаимной обусловленности и полной неразрывности связи между формой и функцией, между организацией и ее жизненными проявлениями. Тем более нельзя доводить противопоставление между приспособлением и организацией до их отрыва друг от друга, как это делают антидарвинисты. При историческом подходе оба понятия сливают в одно, так как и те наиболее общие признаки, которые мы рассматриваем как известную основу или сущность современной организации, в прошлой истории образовались как приспособления.

Приспособление или адаптация означает всегда вполне конкретное оформление органа (и организма) в связи с данными условиями среды. Между тем то, что мы называем организацией, всегда представляет результат известной абстракции. В этом только и выражается различие между этими понятиями в применении к конкретному организму. При сравнении гомологичных органов разных животных мы отвлекаемся от частных приспособлений и описываем в сравнительной анатомии некоторую общую основу организации, лишенную этих частностей. Однако и эта общая основа не может быть понята вне функции данных частей. И она оказывается глубоко приспособительной.

Для уяснения этого возьмем конкретный пример — строение конечностей наземных позвоночных. Конечности конкретных животных несут на себе явные черты приспособления к определенному способу передвижения и к некоторым добавочным функциям. Они могут быть приспособлены к быстрому бегу на твердой или на мягкой почве, к движению скачками или ползанию по земле, к рытью и движению внутри земли, к лазанию по стволам или по ветвям деревьев; иногда — к планированию или летанию или, наконец, к плаванию. Во всех этих случаях специальное оформление конечностей в высшей степени различно (рис. 34). Если отвлечься от всех этих структурных различий, связанных с частными приспособлениями, то останется еще нечто общее всем специализированным формам пятипалой конечности. Останется именно общая организация или просто схема пятипалой конечности позвоночного животного, как она описывается

в учебниках сравнительной анатомии. Эта схема наиболее близка к конечности примитивных представителей наземных позвоночных, именно к конечности хвостатых амфибий, и это объясняется малой специализацией последних и их близостью к формам родоначальным для всех наземных позвоночных. Вместе с тем схема пятипалой конечности, хотя и представляет результат максимального отвлечения, все же имеет по сути функциональную структуру, т. е. и она приспособительна. Ее конструкция понятна именно лишь в связи с ее функцией, как сложного рычага, служащего для перемещения тела по твердому субстрату. И в наиболее обобщенной форме организация конечности остается приспособительной. Однако и ее приспособление выражается лишь в самой общей форме, а не в частностях.

Не существует никакой организации, даже и самой глубокой, которая не была бы приспособительной уже в своей основе. Вне приспособления никакой организации не существует, и любой орган, как бы он ни менял свою структуру и свои функции, возник как приспособление части организма к известной функции.

Весь общий план строения представителей известного типа создается исторически на базе непрерывного процесса приспособления (хотя сам по себе в данное время быть может и не является приспособлением). Для типа хордовых животных характерно следующее общее расположение основных систем органов — центральная скелетная ось (хорда и позвоночник), со спинной стороны которой располагается трубчатая центральная нервная система, с брюшной стороны — общая полость тела с кишечной трубкой, а с боков метамерно расчлененная мускулатура. Центральное положение скелетной оси и метамерия туловищных мышц не являются, конечно, приспособлением наземного позвоночного. Наоборот, у взрослого животного эти особенности даже теряются. Однако у рыбообразных их предков это несомненно было приспособлением для быстрого передвижения в воде при помощи боковых волнообразных изгибов тела (при поочередном сокращении миомеров). Дорсальное расположение центральной нервной системы нельзя назвать приспособлением. Однако дорсальное положение той чувствующей пластинки, из которой развилась центральная нервная система хордовых животных, несомненно было выгодным приспособлением для восприятия световых и различных других раздражений со стороны факторов внешней среды. Точно так же выгодным приспособлением было для подвижного животного и прогрессивное развитие переднего конца чувствующей пластинки, из которой образовался затем головной мозг позвоночных животных.

Органы меняют свои функции и перестраиваются, однако соотношения между ними сохраняются обычно весьма упорно. Таким образом общий план строения может оказаться в значительной мере унаследованным от далеких родоначальных форм. Тогда быть может нелегко будет установить наличие приспособленности именно в этих соотношениях. Однако все же и эти соотношения некогда возникли

как приспособление, хотя и могли потерять это значение в процессе дальнейшей эволюции.

В процессе эволюции приспособительные признаки все время меняются по мере изменения соотношений организма со средой. Приспособления частного характера теряются при изменении среды и заменяются другими частными приспособлениями. Но по мере смены условий существования происходит вместе с тем непрерывный процесс накопления приспособлений наиболее общего характера, не теряющих своего значения при всех этих переменах. Такие приобретения, как органы высших чувств, органы дыхания, органы движения и особенно — центральная нервная система обычно не теряются при дальнейшей прогрессивной эволюции. При регрессивной эволюции (переход к сидячей жизни или к паразитизму) они, конечно, могут исчезнуть. Как правило, они только преобразовываются в связи с требованиями данных частных условий существования и, по мере их изменений, непрерывно совершенствуются. По мере смены условий внешней среды, — в результате процесса накопления адаптаций общего значения, создаются основы организации животных. Их эволюция и означает процесс адаптации. Сама организация создается, следовательно, лишь постепенно, в процессе непрерывного приспособления животных к меняющейся внешней среде.

6. ОЦЕНКА ТЕОРИИ ДАРВИНА В СВЕТЕ ДИАЛЕКТИЧЕСКОГО МАТЕРИАЛИЗМА

Переходя к оценке теории Дарвина с позиций марксизма мы должны прежде всего отметить ее последовательный материализм. Материализм теории Дарвина выражается в том, что вся эта теория от начала до конца построена на существовании одних только материальных факторов. Эти факторы подверглись исключительно глубокому научному исследованию. Из основных предпосылок теории — изменчивость (наличие именно наследственных изменений) представляет вполне объективно установленное явление; чрезвычайная интенсивность размножения действительно характеризует как растительный, так и животный мир и может быть точно учтена для любого вида организмов, так же как и размеры их гибели; борьба за существование, в ее многообразных выражениях, представляет такую же объективную реальность.

Наличие вытекающего из этой борьбы естественного отбора вполне убедительно доказывается как косвенными данными, так и прямыми наблюдениями. Весь эволюционный процесс полностью, от начала до конца, вместе со всеми его закономерностями, находит свое объяснение в наличии постоянного взаимодействия между живыми существами и окружающей их средой, т. е. в деятельности исключительно материальных факторов. Для каких-либо иных сил не остается места, так как все факторы развития вскрыты с исчерпывающей полнотой.

2) С материалистических позиций теории Дарвина получила свое окончательное разрешение и проблема целесообразности. Последняя покоится не на предустановленной гармонии природы, а на процессе исторического развития органического мира. Реально существует лишь относительная целесообразность организации (строения и функций), выражающаяся в ее приспособленности к известным «нормальным» (т. е. исторически сложившимся) условиям среды. Эта приспособленность есть результат исторического процесса приспособления, как существенной характеристики самой эволюции органического мира. Классики марксизма видели в разрешении проблемы целесообразности одну из важнейших заслуг Дарвина. Приведем слова Маркса (из его письма Лассалю 16/I 1861): ... «здесь не только нанесен смертельный удар «телеологии» в естественных науках, но и эмпирически выяснено ее разумное значение».

В этой, несколько парадоксально звучащей фразе, очень хорошо отмечается уничтожение телеологического мировоззрения успехами научного знания, вскрывшего трудами Дарвина возникновение и относительное значение объективной целесообразности органических форм и их реакций в известной обстановке.

3) Материализм Дарвина выражается и в его историзме — этим историзмом проникнуто понимание организации живых существ со всеми их реакциями и инстинктами, понимание их таксономического расчленения, понимание их взаимоотношений и соотношений со средой, т. е. биоценотических и экологических соотношений, понимание географического распространения животных и растений, как результата исторического развития фаун и флор в связи с историей земной коры, с ее распределением суши и моря, и, наконец, понимание индивидуального развития организмов, отражающего историю их происхождения.

4) Материализм Дарвина проникнут стихийной диалектикой. В теории Дарвина органический мир рассматривается в его непрерывном движении и во всей сложности и всеобщности связей и противоречий. Закономерный процесс эволюции организмов от простейших форм жизни к наиболее сложным животным строится в теории Дарвина на случайном материале «неопределенных вариаций». Этот объективно случайный материал возникает в процессе непосредственного взаимодействия между организмом и средой и подлежит, конечно, известным закономерностям. Однако эти физиологические закономерности реакций организма (и его половых клеток) полностью подчиняются высшим биологическим закономерностям эволюционного процесса. Закономерности эволюции диктуются сложными биологическими взаимозависимостями, которые Дарвин назвал борьбой за существование. В борьбе за существование гибель отдельной особи определяется случайностью, однако в массе она определяется меньшей приспособленностью к жизненным условиям данного места и данного времени. Поэтому

направление эволюционного процесса определяется переживанием наиболее приспособленных особей или естественным отбором. Так в теории Дарвина закономерное (изменчивость, борьба за существование) становится случайным (индивидуальные вариации, гибель особи в борьбе за существование) и переходит в закономерное (естественный отбор и процесс эволюции).

5) Наследственность и изменчивость, как выражение известной стойкости и известной пластичности органических форм, выступают в теории Дарвина не только в своей противоположности, но и в своей взаимосвязи, как две стороны, два выражения явления преемственности форм (в процессе полового воспроизведения). Законы наследственности познаются лишь через явления изменчивости и, с другой стороны, изменчивость познается лишь как нарушение или видоизменение наследственности. В процессе эволюции существенное значение имеет лишь наследственная изменчивость как нарушение, и в то же время подтверждение, законов наследственности.

Как отметил Ф. Энгельс, в процессе эволюции можно поэтому рассматривать наследственность как консервативное, отрицательное, а изменчивость как прогрессивное начало, так как все новое строится на изменениях. С другой стороны, можно видеть в изменчивости отрицательное, разрушающее начало, а в наследственности — прогрессивное начало, так как новое может быть использовано в эволюции лишь постольку, поскольку оно оказывается наследственным.

6) Глубоко диалектично в дарвинизме и понимание самого развития органических форм. Правда, Дарвин, подчеркивая постепенность и непрерывность эволюции, ссылался на метафизическую формулу: «природа не делает скачков» (Natura non facit saltum). Однако это следует понимать, главным образом, как протест против веры в возможность резких, немотивированных, не подготовленных предшествующей историей и не определяемых биологическими взаимодействиями, скачкообразных изменений, которые допускались Ж. Сент-Илером, Кёлликером и другими теоретиками (считалось возможным, что из яйца рептилии, путем такого скачкообразного изменения, возникла родоначальная форма птицы).

Между тем для теории Дарвина как раз характерно возникновение новых качеств в постепенном и непрерывном ходе эволюции. Именно в дарвиновской теории эволюция понимается не просто как «филогенетический рост», о котором так часто пишут ламаркисты, а как непрерывный процесс созидания все новых форм. Каждая новая форма представляет собой естественный скачок — известный новый этап на пути эволюции. В процессе видообразования мы имеем перед собой именно такое рождение новых форм и как раз Дарвин ясно расскрыл перед нами механизм этого рождения. В видообразовании происходит четкое обособление форм, их разделение перерывами. Только теория Дарвина, с ее принципом расхождения признаков, объяснила неизбежность образования прерывистого многообразия форм. Эта прерывистость

есть результат непрерывного процесса дивергентной эволюции.

В процессе дальнейшего расхождения признаков, по мере прогрессивной эволюции, наступают и еще более крупные узловые моменты, означающие подъем на высшую ступень организации. Такой подъем приводил обычно к образованию новых естественных групп организмов — семейств, отрядов, классов... Здесь в особенности ясен процесс образования новых качеств путем резких преобразований всей организации (см. гл. X, Ароморфозы).

Единство непрерывности и прерывистости ясно выступает и в истории постепенного развития сложных органов. В качестве примера такового можно взять процесс возникновения молочных желез млекопитающих. Сравнительно-анатомические и эмбриологические данные показывают совершенно ясно, что молочные железы возникли из потовых желез. У предков млекопитающих, насиживавших яйца и согревавших затем вылупившуюся молодь, потовые железы на брюхе усиленно функционировали и их выделение слизывалось детенышами. Так как в поте заключалось некоторое количество питательных веществ (белков, жиров), то естественный отбор действовал в направлении увеличения его питательности. Потовые железы увеличивались и усложнялись, и вместе с тем изменялся химический состав выделяемой ими жидкости. Когда эта жидкость приобрела значение самостоятельного питательного вещества, вполне поддерживающего существование детенышей на первых порах их жизни, то произошло явное возникновение нового качества — молочной железы. Молоко служит тогда нормальным питанием детенышей до тех пор, пока они не окажутся в состоянии усваивать более плотный пищевой материал.

При эволюции более сложных органов можно обычно в процессе постепенного их развития отметить ряд последовательных этапов, означающих резкий подъем на высший уровень организации, т. е. явное появление нового качества.

Рассмотрим историю развития органа зрения высших животных (рис. 90). Первый этап появления этих органов выражается в концентрации чувствующих клеток по определенным пятнам, обычно подостланным пигментом. Глазные пятна могут воспринимать лишь разницу в интенсивности освещения при переходе из более освещенного места в менее освещенное или наоборот. Чувствующий эпителий в процессе эволюции всегда погружается под уровень покровов, образуя ямки, желобки, каналы. Этим достигается известная защита от чрезмерных раздражений. И в органах зрения примитивные глазные пятна постепенно погружались вглубь и превращались в глазные ямки. В глазных ямках мы имеем, однако, новое качество — параллельные световые лучи встречают стенки ямки под разными углами и, следовательно, освещают разные ее части с разной интенсивностью. Этим дана возможность некоторой ориентировки в пространстве, так как и без перемещения самого тела возможно восприятие направления световых лучей. Полная

защита чувствующего эпителия от неадэкватных раздражителей достигается лишь тогда, когда ямка замкнется в пузырек. И глазной пузырек позволяет непосредственно судить о распределении интенсивности света в окружающей среде, если передняя стенка пузырька будет прозрачной, а задняя — чувствительной. Чувствительность органа будет увеличиваться, если прозрачная передняя стенка приобретает выпуклость, наподобие линзы. В этом случае световые лучи будут тем интенсивнее собираться позади линзы, чем больше кривизна последней и чем правильнее ее сферическая поверхность. Чувствительность глазного пузырька достигнет своего максимума к тому моменту, когда главный фокус упадет на чувствительный слой задней стенки пузырька (на сетчатку). В этом случае параллельные лучи будут концентрироваться в одной точке и освещение сетчатки достигнет в известной точке максимальной интенсивности. Однако в то же самое время возникнет и нечто принципиально новое — на сетчатку упадет изображение внешнего мира. Только с этого момента можно говорить о зрении в собственном смысле этого понятия. Образное зрение может возникнуть и несколько иным путем. Утолщение стенки — хрусталик, может возникнуть не в передней стенке пузырька, а в самом покровном эпителии. Тогда световые лучи будут концентрироваться на передней стенке глазного пузырька. В этом случае чувствительная передняя стенка пузырька постепенно удалялась от покровов. Этим достигалось увеличение интенсивности освещения, так как при первоначально малой кривизне хрусталика он обладал большим фокусным расстоянием. Глазной пузырек превратился при этом в двуслойный бокал. В дальнейшем, усиление чувствительности органа достигалось все же увеличением кривизны хрусталика. Этот процесс кончается, достигнув своего возможного

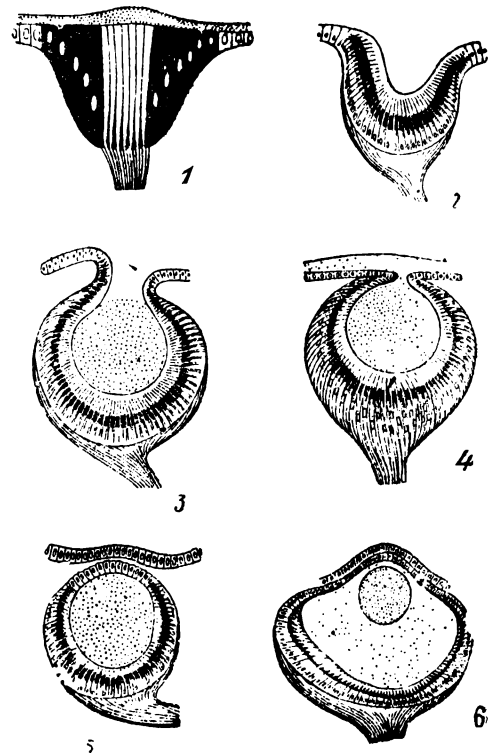


Рис. 90. Эволюция органа зрения у моллюсков.

1 — глазное пятно; *2* и *3*— глазные ямки; *4* и *5* — глазные пузыри без хрусталика; *6* — глазной пузырек с хрусталиком. Наиболее существенные стадии совершенно постепенного формирования сложного органа в процессе эволюции

максимума в тот момент, когда главное фокусное расстояние сравняется с расстоянием от хрусталика до сетчатки. Однако в этот момент на сетчатку упадет изображение внешнего мира. Так, в результате несомненного скачка, в результате непрерывного ряда постепенных изменений, возник инвертированный (обращенный) глаз позвоночных. Парный орган зрения последних развился еще более. В нем образовалась своя мускулатура, движущая глазом, а кроме того и аккомодационная мускулатура, передвигающая хрусталик или меняющая его кривизну. Это приспособление к получению ясного изображения от предметов, находящихся на различных расстояниях представляет результат дальнейшей постепенной эволюции. Оно дает однако ключ к еще одному новому качеству — через развитие мышечного чувства дается возможность оценки расстояния.

Наконец, у приматов, с сокращением челюстей и развитием головного мозга, надвигавшегося на лицевую часть черепа, глаза перемещались с боков головы на ее переднюю поверхность. Оси обоих глаз постепенно сходились и, наконец, в момент, когда они приобрели параллельное расположение, возникло сразу, одним скачком, еще одно принципиально новое качество — стереоскопическое зрение. Оба поля зрения совмещаются в одно и это дает возможность более непосредственно ощущать глубину, оценивать относительное расстояние предметов, располагающихся в поле зрения.

Процесс эволюции представляет в самом деле последовательный ряд этапов, отмеченных внезапным возникновением новых качеств в результате непрерывных и совершенно постепенных изменений.

7) Дарвин обратил внимание на глубокое единство прогрессивных и регрессивных изменений в процессе эволюции. Так как эволюция, по теории Дарвина, представляет непрерывный процесс приспособления, то это вполне понятно. Если, по мере исторического развития форм, возникают новые приспособления к несколько иным условиям среды, то тем самым естественно теряют свое значение другие приспособления, которые были связаны с прежними условиями существования. Если в процессе эволюции возникают более совершенные органы, то прежние органы, выполнявшие сходную функцию, тем самым становятся излишними и могут исчезнуть. Так, например, в процессе эволюции позвоночных животных первичная ось внутреннего скелета — хорда была сначала дополнена, а затем и вытеснена позвоночником. Прогрессивное развитие позвоночных сопровождалось поэтому регрессом хорды. Приобретение кости, как высшей формы скелетной ткани, естественно сопровождалось регрессом хряща, который вытеснялся костью.

Наземные позвоночные приобрели сложные конечности, легкие и среднее ухо, но утеряли рыбью чешую, жабры и плавники. Млекопитающие приобрели волосяной покров, молочные железы, живородность, постоянную температуру тела, высоко развитой головной мозг и другие признаки высшей организации, но утратили роговые чешуи, туловищную почку, правую дугу аорты, кардинальные

вены, ряд челюстных костей, многократную смену зубов и некоторые другие признаки своих родоначальных форм.

Точно так же и при регрессивном развитии, которое у вторично сидячих организмов и особенно у паразитов, может достигнуть большой глубины, никогда не бывает чистого регресса. И у паразитов развиваются прогрессивно некоторые органы и некоторые функции. Так, обычно у них имеются весьма специализированные органы прикрепления, усиленно разрастается половая система, развивается (у эндопаразитов) способность всасывать питательный материал при посредстве покровов и возникает способность сопротивляться перевариванию в кишечнике хозяина.

Вместе с тем и при прогрессивной эволюции всякое приспособление, всякая специализация означает не только прогресс в организации, но и регресс, так как ограничивает возможность использования различных иных условий. Глубоко справедливы слова Энгельса: «Суть же дела в том, что каждый прогресс в органическом мире является в то же время и регрессом, ибо он фиксирует о д н о с т о р о н н е е развитие и исключает возможность развития во многих других направлениях».

8) В процессе эволюции, понимаемом согласно Дарвину как непрерывное приспособление, ясно выступает единство и взаимодействие внешнего и внутреннего. Это взаимодействие является источником наследственной изменчивости. Хотя Дарвин подчеркивал, что специфика изменений зависит в бо́льшей мере от самой организации (конституции), все же первоисточником изменений является взаимодействие организма (с его изменениями) и меняющихся факторов внешней среды. В борьбе за существование это взаимодействие выражается в новой, более сложной форме биологических соотношений. Далее, мы уже отметили, что приспособление, как форма связи организма с внешней средой, по мере эволюции постепенно превращается в наиболее существенные основы самой организации.

Наконец, можно теперь же отметить, что внешнее, определяющее в организме возникновение приспособлений к этому внешнему, становится вместе с тем нередко внутренне необходимым условием для развития самой организации. С постепенной автономизацией развития внутренние факторы развития детерминируют как эту организацию, так и ее приспособления к внешнему (см. гл. IX).

9) Наиболее замечательно, однако, в теории Дарвина понимание д в и ж у щ и х с и л эволюционного процесса.

В теории Дарвина в этой роли выступает борьба за существование, как выражение д в у х п р о т и в о п о л о ж н ы х т е н д е н ц и й — стремления к сохранению жизни и размножению и влияний со стороны факторов среды, ведущих к уничтожению этой жизни и ограничению размножения. Обе противоположные тенденции возникли вместе с возникновением жизни в результате раздвоения единой природы на органическую и неорганическую и в результате дальнейшей диференцировки, по мере расчленения органической природы на мир животных и мир растений, разделения

животных на хищников и их жертв и т. д. В результате столкновения этих противоположных сил мир организмов прогрессивно развивается и вся эта эволюция идет под знаком приспособления к окружающей их неорганической и органической среде.

Вместе с тем, диференциация каждого конкретного вида на разновидности, т. е. расчленение и борьба близких форм (как результатов этой диференциации), выступают так же как движущие факторы, ведущие к расхождению признаков — превращению разновидностей в виды, видов в роды и т. д.

В результате столкновения интересов происходит расчленение всего мира живых существ на группы, стоящие на разных уровнях организации и разделенные друг от друга более или менее значительными разрывами. Все своеобразие естественной системы организмов с ее соподчиненными группами разного порядка является логическим следствием дарвиновского понимания эволюции.

В процессе исторического развития органических форм, в процессе формирования целых флор и фаун не менее характерна борьба нового со старым, борьба возникающих прогрессивных форм организации с уходящими в прошлое, отжившими свое время, устаревшими формами. Эта борьба начинается еще внутри вида (популяции), при первом возникновении отдельных особей, обладающих некоторыми новыми преимуществами; она продолжается между разновидностями и видами, ведет к углублению разрывов между ними, и определяет вымирание целых групп организмов, по мере их вытеснения более современными формами. Так в геологическом прошлом одни организмы приходили на смену прежним, чтобы затем быть вытесненными позднейшими, еще более совершенными организмами. Уходили со сцены не только виды, роды и семейства, но и целые отряды и классы, если их организация зашла в тупик и в самих основах своих оказалась превзойденной принципиально новой организацией.

10) Наконец, нельзя не отметить теснейшей связи теории Дарвина с практикой. Ч. Дарвин при построении своей теории использовал все практические достижения растениеводства и животноводства. Практика послужила основой его теории. Однако Ч. Дарвин не просто распространил данные практики на весь мир животных и растений, а критически пересмотрел каждое свое положение, путем сопоставления всех данных современной ему биологии. Во всех неясных вопросах он ставил специальные исследования для разрешения своих сомнений. Он проверял затем свои выводы на многочисленных культурах растений, а частью и животных. Он производил гибридизацию как близких, так и отдаленных форм, определяя плодовитость, жизнеспособность и устойчивость получаемых гибридов. Он изучал зависимость и независимость в распределении признаков получаемого потомства, изучал новообразование признаков и реверсии к свойствам отдаленных предков.

Созданная на базе практических достижений животноводства и растениеводства, теория Ч. Дарвина проверялась практикой науч-

ного исследования и практикой народного хозяйства. В практике научного исследования она привела к полной перестройке биологических наук, к установлению ряда новых дисциплин и разрешению огромного количества биологических проблем широкого значения. Вместе с тем теория Дарвина послужила основой для дальнейшей разработки методов селекции, направленной на возможно более быстрое улучшение качеств домашних животных и культивируемых растений.

ОШИБОЧНЫЕ ВЫСКАЗЫВАНИЯ ДАРВИНА

Нельзя, конечно, сказать, что изложение «Происхождения видов» совершенно свободно от ошибок. Однако последние ни в какой мере не затрагивают сущности теории. Из таких ошибочных высказываний мы отметим следующее.

1) Дарвин несомненно переоценил значение перенаселения («Мальтусовский принцип»). Борьба за существование происходит и без наличия этого перенаселения, как показывает сам Дарвин на многочисленных примерах прямой элиминации физическими и биотическими факторами. Только одна частная форма борьбы за существование — косвенная элиминация, при наличии активной конкурренции из-за пищи, определяется перенаселением. Как метко выразился Ф. Энгельс, можно и «без мальтусовских очков» установить наличие борьбы.

2) Хотя Дарвин лишь вскользь упоминает теорию Мальтуса, Маркс правильно отмечал, что Дарвин в своем превосходном сочинении не видел, что он опровергает теорию Мальтуса, открывая в царстве животных и растений «геометрическую» прогрессию [1].

3) У Дарвина сказывается недооценка значения качественных преобразований, выражающаяся в неоднократно приводимом им древнем изречении: «Natura non facit saltum» — природа не делает скачков. Хотя эта формула имела значение в полемике с антидарвинистами, мы все же отметим, что каждое образование новых форм, и в особенности нового вида, представляет такой скачок. Еще интереснее с этой точки зрения возникновение новых форм организации, ведущих к образованию новых групп и нового разнообразия организмов. Это — яркие примеры образования новых качеств, кото-

[1] Мальтус доказывал в своей книге «Опыт о законе народонаселения» (1798), что человеческое население увеличивается в геометрической прогрессии, в то время как средства существования возрастают лишь в арифметической прогрессии. Отсюда будто бы возникает все увеличивающаяся нищета трудящихся масс. Чтение этой книги натолкнуло Дарвина (как и Уоллеса) на мысль о значении перенаселения, а затем и потенциальной размножаемости организмов вообще, в возникновении борьбы за существование. Однако Дарвин указывает на фактическое ограничение размножения человека и, с другой стороны, отмечает геометрическую прогрессию размножения животных и растений. В отношении культивируемых форм это дает полную возможность обеспечить любые потребности человека.

рое следует понимать именно как скачок в непрерывном процессе эволюции.

В целом же нельзя не заметить, что теория Дарвина представляет собой блестящее разрешение проблемы развития органической жизни, проводимое с позиций естественно-исторического материализма, в значительной мере совпадающих с материализмом диалектическим.

7. БОРЬБА ЗА ДАРВИНИЗМ

> «Хотя я вполне убежден в истинности тех воззрений, которые в виде извлечения изложены в этой книге, я никоим образом не надеюсь убедить опытных натуралистов, владеющих огромным фактическим материалом, который на протяжении длинного ряда лет рассматривался ими с точки зрения, прямо противоположной моей. Так легко скрывать наше незнание под оболочкой таких выражений, каковы «план творения», «единство плана» и т. д. и воображать, что мы даем объяснения, тогда как только повторяем (в других выражениях) самый факт ... но я обращаюсь с доверием к будущему — к молодому, подрастающему поколению натуралистов, которые будут в состоянии с должным беспристрастием взвесить обе стороны вопроса».
>
> Ч. Дарвин

Тотчас же после появления книги Дарвина началась борьба вокруг идей, развивавшихся ее автором. Эта борьба выражалась как в печатных выступлениях, так и в дискуссиях по ее поводу. Из дискуссий первого времени особое значение имел известный оксфордский диспут, состоявшийся 30 июня 1860 г. на заседании естественно-исторической секции съезда Британской ассоциации, под председательством ботаника Генсло. Хотя заседание было посвящено докладу, лишь косвенно связанному с учением Дарвина, духовенство воспользовалось им как предлогом для того, чтобы дать бой дарвинизму. В дискуссии выступил один из лучших духовных ораторов — известный математик, епископ оксфордский Уильберфорс, который в блестящей по форме речи пытался уничтожить учение Дарвина путем словесного остроумия. При этом он, однако, обнаружил глубочайшее невежество в вопросах биологии. Этим воспользовался зоолог Т. Гексли, давший ему весьма удачную отповедь. Выступление авторитетного ботаника Гукера в пользу Дарвина положило конец этому диспуту, закончившемуся полной победой нового учения.

Однако не только представители религии встретили учение Дарвина так враждебно. Так же отнеслись к нему и многие ученые того времени, в том числе и некоторые крупнейшие биологи. В печати выступил против Дарвина даже прежний его учитель и друг — геолог Седжвик. Отрицательно встретил теорию Дарвина и крупнейший сравнительный анатом Англии Р. Оуэн, запоздалый представитель идеалистической натурфилософии, автор «архетипа», верив-

ший в деятельность непрерывно действующей творческой силы. Выступил против Дарвина и известный зоолог Америки — Луи Агассиз, который продолжал держаться теории катастроф и видел в органических формах воплощение мыслей божества.

С другой стороны, однако, не было недостатка и в горячих поклонниках, которые к тому же не ограничивались выступлениями в пользу теории, но старались подкрепить ее своими конкретными исследованиями. Таковы в Англии ботаник Уотсон, принявший с восторгом «Происхождение видов» и упомянутые уже ботаник Гукер и зоолог Т. Гексли (рис. 91). В Америке видное место среди горячих сторонников Дарвина занял ботаник Аза-Грей. Большую роль во время борьбы за дарвинизм играли в Англии Т. Гексли, в Германии — Э. Геккель и в России — К. Тимирязев. Т. Гексли своими исследованиями разбил позвоночную теорию черепа, а вместе с тем и теорию архетипа Р. Оуэна и, против утверждений последнего, доказал близость строения головного мозга человекообразных обезьян и человека. Гексли сыграл также выдающуюся роль в пропаганде дарвинизма на его родине — в Англии (в частности — в рабочей аудитории). К. А. Тимирязев распространял эволюционное учение в России и многократно выступал против антидарвинистов различных толков.



Рис. 91. Т. Гексли (1825—1895).
Выдающийся английский морфолог-дарвинист.

В Ю. Америке молодой зоолог Фр. Мюллер целым рядом эмбриологических исследований дал блестящее подтверждение дарвиновской концепции и создал основы будущего биогенетического закона. Наконец, в Германии Эрнст Геккель (рис. 92) сделал грандиозную попытку восстановить историю всего органического мира постройкой родословных или филогенетических древ, на основе всей суммы тогдашних знаний. Тот же Э. Геккель, блестящий лектор и популяризатор, с исключительной энергией распространял новое учение и вступил в решительную борьбу с силами реакции, отстаивавшими интересы церкви и феодалов. В этом отношении особенно памятно

его выступление в 1863 г. на съезде естествоиспытателей и врачей в г. Штеттине.

Победа дарвинизма казалась обеспеченной. Однако противники не складывали оружия. Их борьба развернулась в двух направлениях: 1) по пути критики основных положений теории и 2) по пути замены теории Дарвина другими теориями, находившимися в большем согласии с их идеологией.

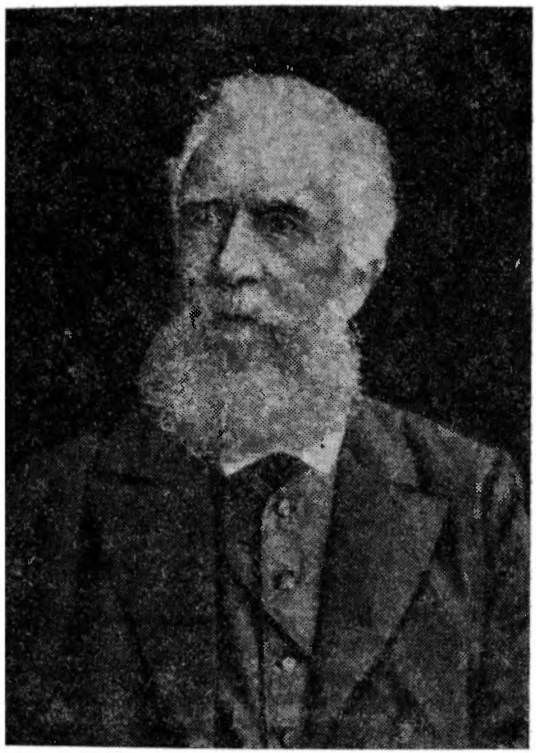


Рис. 92. Э. Геккель (1834—1919).
Известный немецкий дарвинист. Основатель филогенетического направления в зоологии.

Из критиков Дарвина на Западе выделились в особенности зоолог Майварт в Англии, гистолог Кёлликер и ботаник Виганд в Германии. Из них только Кёлликер выступил со своим «законом развития» на основе резких эмбриональных преобразований. Наиболее массивна была критика Виганда, изложенная в трех томах. В России таким же непроизводительным трудом занялся Данилевский, который, впрочем, в основном повторил лишь воззрения Виганда.

Как и нужно было ожидать, наиболее острым вопросом во всей теории Дарвина был вопрос о происхождении человека. Дарвин понимал его значение и отнесся к нему поэтому с исключительным вниманием. В «Происхождении видов» он ограничился лишь одним заключительным замечанием; однако, позднее он посвятил этому вопросу большое специальное исследование: «Происхождение человека и половой подбор». Вот что пишет об этом Ч. Дарвин: «Еще в 1837 или в 1838 г., как только я убедился, что виды изменчивы, я не мог уклониться от заключения, что и человек подходит под тот же закон. Согласно с этим, я стал собирать факты для своего личного удовлетворения, так как еще долго не имел в виду выступить с ними в печати. Хотя в «Происхождении видов» я не касаюсь ни одного вида в частности, тем не менее, чтобы ни один честный человек не

мог укорить меня в том, что я скрываю свои убеждения, я прибавил слова: «будет пролит новый свет на происхождение человека и его историю». Было бы совершенно бесполезно, а для успеха книги даже положительно вредно выставлять на показ свои воззрения на происхождение человека, не подкрепив их никакими доказательствами. Но когда я убедился, что многие натуралисты приняли учение об эволюции видов, я счел полезным обработать имевшиеся у меня заметки и выпустить в свет специальное исследование о происхождении человека».

Как раз вопрос о происхождении человека послужил поводом для самых ожесточенных нападок на Ч. Дарвина и его теорию и именно эта часть теории возбуждала особую ярость духовенства. Этот вопрос был причиной расхождения с Дарвином его старого друга Седжвика и тот же вопрос заставлял вначале колебаться столь близкого ему геолога Лайелля. Сомнения коснулись даже соавтора теории естественного отбора А. Уоллеса, сделавшего своеобразную оговорку по вопросу о происхождении человека. Признавая животное происхождение физической природы человека (от антропоидов), Уоллес допускал, что его духовная природа все же специально создана творцом.

С другой стороны, однако, буржуазия довольно скоро сделала попытку использовать в своих целях дарвинизм, как раз в вопросе о положении человека и в вопросе о структуре человеческого общества. Первые шаги в этом направлении сделал уже Э. Геккель.

Геккель подчеркивал, с одной стороны, материализм учения Дарвина, но, с другой стороны, в пылу полемики с Вирховым, находил в дарвинизме не демократическую или социалистическую, а скорее аристократическую тенденцию! В конце жизни реакционные взгляды Геккеля развивались дальше и он уже прямо выступил сторонником расовой теории.

Применение теории естественного отбора, основанного на борьбе за существование, к человеческому обществу, преследовало определенную цель — оправдать социальное неравенство и угнетение трудящихся, а также колониальную политику с ее порабощением менее культурных или даже просто более слабых народностей и рас. Такое незаконное распространение теории должно было подвести якобы научную базу под основные устои буржуазного общества с ее эксплоатацией человека человеком. На основании применения биологических законов пытались показать, что имущие классы и господствующие нации представляют собой победителей в борьбе за существование, т. е. высший тип человека.

Социал-дарвинизм, нашедший свое логическое завершение в современном фашизме, не имеет никаких научных основ, а представляет типичный пример фальсификации науки, предпринимавшейся в интересах господствующего класса (буржуазии), борющегося всеми средствами за упрочение своих позиций для дальнейшей эксплоатации трудящихся, малых народов и цветных человеческих рас.

Справедливость требует от нас всегда помнить, что хотя Дарвин и проводил местами неосторожные аналогии между человеческой

жизнью и жизнью животных, он все же полностью не переносил закономерностей эволюции животных на человеческое общество и не делал указанных выводов. Наоборот, Дарвину было совершенно чуждо чувство расового превосходства над менее культурными народами и расами, как это видно уже по его дневнику путешествия и в особенности по «Происхождению человека». Дарвин ни в какой мере не может нести ответственность за позднейшую фальсификацию науки рабами капитализма.

Мы не будем разбирать «творчества» этих авторов в отдельности, однако, рассмотрим наиболее существенные возражения, которые были выставлены против Дарвина.

РАЗБОР ОСНОВНЫХ ВОЗРАЖЕНИЙ ПРОТИВ ТЕОРИИ ДАРВИНА

Переходя к разбору возражений, которые были выставлены против теории Дарвина, следует прежде всего отметить, что сам Дарвин не стоял в стороне от борьбы, разгоравшейся вокруг его учения. Наоборот, он внимательно следил за нею и давал исчерпывающие ответы на все серьезные замечания в последующих изданиях «Происхождения видов», а также в других своих работах. Большинство приводимых далее аргументов было в той или иной форме высказано самим Дарвином.

I. Дарвин построил свою теорию на явлениях изменчивости, но не вскрыл источников изменчивости и ее закономерностей. Между тем это, якобы, основная проблема, так как возникновение всех новых форм коренится именно в изменении старых.

Дарвин действительно не вскрыл источников изменений отдельных особей, так же как и мы в настоящее время еще далеки от полного разрешения этой проблемы. Однако Дарвин показал, что индивидуальные изменения возникают в любых направлениях, они «неопределенны». Новейшие исследования лишь подтвердили, что изменчивость сама по себе лишена направленности. Вместе с тем Дарвин показал, что изменение популяции (местной формы, подвида, вида) определяется естественным отбором. Направление последнего диктуется не материалом (индивидуальными вариациями), а конкретными взаимодействиями между организмом и средой, т. е. борьбой за существование. Следовательно, Дарвин действительно вскрыл факторы, определяющие направление изменений видов и разновидностей, т. е. их эволюцию.

Вопрос об источниках изменчивости — несомненно важная и в настоящее время особенно актуальная проблема, так как ставит перед нами задачу овладения изменчивостью животных и растений, т. е. перспективу возможности сознательного изменения форм (помимо проводимой теперь селекции случайных изменений). Однако этот вопрос ни в какой мере не может поколебать теории Дарвина, которая покоится на твердо установленных фактах ненаправленности индивидуальных изменений в сложных и непрерывно меняющихся природных условиях.

II. Теория естественного отбора будто бы не объясняет начальных стадий возникновения новых органов, так как зачаточные органы не могут нести своей будущей функции и никак не могут быть использованы своими обладателями, а следовательно, как бесполезные, не могут быть предметом естественного отбора.

Следует признать, что зачатки сложных органов, например, конечностей позвоночных, не могут нести те же функции как вполне сформированные органы. Однако нужно иметь в виду, что эволюция органов всегда сопровождалась и изменением их функций (о неразрывности связи формы и функции в их эволюции см. гл. IX). Следовательно, орган во время своего возникновения никогда и не несет той же функции, какую несет вполне развитый орган. Его функция бывает во всяком случае вначале неизмеримо более простой, а во многих случаях и совершенно иной. Рассмотрение любых конкретных примеров показывает это с полной ясностью. Мы разберем тот самый пример — возникновение конечностей позвоночного животного, на котором остановил свое внимание Майварт, выдвинувший это возражение.

Само собой разумеется, что для того, чтобы служить органами опоры и передвижения животного на суше, парные конечности должны иметь сразу же довольно значительные размеры и сложное строение. Однако мы знаем, что конечности наземных позвоночных произошли путем преобразования из плавников рыб. Последние несли иные функции — рулей при плавании. Однако и это требует как-будто известного уровня развития. Вопрос о первом возникновении плавников рыб в настоящее время достаточно выяснен. Первичные хордовые животные — предки современных рыб, плавали при помощи боковых изгибов тела. При этих движениях, волнообразно перемещающихся спереди назад (подобно извивам змеи), используется сопротивление воды о боковые поверхности тела. Всякое увеличение этой поверхности путем изменения формы тела (боковое его сплющивание), или путем образования вертикальных кожных выростов — складок вдоль спины или брюха, способствует увеличению полезного сопротивления воды и, следовательно, делает возможным более быстрое плавание, а также более легкие повороты. Такие вертикальные складки и представляют собой зачатки непарных плавников (рис. 93). Они возникли, следовательно, как пассивные источники полезного сопротивления воды и в этом смысле было полезно даже самое малое увеличение вертикальных поверхностей. Лишь позднее, с развитием скелета и мускулатуры, плавники приобрели значение активных органов, использованных как основные органы движения (хвостовой плавник) и рули, определяющие повороты тела (спинные и заднепроходный плавники). Сходным образом возникли и парные плавники. Тело первичных хордовых животных, так же как и тело низших рыб, тяжелее воды. И современная акула не может оставаться в воде неподвижной — она постепенно погружается на дно. Сопротивление воды о брюшную поверхность замед-

ляет это погружение. Поэтому всякое увеличение этого сопротивления, путем изменения формы тела (уплощение брюшной поверхности) или путем образования боковых его выростов — складок, помогает животному держаться в воде. В этом смысле имеет свое значение и самое небольшое увеличение поверхности, совершенно ничтожная складочка. Парная складка играет положительную роль уже в самый момент своего возникновения. Функция парных плавниковых складок может быть названа пассивной. Такой зачаток парных конечностей приобретает значение активного органа лишь с приобретением своего скелета и собственной мускулатуры. Тогда эти органы используются не только для поддержания тела в воде и для создания подъемной силы при движении (как плоскости крыльев самолета), но и в качестве рулей глубины. У донных и прибрежных рыб эти же парные плавники используются и в качестве органов опоры при ползании. Этим дана почва и для дальнейшей смены функции при переходе рыбы к наземной жизни. Таким образом пятипалая конечность наземных позвоночных есть результат преобразования плавника рыбы, возникшего путем постепенных изменений из самых незначительных зачатков. При учете непрерывного процесса смены функций вполне понятной становится эволюция сложного органа из гораздо более просто построенных зачаточных образований. Последние обладали при своем возникновении определенной, но также незначительной, функцией. Это можно установить при изучении филогенеза любого сложного органа, малейший зачаток которого имел уже с самого начала некоторое значение для организма. Хорошими примерами возникновения органа из ничтожного зачатка могут служить зачатки летательной перепонки у некоторых обезьян, а также дарвиновский пример развития летательной перепонки у белок: «Посмотрите на семейство белок. Вы встретите здесь тончайшие переходы от животных с хвостами, слегка сплюснутыми, или от других, у которых, по замечанию сэра Д. Ричардсона, задняя половина тела слегка расширена и кожа на боках слегка мешковата — к настоящим, так называемым летающим белкам, или летягам. А у летающих белок конечности между собою и даже с основанием хвоста связаны широкой перепонкой, служащей парашютом и дозволяющей им скользить по воздуху с дерева до дерева на поразительные расстояния. Едва ли можно сомневаться в том, что каждая особенность строения приносит пользу каждой белке

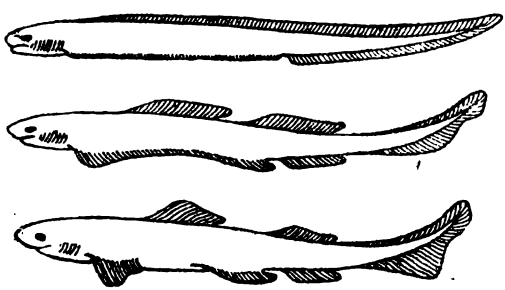


Рис. 93. Происхождение плавников рыб.

Начальные фазы постепенного образования сложных активных органов (конечностей) из очень простых зачатков. Преобразования связаны с разделением, расширением и сменой функций.

в ее естественной обстановке, помогая ей спасаться от хищных зверей и птиц и более быстро собирать себе пищу, или ограждая ее от опасности случайного падения» (Ч. Дарвин).

III. Незначительные изменения, встречающиеся в качестве индивидуальных вариаций, будто бы не могут иметь значения в борьбе за существование.

Это возражение очень близко к предыдущему и может быть отвергнуто как при помощи уже приведенных, так и приводимого далее примера, так как факты показывают, что в процессе эволюции такие органы как конечности или органы зрения действительно прогрессивно развивались путем весьма малых и постепенных изменений.

Утверждение будто бы незначительные изменения не имеют значения в борьбе за существование оказывается неверным. Конечно это не значит, что отдельное изменение полностью решает вопрос о жизни и смерти особи. Конкретно вопрос ставится не о безусловных преимуществах, а только о более благоприятном положении организма в среднем, и притом в данной частной обстановке.

Если изменение касается жизненно важного органа, или физиологических функций, как вариации в плодовитости, в формах заботы о потомстве, то и самое незначительное изменение может иметь огромное значение для жизни данного вида. Самое незначительное изменение в инстинктах, ведущее, например, к переходу на несколько иное питание, может в корне изменить положение данного вида в биоценозе.

IV. Сложные органы будто бы не могли возникнуть в результате постепенного изменения, а лишь более крупными скачками. При этом ссылаются на такие сложные органы как глаз позвоночных с его глазными мышцами и т. п.

На самом деле история происхождения органов зрения достаточно выяснена и представляется в виде совершенно непрерывного ряда постепенных изменений, начиная с глазного пятна и ямки, к глазному бокалу и пузырю возрастающей сложности (рис. 90). Каждый шаг на пути этой эволюции, как бы он ни был незначителен, означает усложнение и совершенствование органа (см. III, 4).

В частности указывалось будто невозможно себе представить происхождения блоковой мышцы глаза, перекинутой через сухожильное ушко у внутреннего (переднего) угла глазницы, путем постепенных изменений. Это возражение основано на недоразумении, так как развитие блоковой мышцы из верхней косой вполне понятно — оно сопровождалось удлинением мышцы, переносом ее начала в глубь орбиты и одновременным ее укреплением у края орбиты посредством соединительной ткани, оформлявшейся ввиде петли. Это был именно ряд небольших, совершенно постепенных изменений.

V. Очень многие критики ставили Дарвину в упрек, что он пытался в своей теории вывести несомненно закономерное течение процесса эволюции из случайного материала в виде ненаправленных индивидуальных вариаций и из случайностей переживания

отдельных особей — точнее, из целого нагромождения случайных обстоятельств (на этом в особенности настаивал О. Гертвиг).

В этом возражении содержится методологическая ошибка. Мы знаем, что случайное вовсе не исключает закономерного, а наоборот, неразрывно с ним связано (см. II, 6).

Иногда говорят об эволюции в понимании Дарвина как о статистической закономерности. Это также совершенно неправильно. Случайность материала еще не дает оснований говорить о закономерности эволюции как о закономерности статистической. Она основана не на теории вероятности, а на деятельности *направляющего фактора* — естественного отбора, определяемого взаимодействием организма с данной средой. Таким образом можно было бы говорить о динамической закономерности, если бы направляющий фактор имел признаки физической силы. На самом деле здесь следует говорить о наличии сложной *биологической* закономерности.

VI. Возможно ли случайное *совпадение* многих необходимых вариаций отдельных признаков организма с требованиями среды? Каждая отдельная благоприятная вариация — дело случая. Совпадение многих благоприятных вариаций является тогда случаем совершенно невероятным.

Это было бы правильно, если бы это совпадение было действительно только делом случая. Бесспорно это возражение представляется наиболее существенным из всех, какие когда-либо делались против теории Дарвина. Оно содержит в себе наиболее глубокую основу проблемы приспособления организма к окружающей среде (проблема адаптации, которая в дальнейшем будет разобрана подробно).

Здесь мы ограничимся следующими замечаниями:

1. *Отдельные изменения* возникают случайно у различных особей. При взаимных скрещиваниях этих особей, в пределах данной популяции, изменения отдельных частей *комбинируются* между собой различнейшим образом. В борьбе за существование соревнуются особи, отличающиеся не отдельными изменениями, а именно такими, более или менее сложными комбинациями. Среди этих последних естественному отбору подлежат, как правило, такие комбинации, которые повышают жизненную стойкость организма и его потомства при данных условиях существования. Эти комбинации возникают вполне закономерно при непрерывных скрещиваниях, регулируемых естественным отбором.

2. Иногда и отдельное изменение оказывается условно полезным, т. е. дает известные преимущества при данных условиях среды, хотя, быть может, и сопровождается некоторыми не совсем благоприятными уклонениями, т. е. отсутствием согласованности в изменении отдельных частей. В таком случае полезное изменение приобретает ведущее значение и в процессе скрещиваний и отбора дополняется цепью дальнейших изменений. При этом устраняются неблагоприятные выражения первоначального изменения, т. е. вносятся известные поправки и дополнения в признаки данного

организма и тем самым повышается уровень его приспособленности.

3. Наконец, еще важнее то обстоятельство, что во многих случаях организм обладает достаточной пластичностью в смысле индивидуальной приспособляемости. Тогда всякое полезное наследственное приобретение, не будучи достаточно совершенно само по себе (вследствие отсутствия согласования с наследственными изменениями других частей), сразу же выправляется и дополняется за счет способности организма непосредственно приспособляться к несколько изменившимся соотношениям между организмом и средой.

Во всех этих случаях речь идет, следовательно, не о случайном совпадении благоприятных изменений отдельных частей организма, а о закономерном их согласовании с изменениями внешней среды путем индивидуального приспособления, дополняемом приспособлением всего организма под руководством естественного отбора на базе непрерывных скрещиваний.

VII. Возможно ли, чтобы изменения разных частей сложного органа и всего организма в целом обладали внутренней согласованностью, так что они не нарушают взаимной прилаженности частей и взаимной приспособленности в органах и их функциях. Казалось бы изменение любой части должно всегда сопровождаться о д н о в р е м е н н ы м наследственным изменением других частей и всего организма в целом. Эта чрезвычайно важная проблема взаимного приспособления частей и органов или проблема коадаптации очень близка к предыдущей (она была выдвинута философом Г. Спенсером и будет в дальнейшем подробно рассмотрена).

Здесь мы только отметим, что в данном случае сохраняют свое значение замечания, сделанные в предыдущем пункте (VI) с той лишь поправкой, что тогда шла речь об изменениях отдельных частей соответственно иным соотношениям организма с факторами внешней среды, а теперь мы имеем в виду согласование изменения отдельных частей по отношению друг к другу. Сверх того отметим, что эволюция идет в основном путем м а л ы х изменений, а таковые могут не нарушать взаимной приспособленности частей, а тогда отпадает и требование одновременности изменения отдельных частей и органов. В процессах скрещивания и отбора будут свободно создаваться наиболее благоприятные комбинации таких изменений. Наконец, в этом случае приобретает еще большее значение, чем в предыдущем случае, взаимное приспособление органов в процессе индивидуального развития каждой измененной особи. Взаимная приспособляемость органов и особенно так называемых внутренних органов вообще очень велика.

Поэтому акад. А. Н. Северцов выдвинул гипотезу корреляций, по которой наследственное изменение одной части, в силу коррелятивной связи в процессах развития этой части с другими частями организма, сразу же ведет к согласованным изменениям и других частей организма. Хотя эти вторичные изменения и не являются

наследственными (в обычном понимании), они все же ведут к преобразованию всего организма в целом.

При учете этой взаимной приспособляемости органов в индивидуальном развитии организма вся эта проблема не представляет особых трудностей для теории Дарвина.

VIII. Новые признаки, отбираемые как полезные, должны будто бы при последующих скрещиваниях с основной массой неизмененных особей поглощаться и практически исчезать уже в ближайших поколениях. Это возражение было выдвинуто Дженкином и Дарвин признавал его очень серьезным. В настоящее время, однако, оно полностью отпадает, как основанное на неправильных предположениях. Современная генетика доказала, что такого поглощения на самом деле не бывает и, наоборот, после скрещивания с неизмененной особью в потомстве закономерно появляются (выщепляются) такие же измененные особи. Кроме того, сам естественный отбор будет способствовать переживанию таких особей, а следовательно, и их скрещиваниям между собой.

БОРЬБА ЗА ДАРВИНИЗМ В РОССИИ И В СССР

В России начала шестидесятых годов почва для принятия идей Дарвина была довольно хорошо подготовлена. Огромный интерес к естествознанию и широкое распространение материалистических взглядов в русском обществе предрешали успех теории, как существенной части общего научного мировоззрения. Надо к этому прибавить, что среди русских биологов эволюционная идея уже имела своих адептов. В особенности следует отметить взгляды так рано умершего профессора Московского университета, зоолога К. Рулье, который стоял частично на позициях Ж. Сент-Илера, но шел значительно дальше в понимании глубокой связи организма с окружающей средой.

Поэтому теория Дарвина нашла у нас быстрый отклик. Передовые ученые сразу восприняли ее и стали излагать ее сущность на лекциях. Так, уже в сентябре 1860 г. петербургский зоолог, проф. С. С. Куторга разъяснял в общем курсе зоологии студентам-первокурсникам сущность нового учения. В Петербургском же университете учение Дарвина излагалось профессором ботаники А. Н. Бекетовым. Появился ряд журнальных статей и, наконец, в 1864 г. вышел в свет и русский перевод «Происхождения видов», сделанный профессором Московского университета Рачинским, который и до того уже написал ряд статей о работах Дарвина. В «Современнике» была напечатана в 1864 г. статья Антоновича, посвященная проблеме вида. В «Русском Слове» появилось популярное изложение теории Дарвина, составленное Д. И. Писаревым, и в том же 1864 г. появились первые статьи К. А. Тимирязева в «Отечественных Записках» под названием: «Книга Дарвина, ее критики и комментаторы». Позднее эти статьи были объединены в известную книгу: «Краткий очерк учения Дарвина», выдержавшую многочисленные издания

(под заглавием «Ч. Дарвин и его учение»). И в дальнейшем К. Тимирязев выступал не только как популяризатор учения Дарвина, которому принадлежит лучшее и до сих пор не превзойденное изложение этой теории, но и как энергичнейший борец, до конца дней своих всегда дававший жестокий отпор всем попыткам ее дискредитации (рис. 94).

Когда в 1885 г. вышла двухтомная книга Н. Я. Данилевского: «Дарвинизм», содержавшая резкую критику нового учения, К. А. Тимирязев выступил в Политехническом музее (в Москве) с публичной лекцией, напечатанной позднее в статье под названием «Опровергнут ли дарвинизм». В этой лекции он подверг книгу Данилевского уничтожающей критике. Позднее К. А. Тимирязев также энергично выступал против антидарвинистических течений в генетике. Книга Данилевского никого не заинтересовала и она была очень скоро совсем забыта.

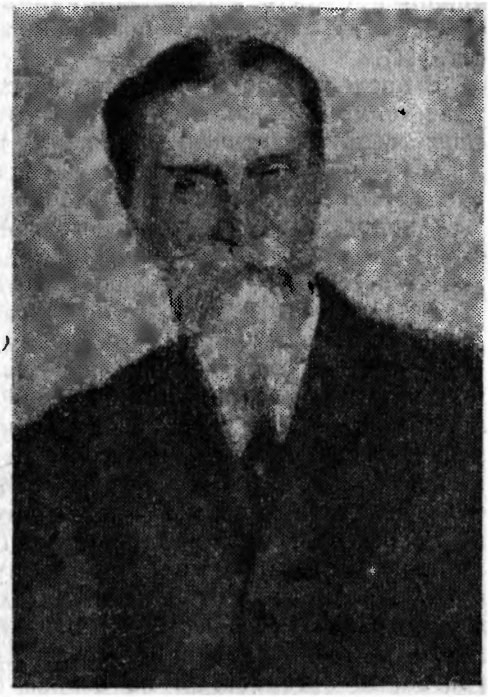


Рис. 94. К. А. Тимирязев (1843—1920).
Крупнейший русский ботаник-физиолог, неутомимый борец за дарвинизм.

Были, конечно, и другие ученые, пошедшие не по пути подлинной науки. В Московском университете ярым противником теории Дарвина был зоолог профессор Тихомиров. С сожалением следует отметить, что и ряд выдающихся ученых, имеющих большие научные заслуги, как, например, ботаник Коржинский, также сошли с дарвиновского пути и пытались обосновать свои крайне неудачные теории эволюции. Нередко, как в России, так и в Западной Европе, биологи становились на позиции различных форм ламаркизма.

С другой стороны, и в России в последнее десятилетие прошлого века началась энергичная исследовательская работа по пути, предначертанному учением Дарвина. По этому пути пошли хорошо нам всем известные крупнейшие ученые: наши славные эмбриологи И. И. Мечников, А. О. Ковалевский и В. В. Заленский; зоологи и морфологи — М. А. Мензбир и позднее В. М. Шимкевич, П. П. Сушкин и особенно А. Н. Северцов, ботаники — А. Н. Бекетов

и позднее В. Л. Комаров, а также Н. В. Цингер; физиологи — И. Сеченов и позднее И. П. Павлов, палеонтологи, из которых на первом месте нужно назвать В. О. Ковалевского.

Учение Дарвина выдержало борьбу с двумя крупнейшими течениями, захватившими биологию в конце прошлого и в начале текущего столетия. Эти течения, разбившиеся на множество ручьев, можно суммарно обозначить как неоламаркизм и неодарвинизм. С ними мы подробно познакомимся в дальнейшем изложении (гл. III).

В последнее время в буржуазных странах дарвинизм находился в состоянии кризиса. Волна реакции, захватившей не только общественно-политическую жизнь, но и область научного исследования, привела к расцвету различных идеалистических течений. Классовый характер этой реакции совершенно ясен и все эти новейшие хологенезы, аристогенезы, эмерджентизмы и холизмы представляют яркие примеры извращения подлинной науки, которое достигается ценой величайшего насилия над фактами.

Лишь немногие ученые, как Пренан (Prenant) во Франции или Фишер (Fischer), Форд (Ford), Гёксли (Huxley) и Холден (Holdane) в Англии, не только продолжают защищать позиции дарвинизма, но и развивают теорию Дарвина далее на новейшем материале современной экспериментальной биологии. Но только у нас в СССР это развитие идет свободно и дарвинизм может рассчитывать подняться на еще более высокий теоретический уровень, соответственно массе фактических знаний накопленных со времени Дарвина.

Разработка проблем дарвинизма происходит у нас в основном по линии эволюционной морфологии, трудами школы акад. А. Н. Северцова. Проблема соотношений между индивидуальным и историческим развитием организмов разработана акад. А. Н. Северцовым в его теории филэмбриогенезов. Проблема эволюционных преобразований организации на основе взаимодействия между формой и функцией привела акад. А. Н. Северцова к разработке основных принципов филогенетических преобразований органов и к морфобиологической теории, выражающей основные направления эволюционного процесса. В школе акад. А. Н. Северцова получила дальнейшее развитие его теория корреляций в связи с проблемой целостности организма, разрабатываются вопросы борьбы за существование и естественного отбора в различных условиях, проблема эмбриональных и личиночных приспособлений, вопросы редукции органов и проблема закономерностей эволюционного процесса.

Другое направление — приложение теории Дарвина к практике социалистического хозяйства. Это направление, ведущее свое начало от блестящих достижений И. В. Мичурина, ставит своей задачей — познание законов изменчивости и овладение ею. Руководствуясь идеями Дарвина о значении перекрестного опыления акад. Т. Лысенко борется с вырождением лучших селекционных сортов наших злаков, и путем изучения внешних факторов, определяющих наступление известных стадий развития, он достигает возможности вмешаться

в это развитие и сознательно направить его по иному руслу. Целый ряд блестящих достижений выдвигает теперь наше социалистическое сельское хозяйство на первое место среди культурных стран.

ВЛИЯНИЕ ДАРВИНИЗМА НА РАЗВИТИЕ БИОЛОГИИ

Первое положение дарвинизма о том, что весь мир органических существ развился из более простых форм жизни и все ныне живущие организмы связаны более или менее близким родством, или что они во всяком случае имеют общие корни, естественно должно было привести к попыткам установить это родство на конкретном материале и восстановить историю происхождения всех организмов. Такая попытка и была предпринята Э. Геккелем и продолжена целым рядом исследователей. Вся *систематика* стала филогенетической, т. е. она строится теперь на близости родственных отношений. Но *и морфология* с ее учением о гомологии органов должна была в корне перестроиться. Идеалистическая морфология уступила место филогенетической, которая не только подтверждала взгляды Дарвина, давала все новые факты в доказательство существования эволюции, но и развивалась сама на более высоком уровне и позволяла вскрывать закономерности этой эволюции. Особенно пышно расцвела *эмбриология*, как часть филогенетической морфологии.

Классические работы И. Мечникова и А. Ковалевского над эмбриональным развитием различных низших беспозвоночных способствовали дальнейшей разработке теории зародышевых листков, установили существование у них общей стадии гаструлы. Т. Гёксли провел сравнение первичных зародышевых листков с основными слоями тела кишечнополостных — эктодермой и энтодермой, а Э. Геккель построил на этих фактах теорию гастреи, т. е. предположил, что предком всех многоклеточных животных было существо с двуслойным телом, подобным зародышевой гаструле. Еще бóльшее значение имели работы А. Ковалевского по изучению эмбрионального развития червя сагитты из щетинкочелюстных, развития иглокожих и, в особенности, — асцидий и ланцетника. В этом случае не только была доказана общность зародышевых листков, сходство процессов образования гаструлы, но и было показано родство асцидий и ланцетника с позвоночными животными. До этих исследований казалось, что асцидии занимают совершенно особое место среди других животных. Теперь этим был переброшен несомненный мост между беспозвоночными и позвоночными животными.

Исследования Фр. Мюллера были посвящены главным образом личиночному развитию ракообразных и привели к установлению основ теории рекапитуляции, объясняющей повторение предковых состояний в истории развития сложных животных.

Э. Геккель сформулировал тогда свой «Биогенетический закон», получивший огромное значение в дальнейших исследованиях, а также представляющий в высшей степени наглядное доказательство эволюции: «онтогения есть краткое и сжатое повторение филогении».

Вспомним знакомые нам примеры индивидуального развития паразитических раков (саккулины), развития асцидий, развития жаберного аппарата высших позвоночных, приведенные в доказательство существования эволюции. Все эти примеры могут служить также иллюстрацией закономерностей, выражаемых биогенетическим законом (см. гл. VIII).

Если сравнительная анатомия и эмбриология дали много материала для построения теории Дарвина, то, с другой стороны, последняя привела к новому расцвету морфологии. Эмбриологические исследования послужили важной дополнительной базой для сравнительно-анатомических исследований.

Вся сравнительная анатомия подверглась коренной перестройке на основах эволюционной теории. В этом отношении особенно велика заслуга К. Гегенбаура, который первый дал основы всей филогенетической сравнительной анатомии и лично разработал ряд крупных ее разделов — теории происхождения черепа, происхождения конечностей, развития позвоночника.

В связи с развитием филогенетической морфологии стоит и разработка некоторых морфологических закономерностей эволюции. Здесь прежде всего следует упомянуть о принципе смены функций А. Дорна, как дальнейшей разработке представлений Ч. Дарвина о способах перехода органов от одной функции к другой.

Продолжателем Ч. Дарвина и А. Дорна был затем у нас в Союзе акад. А. Н. Северцов, который установил целый ряд таких принципов филогенетического преобразования органов. Эти исследования (ближе рассматриваемые в гл. VIII) имеют большое значение, так как показывают конкретные пути перехода организма из одной жизненной обстановки в другую при изменении внешней среды и при изменении самой организации.

Доэволюционная идеалистическая морфология была чисто формальной. Изучалась чистая форма. Форма обычно рассматривалась как первично данное (в идее или в творческом акте). Функция будто лишь видоизменяет форму, нарушая и скрывая план строения. Поэтому функция рассматривалась скорее как помеха в изучении форм, как нечто чуждое, внешнее по отношению к форме. Пережитки такой концепции прорывались и в позднейшей филогенетической морфологии.

В дарвиновской концепции, воспринятой А. Дорном и разработанной далее А. Н. Северцовым, строение органов, т. е. форма рассматривается в связи с ее функцией в их взаимной обусловленности. Это дало возможность гораздо глубже понять сущность и исторические закономерности преобразования органов и организмов.

Палеонтология дала ряд важнейших доказательств реальности эволюции; теория Дарвина осветила совершенно новым светом все данные об ископаемых организмах. Началась интенсивная разработка палеонтологии на базе новой теории. М. Неймайр показал прекрасные примеры геологической преемственности форм. Л. Вюртенбергер произвел классические исследования по эволюции аммо-

нитов, причем ему удалось сопоставить пути их филогении со сменой стадий индивидуального развития, в свете биогенетического закона. В. Ковалевский и Марш впервые восстановили геологическую историю современного животного — лошади, ряд постепенных изменений которой является до сих пор одной из прекраснейших иллюстраций эволюции, прослеженной на ископаемом материале.

Особое значение имеют работы В. Ковалевского, которые привели не только к восстановлению истории ряда копытных животных, но и позволили установить некоторые закономерности их эволюции по пути дальнейшей специализации, в связи с той конкретной обстановкой, в которой они жили. Особое внимание Ковалевского привлекла проблема вымирания. Последнее поставлено им в связь со своеобразной формой неудачной или «инадаптивной» специализации. Работы В. Ковалевского нашли своих продолжателей в ряде палеонтологов: Долло (Бельгия), Г. Осборне (США) и О. Абеле (Австрия), которые с некоторым успехом развивали это «палеобиологическое» направление. Впрочем, последние авторы сошли при этом с дарвиновского пути.

Во второй половине прошлого века началось интенсивное развитие экспериментальных биологических дисциплин, возникших частью как раз в связи с учением Дарвина, но затем сконцентрировавших все внимание на своих частных задачах, забыв не только теорию Дарвина, но и весь исторический подход к биологическому исследованию.

Это относится частью к физиологии, в большей мере к экологии и еще в большей мере к генетике.

Однако еще К. Тимирязев с большой убедительностью доказывал, что ни описательный метод, ни экспериментальный метод сами по себе, без теснейшей связи с историческим методом исследования, не могут привести к разрешению какой бы то ни было биологической проблемы. По пути, указанному Тимирязевым, пошли далее И. Мичурин и Т. Лысенко, которые последовательно применили исторический подход к пониманию организма и его реакций в исследованиях, направленных к выведению более ценных сортов культурных растений.

Под влиянием эволюционной теории постепенно развивается и эволюционная физиология животных, которая несомненно призвана дать очень многое для понимания организма и его функций.

Экология, как наука о соотношениях между организмом и средой, была основана самим Ч. Дарвином, хотя название ее было впервые предложено только Э. Геккелем. Экология развивалась однако очень медленно, главным образом, в связи с практическими задачами борьбы с вредителями лесного и сельского хозяйства и сорняками растительных культур. Кроме того, в ней долгое время господствовали механистические теории равновесия, которые только сейчас преодолеваются.

Наконец, можно указать, что и генетика, т. е. учение об изменчивости и наследственности, была основана самим Ч. Дарвином,

который, кроме многочисленных экспериментальных исследований, построил, правда, чисто умозрительную, теорию «пангенезиса». Однако и во всей второй половине прошлого века генетика не выходила за пределы спекулятивных теорий (из которых наиболее известны теории Негели и Вейсманна). Только начало нынешнего столетия привело к расцвету генетики на экспериментальной базе.

И здесь приходится с сожалением отметить, что генетика оказалась в плену различных метафизических теорий, шедших против дарвиновской концепции развития, и только в самое последнее время генетика начинает сходить с этого пути, медленно преодолевая груз привычных ложных представлений и постепенно включаясь в творческий путь развития идей Дарвина на базе богатейшего нового материала.

Таким образом, путь теории Дарвина, несмотря на огромную массу препятствий, был победным путем. Теория Дарвина оплодотворила всю биологию; она перестроила все существовавшие биологические дисциплины и вызвала к жизни целый ряд новых. Лучшим критерием истинности научной теории всегда был и остается опыт самого научного исследования и опыт практического применения ее к жизни. Теория Дарвина выдержала оба испытания — она оказалась самой плодотворной биологической теорией и еще надолго будет служить путеводной звездой в нашей дальнейшей теоретической и практической работе.

8. ДОСТИЖЕНИЯ СОВЕТСКОЙ СЕЛЕКЦИИ НА ОСНОВЕ УЧЕНИЯ ДАРВИНА

Мы уже отметили заслуги К. А. Тимирязева в распространении неискаженного учения Дарвина в его дальнейшем углублении и в борьбе за дарвинизм. Он первым выступил против увлечений генетиков правилами Менделя и в особенности против их попыток противопоставить найденные закономерности изменчивости и наследственности учению Дарвина и заменить дарвинизм менделизмом и мутационизмом как иным, якобы экспериментально обоснованным, эволюционным учением. К. Тимирязев выступил и против признания всеобщности правил Менделя, которым генетики стали придавать значение «законов». В частности он возражал против закона доминирования. Против общей применимости «гороховых законов» выступал и И. Мичурин, доказывавший, что у плодовых деревьев наблюдаются неизмеримо более сложные картины наследования.

Эта критика была в общем правильной и мы теперь знаем, что полного доминирования, строго говоря, вообще не бывает, а чаще всего гибриды первого поколения имеют в той или иной мере промежуточный характер. Даже и на зернах гороха, при их микроскопическом изучении можно отличить гибридов (между гладко зернистым и морщинистым горохом) от чисто гладких форм гороха. Мы знаем также, что правило независимости признаков нарушается явлениями сцепления. Знаем, что само расщепление наблюдается

не у всех гибридов; что гибриды могут давать начало стойким амфидиплоидным формам. С другой стороны, конкретная картина расщепления может достигнуть любой степени сложности (особенно при наличии полимерных, т. е. множественных факторов, определяющих развитие сходных признаков). Наконец, известны и явления плазменной наследственности, ни в какой мере не связанной с менделевским расщеплением.

Новейшая критика формальной генетики у нас в Союзе была направлена против ряда безусловно неправильных положений, — против признания хромосом единственными носителями наследственных свойств, независимыми от других компонентов клетки. Она направлена против признания наследственных единиц — генов представителями признаков и свойств организма и против принятия неизменности генов и объяснения всей эволюции одной лишь комбинаторикой этих генов.

Наконец, и это пожалуй наиболее крупная ошибка, формальная генетика не видела подлинного развития организма — она видела лишь развертывание зачатков, предобразованных в яйце в виде генов. При этом развитие наследственных зачатков мыслилось как автономный процесс, лишь в ограниченной степени изменяемый влиянием среды. Внешняя среда, по этим представлениям, не входит как определяющий фактор, или хотя бы как необходимое условие самого процесса развития. Предполагалось, что факторы среды могут лишь изменять течение автономных процессов развития.

Естественно, что тот же автономный характер процессов развития приписывался и историческим изменениям самого наследственного вещества. Генетика до последнего времени, а в значительной мере и сейчас, стоит на позициях автогенеза.

Эта критика имела большое положительное значение. Советские генетики в значительной мере изменили свои позиции. Они во всяком случае стоят на пути ликвидации ошибок формальной генетики и искренно стараются войти в русло дарвиновского понимания эволюции.

Теоретические ошибки генетиков бесспорно привели к целому ряду существенных упущений, которые объясняются в значительной мере их отрывом от практики растениеводства и животноводства.

Поэтому исследователи, работавшие непосредственно в поле, во многом их опередили и способствовали в известных отношениях углублению наших знаний законов изменчивости и наследственности. Для нас здесь ценно то, что это было сделано на основе понимания исторической обусловленности индивидуального развития организма, являющегося вместе с тем и исходным этапом в его эволюции.

Именно это понимание исторической обусловленности индивидуального развития позволило И. Мичурину предвосхитить те представления об относительности доминирования, которые лишь много позднее были выдвинуты генетиками. Генетики уже давно столкнулись с явлениями неполного доминирования и сдвигов доми-

нирования в зависимости от пола (половых гормонов), в зависимости от различий в генотипе в целом, а также и в зависимости от различных условий, в которых протекает индивидуальное развитие гибрида. Однако формальная генетика долго не могла найти объяснения для этих явлений.

И. Мичурин стал рассматривать доминирование как историческую категорию. По Мичурину доминирование есть выражение развития индивидуальных свойств организма. Доминирование определенных свойств имеет свою историю, связанную с конкретными условиями среды, в которой исторически развивался данный организм. Для полного выявления свойств организма, в том числе и доминирования у гибрида, необходимы именно те условия среды, в которых развивался организм с данными свойствами. Поэтому у гибридов двух различных форм разного происхождения доминируют свойства той формы, для которой условия среды оказываются нормальными. При скрещивании двух форм, северной и южной, у гибрида, выросшего на севере, будут доминировать свойства северной, а у такого же гибрида, выросшего на юге, будут доминировать свойства южной формы.

Генетики (Фишер, Холден и др.) пришли к пониманию эволюции доминантности лишь значительно позднее.

Это понимание исторической базы доминирования позволило Мичурину вполне сознательно подбирать исходные формы для гибридизации. Хотя гибридизацией занимались давно и получали иногда при этом хорошие результаты, они все же имели совершенно случайный характер. Только Мичурин дал нам научные основы для практической гибридизации.

По Мичурину гибрид обладает до известной степени распатанной наследственностью; он более лабилен и потому легче приспособляется к условиям среды в новой местности. Методами воспитания молодого сеянца можно в значительной мере направить его развитие по желательному руслу. Взрослое растение (плодовое дерево) оказывается затем весьма стойким и может быть размножено вегетативным путем.

Мичурин в особенности рекомендует скрещивание географически отдаленных форм одного вида.

При выведении улучшенных сортов плодовых деревьев для центральных районов нашей страны он скрещивал культурные южные сорта н е с нашими местными, так как в этом случае свойства местного сорта стали бы у гибрида доминировать (они встретили бы исторически нормальные условия для своего развития). Мичурин скрещивал южные сорта с другими, далекими, но выносливыми к суровым условиям климата, сортами, взятыми, например, с Дальнего Востока. В этом случае не было основания ожидать доминирования свойств дальневосточной формы.

Так, Мичурин скрестил культурный американский сорт яблок — бельфлер желтый с сибирской китайской яблоней и получил стойкий хороший сорт — бельфлер-китайка. Затем Мичурин скрестил

зимнюю южную грушу бере-рояль с дикой грушей из Уссурийского края и получил очень ценный и выносливый сорт — бере-зимняя. Хорошие условия воспитания (т. е. обработка почвы, удобрение, хорошие условия освещения) обеспечили доминирование свойств культурной груши, а суровый климат способствовал выявлению морозоустойчивости дикой груши. Конечно, гибридизация и воспитание сочетались у Мичурина со строгим отбором наилучших особей. Без отбора стойкого результата не получается.

Прямым последователем И. Мичурина является у нас акад. Т. Д. Лысенко, развивший далее его представления об исторической обусловленности онтогенеза растений. По Т. Д. Лысенко нормальное полное развитие растения возможно лишь тогда, когда имеются в наличии определенные условия внешней среды. Это как раз те условия, в которых исторически формировалось данное растение. Даже одно и то же растение «требует» в разные периоды своей жизни разных условий внешней среды. Каждая стадия индивидуального развития, протекая в известных условиях сезонных изменений факторов среды, приспособилась (исторически) к этим условиям. Таким образом каждая стадия требует для своего нормального завершения известных условий температуры, освещения, питания. Если растение в определенный период жизни не встречает необходимых условий, его дальнейшее развитие приостанавливается. Т. Д. Лысенко различает следующие основные стадии: 1. Стадию яровизации, которая протекает нормально еще в семенах или в молодых сеянцах; при этом требуется влажность и пониженная температура в течение известного срока (более длительная для северных форм). 2. Стадию световую, которая проходит у вегетирующего уже растения; при этом необходима известная длительность освещения для окончательного развития, цветения и плодоношения. Опять-таки более длительного освещения требуют северные формы, как сформировавшиеся (исторически) в условиях длинного (летом) светового дня. Южные формы требуют, наоборот, короткого дня.

Знание этих закономерностей позволило влиять на развитие растений. Стадию яровизации можно провести на семенах еще до их посева — тогда все сроки вегетации значительно сокращаются. Этим путем можно получить нормальный урожай и при весеннем посеве озимого растения, которое требует, конечно, более длительной яровизации с применением более низких температур. Созревание может полностью закончиться до наступления засухи в южных и юго-восточных местностях Союза.

Теория стадийного развития растений позволила также Т. Д. Лысенко производить сознательный подбор пар для скрещивания и получения новых сортов. Таким образом был выведен новый скороспелый сорт пшеницы для Одесской области. Для скрещивания были использованы: 1) позднеспелая пшеница местного сорта «Гирка», характеризующаяся быстрой яровизацией, но медленным течением световой стадии, и 2) позднеспелый мировой сорт пшеницы «Эритроспермум», с длительной яровизацией, но быстрым течением световой

стадии. В результате скрещивания получен скороспелый сорт с короткой стадией яровизации и короткой световой стадией. Подобным же образом получен и другой скороспелый сорт в результате скрещивания: 1) позднеспелой местной пшеницы с длительной стадией яровизации и короткой световой стадией и 2) позднеспелого же азербайджанского сорта пшеницы с короткой яровизацией, но длинной световой стадией. В результате скрещивания получен скороспелый сорт с быстрым течением обеих стадий развития.

Таким образом здесь понимание исторической обусловленности организма на всех стадиях развития помогло использовать это знание как для управления индивидуальным развитием, так и для сознательной гибридизации и выведения новых сортов (конечно, при участии отбора).

Рядом других советских исследователей получены также обнадеживающие результаты при выведении новых сортов растений.

Акад. Н. В. Цицин получил многолетний пшенично-пырейный гибрид, который соединяет в себе многолетность, кустистость, плодовитость и выносливость пырея с ценными качествами пшеницы. С этим гибридом ведется теперь интенсивный отбор для получения желательных качеств урожайности.

А. И. Державин получил многолетний пшенично-ржаной гибрид, в результате скрещивания многолетней дикой ржи из Армении с культурной яровой пшеницей. И с этим гибридом ведется теперь интенсивная селекция.

Акад. Н. Гришко вывел путем отбора сорт конопли, у которой посконь (мужские особи) и матерка (женские) созревают одновременно, что обеспечивает возможность машинной уборки урожая. Это было достигнуто отбором и скрещиванием однодомных особей между собой. В результате были получены и двудомные особи обоих полов, которые созревают одновременно.

Ценные результаты были получены и нашими зоотехниками в результате сознательного скрещивания, связанного со строжайшим индивидуальным отбором.

Акад. М. Ф. Иванов скрестил недостаточно у нас стойкую, но скороспелую и продуктивную английскую белую свинью с выносливой и плодовитой, но позднеспелой, с грубым мясом, местной украинской свиньей. Недостаточно удовлетворительный гибрид был подвергнут обратному скрещиванию с английской свиньей. Таким методом, при участии строгого отбора было выведено несколько линий новой степной белой свиньи от разных родителей. В дальнейшем скрещивание между разными линиями должно было предупредить вырождение новой породы.

Подобным же образом, путем скрещивания местных асканийских мериносов с американскими рамбулье, и последующего строгого отбора на качество шерсти, Иванов получил превосходных асканийских овец — рамбулье.

В настоящее время создаются и горные породы мериносов в результате успешного скрещивания горного муфлона и азиатского дикого

архара с мериносами и последующего систематического отбора.

На ряде других проблем, связанных с гибридизацией и выведением новых сортов, мы остановимся позднее в связи с рассмотрением проблемы овладения изменчивостью.

III. ЭЛЕМЕНТАРНЫЕ ОСНОВЫ ЭВОЛЮЦИИ

«Изменение не наследственное для нас несущественно».

Ч. Дарвин

1. ИСТОРИЯ ВОПРОСА О ФАКТОРАХ ЭВОЛЮЦИИ

Вопрос о факторах эволюции представляет центральную проблему, вокруг которой после Дарвина возгоралась наиболее ожесточенная полемика биологов. После всеобщего принятия положения об эволюции всего органического мира из одного или немногих корней, вопрос о причинах этого развития, об его основах и движущих силах, послужил предметом крупнейших разногласий.

Прежде всего, даже некоторые наиболее горячие поклонники Дарвина, как, например, Э. Геккель, вспомнили о Ламарке и извлекли его теорию из забвения. Появились многочисленные ее адепты в обновленной форме неоламаркизма. Чтобы разобраться во всех этих течениях, напомним, прежде всего, что по представлениям Ламарка эволюционный процесс имеет двойственный характер: во-первых, градация форм, т. е. их усложнение и совершенствование в силу некоторого естественного закона, и, во-вторых, изменение соответственно меняющимся обстоятельствам, вследствие унаследования результатов упражнения и неупражнения органов (через изменение потребностей и привычек организма).

Неоламаркизм отличается от теории Ламарка прежде всего тем, что ее сторонники не могли отрицать существования дарвиновских факторов — борьбы за существование и естественного отбора. Однако неоламаркисты стали доказывать, что они не имеют ведущего значения. Во-вторых, неоламаркисты развивали преимущественно лишь какую-либо одну из сторон теории Ламарка и соответственно положили начало многочисленным родственным течениям.

Другое большое течение в эволюционной биологии получило название неодарвинизма. Считая естественный отбор единственным фактором эволюции, неодарвинисты оказываются будто бы более последовательными дарвинистами чем сам Дарвин. Как мы далее увидим, это лишь формально так. На самом деле в неодарвинизме заключается скрытая форма антидарвинизма, по сути отрицающая творческую роль естественного отбора и переносящая центр внимания на закономерности изменчивости. Странным образом, вопреки ожесточенной полемике с ламаркизмом, а быть может именно в результате этой полемики, неодарвинизм сошелся в этом наиболее существенном пункте с неоламаркизмом.

Чтобы это понять, необходимо усвоить, что различие во взглядах Ламарка и Дарвина и в особенности — во взглядах неоламаркистов и неодарвинистов вовсе не исчерпывается воззрением на наследование так называемых «приобретенных» признаков, т. е. результатов морфофизиологических реакций организма на факторы внешней среды.

Обычно представляют себе суть различных эволюционных взглядов примерно таким образом:

1. Ламаркизм — влияние среды, прямое или через упражнение и неупражнение органов; наследование «приобретенных» таким образом признаков.

2. Неоламаркизм — факторы Ламарка с наследованием «приобретенных» признаков (ведущее значение) и естественный отбор.

3. Дарвинизм — естественный отбор (ведущее значение) и факторы Ламарка с унаследованием «приобретенных признаков».

4. Неодарвинизм — естественный отбор как единственный фактор эволюции.

Если бы это было верно, то различие между этими основными течениями было бы по существу крайне незначительным и вращалось бы лишь вокруг вопроса об унаследовании «приобретенных» признаков. Совершенно незначительным должно бы казаться различие во взглядах Дарвина и неоламаркистов. Совершенно непонятными должны казаться и глубоко отрицательное отношение Дарвина к учению Ламарка и ожесточенность полемики между дарвинистами и неоламаркистами. На самом деле учение Дарвина разделяется целой пропастью как от взглядов Ламарка и неоламаркистов, так и от воззрений неодарвинизма. Различно именно все мировоззрение.

В ламаркизме и неоламаркизме внешняя среда ведет организм к усложнению строения и приспособлению вследствие способности организма к целесообразным реакциям. К этому прибавляется еще и совершенствование в силу внутренних причин. Творческое значение имеют внешние факторы (эктогенез) или, независимо от этого, внутренние факторы (автогенез). Метафизический отрыв внешних факторов от внутренних нередко лишь подчеркивается эклектическим смешением обоих. Естественный отбор действует лишь подобно решету, уничтожающему негодные формы. Он не имеет творческого значения.

В дарвинизме источником изменений является взаимодействие организма и среды, т. е. внутренних и внешних факторов. Однако организм в процессе эволюции сам развивается, т. е. приспособляется к внешней среде и усложняется вследствие случайных изменений (в связи с изменениями внешней среды) и естественного отбора, в каждом поколении, наиболее приспособленных к этой среде особей. Естественный отбор рассматривается не как внешний фактор, а как биологическое выражение взаимоотношений между организмом и средой. Естественный отбор имеет ведущее значение, определяемое в любой момент этими конкретными взаимозависимостями между внутренними и внешними факторами.

В неодарвинизме организм изменяется в силу внутренних причин (автогенез), а естественный отбор, рассматриваемый как внешнее, решает вопрос о жизненности некоторых направлений, путем уничтожения всего негодного.

Как видим, две противоположные метафизические теории (неодарвинизм и ламаркизм) в сущности сходятся. Источником изменений оказывается автогенный фактор, а естественный отбор играет лишь роль решета, или внешней силы, уничтожающей разнообразие жизненных форм (в дальнейшем изложении это выступит более ясно).

Ламаркизм в его различных течениях

Неоламаркисты развивали обычно какую-либо одну из сторон учения Ламарка, уклоняясь при этом иногда довольно резко в сторону. В особенности это относится к психоламаркизму, который хотя и положил в свою основу ряд ламарковских представлений о значении потребностей и привычек организма, но развил их в чисто идеалистической концепции, чего у самого Ламарка не было. Основателем психоламаркизма был известный палеонтолог Коп (1840—1897). Как показывает само наименование этого течения, руководящая роль в эволюции приписывается психике в широком смысле. Для низших животных это будут «усилия под влиянием нужды». Для вышестоящих животных с волей, это — «выбор» и для разумных животных — «сознательный выбор». В основе эволюции лежит по этим представлениям выработка привычек к новым действиям. При этом сознательные акты постепенно переходят в автоматические. Наряду с этим воздействием среды на организм через его функции (психику), что Коп обозначает термином «кинетогенез», принимается и прямое воздействие физических факторов среды, или «физиогенез» и, наконец, принимается и существование известного стремления к прогрессу или «силы роста», что обозначалось термином «батмогенез». Для психоламаркистов характерен также взгляд на наследственность как на особый род памяти (Бетлер, Геринг и Семон).

Психоламаркизм поддерживается и в настоящее время рядом западноевропейских авторов (Паули, Франсé). Расцвет реакционного идеализма приводит даже к новой волне психоламаркистских и витали стических высказываний. В особенности здесь следует назвать имена палеонтологов Дакé, Бойрлена, Шиндевольфа и Хюэне. Все эти направления, различающиеся в частностях, связаны с возрождением витализма в биологии и являются ярким показателем регресса теоретического знания в эпоху империалистической реакции. Ничего нового, не говоря уже о ценном, что могло бы быть использовано, эти ненаучные спекуляции не вносят.

Гораздо более существенное значение имеют для нас взгляды механоламаркистов, поскольку они пытаются опереться на значительное число фактов (недостаточно еще, может быть, изученных), мимо которых не могут проходить и дарвинисты.

Механоламаркизм ведет свое начало от известного английского философа Г. Спенсера (1820—1904). Он отвергает существование стремления к совершенствованию. По Спенсеру «закон развития или эволюции» состоит в переходе материи (во всем мире) из однородного и индиферентного состояния в более разнородное и диференцированное. Организм и среда находятся во взаимодействии, стремясь всегда к равновесию. При изменении факторов среды равновесие нарушается и затем восстанавливается в силу 1) прямого уравновешивания (т. е. непосредственного приспособления) и 2) косвенного уравновешивания (через естественный отбор). Прямое уравновешивание приобретает с прогрессивным развитием организмов все большее значение. Активность организмов в процессе эволюции увеличивается и их активная приспособляемость также возрастает. Наследственность функциональных изменений приобретает поэтому наибольшее значение у высших организмов.

Взгляды Г. Спенсера в высшей степени типичны для представителя механистического материализма. Они довольно последовательны, хотя, конечно, и в них заключается молчаливое признание первичного характера целесообразных реакций организма.

Г. Спенсер принял горячее участие в полемике с неодарвинизмом в лице А. Вейсмана. В статье, озаглавленной «Недостаточность естественного отбора», Г. Спенсер пытался показать, что теория Дарвина 1) не объясняет возникновения бесполезных признаков, которые будто бы весьма многочисленны, и 2) не объясняет взаимного приспособления, т. е. коадаптации органов. А. Вейсман выступил с ответной статьей: «Всемогущество естественного отбора», в которой подверг взгляды ламаркистов уничтожающей критике, обратив между прочим особое внимание на дарвиновский аргумент существования многочисленных «функциональных» приспособлений у не размножающихся рабочих муравьев, термитов и пчел, а также на различные косвенные доказательства существования естественного отбора (защитная окраска, мимикрия и т. п.).

После Г. Спенсера, который дал наиболее продуманное выражение механистической концепции развития, видным теоретиком механоламаркизма был ботаник Нэгели (1817—1891). Подобно самому Ламарку и большинству ламаркистов его воззрения имеют двойственный характер: с одной стороны, он различает «организационные» или морфологические признаки, для которых принимается процесс совершенствования в силу внутренних причин (автогенез); с другой стороны, он различает «приспособительные» или физиологические признаки, которые рассматриваются как результат прямого приспособления, по типу физиологических реакций организма на изменения факторов внешней среды. Эта двойственность в понимании эволюции в высшей степени характерна для огромного большинства ламаркистов. О неправомочности такого разделения мы уже говорили раньше (приспособление и организация см. гл. II, 3). Внутренние факторы развития, ведущие к совершенствованию, Нэгели мыслит себе также механистически. Он проводит аналогию

с направленными процессами физики (энтропия) и строит гипотезу о существовании направленного процесса усложнения мицеллярной структуры наследственного вещества (идиоплазмы).

В отношении других механоламаркистов можно ограничиться немногими словами. Эймер рассматривал эволюцию как физиологический рост, так как она будто бы возможна лишь в одном направлении. Хотя причина эволюции лежит во внешней среде, но последняя дает лишь известный стимул. Характер реакции определяется организмом. Эймер является автором теории ортогенеза (см. гл. X). Однако представление об эволюции как филогенетическом росте заключается уже в «батмогенезе» Копа, оно было воспринято не только Эймером, но и многими позднейшими ламаркистами.

Большим числом экспериментов, направленных на доказательство наследования «приобретенных» признаков, т. е. результатов физиологических реакций организма, мы обязаны Каммереру. Известны также многочисленные эксперименты Вольтерека. Интереснейшие полевые наблюдения над активным приспособлением морских животных при переходе к полуназемной жизни принадлежат Гармсу. Исследования проведены в условиях мангровых зарослей приливной зоны Малайского архипелага. Богатый зоогеографический материал был привлечен Реншом для истолкования в духе ламаркизма (в последнее время Ренш однако отказался от ламаркистских взглядов и примкнул к дарвинизму).

К ламаркистам относится и большое число палеонтологов, из которых О. Абель занимает механистические позиции (известен его «закон инерции»). Из теоретиков новейшего времени заслуживает упоминания анатом Вейденрейх. Его взгляды отличаются от воззрений Спенсера и других механоламаркистов лишь более современной терминологией. Первоначальная реакция организма на изменение факторов внешней среды состоит в изменении фенотипа, т. е. в модификации. При повторении определенной модификации в ряду поколений модификация переходит в длительную модификацию, которая со временем все более прочно фиксируется в генотипе.

Рассмотрим основные факты, на которые ссылаются ламаркисты для подтверждения своих взглядов.

Прежде всего рассмотрим в чем выражаются результаты у п р а ж н е н и я и н е у п р а ж н е н и я о р г а н о в. Они действительно имеют иногда приспособительный характер. Однако арсенал фактов не слишком велик и обычно повторяются одни и те же примеры: при изменении нагрузки изменяется расположение известковых пластинок в губчатом веществе кости; при усиленной тренировке мышцы, объем ее увеличивается; при постоянном трении в коже утолщается роговой слой эпидермиса — образуются мозоли.

Однако тут же можно привести некоторые факты, препятствующие использованию таких данных ламаркистами. При тренировке мышцы число мускульных волокон не увеличивается, но их толщина возрастает. Между тем в историческом развитии мышцы увеличение ее размеров достигается не утолщением волокон, а именно увеличе-

нием их числа. Точно так же число нервных волокон и клеток в мозге и органах чувств взрослых позвоночных животных ни при какой тренировке не возрастает. Однако в процессе эволюции прогрессивное развитие какого-либо нервного центра определяется именно числом нервных клеток.

Для иллюстрации влияния неупражнения органов ламаркисты приводят обыкновенно явления редукции глаз у пещерных животных. Многие опыты с воспитанием различных животных (рачков, мухи-дрозофилы) в темноте не дали, однако, никаких результатов. С другой стороны, имеются многие факты редукции органов, противоречащие взглядам ламаркистов. У скатов и у камбал редуцированы чешуи на нижней поверхности тела, которая лежит на грунте и, следовательно, подвергается постоянному механическому раздражению. У птиц редуцировалась зубная система, хотя она при захватывании пищи, конечно, «упражнялась» ничуть не менее чем у рептилий.

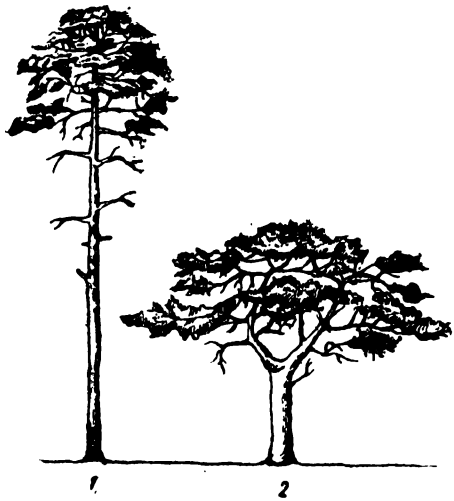


Рис. 95. Модификации сосны, выросшей в лесу *(1)* и на открытом месте *(2)*.

При редукции крыльев у насекомых очень часто сохраняются вполне развитые крыловые мышцы. Особенно у бабочек с редуцированными крыльями почти всегда имеются нормальные мышцы. Между тем ведь именно мышцы должны были бы исчезнуть вследствие «неупотребления» в первую очередь. Хитиновые крылья сами не содержат живых тканей и вряд ли могли бы реагировать на упражнение или неупражнение. Наряду с этим мы знаем у мухи-дрозофилы многочисленные мутации недоразвитых крыльев, причем мышцы остаются вполне нормальными. Поэтому, гораздо бо́льшую вероятность приобретает дарвиновское объяснение редукции крыльев насекомых через посредство естественного отбора индивидуальных вариаций (мутаций) с недоразвитыми крыльями.

Гораздо значительнее материалы, показывающие «непосредственное» влияние факторов среды на индивидуальное развитие организма (рис. 95). И такие реакции имеют нередко приспособительный характер. В особенности много такого рода фактов приводится для растительных объектов. Известны реакции амфибиотических растений (водяной лютик, стрелолист, земноводная гречиха), образующих на воде плавающие, в воде рассеченные, или лентовидные водные листья, а на суше типичные сухопутные листья (рис. 96). Многие растения дают в условиях затенения более крупные «тене-

вые» листья, а в условиях яркого освещения, более мелкие «световые». Иногда имеются и резкие различия в форме листьев — у круглолистного колокольчика теневые листья округлые, а световые — ланцетовидные. Нормально теневые листья образуют прикорневую розетку (затененную другой травянистой растительностью). Однако любой побег может при искусственном затенении дать округлые теневые листья. У картофеля клубни нормально развиваются на подземных частях стебля, но при затенении надземной части стебля клубни развиваются на нем (в воздухе). Известны многочисленные опыты Клебса, показавшие связь между формообразованием и характером питания растений: условия, повышающие минеральное питание (удобрение, срезание ветвей), усиливают вегетацию, а условия, повышающие ассимиляцию углерода (освещение, подрезание корней), усиливают цветение и плодоношение.

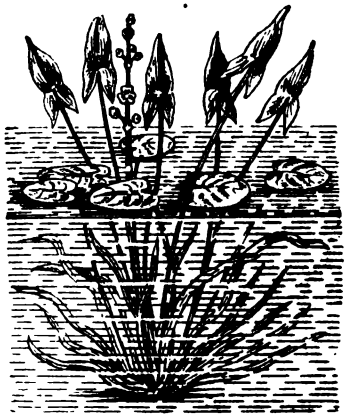


Рис. 96. Модификации формы листьев в зависимости от условий среды.

Стрелолист Sagittaria sagittifolia образует в глубокой воде длинные узкие водные листья, при достижении поверхности воды — плавающие листья, а в воздухе — стреловидные стрелочие листья. Пример приспособительных модификаций органов у одной и той же особи. Из Курсанова и Голенкина.

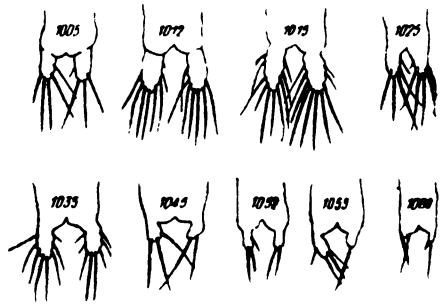


Рис. 97. Модификации конца брюшка у рачка Artemia salina в соленой воде различной концентрации.

Фурки и щетинки достигают полного развития в соленой воде с удельным весом 1,015. По Абонри.

В опытах Бонье сказывается влияние комплекса физических факторов, характеризующих климат. В горах растения становятся более приземистыми, корни растут в глубину, листья развиваются главным образом прикорневые, стебли короткие, нередко развивается обильное опушение (рис. 122). Те же растения (отводки от тех же особей), помещенные в долине, приобретают значительно более высокие стебли при менее развитой корневой системе.

Из опытов над животными упомянем следующие: Шманкевичу удалось при воспитании молоди соленоводного рачка Artemia salina в опресненной воде получить увеличение числа члеников брюшка на один сегмент и развилку на конце (рис. 97). Это, так же как и общая форма тела, выражает приближение к пресноводному жаброногу (Branchipus). Каммерер получил при воспитании личинок обык-

новенной пятнистой саламандры на светлом или на черном фоне значительное посветление (разрастание желтых пятен) или потемнение (разрастание черных пятен).

Однако, далеко не всегда такие реакции оказываются приспособительными. Штандфус и Фишер получали действием низких температур на куколку многих бабочек потемнение окраски (меланизм) у взрослой бабочки. Температура оказывает иногда влияние и на пигментацию птиц и на длину их перьев. Также известны факты изменения окраски насекомых и птиц при необычайной пище. Известна раса китайского первоцвета (Primula sinensis), обладающая при комнатной температуре красными цветами, а в оранжерее (при 30°) — белыми. Ничего приспособительного в этих реакциях, повидимому, нет.

Вместе с тем на этом примере и на многих других, в особенности на приспособительных модификациях, всегда обнаруживается легкая обратимость реакции, которая иногда может быть повторена в разных направлениях даже на одной особи (не говоря уже о разных поколениях). Эти реакции имеют характерные для каждой данной формы, им одним свойственные, специфические выражения (рис. 98). Очевидно, они выработались в процессе эволюции этих форм, и нередко именно как реакции обратимые. Если они представляют р е з у л ь т а т эволюции, то вряд ли их можно рассматривать как основные ведущие факторы этой же эволюции (в смысле ламаркизма).

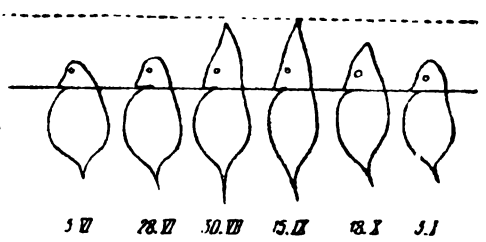


Рис. 98. Сезонные изменения высоты головы и длины шипа у дафнии Hyalodaphnia. По Вольтереку.

Ламаркизм предполагает, что р е з у л ь т а т ы таких морфофизиологических реакций (реализованных в жизни особи) передаются по наследству, т. е., что изменение, возникавшее у предка как реакция на наличие известного внешнего раздражителя, будет у потомка возникать и без наличия этого раздражителя. С этим связан вопрос о наследовании «приобретенных» признаков или, точнее — проблема адэкватной соматической индукции. Обычная формулировка этой проблемы крайне неудачна и поэтому приводила, да и в настоящее время приводит, ко множеству недоразумений. Ясно, что вообще все признаки организации «приобретаются» и, конечно, «наследуются» в той или иной форме — иначе не было бы никакой эволюции. У ламаркистов речь идет о передаче потомству в адэкватном, т. е. по существу в том же выражении результатов морфофизиологических реакций их родителей.

Во избежание недоразумений лучше условиться о применении совершенно определенной терминологии (Детто). Нужно иметь в

виду, что изменение организма может возникать в клетках тела (в «соме») — это соматогенное изменение, которое и может быть установлено непосредственным наблюдением над данной особью (рис. 99). С другой стороны, изменение может возникнуть в половых клетках — бластогенное изменение, которое не ска-

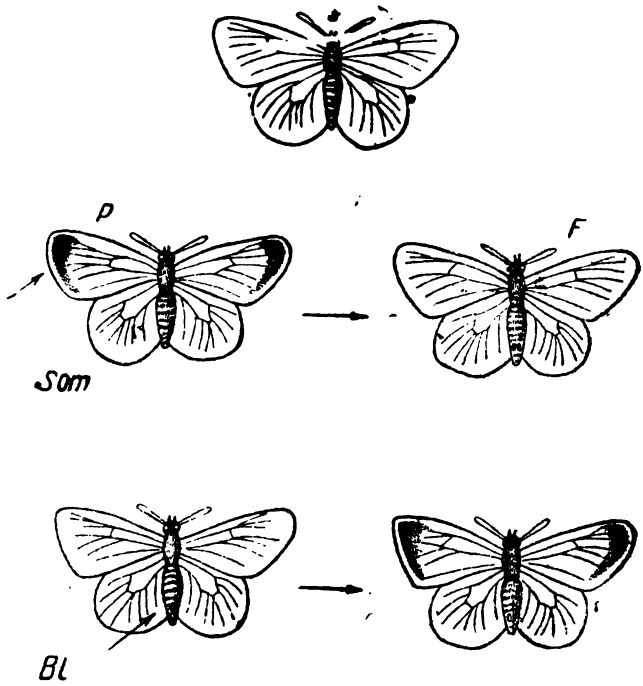


Рис. 99. Схема, поясняющая возникновение соматогенных и бластогенных изменений.

Наверху — исходная форма; *P* — родительская форма, развивавшаяся в условиях эксперимента при необычных факторах внешней среды; *F* — ее потомство, развившееся в обычных «нормальных» условиях; *Som* — соматогенное изменение (пигментация передних крыльев) возникает у подопытной особи, но не переходит на потомство; *Bl* — бластогенное изменение, возникающее в половых клетках, обнаруживается (пигментация), только у потомства подопытной особи.

зывается на данной особи, но получает свое выражение в потомстве этой особи. По представлениям ламаркистов факторы среды, прямо или через посредство упражнения и неупражнения органов, вызывают в теле организма известные (и притом приспособительные) соматогенные изменения. Изменение организма передается на половые клетки таким образом, что и последние испытывают соответственное (адекватное) изменение.

Изменение потомства индуцируется, следовательно, измененной сомой в адекватной форме. Предположим, что охлаждением куколки

мы получили меланистическую бабочку. Это будет соматогенное изменение. Ламаркизм требует, чтобы это изменение повлияло на половую клетку таким образом, чтобы и последняя изменилась (наследственное изменение) и притом в адэкватном выражении, т. е. чтобы оно проявилось в виде меланизма бабочек следующих поколений, возникающего уже без охлаждения куколки (рис. 100). Вот это и обозначается термином адэкватная соматическая индукция или, короче, просто «соматическая индукция». Только эта форма передачи, в случае ее подтверждения фактами, могла бы быть использована ламаркистами.

Другие мыслимые, и в самом деле наблюдающиеся формы передачи влияний внешней среды не имеют никакого значения для обоснования ламаркизма как эволюционной теории.

Прежде всего индукция может быть неадэкватной, т. е. хотя наследственное изменение и возникает в потомстве, но оно не сходно с первоначальным соматогенным изменением (рис. 100). Такого рода случаи известны, но они не могут быть использованы ламаркистами, так как последние должны ведь объяснить приспособительный характер эволюции. Если же индивидуальное приспособление особи передается потомству в какой-то иной форме, то это не объясняет общего хода эволюции. Если, например, результаты упражнения определенной мышцы передаются потомству в виде усиления волосяного покрова, изменения в органе зрения или в выделительной системе, то это не поможет нам уяснить процесс приспособительной эволюции.

Кроме того, влияние факторов внешней среды может быть параллельным, если оно сказывается одновременно на теле данной особи (соматогенное изменение) и, независимо от этого, непосредственно на половых клетках (бластогенное изменение), т. е. получает известное выражение и в потомстве этой особи. Такое параллельное влияние обозначают обычно термином параллельная «индукция». Этот термин также приводил иногда к недоразумениям, вследствие смешения с явлениями соматической индукции (со стороны сомы). Можно себе мыслить такое параллельное изменение адэкватным (в случае сходства соматогенного изменения особи с бластогенным изменением ее потомства) или неадэкватным (если соматогенное изменение не похоже на бластогенное изменение). Ясно, что хорошо известные факты неадэкватного параллельного изменения по указанным уже причинам ламаркистами вовсе не могут быть использованы. Что же касается адэкватного параллельного изменения, то факты такого рода, если бы они были установлены, могли бы быть использованы ламаркизмом лишь в том случае, если бы они имели приспособительный характер. Однако, как мы сейчас увидим, как раз для приспособительных изменений адэкватный параллелизм совершенно невероятен по ряду теоретических соображений, и в самом деле ни в одном случае не установлен.

Перейдем к краткому рассмотрению фактов.

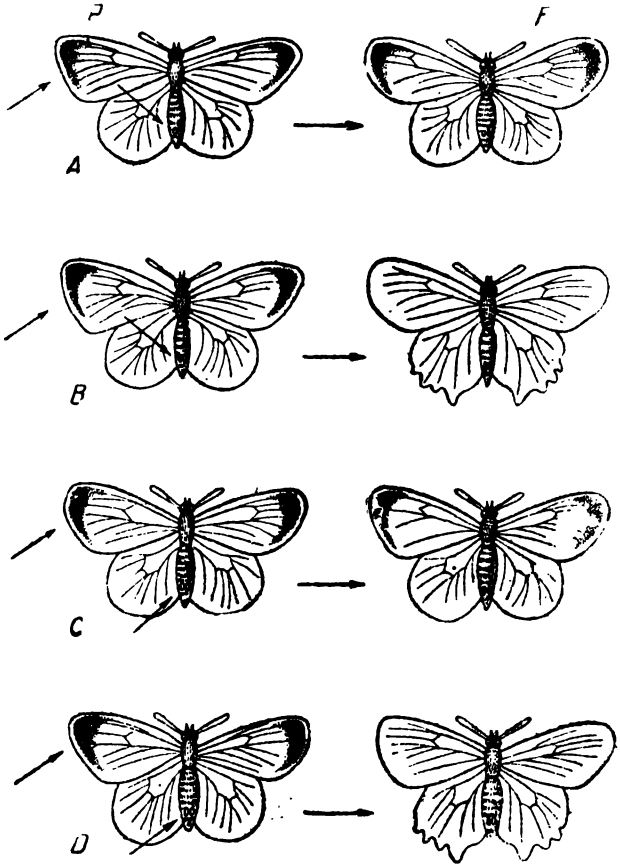


Рис. 100. Схема, поясняющая значение терминов, употребляемых для обозначения различных допускаемых путей унаследования приобретенных признаков.

P — родительская форма, развившаяся в условиях эксперимента. *F* — ее потомство, развившееся в нормальных условиях. *A* — адэкватная соматическая индукция. Соматогенное изменение (пигментация), возникшее под влиянием внешнего фактора, индуцирует через процессы обмена такое же бластогенное изменение, которое и проявляется в потомстве в такой же форме (пигментация). *B* — неадэкватная соматическая индукция. Соматогенное изменение (пигментация) индуцирует (через процессы обмена) бластогенное изменение, которое проявляется в потомстве в совершенно иной форме (вырезанные края задних крыльев). *C* — адэкватная параллельная индукция. Внешний фактор оказывает влияние не только на развивающуюся особь, но и на ее половые клетки таким образом, что кроме соматогенного изменения (пигментация) подопытной особи возникает и адэкватное бластогенное изменение, выражающееся в таком же изменении (пигментация) потомства. *D* — неадэкватная параллельная индукция. Внешний фактор оказывает влияние не только на развивающуюся особь, вызывая в ней соматогенное изменение (пигментация передних крыльев), но и на ее половые клетки. Однако, соответственно различной дифференцировке соматических и половых клеток, возникающее бластогенное изменение неадэкватно, т. е. проявляется в потомстве в иной форме (вырезки по краю задних крыльев).

Еще Вейсману принадлежат первые опыты изучения наследуемости результатов механических повреждений (Вейсман обрубал хвосты мышам в целом ряде поколений). Эти опыты дали отрицательные результаты. Некоторым породам собак систематически с незапамятных времен производят обрубку хвостов и однако собаки этих пород продолжают рождаться с хвостами (отдельные случаи врожденных дефектов хвоста наблюдаются у собак любых пород, а также и у кошек, у мышей и у других животных совершенно независимо от наличия каких-либо увечий у их родителей). Подобные же результаты получаются и у человека. У некоторых народов издавна производится обряд обрезания и все же его приходится возобновлять в каждом поколении. Опыты с более тонкими серологическими повреждениями (Гюйер и Смис) по проверке также не дали положительных результатов. Никаких результатов не дали и опыты с наследованием функциональных изменений.

Гораздо обширнее группа фактов, приводившаяся в доказательство наследуемости соматических изменений, вызванных внешними факторами. Прежде всего здесь следует упомянуть о большой серии опытов Штандфуса, Фишера и других исследователей, которые получали в результате теплового воздействия (ненормально высокими и ненормально низкими температурами) на куколку различных бабочек изменение их пигментации, обычно потемнение бабочек. Это изменение сказывалось в ослабленном виде на известной части потомства. В опытах Пржибрама и Сёмнера у крыс и мышей, содержавшихся при низкой температуре, развивались детеныши с более короткими хвостами, ушами и конечностями, а также с более густой шерстью. В опытах Сёмнера такие изменения наследовались до известной степени по типу длительных модификаций, т. е. в ряду поколений эта реакция угасала. Очень показательно, что в своих дальнейших исследованиях Сёмнер отошел от ламаркизма и стал на дарвиновские позиции.

Многочисленные опыты с амфибиями и другими животными принадлежат Каммереру. Особенно известны его опыты с изменением окраски пятнистой саламандры. Однако тщательная проверка данных о наследуемости этих изменений, произведенная Гербстом и другими авторами дала полностью отрицательные результаты. Наконец, упомянем, что опыты с температурным и световым воздействием на куколок бабочек были произведены у нас в Союзе Владимирским. Хотя последний и стоял ранее на ламаркистских позициях, он в результате своих опытов пришел к отрицанию явлений соматической индукции и занял дарвинистические позиции.

Чем же объясняется получение положительных результатов рядом крупных исследователей (Штандфусом, Фишером и другими)? Основная ошибка всех более старых экспериментаторов состояла в том, что они работали с материалом, взятым непосредственно из природы, т. е. с генетически неоднородным материалом естественной популяции (продукт постоянного скрещивания разнородных особей). Понятно, что различные куколки реагировали в темпера-

турном эксперименте по-разному — одни особи сильнее, другие слабее. Естественно также, что для изучения наследования результатов опыта, экспериментатор о т б и р а л наиболее демонстративные экземпляры как результат удачных опытов температурного воздействия. В опыте с бабочками это были наиболее темные особи. По существу же, так как температурное воздействие применялось одинаково для всей серии, это были 1) г е н е т и ч е с к и наиболее пигментированные особи данной популяции и 2) особи с г е н е т и ч е с к и же обусловленной наиболее высокой нормой температурной реакции. Таким образом, для получения потомства экспериментатор произвел б е с с о з н а т е л ь н ы й о т б о р: 1) особей, которые и без эксперимента были бы наиболее темными и 2) особей, которые в силу своих наследственных качеств легче реагируют усилением пигментации. Естественно, что у части потомства проявлялась несколько более темная окраска бабочек.

Возможность адэкватной соматической индукции, лежащей в основе ламаркизма, приходится отрицать и на основании теоретических соображений. В самом деле эта гипотеза предполагает, что внешний фактор (например, необычная температура) вызывает известную реакцию в соме. Специфика этой реакции определяется, конечно, свойствами диференцированных соматических клеток. В результате изменений (в процессе обмена?) соматических клеток возникают новые влияния (не температурные), которые почему-то должны в половых клетках вызвать такое изменение, что из этих клеток разовьется организм с сомой, измененной так, как-будто на нее подействовала необычная температура (как в исходном опыте).

Почти такие же логические затруднения встречает и гипотеза параллельного адэкватного изменения, по крайней мере в применении к животным. Здесь предполагается, что один и тот же раздражитель (например, необычная температура) вызывает в своеобразно диференцированных половых клетках реакцию аналогичную той, которая проявляется в совершенно иначе диференцированных соматических клетках организма. К этому нужно прибавить, что в соматических клетках она проявляется непосредственно, а в половых клетках она не проявляется, а сказывается лишь после развития новой особи, по мере диференцировки ее соматических клеток.

Эти соображения теряют свое значение только у растений в случае воздействия на мало диференцированные ткани, заключающие в себе еще общий зачаток как соматических, так и половых клеток. Естественно, что реакция может тогда выразиться в глубоких, вполне аналогичных изменениях тех и других клеток. В этом случае мы действительно получим быть может параллельные соматогенное и бластогенное изменения в адэкватном выражении. Однако и такие факты не могут быть использованы для обоснования ламаркизма, так как эти изменения лишь крайне редко (в исторической перспективе — случайно) могут получить положительное значение в процессе эволюции. Эти изменения смогут быть использованы лишь под руководящим контролем естественного отбора.

Способность к приспособительным реакциям является всегда результатом исторического развития организма и реализуется в специализированных соматических тканях (а не в половых клетках). Это результат особой их дифференциации. Весь смысл таких реакций в их обратимости и в их ограничении соматическими тканями. В противном случае (т. е. при передаче результата реакции следующему поколению) исчезло бы приспособительное значение реакции, так как новая особь, развиваясь в иных условиях, оказалась бы в менее благоприятном положении, чем особь неизмененная, развивающаяся в полном согласии с условиями, в которые она случайно попала.

Несомненно, что наиболее обычным результатом влияния факторов внешней среды на организм будет просто соматогенное изменение. Если факторы внешней среды достигнут необычайной интенсивности, то изменение может коснуться и половых клеток. В этом случае, однако, как правило, параллельное изменение будет неадэкватным. Очень показательны в этом смысле результаты экспериментов, проведенных Косминским. Они были выполнены по примеру температурных опытов с бабочками, но на проверенном материале однородной линии ивового шелкопряда (Stilpnotia salicis). Получено было изменение пигментации (соматогенное изменение), которое по наследству не передавалось. Однако позднее экспериментальный материал двух поколений был еще раз проверен и в потомстве были обнаружены изменения в жилковании крыльев (неадэкватное бластогенное изменение).

Таким образом мы можем лишь констатировать, что попытки ламаркистов опереться на данные опыта окончились неудачей. Если бы даже удалось установить еще в большем числе факты параллельной изменчивости сомы и половых клеток, то это ни в коей мере не спасает положения ламаркизма. По Дарвину индивидуальная изменчивость вообще не могла играть руководящей роли в эволюции, так как она имеет первично неопределенный характер: она лишена направленности. В тех случаях, когда наблюдается определенная, направленная изменчивость в виде целесообразных реакций организма на изменения в факторах внешней среды, это есть его особенность, специфическое свойство данного организма, характеризующее его не менее, чем любые признаки его организации (рис. 96—98). Вместе со всей организацией и способность к целесообразным реакциям, к приспособительным изменениям, приобретается организмом в процессе его эволюции. Нельзя строить теории эволюции на тех свойствах организма, которые сами приобретаются лишь в процессе этой эволюции.

Ламаркизм берет целесообразность реакций как данное, как изначальное свойство всех живых организмов. Дарвинизм полагает, что целесообразность морфофизиологических реакций является, в такой же мере как и относительная целесообразность строения и функций организма, основной проблемой, которая должна быть разрешена прежде всех других вопросов эволюционной теории.

Теория естественного отбора Ч. Дарвина дала нам совершенно четкое разрешение этой проблемы и вместе с тем дала ответ и на огромное число других, более частных вопросов и тем самым сделала излишним принятие каких бы то ни было дополнительных гипотез. Теория Дарвина объясняет весь процесс эволюции во всей его сложности.

Между тем ламаркизм, во всех его видоизменениях, всегда оставлял огромное число фактов не только не разрешенными, но и принципиально неразрешимыми.

I. С позиций ламаркизма принципиально неразрешима основная проблема возникновения целесообразных реакций.

II. Ламаркизм наталкивается на значительные трудности даже при объяснении изменений количественного характера, как, например, усиление органа в результате его функции (вспомним сказанное об увеличении мышцы путем утолщения ее волокон в индивидуальной жизни и путем увеличения их числа — в процессе эволюции) или ослабление и редукция органа при неупотреблении (вспомним редукцию крыльев у насекомых при сохранении крыловых мышц). Тем более ламаркизм не объясняет возникновения качественных новообразований (почему у позвоночных произошло замещение хорды позвоночником? откуда взялось третье веко у птиц? что вызвало образование ядовитого зуба у змей? под каким влиянием развились летучки на семенах растений?). Неудивительно поэтому, что ламаркисты с таким упорством проводят аналогию между процессом эволюции и обыкновенным ростом — они видят лишь увеличение и уменьшение, но не видят настоящего развития, связанного с возникновением новых качеств.

Объяснение же возникновения всего нового непосредственным влиянием факторов среды очевидно равносильно признанию чуда (развитие колючек у кактуса, развитие цветов у покрытосеменных растений, развитие панцыря рыб и т. п.).

III. Ламаркизм не объясняет развития средств «пассивной защиты»:

1) покровительственной окраски, рисунка и формы,

2) предупреждающей окраски и мимикрии,

3) средств механической защиты (панцыри, иглы, чешуи, колючки).

Эти средства защиты не «упражняются» и не могли возникнуть в результате прямого влияния факторов среды.

IV. Ламаркизм не объясняет также возникновения тех «функциональных» приспособлений и структур, которые состоят из мертвых тканей и не могут целесообразно изменяться ни под влиянием функции, ни под влиянием факторов среды (строение зуба млекопитающих, строение пера птиц, хитиновых конечностей и ротовых частей насекомых и т. п.).

V. Ламаркизм не объясняет приспособленности тех частей, которые пускаются в ход один раз в жизни и, следовательно, предварительно не упражняются. Таковы половые части многих насекомых.

VI. Ламаркизм не объясняет наличия множества «функциональных» приспособлений у недоразвитых самок — рабочих пчел, муравьев и термитов, которые не дают никакого потомства.

VII. Ламаркизм оставляет совершенно непонятным взаимное приспособление различных организмов — приспособления цветов к опылению насекомыми, приспособления растений к переносу семян животными и т. п.

Следовательно, огромная масса фактов остается совершенно непонятной с точки зрения ламаркизма. Однако не только все эти факты, но и все излюбленные примеры ламаркистов, получают самое непринужденное объяснение с позиций учения Дарвина.

Общая характеристика ламаркизма, как мировоззрения

Мы уже отмечали, что вопрос о ламаркизме вовсе не исчерпывается пресловутым вопросом о «наследовании приобретенных признаков» и не решается им. Дарвинизм и ламаркизм разделены целою пропастью. Это разные мировоззрения. Дарвинизм является единственной последовательной материалистической концепцией. Ламаркизм витает между механистическим материализмом и идеализмом.

Общим для всех видов ламаркизма является сведение эволюции к результатам физиологических процессов — модификационной изменчивости и отрицанию творческой роли отбора.

А. Имеются откровенно идеалистические течения — таков психоламаркизм, принимающий, что даже у низших организмов эволюция направляется примитивными формами сознания и воли. Иногда принимают существование особого виталистического «творческого» принципа.

Чаще всего встречаются не столь откровенно идеалистические течения, принимающие существование внутренних факторов изменчивости (автогенез) или существование внутренних факторов, определяющих все направление эволюции в целом (ортогенез). Все эти теории прибегают к принятию факторов, лежащих за пределами научного познания, и являются поэтому ненаучными. Вместо объяснения они вводят лишь никому непонятные «принципы» развития, которые не могут быть анализированы. Это — даже не ложное, а мнимое объяснение.

Б. Однако и механистические течения не могут нас удовлетворить. Наиболее последовательная система механоламаркизма, как она была разработана Спенсером, выражает ее сущность особенно ярко. Теория равновесия дает лишь видимость объяснения эволюции. В равновесной системе нет элементов движения. Эволюция покоится на непрерывном нарушении равновесия.

Причина эволюции лежит, следовательно, в нарушающих факторах, т. е. вне организма, в силах на него действующих (эктогенез). При этом вся сложность эволюции должна, очевидно, определяться не менее сложными воздействиями извне. Однако вряд ли, какими-

либо воздействиями извне можно объяснить возникновение каких бы то ни было новых качеств. Поэтому механоламаркизм и сравнивает филогенетическое развитие, т. е. эволюцию с простым ростом.

Кроме того, сколько бы ламаркисты ни говорили о внешних факторах, как о движущих силах эволюции (эктогенез), все же механистические построения оказываются сами по себе недостаточными даже для объяснения филогенетического роста. Ответная реакция организма на изменение среды должна быть целесообразной, она должна иметь одно точно определенное направление (иначе индивидуальная изменяемость не имела бы ведущего значения).

Совершенно непонятное свойство организма реагировать целесообразно не только на изменение климата или физических факторов среды, но и на всякое появление нового организма или новых между ними соотношений, должно быть ему присуще даже на самых ранних этапах появления жизни на земле. Предполагается, что способность к целесообразным реакциям есть первичное свойство всех живых существ. Оно вложено в них с самого начала. Это ничем по сути не отличается от веры в сотворение жизни или «закона» развития жизни. И здесь нет ни намека на научное объяснение. Так, даже самый последовательный механоламаркизм ведет назад к идеализму. Никакой ламаркизм не дает нам научного объяснения *всего* процесса эволюции. Он не только оставляет непонятными наиболее существенные проблемы, как проблему возникновения новых качеств, проблему пассивных средств защиты или проблему взаимного приспособления организмов, но и покоится на *предварительном* принятии основного положения — о первичной целесообразности реакций, которое само в первую очередь должно быть объяснено любой теорией эволюции.

Мы разобрали различные формы ламаркизма с разных точек зрения и мы видим, что он не удовлетворяет нас по своей методологии, что он вообще не является достаточно охватывающей теорией эволюции, оставляя в стороне важнейшие ее основы. Ламаркизм не только не охватывает всех фактов эволюции организмов, но дает лишь *кажущееся объяснение* и тех фактов, которые приводятся его сторонниками как доказательства правильности их представлений.

Всякий ламаркизм всегда содержит в себе идеалистическую основу — принятие изначальной способности к целесообразным реакциям, и всякий ламаркизм заключает в себе вульгарную механистическую сущность, так как по сути защищает лишь представления о биологическом равновесии. В равновесной же системе не может быть сил движущих эту систему. Поэтому ламаркизм является ложной теорией эволюции, дающей лишь мнимое объяснение развитию органического мира.

Неодарвинизм и мутационизм

Обычно полагают, что неодарвинизм — это больше чем дарвинизм или даже, что это более последовательный дарвинизм, дарвинизм, очищенный от элементов ламаркизма, которые будто бы имеются в теории Дарвина. Неодарвинизм якобы не признает никаких факторов эволюции кроме естественного отбора и не признает наследования результатов морфофизиологических реакций организма. Предполагается, что неоламаркизм и неодарвинизм — это два различных полюса, между которыми лежит дарвинизм самого Дарвина и некоторых его последователей как Э. Геккель и др. Это неверно.

Несмотря на резкие расхождения с неоламаркизмом, неодарвинизм по своей методологической основе стоит неизмеримо ближе к неоламаркизму, чем к настоящему дарвинизму. Если неоламаркизм возник в виде механистического учения Г. Спенсера, которое затем стало получать все более яркую идеалистическую окраску (особенно в психоламаркизме), то и неодарвинизм имел наиболее ясно механистическое выражение в теоретических построениях его основателя — А. Вейсмана, а затем перешел на более или менее определенно автогенетические позиции мутационистов и генетиков. Вопреки своему названию, неодарвинизм по своей сути оказался в том же антидарвинистическом лагере, как и неоламаркизм.

Корни неодарвинизма содержатся частично уже во взглядах А. Уоллеса, сооснователя теории естественного отбора. А. Уоллес, как известно, отрицал значение индивидуального приспособления в эволюции, и, кроме того, особенно подчеркивал независимость в изменениях отдельных частей организма. В этом мы видим первое, пока еще очень неясное, расхождение с воззрениями Дарвина. И Дарвин нередко отмечал независимость изменений отдельных частей, но в особенности его интересовали соотносительные, т. е. коррелятивные изменения. С другой стороны, Уоллес не отрицал существования корреляций (наоборот, он даже использовал их для объяснения существования «бесполезных» признаков), но в особенности его внимание привлекалось автономностью, независимостью отдельных признаков.

У неодарвинистов организм превращается в мозаику отдельных признаков, независимо друг от друга меняющихся в процессе эволюции. Кроме взглядов Уоллеса, в основу неодарвинизма легли и воззрения другого дарвиниста — Ф. Гальтона, который работал по теории наследственности и создал свою известную теорию корня, в которой отдельные особи представляются в виде как бы боковых отпрысков на непрерывном корневище, изображающем историю половых клеток.

Эти взгляды и были далее разработаны А. Вейсманом. Теория корня Ф. Гальтона послужила основой для учения о непрерывности зачатковой плазмы (рис. 101). При этом довольно резко подчеркивалась известная противоположность между сомой и половыми клетками, а также обособленность половых элементов. Отмечается боль-

шая стойкость зачатковой плазмы (т. е. наследственной субстанции) и ее дробимость на наследственные единицы разного порядка. Представление о независимости в изменениях отдельных признаков Вейсман связал с мозаичной теорией индивидуального развития. Последняя была уже разработана Гисом и в несколько ином виде В. Ру. Так же как Ру, Вейсман предполагал, что при дроблении и при более поздних клеточных делениях, происходит неравное распределение ядерных веществ (заключающих наследственную субстанцию), которое и определяет различную дальнейшую судьбу клеток и частей зародыша в процессах индивидуального развития.

По А. Вейсману наследственная субстанция, или зачатковая плазма состоит из целой иерархии наследственных единиц разного порядка, локализованных в ядре клетки («иданты», соответствующие хромосомам; «иды» — соответствующие хромомерам; «детерминанты» и «биофоры», определяющие свойства отдельных клеток).

Из них наибольшее значение имеют «детерминанты», т. е. определители известного рода клеток, а через это и отдельных свойств организма. Допущение существования обособленных материальных единиц (детерминантов), определяющих развитие отдельных частей и даже отдельных клеток, естественно заставляет принимать и независимость изменения этих единиц, а следовательно и отдельных частей организма в процессе эволюции. Организм представляется как бы мозаикой отдельных признаков, изменяющихся независимо друг от друга.

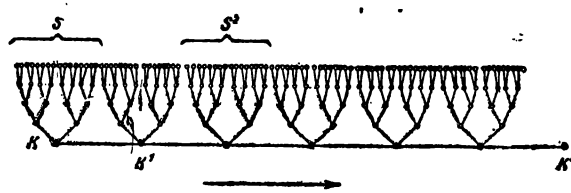


Рис. 101. Непрерывность зачатковой плазмы по Вейсману.

Отмеченный стрелкой зачатковый путь ведет без перерыва от половой клетки далекого предка K к половой клетке K^n его непосредственного потомка. В соматических клетках S нет связи между особями следующих друг за другом поколений.

Основными для нас являются в данной связи представления Вейсмана о факторах эволюции. Главной особенностью теории Вейсмана является распространение им принципа естественного отбора на процессы, протекающие внутри организма. Первую попытку такого рода сделал уже В. Ру в учении о «борьбе частей» и «тканевом отборе» в процессах индивидуального развития. Вейсман пошел еще дальше чем Ру, и как раз в этом распространении принципа отбора за пределы его применимости лежат основы его расхождения с дарвинизмом.

В теории Дарвина естественному отбору отводится совершенно определенное поле действия. В борьбе за существование происходит преимущественное переживание тех особей одного вида (популяции), которые, в целом более приспособлены к той обстановке, в которой они живут. Следовательно отбор происходит среди особей од-

ного вида (одной популяции). Как многократно подчеркивал Дарвин, естественный отбор не объясняет возникновения изменений, а только их накопление в определенном направлении: «Иные даже вообразили, что естественный отбор вызывает изменчивость, между тем как он предполагает только сохранение таких изменений, которые возникают и оказываются полезными при данных жизненных условиях существам, обладающим ими» (Ч. Дарвин).

Между тем А. Вейсман пошел именно по пути «объяснения самой изменчивости посредством распространения принципа естественного отбора на совершенно иные категории явлений, именно на физиологические процессы, протекающие внутри самого организма. По представлению А. Вейсмана органы, ткани, клетки и даже молекулы борются из-за пищи. В этой борьбе побеждают более сильные, активные, функционирующие части, в то время как бездеятельные элементы атрофируются. Еще В. Ру таким образом пытался объяснить процессы развития функциональных структур и в особенности явления индивидуальной приспособляемости в таких структурах (например, упомянутой ранее внутренней структуры губчатого вещества кости), а также и вообще существование целесообразных реакций на упражнение и неупражнение органов (например, мышц). Эти представления не совсем правильны. О прямой борьбе частей не может быть и речи и нередко мы видим, что нефункционирующая ткань не только не испытывает недостатка в пищевом материале, но даже наоборот, полностью не использует поступающих веществ, так что, например, не работающая мышца при ее атрофии обычно прорастает жировой тканью. Однако не это нас сейчас занимает.

Вейсман воспринял точку зрения Ру для «объяснения» модификационной и коррелятивной изменчивости, но не останавливается на этих формах изменчивости, как ненаследственных и будто не имеющих значения в процессе эволюции. Однако А. Вейсман разработал далее его же представления о молекулярном отборе и пытался таким образом «объяснить» явления наследственной изменчивости.

Как известно, А. Вейсман сначала полагал, что источником наследственной изменчивости является «амфимиксис», т. е. соединение в одной зиготе зародышевых плазм двух разных родителей. Позднее, после более глубокой разработки теории «зачатковой плазмы», он увидел, что, играя решающую роль в возникновении комбинативной изменчивости, амфимиксис вряд ли может привести к возникновению чего-либо принципиально отличного от родительских форм, т. е. действительно нового изменения.

Суть взглядов Вейсмана на источники изменчивости сводится к следующему:

Первоисточник изменений — прямое воздействие внешних факторов на зачатковую плазму. В силу тех или иных различий это воздействие сказывается различно на разных детерминантах. Результаты такого диференцированного влияния сказываются на различиях в питании. Вследствие этого одни детерминанты (при

лучшем питании) усиливаются, а другие детерминанты ослабляются. Эти различия приводят к внутренней борьбе. Сильные детерминанты более активны, интенсивнее питаются и благодаря этому еще более усиливаются, быстрее растут и определяют развитие более активных тканей и органов. В ряду поколений эти изменения, определяемые развитием наследственных единиц, усиливаются еще более. В результате, усиление детерминантов приводит к прогрессивному развитию органов и тканей. Наоборот, ослабленные детерминанты слабеют еще более в борьбе с другими детерминантами, и это приводит к редукции частей и органов.

Таким образом, зачатковый отбор, возникая на базе случайного изменения (индуцированного внешним фактором), ведет к ортогенетической, т. е. определенно направленной изменчивости и эволюции в ее начальных фазах. В результате таких процессов могут возникнуть и зачатки новых органов, достигающие ортогенетически такого уровня, когда они начинают приобретать «селекционное значение» в борьбе за существование целых особей.

По сути теория зачаткового отбора представляет не просто распространение принципов дарвинизма на иные категории биологических явлений, а *извращение* теории Дарвина, сведение ее к механистическому принципу физиологического равновесия. В действительности, мы имеем в теории Вейсмана учение о физиологическом равновесии детерминантов в зародышевой плазме. Источником изменений являются нарушения равновесия в силу случайных воздействий внешних факторов среды на те или иные детерминанты (эктогенез). Возможно, конечно, их усиление в случае отбора особей с такими изменениями случайного характера. Однако и без отбора перевес в активности одних детерминантов над другими ведет к преобладающему их развитию и размножению за счет других, вплоть до установления нового равновесия. Таким образом мы имеем здесь принятие принципов эктогенеза для возникновения изменений и ортогенеза для объяснения их дальнейшего развития. Естественный отбор имеет тогда дело уже с готовыми формами. Он является в роли решета, лишь уничтожающего негодные формы. В представлениях неодарвинизма естественный отбор лишается таким образом своей творческой роли.

Как видно, отличие от механистического ламаркизма не так велико:

Неоламаркизм трактует о влиянии внешней среды на организм (эктогенез), о наследовании результатов этого влияния, о прямом и косвенном уравновешивании организма по отношению к внешней среде и, кроме того, иногда (ортогенез) — о дальнейшем развитии в намеченном направлении.

Неодарвинизм говорит в лице Вейсмана о влиянии факторов внешней среды на зачатковую плазму (эктогенез), о наследовании результатов этого влияния и о прямом и косвенном уравновешивании зачатковой плазмы, т. е. наследственного вещества по отношению к внешней среде и во внутренней структуре и, кроме того,

иногда, о дальнейшем развитии в намеченном направлении (ортогенез). В учении Вейсмана, несмотря на горячую полемику с Г. Спенсером (а может быть именно в результате этой полемики), по вопросу о естественном отборе и наследовании, отразилось затем, очевидно, влияние взглядов того же Спенсера. Деятельность факторов Ламарка была лишь перенесена с организма на наследственную субстанцию.

Зачатковый отбор Вейсмана не имеет ничего общего с теорией естественного отбора Дарвина и по существу ведет к его отрицанию. Между тем Вейсман полагал, что это именно необходимое дальнейшее развитие дарвинизма, которое он ставил очень высоко. Вейсман писал во введении к своим известным лекциям по эволюционной теории: «В этом перенесении принципа отбора на все ступени жизненных единиц и заключается центр тяжести моих воззрений. Этой мыслью и проникнуты предлагаемые лекции и ею обусловливается, по моему мнению, главное значение этой книги. Эта мысль должна остаться, если даже все остальное окажется преходящим». Однако именно в этом А. Вейсман успеха не имел. Влияние А. Вейсмана на развитие теоретической биологии было очень велико, но это касается других его воззрений. Именно некоторые другие представления, связанные с учением Вейсмана о «зачатковой плазме» и ее детерминантах и с давно отвергнутой мозаичной теорией развития, во многом пережили эти гипотезы и довольно прочно вошли в сознание биологов.

Представление о наследственных единицах как определителях отдельных признаков и свойств организма было воспринято генетикой. Представление об организме как о мозаике независимо друг от друга меняющихся признаков было воспринято мутационной теорией и упорно держится до настоящего времени, главным образом среди генетиков.

Мысль о составе организма из самостоятельных жизненных единиц различного порядка буквально доминирует во всей концепции А. Вейсмана. Она лежит в основе всех представлений 1) об индивидуальном развитии с его внутренним отбором («борьба частей») и 2) о наследственной изменчивости, зачатковом отборе («борьба детерминантов») и самом процессе эволюции.

Борьба автономных жизненных единиц различного порядка положена Вейсманом в основу понимания всех процессов индивидуального развития с его модификациями, а также наследственной изменчивости и исторического развития организмов.

Нужно сделать оговорку: представление об автономности жизненных единиц не означает принятия их полной независимости. Вейсман признает существование корреляций. Взаимодействие частей выражается, однако, по Вейсману в грубой механистической форме — в виде борьбы за жизненные средства. И здесь мы имеем своеобразное учение о равновесии. Модификации и коррелятивные изменения представляют лишь привходящие под влиянием внешних факторов обратимые изменения равновесия. Они не входят с орга-

нической необходимостью в процессы индивидуального развития. Это не необходимые факторы развития, а воздействия изменяющие, нарушающие нормальное, естественное течение процессов. Они по сути чужды автономным и преформированным процессам онтогенеза. Коррелятивные изменения, как и модификации, имеют значение лишь временных, т. е. ненаследственных нарушений, не входящих в процесс исторического развития организмов. Ни корреляции, ни модификации не имеют, следовательно (по Вейсману), никакого значения в процессе эволюции.

По Вейсману эволюция совершается путем бластогенных изменений в отдельных признаках и ее закономерности определяются закономерностями этих изменений, т. е. изменений наследственной субстанции (возникающих под влиянием случайных воздействий факторов внешней среды и в дальнейшем ортогенетически нарастающих). Естественный отбор особей имеет дело с уже готовыми формами, развивающимися независимо от этого отбора (на основе нарушения равновесия детерминантов и при участии «зачаткового отбора»). Роль движущего фактора эволюции переносится с дарвиновского естественного отбора на процессы, протекающие в наследственном веществе. Естественный отбор рассматривается как фактор, уничтожающий негодные формы, а не как творческий принцип эволюции. Как видим, концепция А. Вейсмана довольно целостная, но явно механистическая. Неодарвинизм не есть дарвинизм.

Сказанное о неодарвинизме можно свести к следующему: Вейсман распространил принцип отбора за пределы его применимости и при этом неизбежно извратил его. Через гипотезу зачаткового отбора он пришел к признанию своеобразного эктогенеза и ортогенеза. Роль движущих факторов эволюции перешла к этим процессам (влияние среды и внутренние процессы в наследственной субстанции). Естественному отбору Дарвина отводится лишь роль браковщика.

В связи с мозаичной теорией индивидуального развития и признанием автономных жизненных единиц разного порядка стоит и признание независимости наследственных изменений отдельных признаков.

Эти представления имели в свое время большое прогрессивное значение. Представление о независимости наследственного вещества, о его дробимости и о его стойкости были утрированы в дальнейшем развитии генетики, но они заключали здоровое ядро, которое сильно помогло в изучении законов наследственности.

Представление об организме как о мозаике самостоятельных признаков и свойств, определяемых независимыми друг от друга наследственными единицами, оказалось также в высшей степени плодотворной рабочей гипотезой. Вспомним, что законы Менделя только и могли быть установлены благодаря тому, что все внимание

исследователя было сосредоточено на отдельных резко выраженных признаках. Огромные успехи всего первого этапа развития генетики обусловлены этой концепцией Вейсмана, воспринятой и обостренной Г. де Фризом и позднейшими генетиками.

Поэтому, если мы даем быть может и суровую оценку теоретическим представлениям А. Вейсмана, мы не должны забывать его крупного положительного значения в исторической перспективе, на известном, и очень недавнем для нас, этапе развития биологии. Взгляды Вейсмана легли в основу новой науки — генетики. Не удивительно, что эти воззрения представляются нам в настоящее время очень грубой схемой, оказавшейся во многом неверной. История всякой науки всегда связана с ломкой устаревших представлений, по мере накопления новых фактов, не укладывающихся в рамки первоначальных гипотез.

Мутационизм

Основатель мутационной теории ботаник Гуго де Фриз по своим взглядам близко примыкает к А. Вейсману. Вместе с тем он, однако, уже вполне сознательно противопоставляет свою теорию учению Дарвина. Подобно Вейсману де Фриз принимает, что организм характеризуется всегда комплексом резко обособленных наследственных свойств. Однако, Вейсман предполагал, что преобразования этих наследственных свойств совершаются постепенно в силу влияния внешних факторов на наследственное вещество и его детерминанты и в силу зачаткового отбора последних. Между тем Г. де Фриз постулирует внезапные скачкообразные изменения, которые возникают независимо от влияния среды и сразу оказываются вполне стойкими. Скачкообразные изменения в отдельных свойствах организма или мутации приводят сразу к образованию новых элементарных видов.

Представления де Фриза сложились под влиянием его наблюдений над культурами энотеры (ослинника Ламарка — Oenothera lamarkiana), взятой с заброшенного картофельного поля в окрестностях Амстердама. Это растение было вывезено из Америки и распространилось в Европе. Происхождение его однако неясно, так как в Америке такого растения в дикой форме не найдено. По новейшим данным оно является результатом межвидовой гибридизации.

Де Фриз культивировал энотеру в своем опытном саду в течение многих лет в большом числе особей. Среди многих экземпляров типичного вида он время от времени находил отдельные особи, резко отличающиеся от исходной формы (рис. 102). Некоторые отличались по своим общим размерам, как гигантская Oenothera gigas или карликовая Oe. nanella, другие отличались по форме листьев — Oe. lata или по окраске жилок на листьях — Oe. rubrinervis или по каким-либо иным признакам. Самое замечательное во всем этом то, что эти новые формы вполне стойко передавали свои особенности по наследству.

Г. де Фриз обобщил эти данные, придав им универсальное значение и построил свою известную мутационную теорию. Отношение этой теории к теории естественного отбора ясно из следующих цитат:

«Выйдя из материнского вида, новые виды тотчас становятся неизменными. Для этого не требуется ряда поколений, никакой борьбы за существование, никакого устранения неприспособленных, никакого подбора».

Де Фриз говорит, следовательно, о внезапном возникновении новых форм (независимо от внешней среды и независимо от естественного отбора). Возникшая новая форма оказывается сразу неизменной (вплоть до нового проявления творческой деятельности, создающей новые мутации). Роль естественного отбора состоит лишь в уничтожении менее удачных форм.

Каждый вид является по де Фризу замкнутой в себе единицей, он имеет свое начало и свой конец:

«Даже в глубокой старости отдельный вид является таким же, каким он был в своей ранней юности».

По де Фризу его теория «объединяет, следовательно, положение о неизменности вида с теорией его общего происхождения. Виды относятся к первоначальной форме своих родов, как дети к родителям».

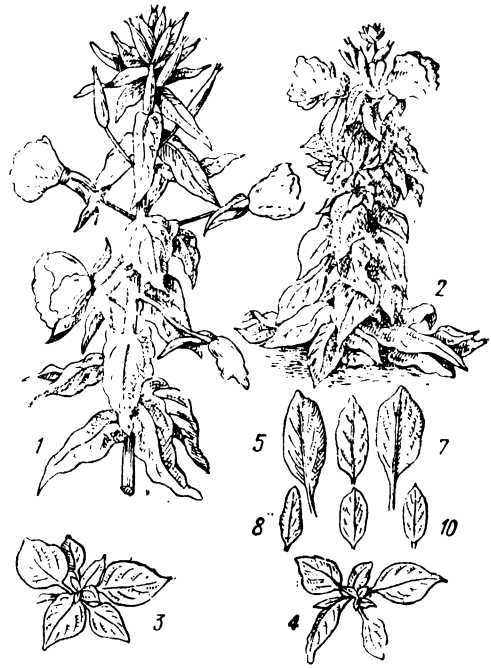


Рис. 102. Мутации энотеры (Oenothera lamarkiana), послужившие де Фризу для создания мутационной теории.

1 — верхушка нормального растения; *2* — карликовая мутация; *3, 4* — листья нормального растения; *5—10* — листья различных мутаций.

Представление о неизменности видов де Фриз объединяет с представлением об их составе из отдельных, друг от друга независимых свойств или признаков: «Особенности организма слагаются из резко отличающихся друг от друга единиц...», «... переходы... так же мало возможны между этими единицами, как между молекулами».

Таким образом, в мутационной теории все внимание сосредоточивается на внезапных наследственных изменениях — мутациях, якобы дающих сразу законченные новые формы. Значение естественного отбора снижается еще более чем у Вейсмана, и вместе с тем яснее становится различие между пониманием отбора у Дарвина и у неодарвинистов.

В теории Дарвина борьба за существование и естественный отбор протекают между особями одного вида, различающимися многочисленными наследственными и ненаследственными уклонениями и через это происходит постепенное формирование новых групп (подвидов, видов) и общее увеличение разнообразия органических форм (видов).

Сказанное можно пояснить буквенной схемой (рис. 103, *I*).

Отбор приводит к увеличению разнообразия видов: из вида *A* в процессе эволюции возникают виды *B*, *C*, *D*.

В мутационной теории де Фриза новые формы возникают путем мутаций. Борьба за существование и естественный отбор протекают между новыми формами (элементарными видами), т. е. группами особей. Следовательно отбор приводит к уменьшению числа групп (видов), т. е. к уменьшению разнообразия органических форм.

Это можно пояснить следующей схемой (рис. 103, *II*):

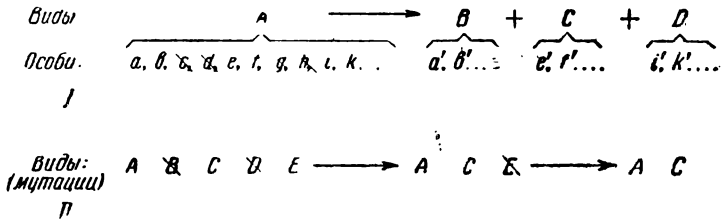


Рис. 103. Схема, поясняющая механизм действия естественного отбора особей, ведущего по Дарвину к образованию новых форм (*I*) и естественного отбора мутаций, ведущего по представлениям неодарвинистов к уменьшению числа форм, создаваемых в процессе мутирования (*II*).

Отбор приводит здесь к уменьшению числа форм (видов). Из элементарных видов *A*, *B*, *C*, *D*, *E* в борьбе за существование выживают и размножаются лишь некоторые виды *A*, *C*.

Генетика

Развившаяся в нынешнем столетии генетика восприняла взгляды де Фриза и перенесла его представления о неизменности видовых признаков на наследственную субстанцию. Вейсман говорил лишь о стойкости зачатковой плазмы и детерминантов, а не об их неизменяемости (хотя мыслил себе лишь количественные их изменения). Генетики стали говорить о неизменяемости генов, т. е. обособленных единиц наследственной субстанции. В пользу таких представлений говорили как-будто экспериментальные данные.

Эксперименты скрещивания (начатые Менделем и повторенные де-Фризом, Чермаком, Корренсом и многими другими) показали действительно удивительную стойкость наследственных признаков. При скрещивании особей, различающихся парой контрастирующих

признаков, в первом поколении получается однородное поколение с промежуточным или, чаще, с почти полным выражением одного из этих родительских признаков (доминирование). При скрещивании таких гибридов между собой в следующих поколениях происходит регулярное выщепление известного числа особей, обнаруживающих, повидимому, в совершенно чистом виде признаки одной и другой исходных форм. Таким образом те признаки, которые у гибрида казались поглощенными (рецессивные признаки), в самом деле передавались следующим поколениям в совершенно неизмененном виде.

Наследственные факторы, определяющие их развитие, находились, очевидно, у гибрида в скрытом состоянии. Они могут в таком скрытом виде передаваться неопределенно долго из поколения в поколение, но при соответствующих условиях, при соединении в одной особи двух таких рецессивных факторов, они все же появляются вновь в полном своем выражении.

Мы не будем напоминать здесь всех фактов менделевского наследования, но отметим лишь наиболее для нас существенное. Прежде всего обратим внимание на отсутствие поглощения наследственных признаков и свойств при скрещивании с отличающимися по этим признакам особями. Этим самым отпадает возражение, выдвинутое в свое время Дженкином против теории Дарвина (на что обратил особое внимание К. А. Тимирязев). Затем отметим факты свободного комбинирования многих признаков, что позволило вывести заключение о существовании и свободном комбинировании самостоятельных наследственных единиц — генов. Наконец, отметим неизменяемость рецессивного признака в ряду поколений в гетерозиготных (гибридных) особях, т. е. отсутствие влияния доминирующего признака, несмотря на его преобладание и полную реализацию в течение многих поколений. Это дало целый ряд дополнительных фактов, говорящих против положений ламаркизма и имело в свое время огромное значение.

Правила менделевского наследования бесспорно являются выражением биологической закономерности и мы даже знаем цитологические основы этой закономерности. Они состоят в разделении материальных элементов — хромосом по половым клеткам, образующимся правильными четверками. В каждой четверке две половые клетки получают одну из двух гомологичных хромосом (например — отцовскую), а две другие клетки — другую (например — материнскую). Это и есть материальная основа биологической закономерности расщепления признаков. Она была выражена еще Г. Менделем в его гипотезе «чистоты» гамет. Иногда говорят, что правила менделевского наследования выражают лишь статистическую закономерность. Это не совсем верно. Статистической являются лишь закономерность случайной встречи яйца со сперматозоидом. В некоторых случаях эта встреча может оказаться и не случайной, а избирательной. Тогда числовые соотношения будут иными чем в опытах Менделя, однако это не затронет самой сущности указанной закономерности (чистоты гамет и расщепления признаков).

Однако генетика выступила не только против ламаркизма. Она отошла и от дарвинизма и пыталась создать свою концепцию эволюции, опираясь на экспериментальные данные и, в значительной мере, на теоретические воззрения Вейсмана и Г. де Фриза.

После установления основ современной генетики в виде менделизма, шведский ученый Иоганнсен задался целью подвергнуть теорию естественного отбора экспериментальной проверке. Оказалось, что в популяции самоопыляющегося растения (бобы) искусственный отбор ведет к выделению чистых линий, которые в дальнейшем остаются постоянными. В пределах чистых линий отбор оказывается бессильным. Эти факты были, по недоразумению, истолкованы как противоречащие теории естественного отбора, хотя Дарвин сам подчеркивал, что естественный отбор, конечно, не создает новых изменений, а лишь накапливает их. В природе чистых линий нет и отбор действует всегда в более или менее гетерогенных популяциях, обладающих огромным размахом всевозможных индивидуальных особенностей. В этом случае естественный отбор имеет почти неограниченное поле действия.

Представление о неизменяемости признаков между двумя мутациями было распространено на наследственные факторы. Некоторые факты были истолкованы даже как доказательства полной неизменяемости генов. Дело в том, что обычное наличие ярко контрастирующих пар признаков (аллеломорфов), из которых при скрещивании один выявляется как доминирующий, а другой как рецессивный, давало, казалось, возможность говорить о присутствии или отсутствии определенного наследственного фактора. Так как мутации были известны вначале все только рецессивные, то их возникновение стали объяснять выпадением наследственного фактора. Сама рецессивность как-будто бы лучше всего объяснялась отсутствием гена. По этой концепции, развитой английским биологом Бэтсоном, гены действительно совершенно неизменны. Они могут лишь выпадать, и это проявляется тогда как мутация. На основе этой концепции была развита странная теория «эволюции на основе гибридизации», которая пыталась объяснить всю эволюцию перекомбинированием неизменных генов в процессе скрещиваний (Лотси).

Однако в течение дальнейших исследований изменяемость генов была доказана, так как были найдены не только пары контрастирующих признаков, но и явления множественного аллеломорфизма со ступенчатым переходом от одного аллеломорфа к другому. При этом выяснилась и относительность доминирования, так как любой промежуточный член ряда оказывается рецессивным по отношению к высшему и в то же время доминантным по отношению к каждому низшему члену ряда. Очевидно один и тот же ген не может быть в одно и то же время присутствующим и отсутствующим. Доказано, что рецессивность, как и доминантность вообще не бывают абсолютными и при различных условиях развития могут смещаться, так что некоторые рецессивные признаки в известных условиях могут стать доминантными. Были найдены и прогрессивные и хотя бы частично

доминантные мутации. И, наконец, было доказано существование возвратных мутаций. Между тем выпавший ген очевидно не может возродиться в результате мутации. Таким образом гипотеза присутствия и отсутствия генов, а также предположение о их неизменяемости были опровергнуты.

Установление факта изменяемости генов заставило с тем большим вниманием отнестись к мутациям, как к ее внешним выражениям. Воспринятая от А. Вейсмана и Г. де Фриза переоценка значения отдельных наследственных изменений (т. е. мутаций) не только не была отброшена, но, наоборот, еще более подчеркнута. Держалось представление о том, что отдельная мутация, т. е. результат случайного изменения наследственного вещества, может сразу приобрести значение новой вполне жизнеспособной формы, еще лучше приспособленной к окружающим условиям, чем исходная форма. Предполагалось, что один приспособительный признак и даже такой сложный комплекс как целый организм, может сразу, в результате одной мутации, преобразоваться в другой приспособительный признак или комплекс (организм).

Таким образом возникла теория преадаптации (Кено), как логическое завершение неодарвинизма и мутационизма, которое и до сих пор упорно держится в генетике, даже среди биологов, искренне считающих себя дарвинистами. «Преадаптация» означает предварительное приспособление. У Дарвина приспособление есть результат эволюции, т. е. результат накопления малых изменений через посредство естественного отбора, который таким образом создает новые формы из неопределенных, случайных вариаций (малых мутаций). По теории же преадаптации приспособление само есть результат случайной мутации и условие для дальнейшей жизни и эволюции новой формы. Ценность теории Дарвина именно в том, что он дал нам научное объяснение развития приспособительных структур и функций организма. По теории преадаптации само приспособление есть результат слепого случая.

Мы не можем полностью отрицать возможности случайного возникновения отдельных благоприятных изменений для наиболее простых случаев и в особенности для регрессивной эволюции. Так, например, редукция крыльев у островных насекомых очевидно строилась на основе накопления мутаций с недоразвитыми крыльями. Такие мутации хорошо известны для мухи-дрозофилы и в данном случае понятно, что каждая мутация могла дать преимущество в условиях островной жизни, так как особи с дефектными крыльями не летали и не уносились ветром в море.

Точно так же можно себе представить, что недоразвитие глаза может оказаться благоприятной мутацией для роющего животного, ведущего вполне подземный образ жизни. Наконец, возможно, что и случайный альбинизм может иногда дать известные преимущества в условиях полярной жизни. Однако и в этом случае уже приходится сделать оговорку. Альбиносы обладают, как правило, ослабленным зрением и пониженной жизнеспособностью. Поэтому, дикие живот-

ные, обладающие белой окраской, не являются альбиносами и, очевидно, приобрели свою окраску не в результате одной простой мутации.

Если уже при рассмотрении регрессивных изменений приходится делать оговорки, то еще гораздо сложнее обстоит дело в случае прогрессивной эволюции. В этом случае приходится считаться с совершенной невероятностью случайного совпадения нескольких благоприятных (т. е. весьма редких) мутаций, которые все вместе делают организм более приспособленным к жизни в каких-либо новых условиях.

Допустим, что, как говорят преадаптационисты, пещерные животные не потому слепы, что живут в пещерах, а живут в пещерах потому, что они слепы. Однако, пещерные животные обладают и другими характерными признаками, например, отсутствием окраски и, в особенности, развитием других органов чувств, до известной степени заменяющих им зрение. Если в пещеру переселились случайно ослепшие животные, то почему они лишились пигмента и почему у них развились органы осязания и обоняния, как-будто в виде компенсации за отсутствие глаз. Если редукция глаз обусловлена одной случайной мутацией (и это сомнительно!), то прогрессивное развитие органов осязания во всяком случае не случайно и произошло не «предварительно», а в самой пещере, как специальное приспособление к условиям жизни в темноте. Это указывает на тот путь эволюции, который вскрыт теорией Дарвина.



Рис. 104. Хамелеон.

Представитель специализированного организма, вполне приспособленного к различным сторонам весьма узкой среды обитания (ловля насекомых на тонких ветвях деревьев).

Возьмем более сложный пример. Хамелеон превосходно приспособлен к жизни на тонких ветвях деревьев (рис. 104). Это сказывается на всей его организации. Уже окраска его довольно сложная — в коже имеются различные, определенным образом расположенные, крупные хроматофоры с многочисленными отростками, связанные с нервной системой, через посредство которой окраска животного может рефлекторно изменяться, в зависимости от цвета окружающей среды. Этот сложный механизм не мог предсуществовать до того, как животное поселилось в листве деревьев, а мог лишь выработаться в долгом процессе эволюции в данной среде (преобладающие тона окраски — зеленые). То же самое касается и хватательных лап хамелеона. Длинные конечности хамелеонов снабжены лапами в виде клещей, приспособленных к обхватыванию ветвей (при этом

противопоставлены не один первый палец всем другим, как у большинства лазающих животных, а первые три пальца двум последним в передней конечности и первые два пальца трем последним — в задней). Если учесть еще соответствующие преобразования в мускулатуре, то мы должны будем признать, что это очень сложное приспособление к передвижению исключительно по тонким ветвям деревьев. Ни в каких других условиях такие конечности не пригодны и конечно такое строение не могло возникнуть в результате простой мутации. Почти то же самое надо сказать и о цепком хвосте хамелеона, который закручивается своим концом вокруг ветки. Чрезвычайно длинный язык с необычайной быстротой выбрасывается (как бы стреляет) на расстояние до 20 *см*, что превышает длину всего тела и дает возможность захватывать насекомых, сидящих на листьях. Конец языка расширен и снабжен железами, выделяющими клейкую жидкость. Животное не заметно в своей естественной обстановке благодаря защитной окраске, движения его чрезвычайно плавны, и это позволяет ему совершенно незаметно приближаться к добыче. Тому же способствует еще удивительное устройство органов зрения. Большие глаза сильно выступают из орбит и могут очень свободно вращаться. Движения обоих глаз независимы друг от друга, так что хамелеон свободно может смотреть одним глазом прямо вперед, а другим глазом — прямо назад, или одним глазом вверх, а другим — вниз. В основе этого лежит также ряд сложных преобразований, в которых можно видеть лишь приспособление к данной частной обстановке, но ни в коем случае не результат простой мутации.

Допустим самое невероятное — что глаза и язык преобразовались еще до перехода в данную среду (оставим пока в стороне то, что тогда это все же были бы приспособления для ловли насекомых, хотя бы на стволах деревьев или даже на земле, но не индифферентные мутации, как предполагает теория преадаптации). Тогда мы должны будем все же допустить, что цепкий хвост, хватательные лапы, пригодные только на тонких ветвях, общая плавность движений, при которых избегается сотрясение ветвей (что могло бы спугнуть насекомых), изменяемость окраски и т. п. — все это должно было бы развиться именно в данной среде, т. е. путем последующего приспособления, как это предполагает теория Дарвина. Если же быть последовательным и проводить теорию преадаптации до конца, то мы неизбежно приходим к признанию чуда — к допущению возможности чудесного совпадения невероятного числа подходящих мутаций по целому ряду органов (в сущности по всему организму).

Теория преадаптации предполагает, что в силу внутренних причин (автогенез) могут возникнуть сразу сложные целостные изменения (мутации), которые случайно оказываются приспособительными к некоторой новой среде. Такое «объяснение» сводит на-нет все достижения дарвиновской теории эволюции. Проблема целесообразности, блестяще разрешенная Дарвином, вновь уходит в область чудесного.

Таким образом неодарвинизм, последовательно развивавшийся на основе представлений Вейсмана, де Фриза, и первых генетиков, пришел к полному отрицанию теории Дарвина и вместе с тем вернул науку назад к почти додарвиновским теоретическим представлениям. Вместо научной материалистической концепции в буржуазной науке господствует вера в таинственные внутренние причины, которые независимо от среды управляют эволюцией организмов.

Только в последние годы начинается плодотворная деятельность группы советских, английских и американских генетиков-дарвинистов, которые пытаются при помощи новых экспериментальных методов изучения структуры популяций, с применением математических средств контроля, проникнуть глубже в те элементарные процессы, с которых начинается образование новых форм (видов). Результаты этих исследований даются в дальнейшем изложении.

2. ВНУТРИВИДОВАЯ ИЗМЕНЧИВОСТЬ И ЕЕ ФОРМЫ

«Почти каждая часть органического существа так прекрасно прилажена к сложным условиям его жизни, что кажется столь же невероятным, что она внезапно возникла такой совершенной, как невероятно предположение, чтобы какой-нибудь сложный механизм был изобретен человеком прямо в своей самой совершенной форме».

«Многочисленные незначительные различия, появляющиеся в потомстве, несомненно или предположительно происходящем от обоих родителей, и наблюдаемые у особей одного и того же вида, обитающих в одной и той же ограниченной местности, могут быть названы индивидуальными»... Эти индивидуальные отличия крайне для нас важны, так как они часто наследственны».

Ч. Дарвин

ИЗМЕНЧИВОСТЬ И НАСЛЕДСТВЕННОСТЬ

В эволюции организмов находит свое выражение преемственность органических форм в процессе исторического развития всего органического мира. Процесс эволюции покоится по Дарвину на некоторых основных свойствах живых организмов, которые следует рассматривать как предпосылки его теории: наследственность и изменчивость являются этой основой эволюции.

Наследственность есть выражение преемственности органических форм в процессе размножения, при котором в потомстве возобновляются (т. е. заново развиваются) сходные структуры и функции.

Изменчивость есть выражение преемственности органических форм в процессе размножения, при котором в потомстве появляются (т. е. развиваются) несходные структуры и функции.

Связь между наследственностью и изменчивостью совершенно ясна — оба явления выражают различные стороны преемственности

в процессе размножения, именно сходство и несходство потомства с исходными формами (причем под исходными формами разумеются не только родительские, так как в наследовании может проявиться сходство не с родителями, а с более или менее далекими предками).

Сходство выражает известную устойчивость органических форм в ряду поколений, а несходство выражает их способность к преобразованию.

Так как всякое сходство познается только путем оценки различий, т. е. несходств, то и законы наследственности познаются через изучение закономерностей в процессах изменчивости, т. е. путем анализа форм последней и их роли в нарушениях сходства между родителями и их потомством.

Этот анализ явлений изменчивости показал, что

1) некоторые различия повторяются закономерно лишь в связи с известными условиями внешней среды, т. е. имеют характер непосредственной и определенной реакции организма на изменение некоторого внешнего фактора, например, температуры, влажности, освещения, питания; такие различия, по сравнению с исходной формой, мы называем м о д и ф и к а ц и я м и;

2) другие различия повторяются закономерно у определенной части особей даже и в том случае, если условия внешней среды оказываются совершенно одинаковыми для всех сравниваемых особей. Такие различия мы признаем наследственными. Анализ закономерностей их передачи потомству и привел к раскрытию законов наследственности.

Таким образом законы наследственности, с одной стороны, выражают повторения, т. е. неизменность форм в ряду поколений, но, с другой стороны, выражают и закономерности в передаче изменений (различий) от родителей к потомкам.

Сами эти различия могут иметь своим источником гибридизацию, т. е. скрещивание двух несходных особей; тогда мы говорим о к о м б и н а ц и я х.

Либо эти различия возникли заново в потомстве особей, никогда не имевших таких свойств; тогда мы говорим о м у т а ц и я х.

Естественно, что для эволюционной теории наиболее интересна именно эта последняя категория наследственных изменений, которые мы называем мутациями, так как только в них мы имеем в о з н и к н о в е н и е н о в ы х с в о й с т в организма, а для эволюции, как для всякого подлинного развития, характерно именно новообразование, а не простое повторение и перекомбинирование.

Это отмечалось и Дарвином, хотя он употреблял другую терминологию. Дарвин различал изменчивость — определенную и неопределенную.

1. О п р е д е л е н н а я и з м е н ч и в о с т ь означает различия, связанные с изменениями в факторах внешней среды, при которых все особи данного вида, попавшие в сферу измененной среды, изменяются сходным образом. Мы имеем перед собой определенную, т. е. х а р а к т е р н у ю д л я д а н н о г о в и д а,

реакцию организма на изменения внешней среды. По современной терминологии это в основном соответствует *модификации*. Надо сказать, что термин Дарвина гораздо лучше выражает характер изменений, чем индиферентный, ничего не говорящий термин — модификации. Этого рода изменчивости Дарвин придает второстепенное, т. е. во всяком случае *подчиненное* значение в процессе эволюции.

2. *Неопределенная изменчивость* означает по Дарвину изменения, лишь косвенно связанные с изменениями внешней среды. Он предполагает существование реакций, осуществляемых через половую систему. Но это реакции не прямые и, в виду их сложности, пока не воспроизводимые по произволу. Каждая особь реагирует по-своему. Специфика реакции определяется главным образом индивидуальными свойствами данной особи. Эти изменения, как правило, наследственны. Ясно, что это в основном те изменения, которые мы теперь называем *мутациями*. Однако частично сюда входили и их комбинации и связанные с ними неприспособительные модификации. В природном материале мы практически всегда имеем дело с неопределенными индивидуальными различиями. Нужно признать, что даже в том случае, если полностью приравнивать дарвиновские неопределенные вариации современным мутациям, терминология Дарвина все же гораздо выразительнее. Неопределенность реакции, вместе с наследственностью изменения, являются наилучшими характеристиками мутаций. Между тем термин — мутация (изменение) не выражает ни того ни другого.

Дарвиновские определения основных форм изменчивости являются наиболее удачными из всех существующих определений, так как даже современное определение модификаций и мутаций как ненаследственных и наследственных изменений лишено достаточной ясности и давало повод для многих недоразумений.

Термины «*наследственная*» и «*ненаследственная*» *изменчивость* часто понимаются неправильно. Дело в том, что уже сама определенность реакции всех особей данного вида на известные изменения в факторах внешней среды показывает, что характер реакции определяется специфическими особенностями данного организма, т. е. наследственными его свойствами. Организм иной наследственной конституции реагирует иначе. Способность к определенным реакциям является таким же наследственным свойством как и любой иной признак, характеризующий известный организм. А так как любой признак организма есть результат развития и может рассматриваться как конечное звено в цепи известных (морфогенетических) реакций развивающегося организма, то ясно, что любая модификация отличается от «нормы», если о таковой вообще говорить, лишь тем, что данная особь развивалась при не совсем обычных условиях внешней среды.

Строение любого организма определяется наследственной способностью к известным реакциям на определенных стадиях развития, в данных условиях внешней среды. В этом отношении и результаты

этих реакций, т. е. признаки любого модификанта (т. е. модифицированной особи) являются наследственными в такой же мере, как наследственны и признаки любой нормальной особи. Это — различные выражения свойств, уже приобретенные в процессе эволюции. Для выявления модификаций требуются лишь некоторые менее обычные условия внешней среды. В этом смысле вполне понятно замечание Дарвина: «Быть может самая верная точка зрения на этот предмет заключалась бы в том, чтобы считать наследование каждого признака правилом, а ненаследование — исключением». Правильность этого замечания легко установить при условии развития всех подопытных особей в одинаковой среде. В таком случае «ненаследование» было бы отмечено только в случае возникновения новой мутации, меняющей формы реагирования организма. Однако, во избежание недоразумений лучше вообще не говорить о наследовании признаков организма. Определенно можно говорить лишь о наследовании свойств в смысле способности к известным реакциям во время развития организма. Каждая стадия развития определенного организма характеризуется своими нормами реакции на известные факторы внешней среды. Наследственны, следовательно, лишь «нормы реакций».

Однако различия между модификантом и «нормальной» особью или между различными модификантами определяются не наследственными признаками этих особей (они ведь одинаковы, если мы оперируем с генетически однородным материалом), а тем, что эти особи развивались в разных условиях внешней среды (при разной температуре, влажности, питании и т. д.). А потому эти изменения в процессах развития особи (модификации) и эти различия в конечном их результате — в признаках особей (модификантов), называются ненаследственными. Только в этом смысле модификации (т. е. изменения) ненаследственны, хотя конкретные свойства каждого модификанта, т. е. отдельной особи, вполне наследственны.

ИЗМЕНЧИВОСТЬ ОНТОГЕНЕТИЧЕСКАЯ И ФИЛОГЕНЕТИЧЕСКАЯ

Модификации получают свое выражение в процессе онтогенеза, т. е. индивидуального развития, в прямой зависимости от условий данного онтогенеза. Эти изменения ограничиваются только тем онтогенезом, который протекал в необходимых для этого условиях. Если следующий онтогенез, особи ближайшего поколения, будет протекать в иных условиях, то предыдущая модификация не повторится, а разовьется иная модификация, характерная для этих новых условий. Таким образом, конкретная модификация ограничивается всегда одним онтогенезом. Поэтому можно модификационную изменчивость называть также онтогенетической.

Мутации, возникнув как «неопределенное» изменение, получают свое выражение также в процессе онтогенеза, но повторяются в сход-

ной форме и у потомства, иногда даже при наличии некоторых различий в условиях среды. Мутация может в благоприятных условиях сохраняться в длинном ряду поколений и дать начало целой цепи измененных организмов. Комбинированием таких изменений создаются новые подвиды, виды и т. д. Поэтому можно мутационную изменчивость называть также филогенетической.

Мутация есть процесс возникновения нового изменения, которое может быть включено (через естественный отбор) в филогенез и дать начало новому постоянному свойству организма (реакции, признаку).

Все другие определения различных форм изменчивости менее удачны. Ю. Филипченко, например, говорил об индивидуальных вариациях, понимая под ними модификации, как изменения ограничивающиеся особью, и о групповых вариациях или мутациях, так как последние через процесс размножения могут перейти на целую группу, именно на потомство измененной особи, и, в случае успеха в борьбе за существование, дать начало новой форме. При этой терминологии имеется расхождение с некоторыми определениями Дарвина, который, называл как раз неопределенные наследственные изменения также индивидуальными, так как они возникают у отдельных особей, а модификационные — массовыми, так как они захватывают нередко сразу массу особей. Следовательно сходные термины употреблялись в противоположном смысле, что, конечно, крайне нежелательно. Кроме того, в представлениях Ю. Филипченко о групповой изменчивости ясно отражается характерная для неодарвинизма переоценка значения отдельной мутации и отрицание творческой роли естественного отбора. Следовательно этих терминов употреблять не надо.

А. Мутации

Мутационная, наследственная или филогенетическая изменчивость выражается появлением новых свойств организма, возникающих время от времени как неопределенная реакция клеток (в частности— половых клеток) на изменение физиологического их состояния, связанное с необычными условиями среды. Мутация — процесс и результат изменения, отличающего отдельных особей от остальных особей той же чистой линии или генетически однородной культуры при воспитании тех и других в строго одинаковых условиях. Эти отличия проявляются и у потомства мутантов при развитии в тех же условиях, в каких развивается сравниваемая исходная форма, породившая данную мутацию.

Типичные мутации известны уже давно, и еще Дарвин ссылается на исторически зафиксированные случаи внезапного появления новых форм, которые сразу оказывались наследственно стойкими.

Такова остролистная мутация чистотела, появившаяся в 1590 г. в саду аптекаря Шпренгера (рис. 105). Эта мутация культивируется без заметного изменения и в настоящее время в некоторых ботани-

ческих садах. Таково же значение мутации земляники с простыми яйцевидными листьями, найденной ботаником Дюшеном в 1761 г. и также культивируемой дальше в некоторых садах. В 1791 г. на одной американской ферме недалеко от Бостона родилась коротконогая овца, которая стала родоначальницей анконской породы, культивировавшейся одно время из хозяйственных соображений (они не могли перескакивать через сравнительно низкие ограды). Недавно такая же мутация возникла вновь. Известны и более ценные мутации, которые были использованы для выведения новых пород животных и сортов растений. Так получена порода крупного рогатого скота «Niatta» с бульдогообразной мордой, в результате простой мутации, возникшей в Парагвае. Результатом мутации явилась и мошамская порода мериносов с длинной шелковистой шерстью (рис. 106). Таким же путем возникли сорта винограда, апельсинов и мандаринов без косточек или махровые цветы различных садовых растений.

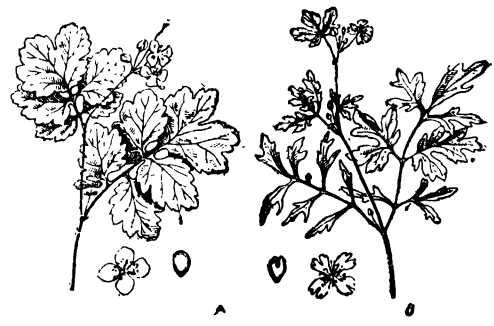


Рис. 105. Мутация чистотела (Chelidonium majus) с рассеченными листьями.

A — нормальное растение; *B* — Mutatio laciniatum.

Известно и много других мутаций: кривоногость собак, однокопытность свиньи, безрогость коров, коз и овец, четырехрогость коз, бесхвостость собак, кошек и мышей, бульдогообразные морды собак, бесшерстость собак, пятипалость кур, оперенность ног у кур

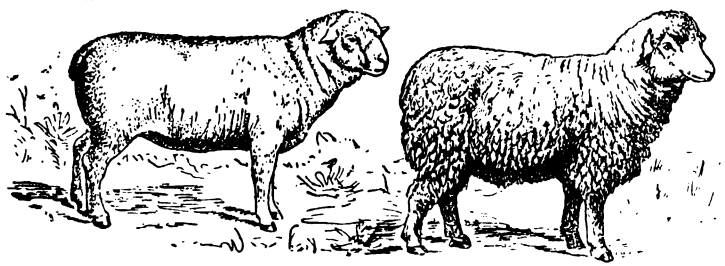


Рис. 106. Меринос и возникшая из него в результате мутации длинношерстая мошамская порода овец. Из Гольдшмидта.

и голубей, хохлы на голове у кур и голубей, короткопалость человека, сростнопалость и мн. др.

Систематическое изучение мутаций у определенных видов организмов привело к открытию огромного их разнообразия. Из растительных объектов наиболее полно изучены мутации у львиного зева, отчасти и у кукурузы, у хлопка, у пшениц и у других сельскохозяй-

ственных культур. Из животных объектов с исключительной полнотой изучены мутации плодовой мушки — дрозофилы (Drosophila

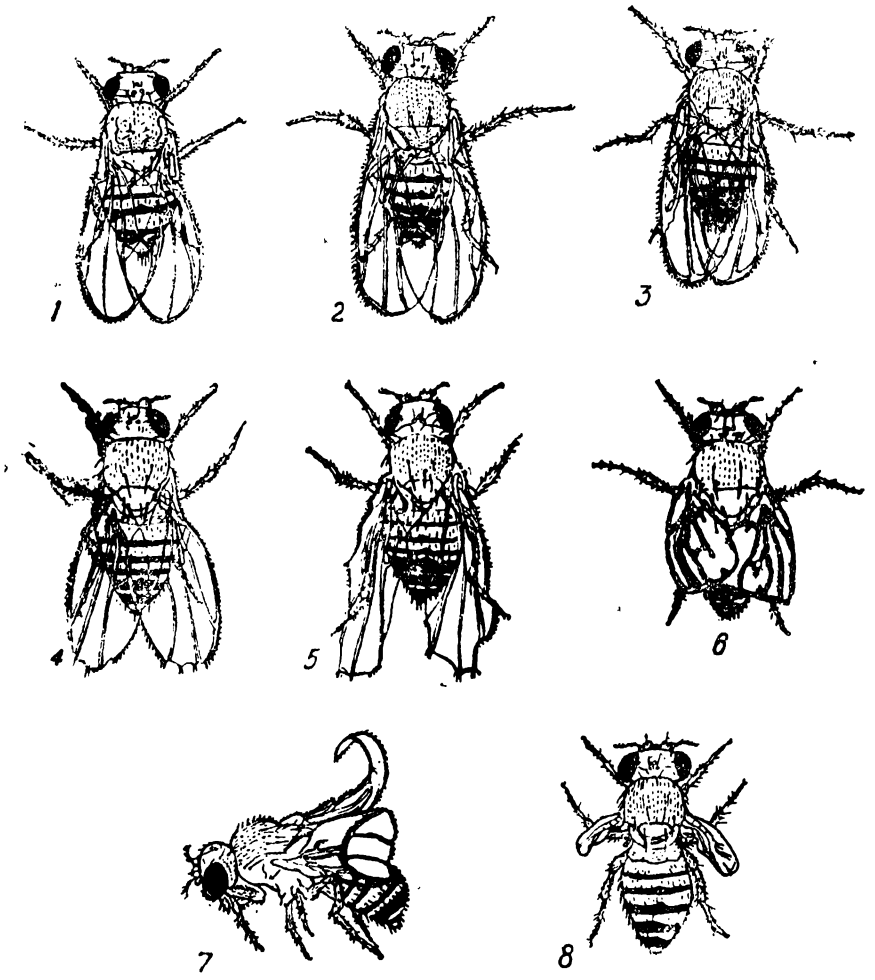


Рис. 107. Мутации плодовой мушки Drosophila melanogaster (D. ampelophila). *1* — vortex ♀; *2* — hairy ♀; *3* — Delta ♂; *4* — Notch ♀; *5* — Beaded ♀; *6* — rudimentary ♀; *7* — curled ♀; *8* — vestigial ♀. Из Циммермана.

melanogaster, рис. 107, и близкие виды). Довольно хорошо изучены также мутации у кур, кролика, морской свинки, домашней мыши.

Материальные основы мутаций

Итак, все новое создается только в процессе мутирования, т. е. в результате изменения наследственной основы организации (ее «нормы» реакций). Как отмечал еще Дарвин, ненаследственные

изменения не играют существенной роли в эволюции. Они могут иметь лишь подчиненное значение.

Какова же основа наследственной изменчивости? Очевидно, поскольку организм развивается из оплодотворенной яйцеклетки, в основе наследственных изменений лежат изменения в самих половых клетках. Следовательно, должна быть и какая-то материальная база этих изменений половых клеток. Если некоторые исследователи говорят, что изменяется вся клетка в целом, то это бесспорно правильно. Однако неправильно было бы, если бы мы на этом основании отказывались от анализа. Ведь половая клетка дифференцирована, и притом мужская и женская половые клетки — по-разному. Естественно ожидать, что части дифференцированного целого несут различные функции и играют различную роль при возникновении наследственных изменений.

У нас имеется множество данных, показывающих одинаковую в общем (за редкими исключениями) роль мужской и женской половой клетки в передаче свойств организма по наследству. Это намечает путь к оценке значения дифференцированных частей клетки в этой передаче. Так как сперматозоид вносит при оплодотворении яйца лишь ничтожную массу плазмы, но совершенно полноценное ядро, то естественно главное внимание исследователей было обращено именно на ядро.

Специфичность числа хромосом для каждого вида животных или растений, их равное, продольное расщепление в процессе митотического деления клетки, редукция их числа при созревании половых клеток и восстановление диплоидного числа хромосом при оплодотворении, заставили обратить основное внимание на эти существеннейшие элементы ядра. Наконец, явная роль хромосом в определении пола у раздельнополых организмов и новейшие исследования, показавшие бесспорную связь между изменением числа хромосом, или нарушением их строения, с изменением нормального развития и строения организма, т. е. возникновением мутаций, заставили смотреть на хромосомы как на индивидуализированные части ядра, наиболее ответственные за передачу свойств организма по наследству. В хромосомах стали видеть специфических носителей этих наследственных свойств организма. В этом выводе, однако, генетика доходила до метафизического отрыва хромосом, как единственной наследственной основы, от остальной части клетки.

Мы должны подчеркнуть, что единственным реальным носителем наследственных свойств организма является вся половая клетка в целом. Хромосомы и их отдельные части (так как и хромосомы дифференцированы), однако, особо ответственны за специфическое течение процессов развития, ведущих при самом активном участии плазмы к образованию нового организма со всеми его характерными свойствами.

Неправильно было бы сказать, что за одни процессы развития ответственна плазма, а за другие — хромосомы, или, что известные части хромосомы контролируют развитие определенных признаков. Взаимодействие хромосом ядра.

и плазмы определяет лишь специфику обмена веществ всей клетки. Изменение известных частей хромосом влечет за собой определенные изменения в процессах обмена всей клетки в целом. В индивидуальном развитии организма участвуют составляющие его клетки опять-таки через процессы обмена. Специфический же характер обмена отдельных клеток зависит как от свойств ядра, так и от дифференцировки плазмы, определяемой в свою очередь положением клетки в развивающемся организме, его связями с другими клетками и т. д.

Одним словом, и в наследственной передаче свойств организма, и в процессах индивидуального развития клетка выступает как единое целое. Однако, это — дифференцированное целое и характер дифференцировки, а следовательно, свойства частей и, в частности, состав хромосом определяет, через клеточный обмен веществ, и специфические свойства как половой клетки, так и любой клетки развивающегося организма. Специфика обмена веществ связана и со спецификой развивающихся структур.

Поэтому, считая половую клетку в целом носителем наследственных свойств организма, мы все же имеем право выделять отдельные продукты дифференцировки как части, особо ответственные за течение тех или иных процессов развития, а, следовательно, и за развитие тех или иных признаков организации и связанных с ними функций. Мы не будем, однако, представлять себе, что хромосомы и их части являются единственными носителями каких-то свойств, которые как-будто руководят или контролируют развитие признаков.

Итак, мы отмечаем еще раз, что в процессах индивидуального развития участвуют клетки в целом, через протекающий в них специфический обмен веществ. Изменения в хромосомах ведут к изменениям в процессах обмена веществ, и лишь через посредство этих изменений приводят к определенному уклонению в индивидуальном развитии организма.

Значение изменения в хромосомах, однако, совершенно ясно. В основе всех мутаций лежат либо грубые изменения числа хромосом или их видимой структуры, либо более тонкие, непосредственно не уловимые изменения, устанавливаемые лишь косвенными методами исследования (гибридологическим анализом).

1. Полиплоидия, т. е. изменение числа полных наборов хромосом, может быть следствием нерасхождения гомологичных хромосом при задержке редукционного деления. Такая задержка может быть результатом неблагоприятных физических влияний (например, низкой температуры), а также иногда результатом невозможности конъюгации слишком различных хромосом у межвидовых гибридов. Отсутствие редукционного деления ведет к образованию половых клеток с диплоидным числом хромосом. При соединении такой половой клетки с нормальной образуется триплоидный организм, при соединении двух половых клеток с нередуцированным числом хромосом получается тетраплоидный организм. У растений задержка обычного клеточного деления может привести и к тетраплоидии соматических тканей целого побега, а вместе с тем и к диплоидии спор и половых клеток. Образование полиплоидов играет некоторую роль в эволюции растительных организмов (рис. 108). Так, известно, что различные виды шиповника отличаются друг от друга по числу наборов хромосом, т. е. относятся как полиплоиды

к некоторой исходной форме с обыкновенным диплоидным набором в 14 хромосом. Весьма вероятно, что именно образование полиплоидов послужило началом для расхождения этих видов. То же самое касается пшениц (в основе 14 хромосом) и многих других растений.

Нередко тетраплоиды отличаются мощностью развития и большей стойкостью в суровых климатических условиях и по отношению к заболеваниям. Этим, очевидно, объясняется довольно большая распространенность полиплоидных видов растений в высоких широтах и в горных местностях.

У животных, при их раздельнополости и обычном хромосомном механизме определения пола, полиплоидия связана с нарушением этого механизма и приводит к образованию промежуточных (интерсексуальных) и вообще ненормальных в половом отношении форм. Кроме того, и межвидовая гибридизация у животных в природе обычно не наблюдается и, следовательно, не может быть источником полиплоидии. Поэтому можно считать, что образование полиплоидов не играло сколько-нибудь заметной роли в эволюции животных.

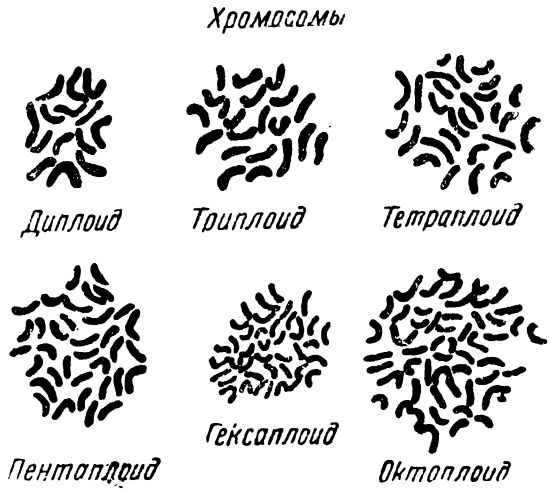


Рис. 108. Наборы хромосом у различных видов шиповника.

2. Гетероплоидия, как изменение нормального числа хромосом, может быть также вызвана частичной задержкой в редукционном делении или в обычном митотическом делении клетки, при котором хромосомы одной или нескольких пар не расходятся в дочерние клетки, а остаются в одной из них. В таком случае одна из клеток получает одну или несколько лишних хромосом сверх нормального гаплоидного или диплоидного набора. У растений такие формы могут оказаться жизнеспособными. Как правило они отличаются от исходной формы по своим признакам. Известна полная серия различных гетероплоидов для обыкновенного дурмана (Datura stramonium). Известно, что и близкие виды отличаются нередко видимым присутствием отдельных лишних хромосом. Повидимому, хромосомный набор обыкновенной яблони возник из основного для розоцветных диплоидного набора в 14 хромосом через удвоение трех хромосом, так что получилось 17 хромосом, и дальнейшее удвоение всего набора до 34 хромосом. Обычно, однако, гетероплоиды мало жизненны, неплодовиты или во всяком случае неустойчивы при

размножении семенами. В садоводстве такие растения все же используются. Так, например, все культивируемые сорта черешни имеют на одну-три хромосомы больше, чем дикие виды. Такие растения размножаются методом прививки.

Ясно, что гетероплоидия не могла играть заметной роли даже в эволюции растений, не говоря уже о животных.

3. Хромосомные перестройки состоят в перемещении более или менее значительных участков хромосом на другие хромосомы или в пределах той же хромосомы. Эти перестройки могут явиться случайным результатом разрывов хромосом после их конъюгации. Такие разрывы происходят вполне закономерно, но обычно приводят лишь к обмену участками между гомологичными хромосомами. Выпадения участков хромосом обычно приводят к нежизнеспособности.

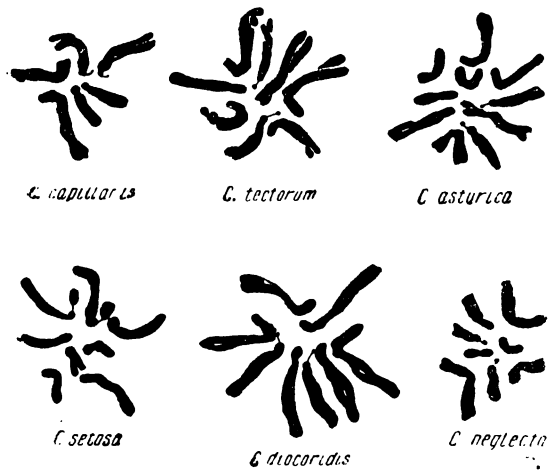


Рис. 109. Видовые различия в хромосомных наборах различных видов скерды Crepis.

1 — C. capillaris; *2* — C. tectorum; *3* — C. asturica; *4* — C. setosa; *5* — C. diocoridis; *6* — C. neglecta. По М. Навашину.

Межхромосомные перестановки (транслокации) иногда также оказываются нежизненными или во всяком случае приводят к значительному снижению плодовитости или полной стерильности при скрещивании с исходной формой. Однако, все же иногда возможно образование вполне устойчивых и плодовитых форм при скрещивании между собой. Поэтому такие перестройки могли играть известную роль в процессе эволюции. Сравнение хромосомных пластинок близких видов показывает, что в процессе эволюции такие перестройки действительно происходили нередко. Таковы, например, различия между хромосомами различных видов скерды (Crepis), из растений (рис. 109) или между хромосомными наборами различных видов плодовой мушки (Drosophila).

Внутрихромосомные перестановки, повороты (инверсии) и удвоения (дупликации) играют несомненно весьма видную роль в процессе эволюции, как это показывает анализ межвидовых различий. Так, например, на рис. 110 показаны различия в строении хромосом двух близких видов мушки — дрозофилы. Нужно полагать, что особенно велико значение удвоения участка хромосомы, так как в этом случае добавочный участок хромосомы может дать начало совершенно новым диференцировкам и

привести к реальному усложнению структуры наследственного вещества.

4. Точечные или генные мутации связаны с изменением крайне ограниченных участков хромосом, соответствующих одному гену, т. е. одной единице гибридологического анализа (которая, при ее изменении, приобретает значение аллеломорфа, т. е. одного из двух сопряженных факторов, расходящихся в потомстве гибридов). Это, несомненно, самые обычные наследственные изменения, которые имеют основное значение в процессе эволюции.

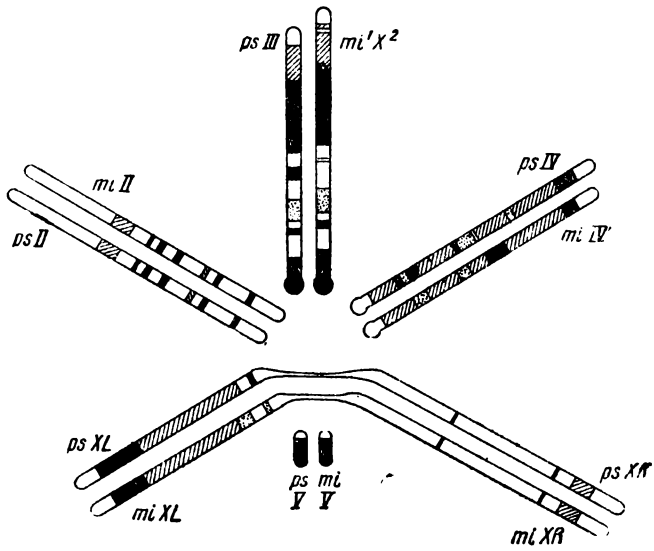


Рис. 110. Сопоставление структуры хромосом двух близких видов плодовой мушки — Drosophila pseudoobscura и Dr. miranda.

Участки хромосом одинаковой структуры оставлены белыми. Инвертированные участки обозначены косой штриховкой. Транслокации обозначены точками. Участки, гомология которых не установлена, обозначены черным цветом. По Добжанскому.

Скрещивание различных форм (подвидов, экотипов) внутри вида показывает наличие многочисленных различий этого порядка. В тех случаях, когда возможны межвидовые скрещивания, можно установить, что и межвидовые различия покоятся на многочисленных точечных изменениях хромосом.

Если мы признаем, что в основе наследственных изменений лежат более или менее значительные изменения структуры хромосом, то этого, конечно, нельзя истолковать, таким образом, что в изменениях хромосом лежит причина эволюции. В этих изменениях мы видим лишь индиферентную материальную базу этой эволюции, которая получает свое направление через процессы естественного отбора наиболее жизнеспособных (при данных условиях) особей.

Несомненно, что изменения в хромосомах связаны с наследственными изменениями в строении организма, однако нельзя сказать, что изменения в хромосомах сами по себе определяют известное наследственное изменение. Мы уже отмечали, что ядро, а, следовательно, и хромосомы, взаимодействуя с плазмой и другими компонентами клетки, участвуют в процессах обмена веществ и только таким косвенным путем сказываются и на процессах развития, а через это и на изменении признаков организации.

Поэтому, давая оценку хромосомным изменениям, как базы наследственных изменений, мы этим нисколько не утверждаем будто бы плазма в процессе эволюции не изменяется. Наоборот, не может быть никаких сомнений в том, что и плазма изменяется. Невозможность оплодотворить яйцо чуждым сперматозоидом, резко отличного вида, или гибель полученного гибридного зародыша, объясняются именно несовместимостью плазмы с чуждым ей ядром (сперматозоида), которые не могут взаимодействовать в нормальном обмене веществ. Несомненно, что и плазма изменяется. Однако эти изменения гораздо более постепенны, и внутривидовые различия обычно неуловимы. Но все же случаи таких различий известны. При скрещивании особей, отличающихся своей плазмой, мы наблюдаем наследуемость известных особенностей только со стороны матери — «матроклинию». Обратное скрещивание дает в таких случаях всегда другой результат.

Таким образом была доказана (Корренсом и Веттштейном) плазматическая передача пестролистности у ряда растений. У растений имеются и особые органеллы, при помощи которых осуществляется такая передача. Это — хлоропласты или хлорофилльные зерна. Однако известно, что и у животных многие процессы индивидуального развития начинаются по материнскому пути. Правда, значение этих фактов не столь велико, так как вместе с тем доказано, что это зависит от особенностей диференцировки плазмы яйца, возникающей при участии его ядра.

Не подлежит сомнению, что многие так называемые длительные модификации, представляют результат передачи известных особенностей потомству через плазму. Эта передача, однако, не столь совершенна и такая модификация постепенно угасает.

Факты механики развития также показывают, что именно в диференцировке плазмы мы имеем основной аппарат индивидуального развития. Повидимому в плазме яйцеклетки заключается первичный регуляторный аппарат формообразования, защищающий механизм индивидуального развития от его нарушений. Плазма, вопреки мнению генетиков, до некоторой степени более стабильное начало чем ядро.

Во всяком случае не подлежит никакому сомнению, что и в индивидуальном развитии и в процессе наследственного изменения мы имеем теснейшее взаимодействие между ядром и плазмой, так что половая клетка, как и ее производные, всегда функционируют и изменяются в целом.

Источники наследственных изменений

Дарвин полагал, что источником неопределенных, наследственных изменений являются факторы внешней среды. Хотя генетики стояли обычно на позициях автогенеза, факты, добытые ими самими, противоречат этим представлениям.

Попытки вызвать образование мутации действием внешних агентов долгое время оставались безуспешными. Однако, после введения достаточно надежных методов для учета новых мутаций, американцу Мёллеру, а затем и другим исследователям, удалось получить таковые, сначала путем действия рентгеновских лучей, а потом и применением других агентов — ультрафиолетовых лучей, повышенной температуры, химических веществ. В результате таких воздействий полу-

чались как хромосомные перестройки различного порядка, так и генные мутации. Однако всегда результат был таким же «неопределенным» как и в природе. В экспериментальных условиях обычно повторялись те же мутации, которые возникали и спонтанно в лабораторных (или полевых) культурах. Это давало генетикам возможность толковать результаты опытов как «ускорение» естественного процесса мутирования. Однако, учитывая сложность строения и функций организма и историческую обоснованность его реакций, мы должны согласиться с Дарвином, что специфика изменения всегда определяется в гораздо большей степени индивидуальными особенностями самого организма, его конституцией, чем характером внешнего воздействия. Поэтому, нас не должно удивлять, что при применении определенных факторов получаются разные мутации и действием различных агентов получаются в общем те же мутации, какие встречаются и в природе.

Это не значит, что получение определенных мутаций совершенно невозможно. Нужно думать, что в конце концов удастся получить специфические наследственные изменения действием определенных факторов на точно известной стадии развития данного организма (генотипа) при определенном его физиологическом состоянии. Что и физиологическое состояние организма не безразлично, показывают установленные факты значительного повышения числа мутаций при старении семян (опыты М. Навашина). Что проблема получения направленных мутаций не безнадежна, показывают и факты произвольного получения полиплоидов у многих растений. Впервые этого удалось добиться американцу Блёкели действием колхицина на семена. В настоящее время трудами советского ученого Шмука установлено, что подобным же, а частью и еще более эффективным действием, обладают аценафтен и целый ряд других химических веществ. Механизм возникновения полиплоидии относительно прост — он состоит в задержке клеточного деления, при котором расщепившиеся уже хромосомы остаются в одной клетке, вместо того чтобы разойтись в две дочерние. Полиплоиды нередко отличаются мощностью развития, повышенной урожайностью и значительной устойчивостью. Поэтому экспериментальная полиплоидия имеет большие перспективы использования в растениеводстве. Не подлежит сомнению, что получение других более тонких определенных наследственных изменений также возможно. Эти вопросы стоят сейчас на очереди. Теоретически мы допускаем также возможность параллельного изменения соматических и половых клеток на тех стадиях, когда они еще не обладают специфической диференцировкой — именно в точках роста у растений.

Коррелятивная изменчивость

Дарвин уделял большое внимание изучению соотносительной изменчивости и приводил много конкретных примеров. В настоящее время этот вопрос можно диференцировать. С одной стороны, это

могут быть сопряженные изменения, зависящие более или менее непосредственно от строения наследственной субстанции и ее взаимодействия с плазмой в процессах обмена (геномные корреляции). С другой стороны, первичные изменения в процессах индивидуального развития одних частей естественно влекут за собой изменения в процессах развития других частей. В этом случае соотносительные изменения устанавливаются лишь косвенно через посредство взаимозависимостей между морфогенетическими процессами (морфогенетические корреляции) или через типичные функциональные связи (эргонтические корреляции). Эти вопросы будут подробно разобраны в гл. VII. Здесь же мы отметим очень широкую распространенность различных корреляций и подчеркнем их значение уже на самых начальных этапах эволюционного процесса.

В мутациях коррелятивные изменения проявляются в виде так называемого плейотропизма.

Примеров «плейотропного», т. е. множественного выражения мутаций известно сейчас очень много. В сущности ни одна мутация никогда не ограничивается одним признаком, а всегда захватывает самые различные стороны организации, а вместе с тем, и это особенно существенно, всегда отзывается на функциях организма, и, в частности, на основных его жизненных проявлениях.

Б. Значение мутаций как основного материала эволюции

В большинстве случаев мутации проявляются не только в изменениях различных видимых признаков, представляя более или менее ясные нарушения нормального строения организма, но обычно связаны и с пониженной плодовитостью и другими нарушениями его физиологических свойств. Как это обстоятельство оценивать в перспективе возможного участия мутаций в процессе эволюции?

Прежде всего отметим, что в силу длительной предыдущей эволюции, у любого ныне живущего организма установилась уже его общая весьма полная приспособленность к нормальным для него условиям существования. Поэтому всякое, почти без исключения, уклонение в его строении или функциях проявляется как неблагоприятное нарушение установившихся соотношений между организмом и средой. Кроме того, в процессе эволюции установилось и вполне определенное соотношение между различными органами и их функциями, которое гарантирует нормальную жизнедеятельность всего организма в целом. Ясно, что любая мутация, касающаяся каких-либо признаков организации, если она даже случайно не затрагивает непосредственных связей между организмом и средой, все же так или иначе затрагивает эту внутреннюю согласованность организации. В результате — нарушение жизненных функций организма, приводящее к ослаблению жизнеспособности, к уменьшению плодовитости, к понижению сопротивляемости болезням и т. п.

Это делает вполне понятным, что для огромного большинства мутаций установлено их неблагоприятное влияние на жизнеспо-

собность и плодовитость даже в условиях лабораторных и полевых культур. В природных условиях существования должно еще гораздо резче сказаться нарушение общей приспособленности мутанта к условиям среды. Если, как правило, все мутации представляют вредные для их обладателей нарушения нормального строения и функций организма, то казалось бы странным, каким образом за счет такого неблагоприятного материала как мутации может строиться процесс приспособления, процесс прогрессивной эволюции. Если мы раньше подчеркивали относительную полезность любого приспособления, то теперь мы с тем же основанием должны подчеркнуть и относительность вреда таких нарушений установившейся приспособленности.

Так, например, для нормальных «диких» плодовых мушек дрозофил (Drosophila melanogaster) оптимальной температурой культивирования является 25° С. Некоторые мутации, которые при этой температуре были менее жизнеспособны чем нормальные мушки, при других температурах оказались, наоборот, более стойкими. Это подтверждает наше предположение об условной вредности мутации — при изменении условий внешней среды прежнее «нарушение» может оказаться благоприятным изменением.

Кроме того, мы должны отметить еще следующее. Если одна мутация вызывает нарушение жизненно важных соотношений, то другая мутация может это соотношение восстановить и таким образом нейтрализовать вредное влияние первой мутации. Так у амбарной огневки (Ephestia kühniella), а также у плодовой мушки были найдены мутации, которые в отдельности снижают жизнеспособность, но в определенных комбинациях дают не только восстановление, но иногда даже превышение жизнеспособности по сравнению с нормой. Это указывает на большое значение комбинирования мутаций.

С другой стороны, многие организмы обладают известной способностью к регуляторным изменениям и к индивидуальному приспособлению (к адаптивным модификациям), благодаря которым возможно до известной степени восстановление нарушенных мутацией соотношений в процессе развития особи.

В этой связи мы должны также обратить особое внимание на то обстоятельство, что в природных условиях естественный отбор никогда не имеет дела с отдельными мутациями.

Прежде всего, любая новая мутация возникает и распространяется в популяции (через скрещивание с обычными особями) данного вида организмов всегда только в гетерозиготном состоянии, т. е. в весьма ослабленном выражении (рецессивность или полудоминантность мутаций). В этом случае даже многие «летальные» мутации мало сказываются на общей жизнеспособности организма. Кроме того, любая новая мутация комбинируется в процессе размножения с самыми разнообразными генотипами (т. е. со многими другими, в особенности различными малыми мутациями) природных популяций. Наследственные «неопределенные» вариации Дарвина представляют несомненно индивидуальные уклонения очень разно-

образного происхождения. Связанные в своем происхождении с изменениями в факторах внешней среды и усложненные скрещиванием различных особей они заключают в себе и многочисленные мутации в самых разнообразных комбинациях и модификационные изменения. Особое значение (как дальше будет видно) мы приписываем именно тому обстоятельству, что наследственные изменения всегда сопровождаются и модификациями, так как во многих случаях именно последние гарантируют целостность и жизненность изменения всей организации.

Если все мутации, взятые в отдельности, как правило, вредны, т. е. связаны с нарушением установившихся соотношений, то это ясно показывает, что ни одна мутация сама по себе не является этапом на пути эволюции. Процесс эволюции ни в коем случае нельзя себе представлять (как это делают защитники мутационной теории) результатом простого суммирования мутаций. Каждая мутация подлежит сначала известному преобразованию и комбинированию под руководящим влиянием естественного отбора.

Судьба различных мутаций складывается при этом различно. Безусловно вредные мутации, конечно, сразу устраняются. Мутанты, обладающие такими нарушениями организации и функций, которые ставят их в неблагоприятное положение в борьбе за существование, просто погибают, не оставляя потомства, и в процессе эволюции, следовательно, никакой роли не играют. Для нас важно существование лишь условно и частично вредных мутаций, а также большого числа весьма малых мутаций, которые не вносят заметных нарушений строения и функций организма. Такие изменения несомненно и являются основной базой эволюционного процесса.

1) Условно вредными мы называем такие мутации, которые, будучи неблагоприятными для их обладателей в обычных, исторически установившихся, условиях существования, оказываются безразличными или даже благоприятными в некоторых новых условиях. Такие мутации могут сохраниться или даже размножиться в новой области распространения или в частных условиях отдельных местностей или, например, при изменении климата или иных условий в прежней области обитания.

2) Частично вредными мы называем такие мутации, которые, будучи в некоторых своих выражениях неблагоприятными, в других выражениях оказываются полезными для их обладателей. Вопрос о жизненности таких мутантов решается различно в различных условиях борьбы за существование. В некоторых условиях положительные приобретения могут оказаться столь ценными, что мутанты получают (невзирая на нарушения некоторых соотношений) все же некоторые преимущества в борьбе за существование. Такие мутации могут послужить предметом отбора.

3) Малые мутации, которые вносят столь незначительные нарушения, что заметно не отзываются на жизнеспособности особей, могут сохраняться и накапливаться в популяции. При скрещивании они различным образом комбинируются и в результате могут полу-

читься вполне гармоничные сочетания. Еще важнее то обстоятельство, что при комбинировании мутаций их выражение нередко существенно изменяется. Несомненно, что малые мутации имеют значение основного материала для эволюционного процесса.

4) Комбинирование частично вредных мутаций с другими, безразличными или просто малыми мутациями может привести к нейтрализации вредных выражений мутаций. В результате частично вредная мутация может приобрести значение полезного изменения. Такие благоприятные комбинации и создаются постоянно под руководящим влиянием естественного отбора, как это видно из следующих фактов.

В лабораторных культурах различных мутаций дрозофилы уже давно было замечено, что те мутации, которые отличаются пониженной жизнеспособностью, по сравнению с дикой нормой, по мере культивирования одной и той же линии постепенно начинают терять свои характерные свойства — они возвращаются к признакам исходного дикого типа. Если же скрестить между собой особей из двух таких линий, потерявших свое выражение, то сразу в первом же поколении, полученном от этого скрещивания, вновь восстанавливаются почти все признаки данной мутации вместе с ее пониженной жизнеспособностью. Это означает, что в каждой линии происходил естественный отбор (малых мутаций) на наибольшую жизнеспособность в данных условиях. Накопление малых мутаций, снижавших выражение данной мутации, привело к погашению ее характерных свойств и к восстановлению полной жизнеспособности. Однако в отдельных линиях это происходило по-разному, т. е. с использованием различных малых мутаций. При скрещивании измененные наследственные факторы соединялись, как правило, с нормальными, переходили, следовательно, в гетерозиготное состояние и теряли свою эффективность. Поэтому в результате скрещивания восстанавливалось и выражение исходной неблагоприятной мутации. Так, например, при культивировании мутации дрозофилы с редуцированными глазами (eyeless), которая отличается пониженной жизнеспособностью, у мух мало-помалу восстанавливаются почти совершенно нормальные глаза и вместе с тем восстанавливается и нормальная жизнеспособность мух. Если скрестить между собой двух таких по виду нормальных мух, происходящих из различных линий, то их потомство оказывается вновь мало жизнеспособным и с редуцированными глазами, подобно исходным формам (eyeless).

Это показывает, что в процессе комбинирования малых мутаций и естественного отбора наиболее благоприятных комбинаций, вредные выражения более крупных мутаций могут довольно быстро погашаться. Само собой разумеется, что неблагоприятные выражения малых мутаций погашаются с еще гораздо большей легкостью.

Поэтому в процессе эволюции выражение тех мутаций, которые вообще могут выжить и сохраниться, неизбежно меняется, причем, в результате подбора малых мутаций, неблагоприятные выражения

погашаются, а благоприятные выражения удерживаются и даже усиливаются.

Новые мутации возникают впервые лишь в одной из хромосом, т. е. появляются в гетерозиготном состоянии и притом на небольшом числе особей. Как правило, такие мутанты скрещиваются с нормальными, т. е. неизмененными особями. Следовательно, новая мутация накапливается и распространяется исключительно в гетерозиготном состоянии. Поэтому в борьбе за существование имеет значение первоначально лишь выражение мутации в гетерозиготе. Именно это выражение является предметом отбора и меняется в процессе эволюции. На этих данных построены теории эволюции доминантности (Фишера, Холдена и других авторов).

По Фишеру все совершенно новые мутации выявляются частично и в гетерозиготе, т. е. обнаруживают неполное доминирование. Если их выражение у гетерозиготы неблагоприятно и ставит мутировавший организм в заметно худшее положение в борьбе за существование, то такие мутации будут элиминироваться. Они не будут накапливаться в популяции и не будут менять своего выражения. Поэтому все «летальные» мутации фактически оказываются полудоминантными.

Если же выражение мутации хотя и неблагоприятно, но не оказывает особо заметного влияния на жизнеспособность мутанта в данных условиях, то такие мутации могут сохраниться, но в потомстве этих мутантов будет происходить естественный отбор таких комбинаций с малыми мутациями, которые обладают наименее заметным выражением неблагоприятной мутации. В результате выражение этой мутации в гетерозиготе будет погашено. Она не будет уничтожена, но окажется обезвреженной, так как в гетерозиготе ничем не будет проявляться. Мутация станет полностью рецессивной. Поэтому огромное большинство обычных мутаций вполне рецессивны. За ними лежит уже известная история преобразований (обезвреживания).

Иначе пойдет отбор, если мутация обладает какими-либо благоприятными свойствами, которые заметны и на гетерозиготе. В этом случае, в результате комбинирования этой мутации с другими, малыми мутациями (при скрещиваниях) в потомстве возникнут многочисленные градации, среди которых естественный отбор будет выделять особей с наиболее заметным выражением благоприятных свойств. В результате выражение этой мутации достигнет и в гетерозиготе максимально возможной степени. Мутация станет вполне доминантной. Дальнейший отбор приведет к тому, что новая вполне благоприятная мутация быстро распространится и вытеснит в популяции исходную форму. Мутантный признак войдет в состав нормальных признаков организации данного вида. Поэтому признаки дикой «нормы», как правило, все доминантны по отношению к мутациям. Все они проделали в свое время подобную историю. Все признаки нормальной организации прошли путь эволюции доминантности.

Другие авторы (Холден, Мёллер) представляют себе механизм эволюции рецессивности вредных свойств и доминантности полезных несколько иначе. Предполагается, что большое значение имеет при этом отбор на наименьшую или наибольшую активность того гена, изменение которого связано с данной мутацией. По сути это также означает отбор малых мутаций, но по основному гену, а не по добавочным. Фактические данные показывают, что в эволюции имеют место оба эти процесса. С одной стороны, непрерывный отбор наиболее благоприятных комбинаций и, с другой стороны, отбор на повышение активности тех наследственных факторов, которые связаны с благоприятными свойствами, и понижение активности тех генов, которые связаны с неблагоприятными изменениями организации. В обоих случаях результат будет одинаковый. И в этом, и в другом случае, речь идет об отборе малых мутаций, меняющих выражение известных признаков.

Из всего этого видно прежде всего значение малых мутаций и значение их комбинирования в процессе эволюции; при этом в результате естественного отбора уничтожаются вредные выражения мутаций и усиливаются полезные.

В связи с этим мы особо отметим, что любые новые мутации никогда не имеют самостоятельного значения. Прежде чем включиться в процесс эволюции, мутации не только проходят испытание (через «решето» естественного отбора), но проходят и известную переработку, во время которой значительно изменяется их выражение. Этот процесс протекает всегда под руководящим влиянием естественного отбора.

Положительные мутации входят после этой переработки в состав нормы, а обезвреженные мутации накапливаются в популяции частью в скрытом виде и создают известный резерв внутривидовой изменчивости. При всяком изменении внешних условий этот резерв может быть быстро мобилизован. Можно говорить о мобилизационном резерве как об основе быстрых эволюционных преобразований.

Мобилизационный резерв изменчивости

Мобилизационный резерв внутривидовой изменчивости составляется в основном из небольших и малых мутаций, вредность которых незначительна, частично устранена или имеет условное значение. Путем комбинирования таких мутаций создается почти вся гамма индивидуальных различий между особями всего вида и отдельных его популяций. Большие мутации обычно элиминируются.

Однако иногда и более заметные мутации оказываются лишь условно вредными либо частично вредными. В процессе комбинирования с малыми мутациями, под руководящим влиянием естественного отбора их вредные выражения погашаются. Если такие мутации в известных условиях среды, т. е. в известном сезоне, в известной местности или вообще в некоторых реально встречающихся частных условиях (узко локальных или экологических) обнаруживают неко-

торые преимущества перед исходной формой, т. е. оказываются условно полезными, то они сохраняются именно в этих условиях. Они образуют тогда местные (географические или узко локальные), экологические или сезонные формы, многочисленность которых зависит от частоты встречаемости и области распространения этих частных условий. Таким образом возникает внутривидовой генетический полиморфизм или гетероморфизм, покоящийся на наследственных различиях. Ярким примером такого гетероморфизма могут послужить цветовые формы богомолов (Mantis religiosa) — бурые, зеленые и желтые. Все они скрещиваются между собой и постоянно расщепляются в потомстве, воссоздавая вновь те же цветовые формы. Каждая цветовая форма связана с соответствующими инстинктами, заставляющими каждую данную форму держаться на растительных объектах подходящей окраски (частью в высохших травах южного лета). Другим примером установившегося резкого гетероморфизма могут служить уже приведенные ранее факты мимикрии у Papilio polytes с тремя формами самок и Papilio dardanus, обладающего многими формами мимикрирующих самок. В потомстве одной пары возникают всегда разные формы, как результат менделевского расщепления.

Нужно думать, что здесь различия, возникшие (для каждой формы) на основе одной более крупной мутации, видоизменялись путем комбинирования со многими малыми. Различия сохранили характер простых факториальных (менделевских) различий, но каждая мутация имеет свою историю, в течение которой ее выражение несомненно значительно изменилось — это уже не просто мутация, а некоторая типичная форма, прошедшая известный путь эволюции и имеющая, следовательно, гораздо более сложную наследственную основу, чем простая мутация.

Различные вполне выдифференцированные формы могут сохраняться в пределах вида, если подходящие для них условия закономерно встречаются в области его распространения.

В гетероморфизме имеются все предпосылки для дальнейшей эволюции вида при изменении условий среды, и, в особенности, когда те условия, которые раньше были относительно редкими, или узко локальными, становятся постоянными или распространяются на более широкие пространства.

Частота мутирования

Резерв внутривидовой изменчивости, составляющийся путем постепенного накопления мутаций среди особей данного вида (популяции), имеет огромное значение при быстром изменении условий внешней среды. Однако, через некоторое время этот резерв может оказаться исчерпанным и тогда встает вопрос может ли организм поспеть за продолжающимися еще изменениями в факторах среды. Очевидно этот вопрос решается не только темпом этих изменений, но и скоростью возникновения новых мутаций.

Начиная с Г. де Фриза в генетике укрепилось убеждение, что мутации очень редки (или возникают чаще лишь в особые мутационные периоды жизни вида). Предполагалось, что организм очень устойчив и что такая высокая мутабильность, какая наблюдалась у энотеры или, позднее, у дрозофилы составляет исключение. Однако, даже для дрозофилы при подсчете частоты возникновения известных мутаций были вначале получены очень низкие величины. Казалось, что один определенный ген мутирует один раз на тысячи поколений. Правда, это не так мало, как могло бы казаться, так как касается только отдельного гена. Даже при такой частоте мутаций значительная часть половых клеток одной особи должна быть носителем какой-либо н о в о й мутации. Все же впечатление относительной редкости мутаций создавалось только до тех пор, пока внимание фиксировалось лишь на более крупных мутациях, выделяющихся легко уловимыми изменениями. С тех пор, как стали обращать внимание на многие мелкие особенности и по мере усовершенствования методов исследования, непрерывно увеличивалась роль, которую приходилось приписывать мутационной изменчивости.

Впервые обратил внимание на чрезвычайную распространенность и большую частоту возникновения малых мутаций немецкий ботаник Баур. Он изучал в особенности мутации львиного зева (Anthirrinum) как культурного, так и диких видов. Установлено, что до 15% особей являются носителями какой-либо н о в о й мутации. Если принять во внимание, что малые мутации свободно сохраняются и размножаются в потомстве, то понятно, что естественные популяции должны быть буквально насыщены этими мутациями. Это и показали исследования Баура над природными популяциями диких видов львиного зева.

То же самое подтвердили и новейшие исследования мутационного процесса у дрозофилы. Они показали прежде всего очень высокую частоту мутаций, особенно в некоторых популяциях и линиях (Берг, Оленов). Было доказано также значительное преобладание малых мутаций и, наконец, вскрыта громадная насыщенность мутациями природных популяций дрозофилы (работы Четверикова, Дубинина, Берг, Добжанского и др.). Установлено также наличие различий в генетическом составе различных местных популяций и показаны изменения этого состава во времени. Все эти факты будут еще разобраны (гл. V).

Далее мы отметим, что частота возникновения мутаций, в особенности малых, не так низка, как это думали еще недавно. Наоборот, непрерывный процесс мутирования достигает иногда высоких степеней интенсивности. В результате этого процесса в природе встречается очень большое число мутаций — они буквально насыщают природные популяции и несомненно образуют ту основу, на которой строится процесс эволюции. В любой популяции имеются все данные для довольно быстрой эволюции в случае изменения условий внешней среды. Этот процесс может поддерживаться и длительно на довольно высоком уровне.

Естественный отбор имеет всегда достаточное поле для проявления своего действия. Обычно нет речи о недостаточности материала в виде наследственных изменений, т. е. мутаций. Однако, подчеркнем еще раз, что в процессе накопления последних они подвергаются переработке. Комбинирование в процессе скрещивания и отбор наиболее благоприятных комбинаций в потомстве, приводят к тому, что каждая особь отличается от другой весьма многими индивидуальными особенностями.

Естественный отбор и имеет всегда дело с индивидуальными вариациями, т. е. с различиями, развивающимися на разнообразной и всегда очень сложной основе. Не последнюю роль в этом разнообразии играют и ненаследственные изменения, т. е. модификации.

В. Модификации и их происхождение

В модификациях выражается наследственная способность организма отвечать более или менее длительными изменениями своих морфологических и физиологических свойств на изменения в факторах внешней среды.

Эта способность специфична для данного организма и определяется, следовательно, его наследственной основой, т. е. генотипом. Генетики выражают именно эту мысль, когда говорят, что каждому генотипу свойственна своя «норма реакции». Модификации могут иметь приспособительный (адаптивный) характер по отношению к определенным условиям (следовательно, их приспособительность всегда относительна), но могут иметь и безразличный или даже неблагоприятный характер.

Адаптивные модификации

Обычно организм отвечает более или менее выраженной приспособительной реакцией на изменения в факторах внешней среды. Эти приспособительные реакции проявляются и имеют адаптивное значение только в обычных, действительно встречающихся условиях. Это показывает, что приспособительный характер морфофизиологической реакции есть результат эволюции данного организма в определенных условиях внешней среды.

Примером таких модификаций могут служить реакции многих амфибиотических растений (рис. 96), образующих на суше воздушные стебли и листья с достаточно развитой механической тканью, а в воде — типичные водные листья. Приспособительный характер имеют и реакции образования теневых листьев с увеличенной поверхностью при недостаточном освещении и образование световых листьев на ярком свету (рис. 121). Реакции на более сложный комплекс факторов горного климата (рис. 122), выражающиеся в развитии у многих растений более глубокого корня, низкого стебля и прикорневой системы нередко опушенных листьев являются также целесообразным приспособлением к недостатку влаги в почве, к условиям

сильного ночного охлаждения воздуха и к яркому дневному освещению.

Примерами адаптивных модификаций у животных могут служить легкообратимые изменения окраски некоторых рыб, амфибий и рептилий соответственно цвету того фона, на котором они находятся (камбалы, хамелеоны). Иногда такие изменения возможны лишь в процессе развития личинки или молодого животного (саламандра) или только на некоторых стадиях развития (куколка некоторых бабочек). Усиление мышц высших позвоночных животных в результате их тренировки, а также изменение тонкой структуры и даже внешней формы кости в результате изменения характера и величины нагрузки представляют дальнейшие примеры приспособительных модификаций. То же самое наблюдается в отношении многих соединительнотканных образований, а также в строении кожи (образование мозолей) и особенно в развитии кровеносных сосудов (легкое образование коллатералей при нарушении движения крови по имеющимся сосудам).

Условная адаптивность модификаций

Приспособительность модификаций имеет историческое обоснование и потому сказывается лишь в некоторых обычных условиях существования. Если в эксперименте растение или животное ставится в необычные условия, то реакции не имеют приспособительного характера.

Так, например, при искусственном затенении наземного стебля картофеля на нем развиваются клубни, висящие в воздухе (рис. 111) и, следовательно, попадающие в невозможные условия зимовки и прорастания. При культивировании водяной гречихи во влажном воздухе у нее развиваются «плавающие» листья. При ослабленном освещении у стрелолиста развиваются и в воздухе ленточидные водяные листья. У некоторых ксерофитов, вторичные, ксерофитные листья, приспособленные к сухому воздуху, развиваются при культуре в чистой воде. У плавающих на воде заростков папоротников, при их освещении снизу, антеридии и архегонии развиваются на верхней, сухой поверхности заростка (а не на нижней, влажной поверхности, где только и имеются условия для оплодотворения в водной среде).

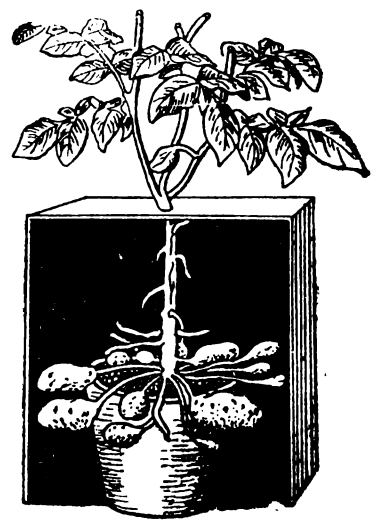


Рис. 111. Клубни, образующиеся у картофеля над землей при затенении стебля.

Показывает относительность приспособительного значения модификаций, которое проявляется лишь в определенных условиях.

Во всех этих случаях реакция оказывается резко нецелесообразной. Это показывает, что способность растения отвечать приспособительными реакциями сложилась исторически в определенных условиях освещения, влажности и т. д. Только в этих нормальных условиях они и имеют положительное значение. При экспериментальном изменении этих условий, на принципиально новые, в природе обычно не встречающиеся, приспособительный характер модификаций теряется. Реакции не вообще приспособительны в силу каких-то присущих организмам «свойств», но имеют приспособительное значение лишь в данной обстановке, которая встречалась достаточно часто в предшествующей истории данного организма.

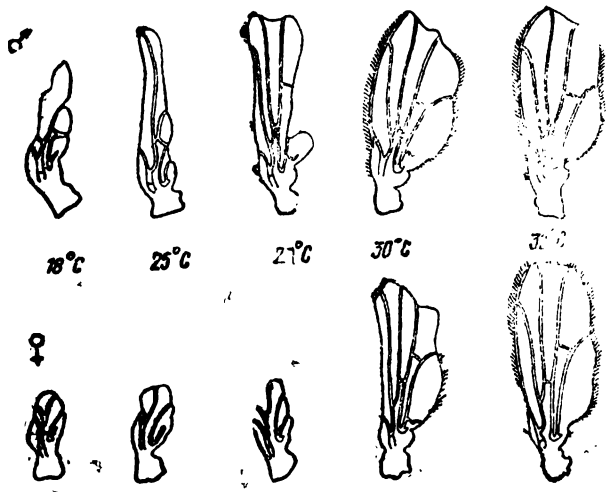


Рис. 112. Температурные модификации мутации vestigial плодовой мушки дрозофилы.

Верхний ряд — крылья самцов; нижний ряд — крылья самок. При 32° С крылья этой мутации имеют почти нормальное строение и величину. Модификации имеют характер неприспособительных изменений — морфозов.

Это говорит, между прочим, против попытки упрощенного «объяснения» этих явлений ламаркистами. Против ламаркистских представлений говорит также в особенности то, что формообразовательные реакции организма далеко не всегда определяются теми факторами среды, с которыми связано данное приспособление. Функция антеридиев и архегониев на заростках папоротников связана с водой, в которой только и возможно оплодотворение. Однако, оказывается, не вода является в роли раздражителя, вызывающего их образование, а недостаток света. Если у ксерофитов имеются первичные — теневые и вторичные — световые листья, то первичные листья развиваются при преобладании минерального питания, а ксерофитные листья — при преобладании фотосинтеза и недостатке солей. Поэтому ксерофитные листья можно получить не только в условиях недостатка влаги, но и 1) при обрезывании корней, 2) при сильном освещении и 3) при культуре в чистой воде. Хотя ксерофитная структура листьев функционально связана с недостатком воды, не этот фактор является раздражителем, вызывающим их образование. Все это говорит против примитивных ламаркистских представлений о том, что данная реакция вызвана к жизни определенным внешним раздражителем (непосредственно или через функции организма). Вместе с тем все эти факты говорят за дарвиновское понимание

адаптивности модификации, которые все представляют результат приспособления организма к известному комплексу условий нормальной среды, осуществляемого через естественный отбор наиболее выгодных для организма форм реагирования.

Наконец, если ставить организм в совершенно новые условия, т. е. подвергать его действию факторов такой интенсивности, какая в естественных условиях не бывает, или вообще факторов в природе не наблюдающихся, как, например, рентгеновские лучи или химические соединения, не имеющиеся в природе, а также крайне высокие или крайне низкие температуры, то и реакции его получают совершенно необычный характер. Наблюдаемые в этом случае модификации (если организм не гибнет), как правило, не только не имеют приспособительного значения, но имеют иногда даже прямо характер уродливостей, которые называют тогда морфозами (рентгеноморфозы, хемоморфозы и т. д.). Иногда они напоминают известные мутации и тогда их называют «фенокопиями». Морфозы не имеют приспособительного значения потому, что это новые, ничем не подготовленные, реакции на факторы, в природе не встречающиеся. Приспособительные реакции могли развиться лишь в связи с такими внешними факторами, которые действительно существовали в той среде, в которой исторически развивался данный организм. Их приспособительность есть всегда результат эволюции.

Если способность к приспособительным реакциям имеет свою историю, совпадающую с эволюцией организма в известной обстановке, то какова та основа, на которой развивается эта способность? Мы уже отмечали, что все новое образуется на базе наследственных изменений, т. е. мутаций. Несомненно и различные модификации образуются за счет наследственных изменений форм реагирования, т. е. тоже за счет мутаций, обладающих своими специфическими «нормами реакций». Ведь мутации характеризуются не только «признаками» организации, но и своими типичными реакциями на изменения в факторах внешней среды (рис. 112). Такие морфофизиологические реакции, характеризующие отдельные мутации, мы можем назвать элементарными модификациями.

Элементарные модификации

Если отдельные мутации сами по себе не могут иметь приспособительного значения, представляя нарушения нормального строения и функций организма, т. е. по сути бо́льшие или меньшие уродства, то естественно, что и специфические реакции этих мутаций на различные условия внешней среды имеют тот же самый неприспособительный характер, т. е. они выражаются в различных морфозах.

Многие мутации дрозофилы обладают весьма изменчивым выражением, зависящим от температуры, от влажности и состава питательной среды, в которой развиваются их личинки. Иными словами, мутации дрозофилы получают в различных условиях воспитания различное оформление и эти различные формы выражения мы должны

обозначить как морфозы. Если мы в мутациях видим элементарные наследственные изменения, то в таких морфозах мы находим элементарные их модификации (рис. 112).

Мы установили, что первоначальное выражение новых мутаций меняется в процессах комбинирования и естественного отбора наиболее благоприятных комбинаций, и подчеркивали при этом значение малых мутаций. Мы говорили об эволюции мутационных изменений. То же самое относится, конечно, не только к обычному выражению мутации в нормальных условиях развития, но и ко всем другим выражениям тех же мутаций.

Если вредные выражения мутаций в процессе эволюции погашаются, а полезные — усиливаются, то то же самое относится и ко всем реакциям этих мутаций на действительно нередко встречающиеся уклонения в факторах внешней среды — на температурные условия, на обычные колебания влажности или на изменения в пищевом материале. Первоначальные элементарные модификации типа морфозов должны терять свои вредные выражения и усиливать полезные. Способность к образованию неприспособительных модификаций в результате этого либо полностью уничтожается в процессе эволюции, либо они приобретают приспособительный характер.

Таким образом, с точки зрения дарвинизма, объясняется происхождение приспособительного характера модификаций. Способность к адаптивным модификациям есть результат эволюции, шедшей под знаком естественного отбора наиболее выгодных для организма форм реагирования. Материалом для этой эволюции являются те же мутации, связанные всегда со своеобразными для них новыми нормами реакций. Однако, естественный отбор более выгодных форм реагирования идет только в конкретных, действительно существующих, и притом не редко наблюдающихся условиях. Поэтому реакции организма на факторы среды, в природе не встречающиеся или очень редко встречающиеся, сохраняют характер неприспособительных модификаций, т. е. морфозов.

Значение адаптивных модификаций

Развитие широкой способности к адаптивным модификациям полностью связано с разнообразием конкретных условий существования для данного вида организмов. Для организмов, живущих на грани различных условий, например, в горных местностях или на грани различных сред — в мелководных бассейнах или в болотистых местах — это ведет нередко к развитию своеобразной множественности форм — к внутривидовому полиморфизму. Это относится в основном к тем организмам, которые не могут менять своего местопребывания, т. е. к растениям, которые прорастают и развиваются в условиях того места, в какое случайно попадают их семена.

Для животных этот момент в значительной мере отпадает, так как подвижное животное само выбирает подходящую для себя среду в силу своих наследственных рефлексов и инстинктов, т. е. широкой

способности к легко обратимым физиологическим реакциям. Впрочем нужно помнить, что способность к адаптивным модификациям развивается в результате естественного отбора наиболее выгодных форм реагирования. Различия здесь лишь в типах самих реакций — с одной стороны, медленно обратимые морфологические реакции (модификации), с другой стороны, быстро обратимые физиологические реакции (поведение, таксисы, внутренние регуляторные процессы и т. п.).

Модификационный полиморфизм, являясь ярким показателем индивидуальной пластичности организма, дает предпосылки для быстрого его изменения в случае резкого изменения условий существования, когда ранее бывшие местные, экологические или сезонные условия становятся постоянными (гл. V—IX).

Адаптивные модификации приобретают, следовательно, очень большое значение в эволюции во всех случаях быстрой смены условий существования. Их значение трудно переоценить. Определяя переживание особей, они определенным образом сказываются и на всем процессе эволюции. В чем это влияние, мы разберем в дальнейшем (гл. IV). Здесь же отметим только следующее:

1) нельзя существование приспособительных модификаций ставить в основу объяснения эволюции (как это делают ламаркисты), так как способность к адаптивным модификациям сама приобретается в процессе эволюции и именно под руководящим влиянием естественного отбора наследственных изменений форм реагирования;

2) с другой стороны, однако, уже приобретенная способность к адаптивным модификациям несомненно становится фактором дальнейшей эволюции; поэтому глубоко неправы неодарвинисты и мутационисты, игнорирующие способность к модификациям при разборе эволюционных проблем;

3) прав был только Ч. Дарвин, придававший известное значение «определенным вариациям», но всегда подчеркивавший, что основным, хотя и не исключительным, фактором эволюции является естественный отбор наследственных «неопределенных вариаций».

Значение адаптивных реакций на разных стадиях развития

Приспособление организма к известным условиям внешней среды означает, что эти условия становятся необходимыми не только для его нормального существования, но и для его развития.

Выработка приспособительности морфогенетических реакций означает, что известные факторы внешней среды становятся необходимыми условиями для самого осуществления этих реакций. Приспособление водяного лютика к воде означает, что некоторый комплекс факторов водной среды становится необходимым условием, без которого водная форма не может развиться.

Существование «нормы реакций» организма на изменения внешней среды предполагает существование и «нормы» условий развития этого организма. В этом и выражается его «приспособление».

Организм приспособляется к условиям внешней среды на всех стадиях своего индивидуального развития. Между тем эти условия могут быть весьма различными для различных стадий развития. В особенности у растений в наших широтах развитие начинается обычно весной, при большой влажности, при удлиняющемся дне и низкой температуре и заканчивается при большой сухости, при высокой температуре и укорачивающемся световом дне. Весь цикл развития растения обычно хорошо приспособлен именно к этой смене факторов внешней среды. В особенности это видно при сравнении наших растений с тропическими, которые требуют не столько иных условий температуры и влажности, сколько короткого светового дня для достижения полного развития, цветения и плодоношения (рис. 113, 114).

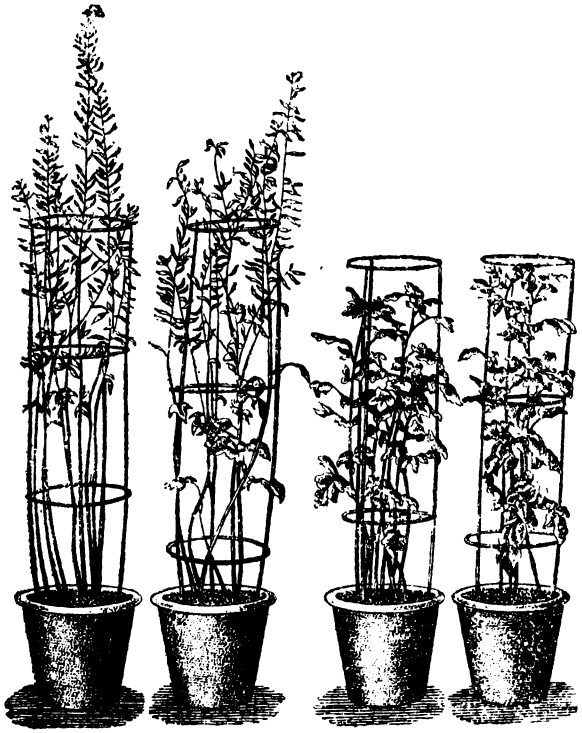


Рис. 113. Зависимость вегетации от условий освещения.

Развитие горчицы (растение длинного дня) в условиях светового дня разной длительности. Слева — при длинном дне; справа — при коротком.

Северные растения, приспособленные к короткому лету, нередко прорастают еще осенью. Ранние стадии их развития протекают длительно при низких температурах. Они уже приспособлены к этому охлаждению, так что низкая температура является условием, без которого они не могут полностью развиться. Это — озимые растения. Другие растения, более южные по происхождению, прорастают весной и успевают в течение более длинного лета полностью развиться, дать цветы и семена. Это — яровые растения. Определенные температуры вместе с определенной влажностью оказываются необходимыми для ранних стадий развития. Эти условия различны для растений, взятых из различных климатических поясов. Для прохождения дальнейших стадий развития необходимым условием является известная дозировка света, различная для растений, взятых из различных

широт (так как летом длина дня значительно возрастает в более высоких широтах).

На основании этих фактов акад. Т. Д. Лысенко построил теорию стадийного развития растений, которая имеет большое, не только теоретическое, но и практическое значение для ведения сельскохозяйственных культур. Раннюю температурную стадию развития Т. Лысенко называет стадией яровизации. Эта стадия требует более или менее низких температур и различной длительности охлаждения. Только при выполнении этих условий, которые различны для разных растений, развивающееся растение может перейти в следующую, световую стадию развития. После этого растение требует в течение

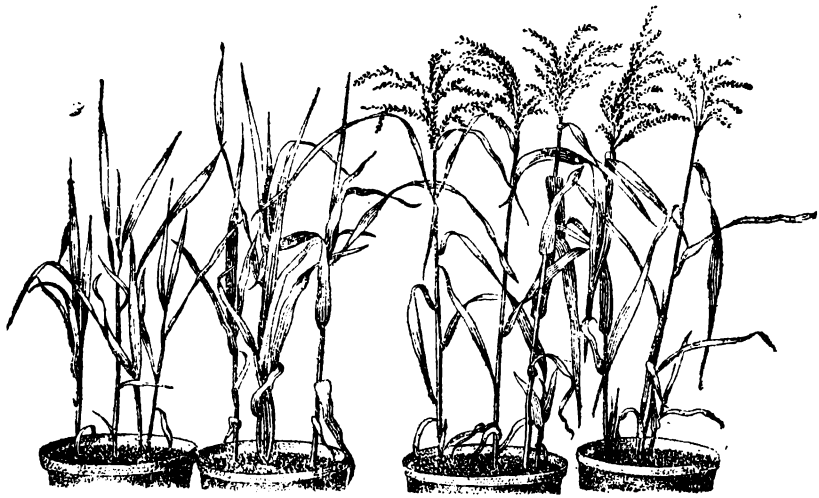


Рис. 114. Зависимость вегетации от условий освещения.

Развитие проса (растение короткого дня) в условиях светового дня разной длительности. Слева — при длинном дне; справа — при коротком.

некоторого времени известного минимума длительности светового дня. Эти нормы опять различны для растений различного происхождения. Для северных растений этот минимум выше, чем для растений средних широт. После прохождения световой стадии на длинном дне или при непрерывном освещении, дальнейшее развитие может нормально продолжаться и на коротком дне.

Все это является прекрасной иллюстрацией исторической обусловленности всех реакций развивающегося организма. Эти реакции оказываются результатом эволюции и поэтому не могут быть использованы для ее объяснения (как это пытались делать ламаркисты).

Все новое дается только естественным отбором на основе неопределенной изменчивости (т. е. из комбинированных мутаций в их реальном выражении). Новые формы реагирования создаются только на основе естественного отбора наследственных изменений, связанных с присущими им своеобразными нормами реакций.

3. ПРОБЛЕМА ОВЛАДЕНИЯ ИЗМЕНЧИВОСТЬЮ

«Откроется громадное и почти непочатое поле для исследования причин и законов изменений, корреляций, действия упражнения и неупражнения, непосредственного действия внешних условий и т. д. Возрастет в громадной степени значение изучения наших домашних пород. Новая разновидность, выведенная человеком, представится более любопытным и важным предметом изучения, чем добавление еще одного вида к бесконечному числу уже занесенных в списки».

Ч. Дарвин

Изучение явлений и закономерностей изменчивости должно привести к их использованию человеком. Тогда человек сможет сознательно творить новые формы растений и животных.

А. Наиболее простой путь, которым человечество уже давно пользуется, это — использование комбинационной изменчивости в результате скрещивания форм более или менее заметно отличающихся, т. е. путь гибридизации с последующим отбором желательных комбинаций.

Внутривидовая гибридизация осуществляется без затруднений. Современная генетика ясно указывает в этом случае возможные пути комбинирования и дает возможность довольно точно предвидеть получаемые результаты. Мы можем сознательно соединять в одном сорте ценные свойства двух и бóльшего числа сортов, если их развитие определяется независимыми друг от друга, т. е. неаллеломорфными наследственными факторами.

Конечно для того, чтобы сознательно получить определенный результат, необходимо знать генетические основы развития данных свойств у исходных форм. Однако, кое-что можно предвидеть и без этого анализа, если учитывать конкретную историю этих организмов. По этому пути и пошел в свое время наш И. Мичурин. Учитывая глубокую зависимость развития растений от факторов внешней среды, Мичурин самостоятельно разработал свою теорию относительности значения доминантности. В этом проявилось гениальное предвидение, так как лишь в последнее время в генетике стали известны бесспорные факты смены доминантности как в зависимости от изменения генотипа, так и в зависимости от гормональных влияний (доминирование у одного пола и рецессивность у другого) и, наконец, — в зависимости от факторов внешней среды. Развивая задолго до генетиков исторический, т. е. эволюционный подход к явлению доминантности, на основе дарвиновского понимания эволюции, Мичурин гораздо раньше Фишера построил свою теорию доминантности, позволяющую предвидеть, какие признаки будут доминировать в предполагаемых скрещиваниях и позволяющую, следовательно, сознательно подбирать пары для гибридизации и даже управлять доминированием.

По Мичурину, доминирование определяется в своей реализации

условиями той среды, в которой исторически развивался данный организм. Поэтому для полного выявления у гибрида известных свойств родительской формы, нужно, чтобы он воспитывался в тех же условиях, в которых исторически развились эти свойства. Мичурин рекомендует скрещивать между собой формы, подвиды или сорта, взятые из географически отдаленных местностей. Так как эти формы проходили длительный путь эволюции независимо друг от друга, то их генотип (или «наследственная основа») даже при наружном сходстве организма должен быть различным. При скрещивании таких форм наследственная основа гибридов обогащается, как правильно заключают Мичурин и Лысенко. Такая обогащенная наследственная основа, содержа комбинацию многочисленных различий, дает широкие возможности селекции с целью выведения новых сортов, объединяющих в себе положительные качества обеих исходных форм. Кроме того, однако, методами надлежащего воспитания гибридных сеянцев можно, учитывая относительность доминирования, добиться максимального выявления известных наследственных свойств у гибридов.



Рис. 115. Бере зимняя Мичурина (справа). Слева — исходные формы: вверху — уссурийская дикая груша; внизу—Бере рояль.

Иллюстрацией к сказанному может служить блестящее разрешение Мичуриным проблемы продвижения на Север лучших южно-европейских сортов плодовых культур. Так как лучшие культурные сорта не выносят нашего континентального климата, то Мичурин скрестил их с дичками, взятыми из Дальневосточного края (рис. 115). В условиях нашего климата доминирует морозостойкость гибридов, а воспитание в наилучших условиях садоводственной техники дает возможность выявить у них все качества лучших южных сортов.

Естественно, что гибридизация между еще более отдаленными формами — разными видами или даже родами — дает еще бóльшие возможности сознательного комбинирования различных свойств в одном организме. На этом пути стоят однако два препятствия: 1) обычно разные виды не скрещиваются и 2) если скрещивание и удается, то гибриды оказываются бесплодными. Мичурин разработал замечательные методы преодоления нескрещиваемости и преодоления бесплодия таких гибридов.

1. Для первой цели разработан м е т о д п о с р е д н и к а и метод в е г е т а т и в н о г о с б л и ж е н и я.

Метод посредника состоит во введении промежуточной формы для гибридизации. Вместо невозможного А × Б, производят скрещи-

вание двумя этапами: (А × П) × Б. Так, например, для продвижения персика на север Мичурин задумал скрестить его с довольно стойким диким миндалем (бобовником: Amygdalus nana). Однако они непосредственно не скрещиваются. Между тем скрещивание оказалось возможным с одним северо-американским видом дикого персика (Prunus Davidiana), который и был избран в качестве посредника. Полученный гибрид был скрещен с культурным персиком (Amygdalus persica).

Метод вегетативного сближения состоит в следующем: молодой сеянец (часто берется гибрид близких видов, как более лабильный) прививается в крону взрослого дерева другого вида, где и растет в течение ряда лет под влиянием всей вегетативной массы старого дерева. После этого скрещивание часто удается.

2. Для преодоления бесплодия полученных гибридов Мичурин предложил своеобразный метод воспитания: «м е т о д м е н т о р а», при котором также используется влияние подвоя на привой в прививках (иногда и в обратном направлении). Вот пример применения этого метода. Гибрид черемухи (Prunus padus) и черешни (Prunus cerasifera) цвел, но не давал ягод. Мичурин привил молодой гибрид на черешню и вскоре получил обильное плодоношение.

Кроме этого, иногда и воспитание методами садоводственной техники приводило также к преодолению бесплодия гибридов.

В новейшее время с успехом осваивается и еще один весьма перспективный метод преодоления бесплодия гибридов — экспериментальное п о л у ч е н и е п о л и п л о и д о в. Если бесплодие гибридов зависит от несовместимости хромосом при созревании половых клеток, при которой их конъюгация невозможна, то можно добиться того, что у гибрида будет не по одному гаплоидному набору хромосом каждого исходного вида, а по диплоидному набору. Такие амфидиплоиды, как правило, вполне плодовиты, так как при редукционном делении у них конъюгируют между собой попарно лишь гомологичные хромосомы каждого исходного вида. Амфидиплоиды получались случайно и раньше; теперь их можно получать вполне надежно при скрещивании различных организмов (см. стр. 221). Найден еще один вполне надежный путь к преодолению бесплодия продуктов отдаленной гибридизации.

Б. Человечество давно уже пользуется гибридизацией для увеличения разнообразия полезных свойств культивируемых растений и животных. Почти все наши домашние животные и культурные растения выведены с применением методов гибридизации. Однако человек всегда старался использовать и случайные мутации, и таковые несомненно играли огромную роль в создании многих сортов и пород. У растений могут быть использованы и соматические или «почковые» мутации, «спорты». Мутации у растений могут быть использованы даже тогда, когда они бесплодны. Тогда их можно размножать прививками. Вспомним множество сортов махровой розы и многих других садовых растений. Известны бескосточковые мутации различных плодовых деревьев, в частности, апельсины,

мандарины, а также некоторые сорта винограда. Конечно такие бесплодные мутации могут размножаться только прививками.

С установлением методов получения экспериментальных мутаций на очередь встала практическая задача получения мутаций для их использования при выведении новых сортов. Это и проводится в настоящее время на многих селекционных станциях.

Еще важнее было бы, однако, сознательное получение определенных мутаций. Это задача по понятным причинам очень трудная, однако не безнадежная. Если определенный организм в известном его физиологическом состоянии и на конкретной стадии развития подвергнуть действию определенных, достаточно сильных раздражителей, которые по возможности прямо дойдут до половых клеток, то мы должны добиться и совершенно однозначных результатов. К этой цели с различных сторон и подходят исследователи, ищущие возможности внести определенные изменения в хромосомный аппарат. Экспериментальное получение полиплоидов является залогом дальнейших успехов и на этом пути. Тетраплоиды обычно отличаются более сильной и быстрой вегетацией, более высокой урожайностью (рис. 116) и, в особенности, выносливостью, нередко морозоустойчивостью. Все это показывает ценность этого метода для селекции помимо его значения для преодоления бесплодия гибридов. В качестве примера укажу на замечательную тетраплоидную гречиху, полученную у нас В. В. Сахаровым. Большие перспективы имеет и полученный М. С. Навашиным тетраплоидный каучуконос кок-сагыз, обладающий значительно увеличенной массой корней.

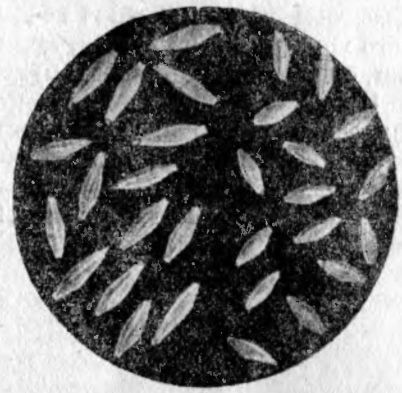


Рис. 116. Зерна тетраплоидного (сверху) и обыкновенного диплоидного (внизу) ячменя.

Путем применения колхицина к гибридам различных пшениц акад. А. Р. Жебраку удалось получить ряд вполне плодовитых амфидиплоидов и среди них пшеницы с 56 и 70 хромосомами. При этом получены сорта с весьма крупными зернами и устойчивые по отношению к грибным заболеваниям и к некоторым паразитам. По этим сортам ведется теперь селекция.

В. Подчеркивая значение гибридизации и получения мутаций для выведения новых сортов, мы однако не можем забывать и значения модификационной изменчивости для нашей практики.

Мичуринские методы «воспитания» означают создание таких условий для развития организма, которые способствуют максималь-

ному выявлению нужных для нас свойств. В сущности это означает доведение биотехники до ее высшего уровня, когда учитываются специфические потребности не только каждого вида растения, но и каждого сорта и притом применительно к тем запросам, которые ставятся перед каждой культурой в каждом данном случае.

Теория акад. Лысенко дополняет это требованием специфических условий среды еще и на каждой стадии развития, соответственно особенностям каждого данного сорта. Это составляет дальнейший шаг в деле управления индивидуальной, т. е. модификационной изменчивостью организма. Высокая агротехника и совершенная зоотехника оказываются, однако, необходимыми условиями не только для максимального выявления требуемых нами качеств продукции, но несомненно являются и средством для поддержания сорта на известном уровне и даже вспомогательным средством для дальнейшего поднятия его качеств, при непременном, однако, участии селекции, о значении которой мы будем говорить в дальнейшем изложении.

Пока мы можем отметить, что человечество идет быстро по пути овладения изменчивостью организмов и сознательного создания новых высокопродуктивных сортов растений и пород домашних животных.

Советский Союз занимает в этом движении почетное и во многом несомненно ведущее место.

IV. ДВИЖУЩИЕ ФАКТОРЫ ЭВОЛЮЦИИ

«Я убежден, что естественный отбор был главным, но не исключительным средством, вызывавшим изменения».

Ч. Дарвин

Явления индивидуальной изменчивости доставляют лишь сырой материал для эволюционного процесса. Этот материал отсеивается и подвергается известной переработке в борьбе организмов за существование. Только естественный отбор наиболее приспособленных особей дает изменяемости организмов определенное направление. Мы видели, что даже изменение выражения отдельных мутаций идет под руководящим влиянием естественного отбора. Поэтому только дарвиновские борьба за существование и естественный отбор имеют значение движущих факторов эволюции.

1. БОРЬБА ЗА СУЩЕСТВОВАНИЕ И ЕЕ ФОРМЫ

«Запас пищи в семенах многих растений с первого взгляда не имеет никакого отношения к другим растениям. Но по быстрому росту молодых растеньиц, происходящих из семян, подобных гороху или бобам, и посеянных среди высокой травы, можно предположить, что главное значение этих запасов пищи в семени заключается в том, чтобы способствовать росту всходов, пока они вынуждены бороться с окружающей их мощно развивающейся растительностью».

Ч. Дарвин

В основе борьбы за существование лежит стремление организмов к беспредельному размножению и сопротивление этому стремлению со стороны физических и биотических факторов внешней среды (включая сюда и деятельность других особей того же вида).

Понятие борьбы за существование имеет сборный характер, в нем подчеркивается однако известная активность организма в стремлении сохранить свою жизнь и обеспечить жизнь своего потомства. Эта активность проявляется во всех формах борьбы за существование и составляет одну из наиболее ярких характеристик живой природы.

Мерилом этой активности может служить биотический потенциал Чэпмена (также «давление организмов» или «скорость передачи геохимической энергии жизни» акад. В. И. Вернадского).

При определении активности организма в его борьбе за существование обычно основываются на геометрической прогрессии размножения. Геометрическая прогрессия размножения характеризует потенциальную интенсивность размножения организма. Она лежит в основе большинства представлений биологов, пытающихся выразить в числах ту силу жизни, которую нам приходится преодолевать для защиты наших культурных насаждений от посягательств непрошенных потребителей. Однако, геометрическая прогрессия размножения не дает исчерпывающей характеристики реальному «давлению жизни» в обычных условиях существования и размножения организмов. Не дает она и объективной характеристики той роли, которую играют организмы в экономии природы. В самом деле, буревестник, откладывающий ежегодно по одному лишь яйцу, выступает в роли довольно активного деятеля природы, а пресноводная жемчужница, откладывающая 3 миллиона яиц, или гриб, высевающий тысячи миллиардов спор, проявляют фактически ничтожную деятельность.

В воспроизведении находит свое выражение лишь одна из форм активности организма, и при этом одна из наиболее примитивных форм жизнедеятельности. Однако ее значение для процесса эволюции бесспорно. К тому же именно она сравнительно легко поддается довольно точному учету.

Реальная размножаемость организма определяется его плодовитостью, т. е. числом зачатков, воспроизводимых в течение всей его жизни. При половом размножении животных это будет число откладываемых яиц или число рождаемых детенышей, у высших растений — число созревающих семян. Это число, конечно, не константно — оно меняется в зависимости от условий данного года, данного сезона, данной местности с ее жизненными ресурсами (и, конечно, от индивидуальных свойств организма). Однако в общем оно колеблется около некоторого среднего уровня. Именно эта плодовитость организма и характеризует реальную (а не потенциальную) его размножаемость, как одно из проявлений «давления» жизни. В самом деле, если средняя численность организма в данное время (эпоху) остается в общем довольно постоянной, то это означает, что им ежегодно воспроизводится именно столько новых жизней, сколько ежегодно гибнет от различных причин. Число размножающихся особей не увеличивается и поэтому «давление жизни», проявляемое определенным организмом, остается в общем постоянным. Если N особей производит ежегодно n яиц или молоди, то такое же число n особей различного возраста (главным образом молоди) ежегодно гибнет. Число особей данной популяции ($N + n - n = N$) остается постоянным. Геометрическая прогрессия размножения не определяет реального давления жизни при обычных условиях существования, так как неродившиеся или несозревшие и погибшие особи фактически не оставляют никакого потомства. Реальное давление жизни определяется только фактически существующими особями любого возраста, а не теми, которые могли бы родиться, если бы для этого были подходящие условия.

Если число нарождающихся жизней в среднем равно числу гибнущих, то мы получаем вполне объективный показатель интенсивности борьбы за существование.

Плодовитость организма (число яиц, откладываемых животным за всю жизнь, или число семян, производимых растением), отнесенная к единице времени (году), может служить таким мерилом общей интенсивности борьбы за существование, т. е. суммарной элиминации организма во всех его возрастах (начиная со стадии яйца и до зрелого состояния).

К сожалению, этот метод — учет реальной размножаемости — не дает возможности диференцированного подхода. Мы не можем воспользоваться этим косвенным методом для учета интенсивности элиминации по различным стадиям и возрастам. Для этого необходимо непосредственное определение истребляемости данной формы. Так как подсчет истребляемости исключительно труден (для организмов с быстрым размножением), то в этом случае мерой интенсивности борьбы за существование может служить цифра размножения. С другой стороны, для организмов с медленным размножением, при малой численности потомства, непосредственный подсчет истребляемости в различных возрастах даст более интересные результаты. Ясно, что интенсивность борьбы за существование в различные периоды жизни организма достигает весьма различного уровня.

В суммарном определении Дарвина заключаются весьма различные элементы. Однако все же именно в борьбе за существование коренится та динамика жизни, которая дает силу и направление естественному отбору и, таким образом, лежит в основе эволюционного процесса. Несмотря на некоторую неясность самого термина, вызвавшего многие недоразумения, трудно обойтись без дарвиновского понятия борьбы за существование. Не следует, однако, упускать из внимания сложности взаимоотношений между организмами. Именно все эти сложные соотношения входят в дарвиновское понимание борьбы. Напомним хорошо известный пример Дарвина о влиянии числа кошек на урожай клевера (клевер опыляется шмелями, но мыши разоряют шмелиные гнезда; зато кошки уничтожают мышей и тем, в конечном счете, способствуют опылению клевера). Как видно, в понимание борьбы включаются и явления сотрудничества. Кроме того, учтем и дарвиновское понимание межвидовой борьбы, так как последняя обычно понимается в корне неправильно. Дарвин приводит в качестве примера таковой не борьбу жвачного животного с хищником и не борьбу насекомого с птицей, а борьбу, т. е. конкуренцию между травоядным млекопитающим и саранчей.

Сложность пищевых взаимоотношений между организмами, входящими в состав определенных биоценозов, вскрывается современными исследованиями экологов (рис. 117). В этом отношении особый интерес имеют цепи питания (пищевые ряды) Шелфорда. Примером таких цепей может быть следующий ряд для массовых форм Северного моря: 1) планктон из диатомовых водорослей; 2) веслоногие рачки (Pseudocalanus); 3) рыбка-песчанка (Ammodytes); 4) сельдь;

5) акулы и чайки. Число звеньев от малой травоядной формы обычно не более 5—6. Если первым животным является крупная травоядная форма, то число звеньев невелико. Такова, например, цепь: 1) расти-

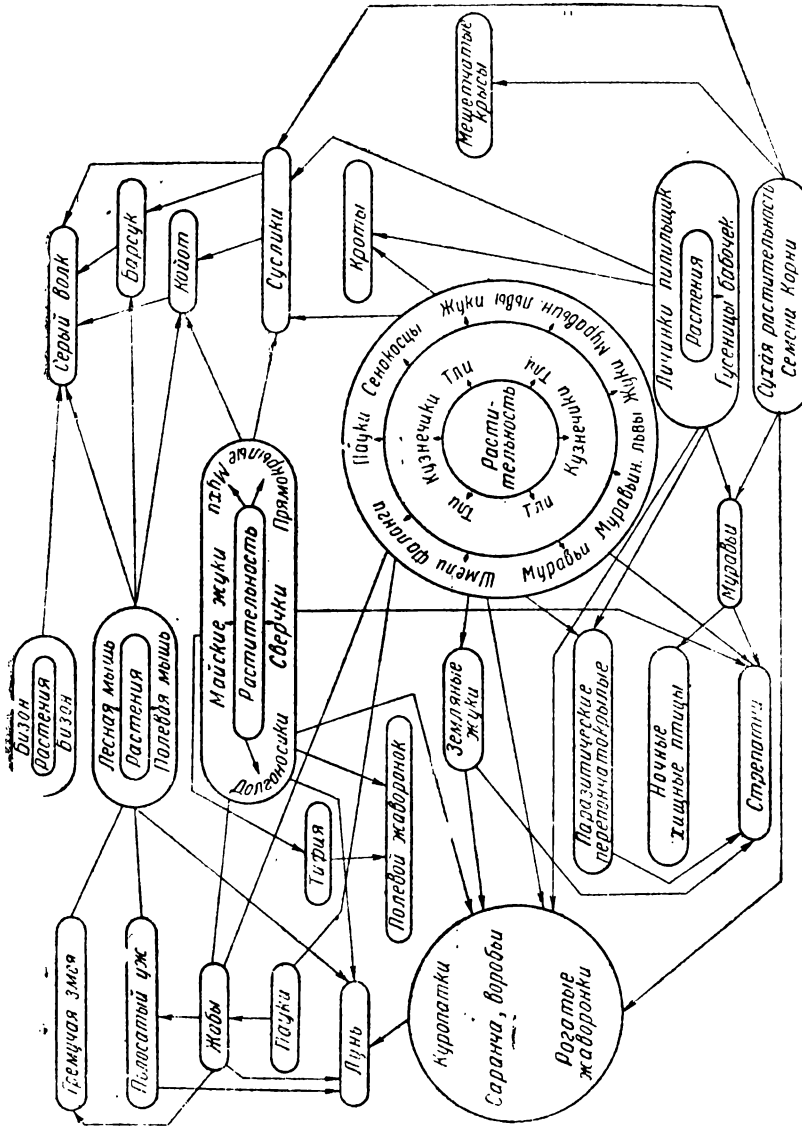


Рис. 117. Схема пищевых связей в прериях (по Шелфорду из Кашкарова).
Пример более сложных взаимоотношений организмов в биоценозах.

тельность, 2) заяц, 3) лиса. С каждым звеном в цепи питания организмы крупнее, они размножаются медленнее и число особей становится меньше («пирамида чисел» Элтона). Для паразитов порядок обратный — сверхпаразиты мельче и многочисленнее. В цепях

питания мы, конечно, не имеем замкнутых образований — они взаимодействуют с другими цепями в тех же биоценозах (как существует обмен организмами и пищевое взаимодействие также и между целыми биоценозами). Однако в цепях питания мы видим наиболее типичные формы зависимостей, имеющие доминирующее значение в данных условиях. Ясно, что лишь соседние звенья обнаруживают непосредственную пищевую связь (хищник и жертва).

Картина пищевых связей усложняется еще в значительной мере тем обстоятельством, что в большинстве случаев пищевая специализация животных не доходит до крайних пределов монофагии, когда животное питается лишь строго определенной пищей, т. е. животными или растениями одного вида. Обычно эта пища весьма разнообразна (рис. 118).

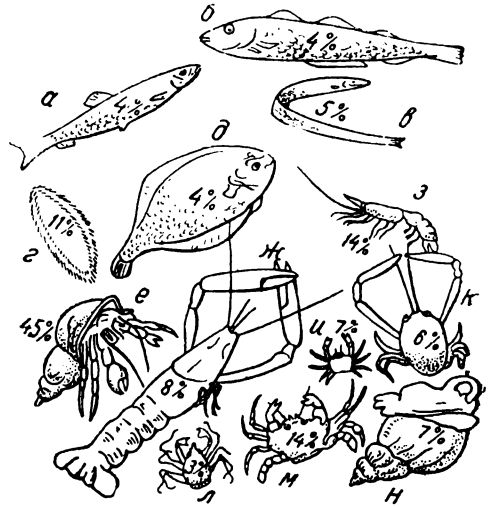


Рис. 118. Пища трески (Gadus callarias) в Северном море. Из Зернова.

а — Clupea harengus; *б* — Gadus merlangus; *в* — Ammodytes lanceolata; *г* — Aphrodite aculeata; *д* — Pleuronectes limanda; *е* — Eupagurus bernhardus; *ж* — Nephrops norvegicus; *з* — Pandalus montagui; *и* — Portunus pusillus; *к* — Corysteus cassivelanus; *л* — Hyas coarcatus; *м* — Portunus holsatus; *н* — Buccinum undulatum. Проценты означают частоту встречаемости в желудках разных особей трески. Сопоставление показывает разнообразие пищи мало специализированного животного.

Такие исследования имеют большое хозяйственное значение, так как позволяют учитывать природные ресурсы и возможности их восстановления и использования, а также открывают широкие перспективы для сознательного увеличения продуктивности рыбного или охотничьего хозяйства. С другой стороны, изучение таких взаимосвязей, а также других условий, влияющих на реальную интенсивность размножения, позволяет учитывать размножение животных — вредителей лесного и сельского хозяйства и разрабатывать биологические меры борьбы с ними. Быстрое размножение наблюдается в особенности у микроорганизмов — бактерий, водорослей и простейших животных. Однако оно возможно также и у высших животных, отличающихся высокой плодовитостью, например, у мышевидных грызунов из млекопитающих и у многих насекомых. В этом случае нередки вспышки «массового размножения».

Учет факторов, ограничивающих размножение таких животных, приобретает огромное народнохозяйственное значение. Но именно здесь, при изучении каждой конкретной формы, в особенности ясно видна огромная сложность взаимоотношений каждого организма с факторами внешней среды. Уже сама плодовитость есть величина

переменная, зависящая от наследственных свойств данной особи, от физических факторов внешней среды и физиологического состояния организма, от рода питания и т. п. Однако и истребляемость организма зависит от весьма многих как физических, так и биотических факторов. Только на действительно хорошо изученных конкретных формах видна борьба за существование во всей ее исключительной сложности. В некоторых случаях ясно виден периодический характер массовых размножений и тогда яснее выступает значение тех факторов, которые играют главную роль в возникновении следующих затем периодов депрессии. Для некоторых животных основным фактором, ограничивающим их размножение, оказываются физические причины (неблагоприятная температура или влажность), чаще в роли таковых выступает размножение хищников и паразитов, обычно непосредственно следующие за вспышкой массового размножения (рис. 119). Наконец, очень часто, при достижении значительной плотности населения, главная лимитирующая роль переходит к инфекционным заболеваниям.

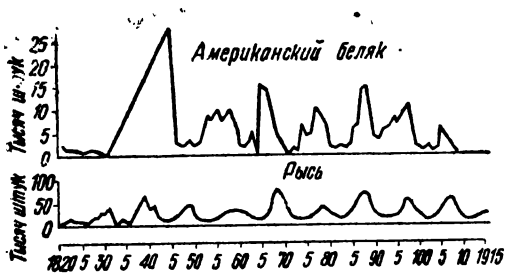


Рис. 119. Периодические колебания численности канадского беляка и рыси за 95 лет. По Хевитту.

В особенности у млекопитающих эпизоотии являются часто основным фактором, ограничивающим их размножение. При достижении известной плотности населения число столкновений между особями возрастает настолько, что эпизоотия быстро захватывает почти всю популяцию и резко снижает ее численность. После этого оставшиеся в живых изолированные особи вновь начинают почти беспрепятственное размножение, доводящее популяцию данного вида до нового максимума.

Во всех этих исследованиях экологи изучают подвижное равновесие, господствующее в природе в данный момент ее исторического существования. Эти исследования имеют, как сказано, большое народнохозяйственное значение. Однако они имеют и теоретическое значение, вскрывая все разнообразие факторов, лимитирующих размножение организмов. Изучение этих факторов безусловно необходимо. Для дарвиниста, однако, этим задача не исчерпывается. Для нас интересны не только факторы, нарушающие и восстанавливающие равновесие в численных соотношениях элементов биоценоза, но в еще большей степени важно изучение факторов, непрерывно смещающих самую точку равновесия и меняющих, следовательно, состав данного биоценоза. Только здесь мы видим в действии именно дарвиновскую борьбу за существование, связанную с изменением организмов и с изменением их положения в экономии природы.

Еще важнее для эволюционной теории те стороны борьбы за существование, которые определяют изменение генетического состава популяций отдельных видов и определяют тем самым качественное преобразование данных организмов как представителей этих видов.

Это предполагает существование наследственных различий в развитии, строении и реакциях отдельных особей и наличие избирательного уничтожения (элиминации), связанного с соревнованием.

Процесс прогрессивной эволюции (биологический прогресс) предполагает, по Дарвину, переживание особей, обладающих преимуществом в борьбе за существование. В большинстве случаев это означает уменьшение истребляемости, а следовательно, увеличение численности, которое в процессе дальнейшей эволюции приводит к понижению биотического потенциала.

Борьба за существование в природе весьма многообразна в своих выражениях, но многообразна она и в своих последствиях. Различные формы борьбы за существование связаны с различными направлениями естественного отбора и налагают характерный отпечаток на процесс эволюции. Поэтому понятие борьбы за существование нуждается в расчленении. Наиболее известна попытка такого рода, принадлежащая Л. Моргану и Л. Плате. Эти авторы различают прежде всего две основные формы уничтожения организмов:

I. Массовое уничтожение организмов стихийными силами без всякого отбора.

II. Индивидуальное уничтожение организмов физическими или биотическими факторами. Эта форма борьбы связана с отбором наиболее приспособленных к данным условиям существования.

Только эта вторая форма уничтожения имеет значение дарвиновской борьбы за существование как фактора, определяющего характер отбора и направление эволюции. В ней различают следующие формы борьбы.

1. Конституциональная борьба с факторами неорганической природы, при которой происходит уничтожение особей, наименее приспособленных к данным условиям климата (в широком смысле). Естественный отбор состоит в переживании особей наиболее стойких при данных условиях температуры, влажности, солености, освещения и т. п., т. е. особей с наиболее выносливой конституцией. Кроме того, однако, возможен и отбор по линии выработки специальных средств борьбы с вредными влияниями: холодом, засухой, перегреванием и т. п.

2. Межвидовая борьба с особями другого вида организмов. Обычно сюда относят кроме дарвиновских примеров конкуренции (вспомним «борьбу» жвачного с саранчей), также и гибель от хищников и паразитов.

3. Внутривидовая борьба или конкуренция с особями того же вида, которая, по Дарвину, достигает особой остроты и является важнейшим фактором эволюции. В этом случае уничтожение менее приспособленных особей связано с естественным отбором более защищенных, более активных и вооруженных, выше

организованных, и кроме того более специализированных особей, обладающих также более совершенными формами размножения и заботы о потомстве.

Эта классификация, хотя и является общепризнанной, не может считаться удовлетворительной, так как в ней подчеркиваются не те стороны борьбы, которые выделял Дарвин, и даже самый термин «борьба» применяется не в дарвиновском смысле, а скорее в смысле прямой борьбы с климатом (1), с врагами (2) и с конкурентами (3). Двусмысленность термина борьба (прямая и косвенная) заставила К. А. Тимирязева совсем от него отказаться. К. А. Тимирязев предложил пользоваться термином элиминация, т. е. устранение или уничтожение. Этим термином будем пользоваться и мы. Однако иногда еще более важным оказывается подчеркнуть другую характеристику дарвиновской борьбы — «конкуренцию».

Только избирательное уничтожение (элиминация), связанное с «конкуренцией» между индивидуально различными особями данного вида (данной популяции), ведет к образованию новых форм.

Если всходы семян определенного вида растения все одинаково заглушаются окружающей растительностью, то данный вид растения не может получить распространения в условиях данной местности; если же в условиях другой местности всходы пробиваются или даже заглушают окружающую растительность, то данный вид может распространиться. Однако, это обстоятельство само по себе поведет лишь к определению границ распространения этого вида, и не послужит основанием для его изменения.

Только при наличии индивидуальных различий в прорастании семян, в скорости роста и развития отдельных особей данного вида, элиминация приобретает избирательный характер. Одни особи заглушаются, а другие особи, находясь в т е х ж е у с л о в и я х, свободно пробиваются. Одни особи едва поддерживают свое существование среди густой растительности, другие особи достигают зрелости и высыпают достаточное количество полноценных семян. Только в этом случае, при наличии индивидуальной элиминации и соревнования особей в их качествах, естественный отбор ведет путем сохранения наиболее приспособленных особей к созданию новых видов.

Различные формы борьбы за существование, которые разбираются в дальнейшем изложении, все имеют значение в процессе эволюции. Все они определяют пути этой эволюции. Однако с о з д а н и е н о в ы х ф о р м и д е т в с е г д а и с к л ю ч и т е л ь н о ч е р е з и н д и в и д у а л ь н у ю э л и м и н а ц и ю и с о р е в н о в а н и е о с о б е й в н у т р и д а н н о й п о п у л я ц и и.

Дарвиновское понятие борьбы за существование заключает в себе, следовательно, две одинаково важные стороны. С одной стороны, она в с е г д а связана с уничтожением — с истребляемостью особей определенного вида, т. е. с различными формами э л и м и н а ц и и. Это как бы отрицательная характеристика борьбы. С другой стороны, известные элементы активной или пассивной конкуренции между особями одного вида являются не менее обязательной

характеристикой дарвиновской борьбы за существование. Так как понятие конкуренции как-будто предполагает именно активную конкуренцию, а на самом деле она может быть вполне пассивной (конкуренция в средствах пассивной защиты), то желательно пользоваться более мягким термином «соревнование». В соревновании мы имеем как бы положительную характеристику дарвиновской борьбы.

ФОРМЫ ЭЛИМИНАЦИИ

В элиминации мы видим как бы отрицательную, уничтожающую сторону борьбы за существование. В ней выражается сопротивление среды размножению организма. Можно пользоваться различными критериями для выделения типичных форм элиминации. Можно, по времени действия, различать постоянную и периодическую элиминацию. Можно проводить классификацию по элиминирующим факторам — физическим (холод, засуха и т. п.), физиологическим (голод), биологическим (хищник, паразит, эпизоотия) или по объектам элиминации (особи, семьи, популяции, виды) или по возрастам объектов (гаметы, зародыши, личинки, молодь, зрелые особи). Так как все эти характеристики имеют свое значение и позволяют учесть специфику влияния различных форм борьбы на направление эволюционного процесса, то нам придется дать комбинированную классификацию.

А. Общая элиминация или случайная истребляемость

Гибель отдельной особи зависит всецело от случая. Вопрос жизни или смерти не решается тогда индивидуальными свойствами организма, так как он случайно оказывается перед лицом фактора подавляющей силы, уничтожающего любую особь данного вида, оказавшуюся в сфере его влияния (таковым может быть и хищник, паразит или инфекционное заболевание). К этой категории относится и истребление собственно стихийными силами. Так как в этом случае истребление имеет массовый характер и не связано с отбором, то мы можем оставить его здесь без внимания.

Общая элиминация может иметь постоянный характер, если она не связана с определенным сезоном, или периодический (период дождей, летней засухи, зимнего холода, период размножения хищника или паразита).

Она может падать в основном на определенный возраст (яйцо, личинку, зрелое животное, семя, сеянец, растение) — возрастная общая элиминация.

Казалось бы, раз гибель отдельной особи зависит от слепого случая, а не определяется индивидуальными ее свойствами, то элиминация, не имея избирательного характера, не может быть связана с естественным отбором. Однако это не так — возможен отбор через случайное переживание потомства. Дело в том, что при случайной

истребляемости больше шансов выжить имеют хотя бы единичные особи из многочисленного потомства плодовитой пары. В данном случае будет происходить естественный отбор на максимальную плодовитость. Это является результатом чисто статистической закономерности — бо́льшей вероятности сохранения отдельных особей из более многочисленных групп (потомств плодовитых особей), чем из малочисленных (потомств менее плодовитых особей).

Таков, в значительной мере, характер элиминации всех относительно беспомощных животных как протисты, коловратки и мелкие рачки, входящие в планктон, и образующие основное питание многих рыб, или насекомые, служащие объектом питания многих птиц и других наземных позвоночных. Их высокая плодовитость есть результат, а, следовательно, и показатель, высокой общей элиминации.

Если общая элиминация имеет возрастной характер, то в ее результате меняется биологическое соотношение между возрастами. При высокой общей истребляемости взрослых животных, происходит удлинение личиночной жизни за счет укорочения взрослой фазы. Таков цикл жизни многих насекомых (особенно при защищенности личинки, как у многих жуков, цикад и других форм, личинки которых живут в земле или внутри растительных тканей). Наоборот, при высокой общей истребляемости личинок происходит удлинение взрослой фазы. Таков цикл жизни многих червей, ракообразных, насекомых, моллюсков, иглокожих, рыб и амфибий, личинки которых истребляются в огромных количествах рыбами, хищными насекомыми и птицами. Во всех этих случаях мы имеем и высокую плодовитость. Однако в некоторых случаях общая элиминация достигает особенно высокой интенсивности. У паразитов чрезвычайно велика гибель яиц и личинок, которые лишь в результате редкого счастливого случая попадают в подходящего для них хозяина. В результате этого, через постоянный отбор наиболее плодовитых особей, достигнуты максимально мыслимые для животных количества половых клеток. Из растений случайная гибель в особенности высока у форм, семена которых не обладают достаточным запасом питательных веществ, а также у наземных форм, оплодотворение которых связано с случайным присутствием водной среды. Отсюда высокая продукция спор у низших наземных растений.

Б. Индивидуальная элиминация или избирательное устранение

Индивидуальная элиминация может иметь постоянный или периодический характер; она может быть различной по возрастам. Однако всегда при этом имеется типичное переживание наиболее приспособленных особей. Эта форма борьбы за существование имеет всеобщее значение, она встречается всегда и везде пока имеются индивидуальные различия. Даже в оптимальных условиях существования

лабораторных и полевых экспериментальных культур эта элиминация никогда не прекращается и с существованием естественного отбора в этих случаях нельзя не считаться.

Отсутствие прямой борьбы в вульгарном понимании заставляет многих наивных экспериментаторов думать, что здесь нет борьбы за существование. В лучшем случае здесь говорят об особом отборе на «жизнеспособность», забывая, что всякий естественный отбор и есть отбор на жизнеспособность в данных условиях. Различие именно лишь в условиях. Условия многих культур, конечно, устраняют влияние большинства природных элиминирующих факторов и значительно снижают интенсивность отбора. Это отличие не имеет, однако, принципиального значения.

Индивидуальная элиминация может быть прямой, если отдельные особи устраняются непосредственно влиянием физических (климат) или биологических (хищники, паразиты) факторов, и может быть косвенной, если отдельные особи лишь ослабляются физиологическим фактором (голодом) и уничтожаются затем другими агентами или устраняются от размножения.

1. Прямая элиминация физическими факторами означает гибель отдельных особей от неблагоприятных метеореологических влияний (климат): крайних температур, недостатка или избытка влажности, механического действия ветра, потоков воды, прибоя, изменений концентрации солей в почве или в воде и т. п. При этом переживают особи наиболее стойкие по своей общей конституции, наиболее защищенные от указанных неблагоприятных влияний особыми средствами защиты (покровы, защищающие от испарения или от потери тепла, панцыри, защищающие от механических влияний). Кроме того отбираются и особи, обладающие двигательными реакциями и инстинктами, позволяющими им наиболее успешно избегать этих неблагоприятных влияний (таксисы, инстинкты миграции). Наконец, высокая истребляемость связана и с отбором, при прочих равных условиях, более плодовитых особей (на основе чисто статистической закономерности), обладающих более надежными приспособлениями для оплодотворения, для обеспечения яиц и молоди средствами защиты и питательным материалом.

2. Прямая элиминация биологическими факторами означает гибель отдельных особей от хищников, от паразитов и от инфекционных заболеваний. При этом переживают особи наиболее защищенные своей общей активностью и силой, а также специальными средствами активной защиты (вооружением, органами чувств, скоростью передвижения), наиболее защищенные физиологическими средствами (иммунитет) или средствами пассивной защиты (панцыри, иглы, защитная окраска, в связи с соответствующими инстинктами). Кроме того отбираются активные особи, обладающие хорошо развитыми органами чувств, инстинктами и высшими формами нервной деятельности, позволяющими избегать встречи с хищниками. Поэтому, эта форма элиминации имеет большое

значение в прогрессивной эволюции, в морфофизиологическом совершенствовании организации. Наконец, высокая степень истребляемости и в этом случае ведет к отбору (при равных условиях) более плодовитых особей, обладающих также более надежными средствами для оплодотворения и обеспечения сохранности яиц и питания и охраны жизни молоди.

3. Косвенная элиминация физиологическими факторами означает ослабление организма голодом при конкуренции за пищевые ресурсы, снижение плодовитости, и устранение от размножения (частью и в результате половой конкуренции). Интенсивность этой элиминации возрастает с увеличением плотности населения («перенаселение»).

Ослабление организма голодом (чаще всего сезонное) ведет и к усиленному его истреблению другими факторами как физическими (зимний холод, засуха), так и биологическими — врагами, паразитами, болезнями; так что голод редко бывает непосредственной причиной гибели животного.

Косвенная элиминация, связанная с переживанием наименее истощенных особей, означает отбор особей, наиболее успешно добывающих себе пропитание и наиболее экономно и продуктивно его использующих. Это ведет к развитию органов чувств, средств нападения для хищника, а также соответствующих инстинктов, помогающих найти пропитание. Кроме того, это означает отбор особей, максимально использующих пищевой материал, что связано с прогрессом не только органов пищеварения, но, в сущности, всей организации и, в особенности, всей физиологической конституции. Максимальное использование пищевых материалов, как правило, означает и пищевую специализацию и различные способы накопления резервов.

Наконец, переживание менее истощенных особей означает естественный отбор менее плодовитых особей, тратящих единовременно меньше энергии на образование половых продуктов. Поэтому большая косвенная элиминация приводит к сокращению плодовитости в смысле уменьшения числа яиц в одной кладке (в виде компенсации может увеличиться длительность жизни и соответственно — число кладок). Сокращение плодовитости неизбежно связывается с максимальным обеспечением жизни немногочисленной молоди путем ее охраны от вредных влияний и от хищников.

В. Семейная элиминация

Уничтожение всего потомства одной пары представляет нередкое явление, так же как и уничтожение целиком целых семей, которые при совместной жизни подвергаются одним и тем же опасностям. Еще бо́льшее значение имеет, однако, то обстоятельство, что потомство одной пары является генетически более однообразным, чем особи всей популяции. Это означает, что как недостатки, ведущие к уничтожению, так и преимущества, приводящие к переживанию

отдельных особей, нередко распространяются на все потомство одной пары. Поэтому семейная элиминация имеет место и там, где нет никаких признаков организованной семьи.

Семейная элиминация как раз и ведет к развитию организованной семьи, хотя бы в самых примитивных ее формах.

Происходит отбор наиболее защищенных кладок, отбор различных средств защиты икры и молоди в виде запаса питательного материала, яйцевых оболочек, инстинктов, заставляющих молодь держаться в более защищенных местах. Однако, в особенности, в результате семейной элиминации происходит отбор и, следовательно, эволюция различных форм заботы о потомстве, в том числе инстинктов гнездостроения, насиживания, охраны потомства, вскармливания молоди и т. п. Потомство особей с более совершенными формами заботы о потомстве выживает в большем числе и передает эти особенности далее по наследству.

Г. Групповая элиминация

Основой элиминации группового характера является также бо́льшее сходство, основанное на генетической близости, между особями одной естественной группы — популяции, формы, подвида, вида... по сравнению с особями любой другой равноценной группы.

Это сходство ставит всех представителей одной естественной группы в сходное положение в борьбе за существование. Поэтому элиминация захватывает нередко всех особей группы, оказавшихся менее приспособленными, в данных условиях существования, чем любая особь другой группы. В результате происходит истребление целых популяций (форм, видов) или их вытеснение в известных условиях или в известной местности другими формами, возникшими здесь же или распространившимися из соседних местностей (экологических форм, подвидов, видов).

Эта форма элиминации вскрывает у н и ч т о ж а ю щ у ю и р а с п р е д е л я ю щ у ю роль естественного отбора.

Мы не отрицаем существования уничтожающей и распределяющей роли естественного отбора, о которой так много говорят антидарвинисты. В этом частном случае отбор действительно является как бы решетом, отсеивающим готовые формы. Однако, вместе с тем можно показать, что эти формы развились в результате творческой деятельности естественного отбора, при индивидуальной элиминации всех менее приспособленных особей.

Большое значение имеет соединение групповой элиминации с индивидуальной. Если каждая группа обладает известными преимуществами в некоторых реальных условиях, такое соединение, обеспечивая эволюцию каждой группы, приводит к расхождению признаков и распределению форм по различным биотопам.

ФОРМЫ СОРЕВНОВАНИЯ

Элиминация приобретает явно избирательный, т. е. индивидуальный характер только через соревнование особей внутри данной популяции.

В соревновании выражается как бы положительная сторона борьбы за существование, которая более явно связана с самим организмом, с его активностью, с его стремлением к размножению и с творческой ролью естественного отбора.

Соревнование принимает различный характер в зависимости от форм его реализации (индивидуальное, групповое) и от степени активности его выражения.

А. Внутригрупповое соревнование

Внутригрупповое или индивидуальное соревнование протекает между отдельными особями одной популяции. Оно может иметь более активный характер конкуренции в борьбе за средства к сохранению жизни и за размножение или более пассивный характер соревнования в борьбе с неблагоприятными физическими и биологическими факторами внешней среды.

1. Индивидуальное активное соревнование выражается в конкуренции за жизненные средства, т. е. прежде всего за пищу (для водных животных — и за кислород, для растений — за свет, воду и соли). Оно обостряется по мере возрастающей плотности населения и, следовательно, прямо зависит от энергии размножения. Оно определяется в основном ограниченностью пищевых ресурсов и поэтому усиливается нередко в известные сезоны. Для животных умеренных и холодных стран оно особенно обостряется зимой (иногда и при летней засухе), когда резко падает доступность основных пищевых ресурсов животных (зеленых частей растения). Активное соревнование связано, следовательно, с косвенной элиминацией.

Если недостаток продуктов питания приводит к голодовке, хотя бы периодической, то борьба за существование выражается в конкуренции не только за добывание пищевого материала, но и за откладывание запасов главным образом внутри самого организма (иногда животные собирают и запасы пищевого материала в своих гнездах и норах) и за наиболее экономное использование пищевого материала и собственных резервов. Это связано со специализацией питания, с совершенствованием морфофизиологической конституции, а также с некоторыми специальными приспособлениями (жировые депо, инстинкты запасания впрок, миграция, спячка). Так как в этой форме соревнования переживание определяется в конце концов наименьшей истощенностью особи в период голодовки, то положительное значение приобретает и экономия в продукции половых клеток, особенно яиц. В общем результате соревнование за пищевые средства приводит к естественному отбору на совершенствование морфофизиологической конституции, связанное со специализацией питания и с наиболее экономичным обменом веществ, а также с уменьшением плодовитости,

которое может компенсироваться продлением жизни и многократностью размножения.

Активная конкуренция особей может выражаться и в половой конкуренции за спаривание. Она связана с разобранным нами уже половым отбором (гл. II, 3) и ведет к эволюции некоторых вторичных половых признаков и соответствующих инстинктов.

2. Индивидуальное пассивное соревнование проявляется в непосредственной борьбе с физическими и биологическими факторами за сохранение жизни и оставление потомства. В этом случае речь идет о прямой элиминации неблагоприятными климатическими влияниями, а также врагами, паразитами и инфекционными заболеваниями. Соревнование имеет в этом случае пассивный характер, так как преуспевание одних особей, обладающих известными преимуществами в средствах защиты от общих врагов и вредных влияний, непосредственно не задевает интересов других особей. Оно не обостряется по мере увеличения численности популяции. Однако это не значит, что в борьбе за свою жизнь и размножение организм действительно пассивен. Наоборот, мы уже раньше отмечали, что известная активность организма является общей его характеристикой при всех формах борьбы за существование. Хотя в данном случае и нет перенаселения и оно не определяет интенсивности конкуренции (как при активном соревновании в добывании жизненных средств), но все же последняя находится, как и в других формах борьбы за существование, в прямой зависимости от интенсивности размножения. Следовательно, активность организма выражается здесь в стремлении защитить свою жизнь от вредных влияний климата, от покушений со стороны хищников и паразитов и в стремлении к размножению. Пассивное соревнование связано с естественным отбором и выработкой наиболее эффективных средств защиты от вредных физических влияний, от врагов и паразитов. В этих случаях имеет значение крепкая конституция, общая активность и сила организма, развитие его органов чувств, его инстинктов, а также специальное вооружение для активной защиты жизни и, наконец, средства пассивной защиты (панцыри, защитная окраска, рисунок и форма).

Пассивное соревнование выражается и в процессах размножения. Чем выше истребляемость данного вида физическими и биотическими факторами, тем больше шансов оставить потомство имеют более плодовитые особи. Поэтому пассивное соревнование связано с отбором на средства, обеспечивающие встречу полов, оплодотворение и оставление возможно более многочисленного потомства. Оно ведет к развитию половых признаков и инстинктов, к увеличению плодовитости и к обеспечению жизни потомства (желток, яйцевые оболочки).

В пассивных формах соревнования наиболее ярко выражается творческая роль естественного отбора.

Б. Межсемейное соревнование

Межсемейное соревнование выражается в борьбе за обеспечение жизни потомства. Так как особи, относящиеся к одному помету, обладают несколько бóльшей степенью наследственного сходства между собой, чем с особями других пометов, то в соревновании за сохранение жизни они оказываются в сходных условиях. Переживание распространяется в значительной мере на целые пометы. В особенности большую роль играют при этом специальные средства защиты молоди — более или менее скрытое расположение кладок, охрана родителями, выкармливание. Это связано с эволюцией различных форм заботы о потомстве, выражающихся как в специальных инстинктах (гнездование, уход за молодью), так и в органах защиты яиц, зародышей и молоди (сумки, железы).

Межсемейное соревнование может приобретать активный характер конкуренции за места для икрометания, для гнездования и выведения молоди, что связано с развитием соответствующих инстинктов.

В. Межгрупповое соревнование

Межгрупповое соревнование выражается в конкуренции членов различных групп (форм, подвидов, видов) за общую пищу и условия для размножения (активная форма соревнования, непосредственно задевающая интересы конкурента) или в борьбе разных групп с общими врагами и с условиями физической природы (пассивная форма соревнования).

1. Активное соревнование означает конкуренцию особей различных групп (обладающих известной генетической однородностью) за одинаковый пищевой материал (и лишь частично за условия для размножения — нерестилища, гнездовья). Эта конкуренция не достигает такой остроты как внутри группы (вида), однако, приводит к существенно иному результату вследствие половой обособленности членов различных групп. Если особи одной группы оказываются в несколько более выгодных условиях при идентичности и ограниченности жизненных средств, то при их стремлении к безграничному размножению (внутри группы) происходит полное вытеснение ими всей популяции второй группы в данной местности. Это касается в особенности географических форм или подвидов (так как виды обычно расходятся по своим пищевым потребностям), которые поэтому и не обладают общей территорией распространения.

2. Пассивное соревнование характеризует борьбу особей различных групп (форм, подвидов, видов и т. д.) с общими врагами и вредными физическими влияниями (климата).

Если в основе активного соревнования групп лежит общность жизненных средств (пища), то в основе пассивного соревнования лежат общие опасности, угрожающие жизни членов различных групп.

В особенности это касается, конечно, близких групп (подвидов), так как у более отдаленных форм обычно и враги разные. И в этом случае форма, обладающая известными преимуществами в борьбе с врагами, будет, при ее стремлении к размножению, вытеснять форму, находящуюся в менее выгодном положении, так как враги будут уничтожать преимущественно эту последнюю. Так как в других местностях, с иными условиями климата и биотического окружения, в более выгодном положении может оказаться именно другая группа, то вытеснение из одной местности вовсе не означает обязательного вымирания данной группы; она может вполне преуспевать в другом месте.

Поэтому в межгрупповом соревновании сказывается не только уничтожающая, но и распределяющая роль естественного отбора.

В соединении с индивидуальным соревнованием, межгрупповое соревнование имеет большое значение в процессе расхождения признаков, связанном с распределением расходящихся форм по различным областям, биотопам и экологическим нишам.

ЗАКЛЮЧЕНИЕ

Мы рассмотрели различные формы борьбы за существование при освещении их с двух различных сторон: 1) со стороны истребляющей роли факторов внешней среды, связанной с элиминацией менее приспособленных особей и подавлением их размножения и 2) со стороны роли самого организма, соревнующегося с другими организмами в борьбе за жизнь и размножение, в результате чего имеется переживание наиболее приспособленных особей, обладающих наиболее надежными средствами для обеспечения жизни своего потомства.

Различные формы элиминации явно определяют различные направления эволюционного процесса в связи с условиями внешней среды: приспособление строения и функций организма, его пищевую специализацию, эволюцию форм размножения и заботы о потомстве, а также географическое распределение организмов.

Различные формы соревнования не менее ясно связываются с эволюцией самой организации: усложнением организма при максимальной слаженности его строения и функций, развитием форм обеспечения потомства средствами защиты и питания и таксономическим расхождением организмов.

В первом аспекте все внимание фиксируется на элиминирующих факторах и поэтому дается главным образом экологическая характеристика эволюции организма.

Во втором аспекте все внимание фиксируется на активности самого организма и поэтому дается морфофизиологическая характеристика эволюции.

ВМЕШАТЕЛЬСТВО ЧЕЛОВЕКА В БОРЬБУ ЗА СУЩЕСТВОВАНИЕ И ЕГО РОЛЬ В ИЗМЕНЕНИИ ФЛОРЫ И ФАУНЫ

Человек уже с доисторических времен оказывает сильнейшее влияние на всю живую природу. Охота и рубка леса человеком внесла новый элиминирующий фактор, прямо направленный на уничтожение некоторых объектов. Многие крупные животные истреблены еще в доисторическое время, при прямом участии человека. Многие истреблены в историческое время — дикий тур (1627), тарпан (в середине XIX века), птицы моа в Новой Зеландии и рокки на Мадагаскаре, бескрылая птица — дронт, или додо на о-ве Маврикия. В рекордно короткий срок истреблена стеллерова морская корова (1741—1768). На пути к истреблению стоят собственно все крупные дикие млекопитающие. Уничтожение лесов в древних культурных странах привело к изменению климата и образованию ряда пустынь.

Еще большее значение имеет косвенное влияние деятельности человека. С развитием культуры биоценозы неизбежно перестраиваются. Исчезают болота; степи и леса заменяются полями. Многие птицы лишаются гнездовий, а млекопитающие — своих укрытий. Исчезает привычный пищевой материал. Идет уничтожение всех тех животных, которые не могут приспособиться к создаваемым человеком условиям. Однако, и наоборот, человек культивирует определенные растения, а вместе с тем и всех тех животных, которые с ними связаны. Человек культивирует домашних животных, а вместе с тем и их паразитов. Домашние животные способствуют перестройке растительности на пастбищах. Размножаются многие сорняки, защищенные от поедания домашними животными. В защищаемые человеком полевые культуры проникают другие растения — сорняки, нередко имитаторы.

Таким образом, наряду с сознательным или непроизвольным уничтожением одних форм, идет сознательное или непроизвольное размножение и распространение других.

Природные биоценозы заменяются новыми — искусственными. Таковы наши лесонасаждения, парки, сады, огороды и поля, заступающие место девственных лесов, лугов, болот и степей.

Производится акклиматизация организмов отдаленных стран и их интродукция во всех культурных странах. Вместе с тем изучаются взаимозависимости организмов во вновь создаваемых искусственных биоценозах с целью сознательного вмешательства в эти взаимозависимости. Подбор определенных форм должен способствовать размножению одних организмов и подавлять размножение других (реконструкция фауны). Так вырабатываются биологические основы борьбы с сорняками и вредителями лесного и сельского хозяйства. Так ведется и работа по более рациональной постановке полевого, садового, лесного, рыбного и охотничьего хозяйства.

2. ЕСТЕСТВЕННЫЙ ОТБОР

«В переживании благоприятствуемых особей и рас при непрерывно возобновляющейся борьбе за существование мы видим могущественную и непрерывно действующую форму отбора. Борьба за существование неизбежно вытекает из размножения в быстро возрастающей геометрической прогрессии, присущего всем органическим существам».

Ч. Дарвин

«Самое слабое преимущество некоторых особей, обнаруживающееся в известном возрасте или в известное время года и дающее им перевес над теми, с кем они конкурируют, или хотя в ничтожной степени делающее их более приспособленными к окружающим физическим условиям, может со временем склонить чашу весов в их сторону».

Ч. Дарвин

«Я не усматриваю предела деятельности этой силы, медленно и прекрасно приспособляющей каждую форму к самым сложным жизненным отношениям».

Ч. Дарвин

Элиминация и отбор. Естественный отбор находится в теснейшей связи с борьбой за существование — он полностью зависит от ее наличия. Он представляет процесс диаметрально противоположный элиминации и непосредственно определяемый соревнованием. В биотическом потенциале Чэпмена и других величинах, характеризующих размножаемость организмов, мы имеем иногда довольно удовлетворительное мерило интенсивности борьбы за существование и элиминации. Однако было бы неправильно, если бы мы вывели отсюда заключение, что размножаемость или истребляемость могут служить мерилом интенсивности естественного отбора.

В борьбе за существование определенного организма в определенной среде имеется, конечно, прямая пропорциональность между остротой элиминации и интенсивностью естественного отбора. Однако при сравнении разных организмов и разных элиминирующих факторов зависимость имеет иной характер. Дело в том, что элиминация не всегда имеет избирательный характер и ее интенсивность не имеет прямой связи с этой избирательностью. Даже наоборот, здесь существует, возможно, обратная зависимость. Острота элиминации возрастает с мощностью элиминирующих факторов; однако избирательный ее характер и интенсивность отбора падают. Острота элиминации падает с увеличением активности организма, но эффективность отбора при этом возрастает.

При стихийных бедствиях гибель имеет массовый характер. При систематическом истреблении силами подавляющей мощности гибель отдельной особи также является делом случая. Индивидуальные различия теряют свое значение перед лицом мощных факторов, одинаково несущих гибель для любой особи, случайно попавшей в сферу их действия. Следовательно, и здесь нет прямого отбора (есть лишь

косвенный результат выживания части потомства, чисто статистический отбор на плодовитость).

Естественный отбор нередко становится тем более интенсивным, чем более активен организм и чем мягче действует истребляющий фактор. Вредные влияния, заставляющие организм бороться, держащие его лишь под угрозой гибели, имеют в этом смысле максимальное значение. Поэтому именно внутривидовая конкуренция, связанная лишь с нехваткой пищевого материала, оказывается наиболее острой и ведет к наиболее интенсивному отбору. Цифра гибели может быть при этом относительно ничтожной — истощенные особи, быть может, устраняются лишь от размножения, однако результатом такой конкуренции может быть исключительно интенсивный отбор в потомстве.

Точно так же и при пассивном соревновании наибольшее значение имеют повседневные опасности, связанные с обычными колебаниями в метеорологических условиях, с размножением паразитов и с нападениями обычных хищников, против которых уже выработались и средства защиты. Именно в этих случаях индивидуальные преимущества отдельных особей получают решающее значение, позволяя им бороться с такими неблагоприятными влияниями и спасаться от обычных, не слишком опасных, врагов.

Как сказано, естественный отбор прямо противоположен процессу элиминации. Если при индивидуальной элиминации гибнут особи, менее приспособленные к данной обстановке, то выживают и оставляют потомство, т. е. отбираются, наиболее приспособленные. Надо всегда помнить, что это переживание одних особей есть результат истребления других. Естественный отбор н е есть в ы б о р положительных особей, а их сохранение в результате гибели отрицательных уклонений, менее приспособленных к жизни при данных условиях. Это имеет существенное значение, так как делает понятным накопление и комбинирование многих б е з р а з л и ч н ы х и з м е н е н и й в процессе видообразования. Еще важнее то обстоятельство, что происходит также и накопление с а м ы х н е з н а ч и т е л ь н ы х п о л о ж и т е л ь н ы х и з м е н е н и й, которые сами по себе не могли бы решать вопрос о жизни и смерти особи.

Этим самым делается излишним введенное Роменсом и затем общепринятое понятие «селекционного значения малых изменений». Именно Роменс, как и многие другие «дарвинисты», полагал, что самые малые изменения, не решая вопроса о жизни и смерти особи, не могут быть предметом естественного отбора. Для того чтобы приобрести «селекционное значение», полезные изменения должны будто бы достигнуть уже известного уровня развития. В связи с этими соображениями Роменса А. Вейсманн разработал свою теорию зачаткового отбора. Ясно, что мы имеем здесь подмену дарвиновской теории, в которой естественному отбору отводится творческая роль в создании самых незначительных приспособлений, неодарвинистическими представлениями, в которых естественный отбор является лишь в роли решета, отсеивающего готовые формы, развивающиеся в силу иных

причин (автогенез). Вопрос о селекционном значении малых изменений совершенно ясен и о нем не может быть спора. Прав был только Дарвин, который постоянно подчеркивал значение даже самых малых полезных изменений. Спорить можно только об элиминационном значении малых вредных уклонений, в связи с вопросом о возможности и их накопления в популяции, в особенности при ослаблении интенсивности элиминации.

В прошлой главе мы отмечали многообразие форм борьбы за существование, рассматриваемых с двух ее сторон (как формы элиминации и формы соревнования); естественно, что различным формам борьбы за существование соответствуют и различные направления естественного отбора, что частью уже и было отмечено. Разные формы борьбы приводят поэтому к различным и иногда диаметрально противоположным результатам в процессе эволюции.

1. В случае значительной прямой элиминации (случайными физическими факторами и хищниками) идет естественный отбор на максимальную плодовитость.

В случае интенсивной косвенной элиминации (голодом) естественный отбор получает обратное направление — на малую плодовитость, на возможное обеспечение потомства.

2. При интенсивной возрастной элиминации взрослых идет естественный отбор на увеличение длительности личиночной жизни (многие насекомые).

При интенсивной элиминации личинок или молоди идет отбор на увеличение длительности жизни взрослого организма.

3. Прямая элиминация физическими факторами, врагами, паразитами связана с естественным отбором наиболее эффективных средств защиты от этих факторов.

Косвенная элиминация голодом (при острой пищевой конкуренции) ведет к отбору более действительных орудий нападения и к специализации питания.

Косвенное устранение от размножения (при половой конкуренции) ведет к отбору средств, наиболее обеспечивающих это размножение (половой отбор).

А. Доказательства эффективности естественного отбора в природных условиях

Прежде всего отметим наблюдения Веттштейна на альпийских лугах. На неиспользованных человеком лугах виды горечавки (Gentiana) и некоторые другие растения цветут в течение всего лета. На лугах, подвергавшихся скашиванию, развился сезонный диморфизм — весенняя форма, которая цветет и плодоносит до сенокоса и летне-осенняя, которая цветет после сенокоса. Здесь, очевидно, те особи, которые нормально цвели летом, систематически скашивались человеком, не могли плодоносить и потому остались без потом-

ства. Эти наблюдения были дополнены обстоятельными исследованиями Н. Цингера, над погремком (Alectorolophus major ssp. montanus, рис. 120). Исходный вид на укосных лугах не живет и цветет все лето на нетронутых альпийских лугах. В зависимости от условий покоса вид диференцировался. В условиях позднего сенокоса образовался рано зацветающий летний вид (Al. aestivalis). В условиях двух покосов этот вид разбился на два: раннеспелый весенний вид (Al. vernalis) и позднеспелый летний (Al. polycladus).

Еще интереснее, что в условиях посевов ржи летняя форма преобразовалась в особую форму, приспособившуюся к этим посевам (Al. apterus). У этой формы коробочки не раскрываются и семена сами не высыпаются (они требуют обмолота). Крылья. бывшие на семенах исходных форм, редуцировались и поэтому семена не отвеиваются. Они остаются в урожае ржи и, следовательно, эта форма превратилась в сорняк. Эволюция сорняка, очевидно, еще не вполне закончена. У этой формы (Al. apterus) еще сохранились признаки, указывающие на его происхождение: иногда наблюдаются коробочки с щелью, через которую семена еще могут высыпаться; среди семян часто встречаются (в 52 %) кроме бескрылых также и семена с узкой оторочкой (рудимент крыльев) и в небольшом числе (12 %) с заметными или даже ($1^1/_2$ %) хорошо развитыми крыльями.

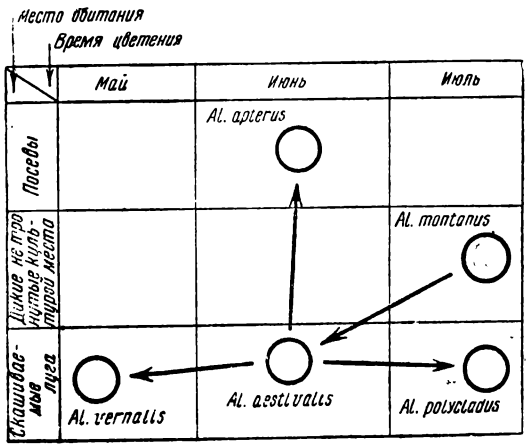


Рис. 120. Схема происхождения подвидов погремка. По Н. Цингеру.

В условиях систематического покоса происходит иногда отбор низкорослых особей растений, — так устанавливается, например, низкорослая форма лебеды, не уничтожаемая при кошении.

Интересны и другие исследования Н. Цингера над происхождением сорняков и в особенности над растениями, обычно засоряющими посевы льна. Льняной рыжик (Camelina linicola) близок, и очевидно произошел от ярового рыжика (Camelina glabrata), отличаясь от него прежде всего более крупными семенами, которые по весу приближаются к семенам льна. То же самое касается льняной гречихи (Polygonum linicola, происходящей от дикой Pol. lapathifolium), льняной торицы (Spergula linicola, происходящей от обыкновенной Sp. vulgaris), льняного плевела (Lolium remotum, происходящего от обыкновенного сорняка яровых посевов L. temulentum). Проис-

хождение этих форм связано с бессознательным отбором, так как при просеивании семян льна всегда оставались самые тяжелые семена этих растений, наиболее приближающиеся по весу к семенам льна.

Новейшие данные, касающиеся происхождения культурных злаков, показывают, что рожь и овес вошли, повидимому, в человеческую культуру первоначально как сорняки посевов пшеницы и ячменя. По мере продвижения культуры на север они все более засоряли посевы, но вместе с тем приобретали и все большее значение, сначала как питательная примесь, а затем и как самостоятельный предмет культуры и питания.

Экспериментальные исследования А. Сапегина показали эффективность естественного отбора в высеваемой смеси сортов пшеницы. Наблюдения показали постепенное исчезновение одних сортов, в то время как другие получали из года в год все более значительное преобладание, вытесняя первые. Очень ценны исследования Сукачева, который культивировал различные линии одуванчиков отдельно или совместно в разных условиях. Смертность и плодовитость различных линий в разных условиях посадки были весьма различными. Сходные результаты дали исследования борьбы за существование между биотипами Festuca sulcata.

Из наблюдений над животными можно упомянуть об исследованиях англичанина Уелдона, который в течение ряда лет изучал биометрически крабов (Carcinus maenas) в гавани Плимута, где был построен новый мол. Циркуляция воды в бухте ослабела и вода стала мутной от меловой взвеси, вносимой двумя речками. Было установлено преимущественное переживание особей с более узким головогрудным щитом. Одновременно показано, что в аквариумах особи с широким головогрудным щитом гибли вследствие засорения жабер меловой взвесью.

Чеснола привязывал зеленых и бурых богомолов (Mantis religiosa) шелковинками к растениям и наблюдал результаты их истребления птицами. Через 17 дней все особи, находившиеся на подходящей по окраске растительности, оказались в сохранности. 23 зеленых особи, привязанных к бурым частям растений, были уже через 11 дней все уничтожены птицами. Большинство бурых богомолов на зеленых частях были также съедены. Эти наблюдения были подтверждены Беляевым, отметившим однако, что вороны прекрасно вылавливают богомолов на любом фоне. Это показывает лишний раз, что защитная окраска, как и другие приспособления, никогда не имеют абсолютного значения.

Паультон и Сандерс исследовали истребляемость куколок крапивницы (Vanessa urticae), прикрепленных к разным предметам (крапиве, стволам деревьев, заборам, каменным оградам и т. п.). Огромное большинство куколок быстро уничтожалось птицами. Немногие уцелевшие куколки были на крапиве (т. е. на нормальном для этой бабочки субстрате) и отчасти на каменных стенах. Дубовский исследовал в новейшее время естественный отбор у ракушковых раков (Ostracoda) в условиях текущей воды (сносившей недостаточно цепких

особей) и с полной убедительностью показал возникновение приспособлений к жизни в подвижной воде у пресноводных и морских представителей этой группы.

Наконец, и новейшие опыты с плодовой мушкой — дрозофилой показали, что разные мутации обладают разной жизнеспособностью при разных температурах, и что при культивировании в различных условиях естественный отбор идет в различных направлениях и приводит ко вполне реальным сдвигам, т. е. к действительному изменению наследственных свойств этой мухи.

Таким образом и специально поставленными опытами действенность естественного отбора, как фактора, меняющего организацию и физиологические свойства вида, полностью доказана.

Из полевых исследований над животными наиболее интересны наблюдения Гаррисона в Иоркширском сосновом лесу. С 1800 г. этот лес был разделен широкой просекой на две части — в одной его части сохранился сосновый лес, а в другой сосна заместилась березой. Состав популяции бабочки Oporabia autumnata оказался в 1907 г. в обеих частях леса весьма различным. В сосновом лесу 96% этой бабочки относилось к темной ее разновидности, а 4% — к светлой. В березовом лесу (происшедшем из того же соснового) 85% особей относились к светлой форме и только 15% к темной. Изучение крыльев, брошенных птицами и летучими мышами, питавшимися этой бабочкой, показало, что в сосновом лесу среди истребленных особей было более 50% светлых. Таким образом светлая форма попадалась среди остатков истребленных особей гораздо чаще, чем среди живых. Следовательно, отбор действительно еще продолжается в сосновом лесу в пользу темной разновидности.

Иногда удавалось установить внезапное появление и быстрое распространение новой формы, приспособившейся к условиям, специально созданным человеком. Так, Квейл описывает борьбу с щитовками (Aspidiatus aurantii) — вредителями лимонных деревьев — методом окуривания. В Ю. Калифорнии эти меры давали 100% уничтожения вредителя. Однако в 1914 г. в одном саду у города Корона появилась стойкая раса, которая стала распространяться, невзирая на окуривание. То же произошло и с черной щитовкой (Saissetia aleae). В 1912 г. она дала в саду близ Чартер Оок стойкую расу, которая к 1925 г. широко расселилась по соседним лимонным плантациям.

Производились также наблюдения над судьбой искусственных популяций мушки дрозофилы в природных условиях. Леритье и Тесье выпускали во фруктовых садах большие популяции, содержавшие различные мутации дрозофилы. Большинство мутаций быстро исчезало. Однако мутация черной окраски (ebony), хотя и уничтожалась в гомозиготных особях, но имела в гетерозиготных особях некоторое преимущество перед дикой формой.

Естественный отбор может происходить с различной интенсивностью в разные сезоны и в различные годы и может по сезонам менять направление.

Уже старые исследования Томпсона, Белля и Пирсона над осенней и весенней популяциями обыкновенной осы показали значительное сокращение изменчивости весенней популяции вследствие влияния острой зимней элиминации.

Интереснее данные Фордов, которые наблюдали в течение 13 лет в одной и той же местности обособленную местную популяцию бабочки Melitaea aurinia. Кроме того, были использованы более старые материалы любителей, собранные еще за 36 лет до этого (всего 49 лет). Материалы были биометрически обработаны и показали резкое увеличение изменчивости в годы массового размножения и, наоборот, большую однородность популяции в периоды депрессии. Интересно то, что последовательные депрессии были связаны с известными изменениями в признаках, т. е. что форма действительно изменялась каждый раз в результате обострения элиминации.

Качественные изменения по сезонам были установлены Тимофеевым-Ресовским, который изучал близ Берлина популяции божьей коровки (Adalia bipunctata), отличающейся резким полиморфизмом по окраске и рисунку надкрылий. К осени наблюдалось заметное увеличение числа особей одной из основных форм; весной установлено заметное увеличение численности другой формы. Следовательно, элиминация и отбор меняли свое направление по сезонам.

Возрастание изменчивости при ослаблении интенсивности элиминации указывает на значение процесса мутирования. Ясно, что в естественных популяциях происходит непрерывно два различных процесса — ненаправленный процесс мутирования и комбинирования с одной стороны, и направленный процесс естественного отбора, который в разное время может иметь различный характер, — с другой.

Значение этих процессов весьма различно.

Б. Мутирование и отбор

М у т и р о в а н и е приводит к беспорядочному накоплению индивидуальных изменений. С к р е щ и в а н и е увеличивает число комбинаций, но в малых популяциях приводит к установлению известной однородности. С л у ч а й н а я э л и м и н а ц и я (общая) связана с легкой утерей мутации. В малых популяциях и это приводит к установлению известной однородности. Избирательная, т. е. и н д и в и д у а л ь н а я э л и м и н а ц и я означает естественный отбор наиболее стойких особей, т. е. наиболее выгодных сочетаний. Таким путем создаются новые виды организмов. Это единственный направленный процесс, ведущий к аккумулятивному образованию новых форм.

Однако э ф ф е к т и в н о с т ь естественного отбора зависит не столько от интенсивности индивидуальной элиминации, сколько от характера элиминирующих факторов (см. стр. 261). Кроме того она зависит и от интенсивности мутирования и от насыщенности популяции различными комбинациями мутаций.

Вопрос о значении темпов мутирования и интенсивности отбора

для процессов перестройки генетической природы популяции подвергся в последнее время усиленной разработке с применением методов математики (Гарди, Фишер, Райт, Холден и др.). Мы не можем здесь входить в рассмотрение всех этих частных вопросов. Приведем лишь некоторые выводы.

Прежде всего укажем на значение изменчивости. Мерилом последней служит, как известно, среднее квадратическое уклонение («сигма» — σ). Эффективность отбора оказывается прямо пропорциональной квадрату этой величины (σ^2), так называемой в а р и а н ц е.

Единичная мутация вообще не имеет большой ценности. Если эта мутация строго нейтральна, то уже со второго поколения в популяции могло бы установиться численное равновесие между мутантами и неизмененными особями (равновесие Гарди). Однако на самом деле даже безвредная мутация, как правило, теряется уже через 1—2 поколения в силу случайностей гибели отдельных особей при общей большой истребляемости. Лишь в особо благоприятных случаях такая мутация может сохраниться в популяции и даже размножиться. Интересно, что значение этого обстоятельства было правильно оценено еще Ч. Дарвином: ...пока я не прочел очень умелой и веской статьи в «North British Review» (1867), я не оценивал вполне, как редко могли удерживаться в потомстве единичные изменения, все равно, слабые или резко выраженные» (Ч. Дарвин).

Этот теоретически редкий случай практически не имеет никакого значения, так как строго нейтральных мутаций не бывает, отдельные мутации обычно теряются и даже в благоприятных случаях их удельный вес в популяции остается ничтожным.

Для эволюционного процесса имеет однако существенное значение то обстоятельство, что с х о д н ы е м у т а ц и и в о з н и к а ю т п о в т о р н о и мы на практике имеем дело не с единичными мутациями, а с процессом повторного мутирования.

В этом случае мы имеем дело с распространением безвредных или почти безвредных, а иногда и определенно неблагоприятных мутаций. С к о р о с т ь р а с п р о с т р а н е н и я «мутантного гена» (т. е. гетерозиготной мутации) в популяции зависит: 1) от частоты возникновения данной мутации, т. е. от «м у т а ц и о н н о г о д а в л е н и я» и 2) от и н т е н с и в н о с т и е с т е с т в е н н о г о о т б о р а в данных условиях.

Направление мутационного процесса не определяет направления эволюции, так как его интенсивность на практике всегда ниже интенсивности естественного отбора в природных условиях. Безусловно неблагоприятные мутации поэтому всегда элиминируются.

Однако скорость эволюции определяется между прочим и «мутационным давлением». Когда н а п р а в л е н и е этого «давления» совпадает с направлением естественного отбора (т. е. если мутация имеет положительное значение), то эволюция идет очень быстро (часто это бывает лишь при регрессивной эволюции). Если мутация является условно или частично благоприятной, т. е. может приоб-

рести положительное значение лишь в известных условиях, или в известных своих выражениях, то отбор лишь частично совпадает с мутированием. Эволюция идет медленнее и связана с более или менее коренной переработкой форм выражения этой мутации. Если мутация является скорее вредной, то она накапливается в популяции и против действия естественного отбора до тех пор, пока не наступит известное равновесие между обоими противоположными процессами. В зависимости от величины мутационного давления и интенсивности элиминации мутантов, равновесие наступит на различном уровне концентрации мутантных генов в популяции. Уровень максимальной концентрации тем выше, чем больше мутационное давление и чем менее интенсивна элиминация мутации. Предельная концентрация устанавливается на тем более низком уровне, чем ниже мутационное давление и чем интенсивнее элиминация мутантов. При достижении высоких концентраций, когда в популяции появляются гомозиготные мутанты, их элиминация идет гораздо скорее.

Указанное «генное равновесие» определяется в математическом выражении известной формулой Фишера. Кроме этих выводов мы отметим еще лишь одно положение, отмеченное Холденом: эффективность естественного отбора при прочих равных условиях наиболее высока на средних концентрациях мутантных генов в популяции.

В заключение напомним наш основной вывод, что в результате обычно противоречивых процессов — мутирования и естественного отбора — в любой популяции происходит накопление огромного числа мутаций в скрытом, гетерозиготном состоянии. Этот резерв наследственной изменчивости поддерживает пластичность вида и легко мобилизуется при любых изменениях внешней среды. Исследования генетического состава естественных популяций показали действительно большую их насыщенность многими мутациями. Отсюда большая подвижность, мобильность наследственной основы (генотипа).

Всякое изменение условий внешней среды означает изменение установившихся соотношений. В связи с этим и естественный отбор принимает иное направление. Некоторые мутации, которые раньше были безразличными (обезвреженными, скрытыми), или даже условно или частично вредными, оказываются в новых условиях полезными. Они быстро выявляются в составе мобилизационного резерва (в результате новых перекомбинаций (см. гл. III, 2-Б), переходят в гомозиготное состояние и распространяются во всей популяции. Облик всей популяции меняется соответственно новым условиям среды. Взаимоотношения между организмом и средой становятся иными. В результате изменения направления естественного отбора меняются строение и реакции всех особей данной популяции. Признаки и функции организма приспособляются все более к новым условиям внешней среды. Таким образом происходит эволюция известной группы организмов (экотипа, подвида, вида).

Такой процесс естественного отбора по непосредственно полезным для организма, в данных (новых) условиях, признакам мы на-

зываем прямым отбором Следовательно, прямой отбор идет на основе селекционного преимущества положительных уклонений от «нормы» перед представителями установившейся «нормы». В результате этого прежняя норма постепенно преобразовывается в новую норму.

Однако различные признаки организма взаимосвязаны. Благодаря существованию системы корреляций, связывающих органы и части (в процессах их индивидуального развития и в их функции), изменяются не отдельные признаки, а вся организация в целом (см. гл. VII). Следовательно, при прямом отборе по одним признакам произойдут и изменения некоторых других признаков. Можно говорить о косвенном отборе этих других признаков. Это разделение имеет до известной степени формальное значение, так как на самом деле естественный отбор идет не по признакам, а по целым организмам. Однако в этом отборе целых особей некоторые их признаки могут в данных условиях приобрести решающее или ведущее значение. Тогда принято говорить о прямом отборе по этим признакам. Также можно говорить о косвенном отборе по тем признакам, которые, будучи связаны с ведущими признаками, сами по себе, однако, не являются предметом прямого отбора. Помимо прямого и косвенного отбора в процессе эволюции играет известную роль и индивидуальная приспособляемость организма, значение которой выступает особенно ясно при более быстром изменении условий окружающей среды (главным образом физических, но, частью, и биотических). Индивидуальное приспособление может в дальнейшем процессе эволюции стать постоянным признаком организации, независимым в своем развитии от того фактора внешней среды, который его вызвал к жизни. Это осуществляется через процесс стабилизирующего отбора.

В. Стабилизирующий отбор

Если при быстром изменении внешней среды организмы не могут непосредственно приспособиться к новым условиям, то они могут полностью вымереть. Если же они обладают способностью к индивидуальному приспособлению, то вся масса особей данного вида, попавшая в эти измененные условия, может сразу преобразоваться.

Таким образом, способность к приспособительной модификации, определяя переживание вида в измененных условиях, приобретает большое значение в процессе эволюции. Кроме того, адаптивная модификация является в таких случаях как бы индикатором дальнейших изменений данной формы в процессе естественного отбора.

Способность к адаптивным модификациям у различных организмов весьма различна. Как правило, она бывает более значительной у растений (рис. 121). В некоторых случаях она выражается в виде ясного полиморфизма, как мы это видели на многих примерах амфибиотических растений, растений горных стран и т. д. В случае на-

личия такого полиморфизма в организме вполне подготовлена почва для быстрой его перестройки при изменении условий среды в определенных направлениях. Форма, которая раньше играла второстепенную роль, может стать главной и, наоборот, — прежняя главная форма может в новой среде совершенно потерять свое значение. Амфибиотическое растение может при осушении климата и высыхании водоемов превратиться во вполне наземное и водная форма фактически исчезает. Такая «смена адаптивных норм» может произойти с относительно очень большой скоростью.

Во всех случаях образования новых форм путем индивидуального приспособления такие ненаследственные изменения с течением времени постепенно становятся наследственными. Если эти изменения и возникают в этих случаях как модификационные, они все же ведут и к изменениям генотипа. Наследственная основа организации всегда перестраивается.

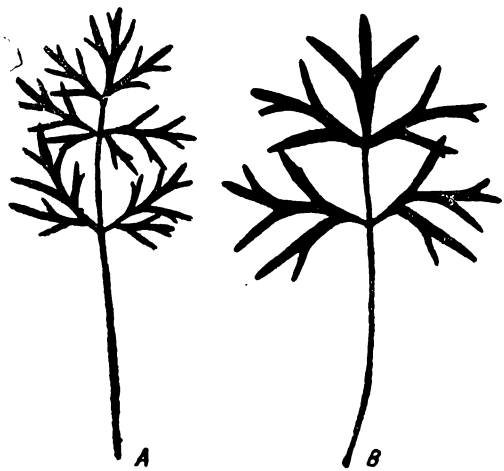


Рис. 121. Теневая *(A)* и световая *(B)* модификации листьев у черенков одной особи Anemone pulsatilla (прострел). По Циммерману.

Перестройка генотипа выражается прежде всего в утрате тех реакций, которые в новых условиях среды потеряли свое прежнее значение. Однако она всегда дополняется и новыми приобретениями в процессе естественного отбора, которые имеют особое значение в новых условиях существования.

Растение, оседающее в горах, образует горную модификацию (рис. 122). При длительной жизни в этих условиях горная форма теряет способность образовывать долинную модификацию. Однако наследственные изменения не ограничиваются при этом одними лишь регрессивными явлениями — утерей ненужных более реакций. Происходит и приобретение новых свойств полезных в условиях горного климата, например, развивается обильное опушение.

Растение при засухе нередко теряет листья и это можно рассматривать как приспособление, предохраняющее растение от чрезмерного испарения. В этом случае растение начинает ассимилировать черешками и зелеными стеблями (рис. 123). Если растение прочно оседает в засушливой местности, то оно может и вообще потерять способность развивать листья (даже во влажной среде). Такое ксерофитное растение отличается, однако, не только утерей листьев. В процессе эволюции черешки и стебли совершенствуются в способности

к ассимиляции и превращаются в листоподобные органы — филлодии и филлокладии (рис. 124).

Такие изменения наследственных свойств организма, при котором признаки, бывшие раньше лишь модификациями, становятся нормой, развивающейся независимо от тех факторов, которые вызвали к жизни данные модификации, постоянно приводятся в доказательство правильности положений ламаркизма. Это большая группа фактов, известных как явления «параллелизма» ненаследственных и наследственных изменений. Дарвинисты, к сожалению, обращали на эти явления слишком мало внимания. Это приводило к недооценке значения модификационных изменений в процессе эволюции. На самом деле все эти факты, конечно, прекрасно объясняются с точки зрения теории Дарвина и не дают никакой почвы для выводов ламаркистов. Приводим некоторые такие факты в виде таблички:

«Параллелизм» ненаследственных и наследственных изменений

Модификации, развивающиеся в онтогенезе	Стойкие признаки организации, приобретенные в филогенезе
1. В холодном климате севера или высоких гор многие растения приобретают карликовый рост.	1. В тундре и в горах местная растительность характеризуется карликовым ростом, который нередко сохраняется и при культивировании в теплом климате долин.
2. При засухе многие растения сбрасывают листья и тогда ассимилируют зелеными тканями черешков и стеблей.	2. Ксерофитные растения часто вовсе лишены листьев и ассимилируют стеблями, филлоидиями или филлокладиями, которые развиваются и при культуре во влажном воздухе.
3. Растение яровой рыжик (Camelina glabrata) среди посевов льна принимает общий вид льняного рыжика (Camelina linicola).	3. Растение льняной рыжик произошло от ярового рыжика среди посевов льна. Его признаки устойчивы.
4. Под влиянием пониженной температуры у крыс и у мышей укорачиваются ноги, уши и хвосты, а шерсть становится длиннее.	4. Грызуны холодных стран отличаются короткими ушами и хвостами, но длинной шерстью.
5. Высокая температура и влажность вызывают у птиц усиление пигментации и усиление металлических отливов.	5. Почти вся фауна тропиков сильнее пигментирована. В пределах одного вида или рода тропические формы ярче и часто имеют металлический блеск.
6. Цыплята, выращенные при низкой температуре, имеют больший вес, большее сердце, короткое тело, короткие ноги и хвост.	6. Птицы, сравниваемые в пределах одной группы, на севере крупнее (правило Бергмана) и обладают более короткими ногами и хвостом (правило Аллена).
7. При трении на коже птиц и млекопитающих развиваются мозоли.	7. У свиньи бородавочника (Phacochoerus), ползающей при рытье земли на кистевом суставе, развиваются мозоли еще у зародыша. У человека кожа подошв также толще уже у зародыша.

Эти факты очень интересны и заслуживают самого серьезного внимания; однако у нас нет никаких оснований разрешать их в плоскости ламаркистских представлений.

Образование признака или его модификации в индивидуальном развитии (в онтогенезе), процесс принципиально иной, чем возникновение или изменение признака в истории какого-либо организма (в филогенезе). Факторы этого развития в обоих случаях — разные. У зародыша развитие признаков организма определяется внутренними (наследственными) факторами во взаимодействии с нормальными факторами внешней среды. При изменении последних индивидуальное развитие в большей или меньшей степени модифицируется. Модификации определяются, конечно, наследственными факторами, но не однозначно — в своем конкретном оформлении они зависят от наличия известных факторов внешней среды. Конкретные модификации связаны с этими факторами, которые могут быть в наличии, а могут и не быть. Так как от этого зависит реализация данной определенной модификации, то мы считаем ее ненаследственной (хотя сама основа, определяющая возможность ее развития — несомненно наследственна). Изменения, характеризующие названные горные или северные формы, льняной рыжик, ксерофит или свинью-бородавочника определяются в своем развитии вполне однозначно внутренними (наследственными) факторами. Поэтому мы их называем наследственными.



Рис. 122. Высокогорная модификация и долинная форма одуванчика, полученные от одной ссоби в условиях экспериментальной посадки. $^2/_5$ нат. величины.

Справа — горная модификация в натуральную величину.

Иногда наследственные особенности реализуются только при наличии определенного внешнего фактора. Это — зависимое развитие признака. В других случаях требуются лишь общие условия, делающие процессы нормального развития вообще возможными. В пределах нормальных условий среды признаки организма развиваются независимо от тех или иных факторов этой среды. Изменения

последних могут приостановить развитие, могут его грубо нарушить, но колебания их интенсивности в известных пределах нормы не изменяют заметно признаков организации. Последние развиваются автономно.

Интересно отметить, что во многих случаях зависимого развития нормальные морфогенетические реакции организма вызываются вовсе не теми факторами среды, к которым они приспособлены (стр. 143). Водные листья амфибиотических растений определяются в своем развитии часто не водной средой и даже не влажностью, а недостатком света. Это ставит особые трудности перед ламаркизмом.

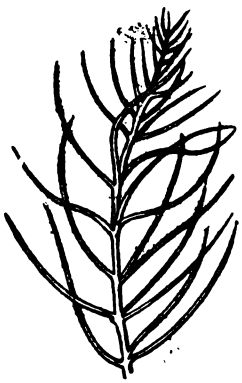


Рис. 123. Ветвь ракитника, ксерофитного кустарника с прутообразными зелеными ветками, утратившими свои листья в условиях засушливого климата

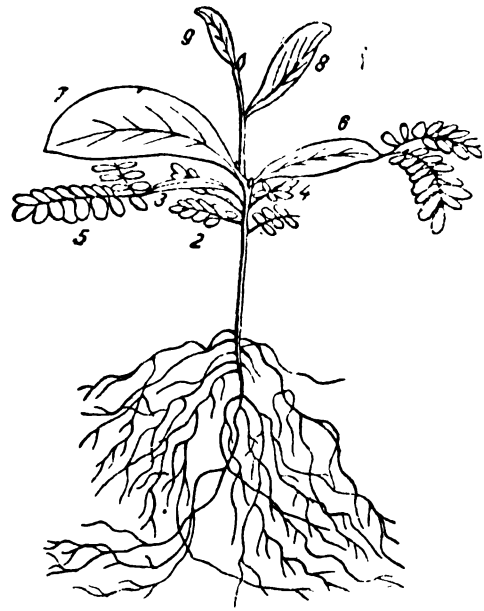


Рис. 124. Молодое растеньице акации Acacia pycnantha.

1—4 — первичные перистосложные листья; *5—6* — переходные листья с расширенными черешками; *7—9* — филлодии, как вторичные листообразные органы вполне развитого растения.

Для дарвиновской концепции в этом нет никаких трудностей. В процессе эволюции происходит широкая замена одних факторов развития другими. Внешние факторы, вызывающие (вместе с внутренними) известную модификацию, могут в процессе эволюции быть заменены другими внешними факторами, которые в этой же среде будут вызывать ту же модификацию (развитие ксерофитных листьев может определяться первоначально недостатком влажности, затем избытком света и преобладанием ассимиляции). Еще большее значение имеет для нас то обстоятельство, что в процессе эволюции происходит в большом масштабе замена внешних факторов внутренними. Тогда зависимое от внешних факторов развитие превращается в автономное. Если такая замена факторов развития касается и а-

менения организма, т. е. конкретной его модификации, то происходит преобразование ненаследственного изменения в наследственное. Иногда для обозначения этого процесса преобразования употребляют термин — «автономизация» развития.

В чем же состоит процесс наследственного фиксирования модификационных изменений с точки зрения дарвиновской теории естественного отбора? Как и во всей эволюции, мы имеем здесь наличие двух основных процессов — утерю наследственной базы для тех реакций (и следовательно признаков), которые потеряли свое значение, и, с другой стороны, приобретение новой наследственной базы для тех реакций (а следовательно, и признаков), которые оказываются в новых условиях полезными для организма.

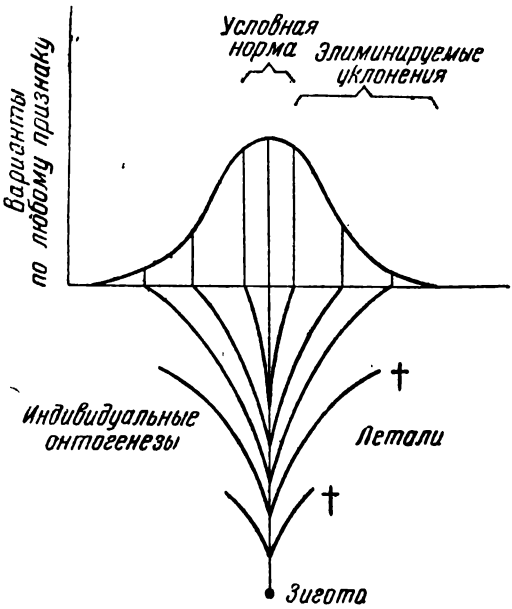


Рис. 125. Схема стабилизирующего отбора.

Уклонения в онтогенетическом развитии, ведущие к образованию крайних вариантов, элиминируются. Сохраняются и свободно накапливаются лишь варианты, укладывающиеся в пределах «нормы».

1. Утеря реакций, которые в новых условиях оказываются ненужными, происходит в результате бесконтрольного накопления мутаций, разрушающих эти реакции. Если известный признак потерял свое значение или реакция просто не имеет условий для своей реализации, то мутации, меняющие эти реакции, не отзываются на жизнеспособности организма. Поэтому все такие мутации не элиминируются, а накапливаются в разнообразных направлениях. Беспорядочное накопление мутаций приводит к разрушению механизм осуществления реакции или развития признака.

2. Автономизация тех реакций, которые в новых условиях приобретают значение постоянных адаптаций. В этом случае замена внешних факторов развития внутренними означает приобретение новой более сложной наследственной основы. Это происходит в результате естественного отбора мутаций, не выходящих за пределы приспособленной (модифицированной) организации.

Такой отбор мы называем стабилизирующим, так как он приводит к выработке более устойчивых, т. е. более стабильных форм. Механизм действия стабилизирующего отбора очень несложен (рис. 125).

В процессе естественного отбора постоянно происходит элиминация всех вредных уклонений от приспособленной «нормы». Все же мутации, которые ложатся в пределах этой нормы, т. е. не нарушают ее приспособленности, сохраняются и свободно накапливаются. В разбираемых нами случаях «фиксирования» модификаций происходит накопление мутаций, укладывающихся в пределах уже осуществленной приспособительной модификации. Мутации эти, следовательно, частично сходны с модификацией, но их развитие осуществляется внутренними факторами. Накопление таких мутаций означает создание наследственной основы для автономной реализации того же фенотипа или, во всяком случае, фенотипа, сходного с данной конкретной модификацией. Новая форма будет в условиях значительных случайных колебаний в факторах внешней среды обладать преимуществом большей устойчивости. И это может быть результатом простой элиминации всех вредных уклонений. Если организм легко реагирует даже на кратковременные изменения в некоторых факторах (температуры, освещения, влажности...), то эти реакции, будучи даже приспособительными, могут оказаться в конечном счете крайне вредными, как только изменение прекратится и восстановятся «нормальные» условия внешней среды. Если такие «слишком поспешные» или «ошибочные» реакции окажутся гибельными и такие организмы будут элиминироваться, то это и приведет к тому, что будут переживать и отбираться менее чувствительные организмы, не реагирующие с такой легкостью. Это и означает автономизацию развития.

В процессе стабилизирующего отбора происходит непрерывная перестройка генотипа, которая на-глаз не улавливается, но приводит к коренному преобразованию механизма индивидуального развития. Получается кажущаяся «фиксация» модификации, а в самом деле вытеснение ненаследственного (лабильного) изменения комбинацией наследственных (стабильных) изменений.

В обычном прямом отборе мы имеем прогрессивный, творческий фактор эволюции. В стабилизирующем отборе выдвигается на первый план его консервирующая роль (творческая роль выражается лишь в перестройке наследственной основы и в создании механизма индивидуального развития).

Обычный прямой отбор идет на основе селекционного преимущества положительных уклонений от «нормы» перед представителями установившейся «нормы». В результате сама норма изменяется и, в частности, приобретаются новые формы реагирования.

Стабилизирующий отбор идет на основе селекционного преимущества «нормы» («нормального» фонотипа) перед отрицательными от нее уклонениями. В результате этого норма не изменяется, но изменяется способ ее индивидуального развития.

Можно было бы привести много примеров стабилизации форм в процессе эволюции. Некоторые такие примеры приведены на табличке (стр. 272). Факты постоянного обезвреживания мутаций, ведущие, между прочим, к эволюции рецессивности мутаций (стр. 226) и к до-

минированию установившейся уже нормы, следует рассматривать в той же плоскости стабилизации форм, и механизм этого процесса идентичен с только что разобранным.

Некоторые факты вряд ли могли бы получить иное объяснение. Разберем более детально лишь один пример.

Известно, что при засухе листья кустарников или даже деревьев вянут и затем опадают. В жарких странах нередко происходит вполне закономерный листопад в засушливое время года. Этот листопад является приспособлением, предохраняющим растение от потери воды при транспирации через листья и невозможности пополнения ее запаса через корневую систему. При экспериментальном удалении листьев у многих растений (сирень, роза, белая акация и др.) сильно увеличивается число хлорофильных зерен в ассимиляционных тканях стеблей и черешков листьев, а также происходит и новообразование хлоропластов в нижележащих слоях клеток. Разрастается палисадная ткань и увеличивается число устьиц. Усиление ассимиляции в черешках и стеблях доказано экспериментально. В этом мы видим компенсаторный процесс приспособительного характера. Он приобретает особое значение у растений засушливых местностей, сбрасывающих нередко листья во время засухи.

Сбрасывание листьев может оставлять растение безлистным на длительный период вегетации. Ксерофитное растение может в молодом возрасте развивать листья, а затем их окончательно терять (многие акации). Многие ксерофитные кустарники напоминают тогда безлистную метлу (рис. 123). Таковы многие санталовые и мотыльковые, как, например, ракитник (Cytisus, рис. 123), бобровник (Spartium). Ассимилирующая ткань под кожицей стеблей обладает сильно редуцированными межклетниками. Устьица многочисленны, но малы и погружены. Здесь адаптивная модификация приобрела уже постоянный характер. В дальнейшем процессе эволюции побеги иногда расширяются и образуют листообразные ветки — «филлокладии» (например, иглицы — Ruscus hypoglossum и Ruscus aculeatus). У других растений расширяются не стебли, а черешки сбрасываемых листьев — «филлодии» (особенно у акаций). У Acacia heterophylla в нормальном онтогенезе развиваются филлодии и после этого опадают листья (рис. 125). Сбрасывание листьев и развитие филлодиев определяются уже автономно, т. е. внутренними факторами развития, а не засухой и компенсационной модификацией, связанной с отсутствием листьев.

Таким образом в процессе эволюции создается трудно понимаемая замена листьев другими, сходными образованиями, несущими ту же функцию. Казалось бы, как это происходит у других растений, сами листья могли бы приспособиться к условиям засухи.

В данном случае этот своеобразный путь эволюции объясним т о л ь к о как результат обусловленного засухой периодического листопада с последующими компенсационными явлениями. Здесь именно а д а п т и в н а я м о д и ф и к а ц и я тканей стеблей и черешков имела ведущее значение в процессе дальнейшей эволюции.

Эта модификация приобрела в засушливой местности значени постоянного, т. е. стабильного признака организации, развивающегося и без засухи. Очевидно это произошло через механизм стабилизирующего отбора. В процессе прямого отбора произошло затем приобретение листообразной формы новых органов, более приспособленных к ограниченной транспирации в сухой местности, чем прежние листья.

Сам стабилизирующий отбор не вносит ничего принципиально нового. В нем находим выражение, главным образом, консервирующая роль естественного отбора, как бы закрепляющего известный, уже по сути пройденный, этап эволюции. Ясно, что это все же второстепенная форма отбора. Значение творческого, движущего фактора эволюции имеет в основном обычный дарвиновский прямой отбор.

Если мы здесь подчеркивали значение приспособительных модификаций, то мы должны сейчас же сделать и оговорку, что далеко не всегда путь эволюции идет через индивидуальное приспособление. Для многих организмов последнее вообще не играет сколько-нибудь заметной роли (насекомые). Кроме того, и это в особенности важно, сама способность к приспособительным модификациям создается только в процессе естественного отбора наиболее выгодных для организма форм реагирования. Естественный отбор остается все же основным, хотя и не единственным фактором эволюции.

На почве приспособительных модификаций могут, однако, возникнуть и новые диференцировки (как мы и видели на примере эволюции филлодиев и филлокладиев). На основе общей унаследованной способности к приспособительной реакции возможно установление и затем закрепление конкретных частных реакций, ведущих к развитию новых признаков. Общая способность мышц усиливаться при тренировке может быть реализована на некоторых конкретных мышцах, а это может быть связано со значительными преобразованиями конечностей или других органов. Изменение нагрузки известных костей может привести к конкретной их перестройке. Точно так же могут усилиться и определенные нервные центры на базе общей способности нервной ткани к функциональной гипертрофии (на стадиях развития). Также и образование конкретных мозолей совершается на базе общей способности кожи к такой реакции, но может привести к развитию вполне нового признака (мозоли бородавочника). Через стабилизирующий отбор такие новые диференцировки могут стать стойкими наследственными образованиями (с автономным развитием).

В этом видно непосредственное диференцирующее значение соотношений организма со средой, которое через разделение и перераспределение функций приводит к прогрессивному расчленению организма и к усложнению его строения.

Таким образом способность к адаптивным модификациям, т. е. к индивидуальному приспособлению,

возникая в процессе естественного отбора наиболее благоприятных форм реагирования, сама становится фактором дальнейшей дифференцировки, т. е. усложнения организации, которое принимает затем более устойчивые формы через процесс стабилизирующего отбора.

Г. Творческая роль естественного отбора

Наряду с дальнейшей диференцировкой на основе существующих уже способностей к приспособительным реакциям продолжается всегда и установление новых норм реакций и медленный процесс выработки способности к новым приспособительным реакциям. Эти процессы преобразования форм реагирования идут под руководящим влиянием естественного отбора.

Творческая роль естественного отбора выражается, следовательно:

1) в переработке самого материала, именно в обезвреживании условно вредных, частично вредных и малых мутаций, что достигается естественным отбором наиболее благоприятных их комбинаций;

2) в преобразовании целых популяций, через сохранение и преимущественное распространение наиболее жизнеспособных форм (см. гл. V);

3) в приспособлении организма к различным сторонам окружающей внешней среды, в том числе и к другим организмам (см. гл. II и гл. VIII);

4) в выработке способности к наиболее выгодным реакциям на изменения в факторах внешней среды, в том числе к морфогенетическим реакциям, выражающимся в приспособительных модификациях;

5) в образовании прерывистого многообразия органических форм и, в частности, в процессах видообразования и расхождения признаков (см. гл. V);

6) в определении направления всего эволюционного процесса, в целом идущего по линии усложнения и повышения организации, а в частных ветвях, идущих по пути специализации (см. гл. IX);

7) во взаимном согласовании и объединении частей и органов любого организма в одно гармоническое целое, обладающее значительной устойчивостью по отношению к внешним влияниям (см. гл. VI);

8) в создании аппарата наследственности и индивидуального развития, наиболее обеспечивающего преемственность органических форм в процессах размножения и выражающегося между прочим в прогрессивной автономизации развития (см. гл. VII).

Принимая различные направления, и выступая в различных формах на разных этапах эволюции, естественный отбор не теряет своего творческого значения даже тогда, когда организм частью сам создает себе свою среду обитания и воспитания молоди, чем в свою очередь определяется и дальнейшее направление отбора.

Большое значение приобретает у высших позвоночных (птиц и млекопитающих) более узкая среда обитания, выражаемая семьей или более обширным объединением — гнездовой колонией или стадом. Различные формы ухода за потомством, их питание и обучение создают особые условия индивидуального развития. Эти же условия создают и новые направления для естественного отбора. Однако в основе всех этих условий лежат семейные и стадные инстинкты, изменяемые в том же процессе естественного отбора.

Конечно, изменения наследственные и ненаследственные переплетаются здесь особенно сложно; еще сложнее чем в одиночных организмах. И все же значение естественного отбора этим не снимается. Все действительно новое приобретается организмом всегда под руководящим влиянием естественного отбора. При этом направление естественного отбора определяется непрерывно усложняющимися взаимоотношениями организма со средой, как физической, так и биотической. Основное значение имеют взаимоотношения с ее биологическими компонентами — пищей, врагами и паразитами.

3. ИСКУССТВЕННЫЙ ОТБОР И ЕГО ВЗАИМОДЕЙСТВИЕ С ЕСТЕСТВЕННЫМ

Деятельность человека оказывает самое глубокое влияние на органическую природу (см. стр. 260). Человек, меняя флору и фауну и создавая на месте прежних биоценозов — новые, создает этим самым и новые условия борьбы за существование и новые направления естественного отбора (особенного внимания заслуживает в этом смысле эволюция сорняков и вредителей народного хозяйства). В этом выражаются прежде всего непроизвольные и непредвиденные результаты деятельности человека. Задача будущего — сознательное создание искусственных биоценозов, т. е. определенной новой среды для животных и растений.

Для некоторых видов растений и части животных, именно — для форм, культивируемых человеком, это уже делается. Вся наша агротехника, лесотехника и зоотехника направлена, вместе со службой защиты растений и ветеринарией, на создание наиболее благоприятной искусственной среды для развития культивируемых растений и животных. Этим самым меняется и направление естественного отбора.

Однако и сам отбор, в измененной форме, находится частично в руках человека. Это — искусственный отбор или селекция, методы которой непрерывно разрабатываются и совершенствуются по мере накопления наших знаний. Бессознательный искусственный отбор доисторического и исторического времени, стоявший на грани естественного отбора, в культурных хозяйствах давно заменен сознательным выбором наиболее ценных растений и животных, специально оставляемых для размножения. Давно уже пользуются и гибридизацией для увеличения разнообразия комбинаций, как базой для дальнейшей селекции.

Строгий выбор пар для скрещивания, после предварительного анализа их достоинств как по предкам (родословные), так и по потомкам, является основой современного селекционного размножения.

Концентрируя все свое внимание на признаках и свойствах производителей, селекционер, однако, нередко забывает, что и условия индивидуального развития этих производителей и их потомства далеко не безразличны для конечного результата и что даже самая строгая селекция не устраняет полностью процесса естественного отбора, который может итти и вопреки стремлениям селекционера.

Поэтому мы должны подчеркнуть роль условий внешней среды для результатов самой селекции.

Прежде всего, теоретически понятно, да и доказано экспериментально, что сама селекция по одним и тем же признакам ведет к различным результатам при разных условиях воспитания (так как при разных условиях выражение признаков одного и того же генотипа оказывается различным). Кроме того, каждая порода или сорт нуждаются в известных условиях для полного выявления всех своих положительных свойств. Как правило, это будут в общем такие же условия как те, в которых данная порода или сорт были выведены.

В особенности для растений имеют большое значение многие климатические факторы: влажность, температура, длина светового дня, и притом различные на различных стадиях развития.

Однако и для животных эти условия не безразличны, в особенности для функций размножения. Для созревания половых продуктов у животных также нередко требуются известные температурные условия и определенные нормы освещения, иногда даже в виде определенной длины светового дня (доказано для некоторых птиц). В особенности же важны условия полноценного питания.

Селекционер не должен забывать и о действии естественного отбора. В некоторых случаях естественный отбор уже и сам помогает человеку, как, например, при селекции морозоустойчивых или засухоустойчивых сортов в условиях нашего климата. В других случаях, однако, естественный отбор может противодействовать селекции, проводимой человеком. Наша задача состоит в том, чтобы поставить по возможности и естественный отбор на помощь селекционеру.

Если вести селекцию на высокую урожайность зерновых в условиях густых посевов и плохого питания растений, то естественный отбор будет противодействовать нашим усилиям, так как растения будут находиться в условиях острой конкуренции и отбор будет итти в направлении снижения урожайности (именно наименее плодовитые особи будут в условиях скудной ассимиляции и недостаточного минерального питания все же наименее истощенными и смогут завершить вегетацию и довести семена до полного созревания). Наоборот, в условиях высокой агротехники, когда полностью выявляются ценные свойства сорта, естественный отбор сам будет способствовать увеличению плодовитости, т. е. дальнейшему повышению урожайности (так как в общем сборе семян удельный вес семян наиболее плодовитых особей будет непрерывно возрастать).

То же самое касается и сохранения качеств уже выведенного сорта. Естественный отбор может очень быстро привести к вырождению сорта, если мы не будем заботиться о высокой агротехнике.

Приблизительно таково же и положение с вопросом о селекции более ценных пород животных. Пренебрежение правилами кормления и ухода не только ведет к снижению качеств данных животных, но ведет и к усилению значения естественного отбора, действующего в данном случае против интересов человека (хотя и в пользу животного, находящегося в этих условиях) — в направлении снижения хозяйственной ценности животного. Правда, в зоотехнии эта опасность не так остра как в растениеводстве, так как при более медленном темпе размножения крупных животных и меньшей численности особей эффект естественного отбора скажется не с такой большой скоростью как у растений.

Только строго обоснованное сочетание технических приемов воспитания с постоянной селекцией может обеспечить не только выведение, но и поддержание на должной высоте хозяйственно ценных сортов растений и пород животных, разводимых человеком. Всякая односторонность является в этом деле вредной.

V. ПРОБЛЕМА ОРГАНИЧЕСКОГО МНОГООБРАЗИЯ

«Поистине изумителен тот факт, — хотя мы ему и не изумляемся, так он обычен, — что все животные и все растения во все времена и повсюду связаны в группы, подчиненные одна другой, как мы это наблюдаем на каждом шагу, и именно так, что разновидности одного вида связаны друг с другом всего теснее; менее тесно и неравномерно связаны виды одного рода, образующие отделы и подроды, еще менее близки между собою виды различных родов и, наконец, роды, представляющие различные степени взаимной близости, выражаемые подсемействами, семействами, отрядами, подклассами и классами. Различные подчиненные группы в пределах одного класса не могут быть распределены в виде одного ряда, а скучиваются вокруг точек, которые, в свою очередь, скучиваются вокруг других точек, и так почти бесконечными кругами».

Ч. Дарвин

1. ИСТОРИЯ ВЗГЛЯДОВ НА ИЕРАРХИЮ ЖИВЫХ СУЩЕСТВ И ЗНАЧЕНИЕ ВИДОВ

Многообразие форм живых существ характеризуется прерывистостью, т. е. ясной обособленностью различных типичных форм. Мы свободно различаем даже близких животных: лисицу от песца, крякву от чирка, травяную лягушку от водяной и т. п. или близкие растения: тополь от осины, ель от пихты, пырей от пшеницы. Уже Аристотелю было известно около 500 видов животных и несколько меньшее число растений. Обособленность отдельных видов питала верование в их создание путем отдельных творческих актов. Эти верования держались еще долго после того как наши знания органических форм значительно обогатились. Собирание и описание животных и растений началось, после средневекового застоя, лишь с начала XVI века (до этого человечество пользовалось только знаниями Аристотеля). К началу XVII века было известно уже до 6000 видов растений. Изучение животных несколько отставало, однако к концу XVIII века их насчитывали около 18 000 видов, к середине XIX века — более 50 000 видов. В настоящее время описано более 200 000 видов растений, а из животных одни лишь насекомые насчитывают около одного миллиона видов.

Понятно, что с увеличением числа известных видов растений и животных верования в сотворение каждого вида путем отдельного

творческого акта должны были наталкиваться на все возрастающие трудности. К. Линней (1707—1778), который знал около полутора десятков тысяч видов растений и около четырех тысяч видов животных, еще мог держаться формулы: «видов существует столько, сколько их создало изначальное бесконечное существо». Однако тот же К. Линней допускал, что в некоторых случаях могут получиться новые виды в результате гибридизации, а в других случаях возможно и преобразование одних видов в другие под влиянием климата и почвы. Кроме того, К. Линней считал, что разновидности вообще представляют растения, изменившиеся в результате разных случайных причин — изменений климата (температуры, влажности), состава почвы и т. п. Таким образом К. Линней должен был признать возможность естественной изменяемости видов, хотя и в весьма ограниченном масштабе. Виды и роды представляются Линнею во всяком случае естественными и вполне обособленными единицами. Он намечает и более крупные естественные порядки (близкие к современным семействам). Однако основные подразделения (классы и отряды) растительного и животного царств имеют в системе Линнея совершенно искусственный характер.

Естественная группировка организмов в дальнейшем все более выявляется и получает к началу XIX века свое отражение в классификации растений А. Л. Жюсье и в системе животных Ж. Б. Ламарка. Естественная классификация выражает глубокое сходство строения организмов, их родство, общность корней. Вместе с тем, однако, она как-будто позволяет расположить их в ряд постепенно возрастающей сложности. Такие ряды форм строились и раньше — еще Аристотель располагал все тела природы в последовательный ряд; то же самое выражалось во взглядах немецкого философа Г. Лейбница, говорившего о таком же расположении «монад» и, наконец, в представлениях швейцарского натуралиста Бонна, создавшего известную «лестницу существ», ведущую от простейшего атома до... высшего «ангела». Все эти ряды имели метафизический характер и только у Ламарка возникает *органическая* «градация» растений и животных, выражающая их усложнение в процессе настоящего исторического развития. При этом естественная группировка — следствие реального родства и каждая высшая группа рассматривается как результат дальнейшего развития предшествующей группы, от которой она берет начало как от ближайших родоначальных форм.

Теория Ламарка, предполагая постепенный ход усложнения в силу закона градации, и дальнейших преобразований соответственно изменениям в факторах среды, не дает, однако, никакого объяснения указанной *прерывистости* органического многообразия. Ламарк и не видел этой прерывистости. Он считал, что все систематические подразделения искусственны, так как все они связаны переходами, образующими непрерывный ряд форм, последовательно переходящих друг в друга. На самом деле между отдельными видами организмов безусловно нет той пропасти, какую себе представляли

К. Линней и все креационисты. Однако обособление видов все же вполне реально.

Если бы виды представляли собой результаты отдельных актов творения, то между ними не могло бы быть никакой органической связи. Увеличение наших знаний, связанное с открытием многих очень близких видов, распадающихся нередко на множество разновидностей, ставило перед систематиками все новые и новые трудности. Где же в самом деле грань между настоящей единицей системы — сотворенным и неизменным видом и искусственной группой случайно измененных особей — разновидностью? Морфологический критерий (сходство в признаках организации) не давал возможности проводить такую грань. Поэтому Бюффон и Кювье сделали попытку ввести физиологический критерий, основанный на том, что разновидности свободно между собой скрещиваются, а виды между собой не скрещиваются или во всяком случае не дают плодовитого потомства. Увеличение наших знаний показало, однако, ненадежность и этого критерия. Вид не отличается принципиально от разновидности — виды обнаруживают лишь более значительные различия, чем разновидности, которые нередко также связаны более ясными переходами.

Неудивительно, что это приводило иногда к полному отказу признать за видом объективное существование — вид как-будто такое же изменчивое собрание особей, непрерывно переходящих в особей соседних видов, как и разновидность, переходящая в другую разновидность. Таким образом не только виды, но и все высшие систематические единицы, вся система вообще признавалась искусственной, придуманной лишь для удобства описания множества органических форм, реально существующих лишь в виде отдельных особей. Таковы были воззрения первых эволюционистов — Бюффона и Ламарка. Эти воззрения и не могли быть иными, так как не существовало теории, которая объясняла бы происхождение прерывистого многообразия органических форм. Ламаркизм, по крайней мере в своих механистических выражениях, мыслит себе лишь скользящие взаимопереходы, без всяких перерывов или, наоборот, полные разрывы, совершенно немотивированные превращения одних организмов в другие (например, ящерицы в птицу, по представлениям Ж. Сент-Илера).

Вопрос о реальности видов был исчерпывающе разрешен только Дарвином, который доказал, что виды имеют объективное существование, как определенно характеризуемые группы, явно отграниченные от других групп, состоящие из особей, связанных между собой тесным родством, морфологическим и физиологическим сходством, свободно между собой скрещивающихся, занимающих определенный ареал распространения и определенную экологическую нишу. Однако вместе с тем виды меняются, они имеют временное существование и в про-

цессе эволюции дают начало новым, не менее реальным видам. Виды диференцируются и далее на разновидности, которые в процессе расхождения признаков получают значение самостоятельных видов. Тогда прежний вид становится родом и т. д. Так в процессе эволюции, при постоянном расхождении признаков, увеличивается многообразие органических форм. Из одного общего корня возникли в геологическом прошлом крупнейшие подразделения растительного и животного царства. Их представители постепенно усложнялись, повышали свою организацию и диференцировались все дальше, давая начало новым подразделениям. Так возникло своеобразное иерархическое соподчинение систематических групп.

В процессе образования все более совершенных форм жизни, не исчезали, однако, и более простые организмы — заняв определенное ограниченное место в экономии природы и, приспособившись к своим частным условиям существования, они нередко на долгие геологические периоды сохраняют свою организацию почти неизменной. Так Дарвин объясняет современное существование низших организмов наравне с наиболее совершенными представителями растительного и животного царств. Непрерывный процесс прогрессивной эволюции, процесс постоянного усложнения и совершенствования организации (выражающийся в естественной «градации» форм) вовсе не исключает возможности специализации организмов, оставшихся на прежнем уровне организации, и не исключает возможности регрессивного развития, вторичного упрощения организации, если условия существования данных организмов ограничены узкими пределами или до крайности просты и однообразны: «высокое развитие некоторых целых классов или некоторых их представителей не влечет за собою обязательно вымирания тех групп, с которыми они непосредственно не конкурируют. В некоторых случаях, как увидим далее, низко организованные формы, повидимому, сохранились до настоящего времени только потому, что они обитали в совершенно замкнутых или исключительных стациях, где подверглись менее суровой конкуренции и где их малочисленность ослабила шансы возникновения благоприятных изменений...

Но главная причина заключается в том факте, что при очень простых жизненных условиях высокая организация не оказала бы никакой услуги» (Дарвин).

Теория естественного отбора дает совершенно непринужденное объяснение процессу образования разрывов между разновидностями и затем их увеличению между видами и высшими таксономическими единицами. В принципе расхождения признаков дан исчерпывающий разбор этой проблемы. Теория Дарвина не требует никаких дополнительных гипотез.

Между тем неверное предположение о поглощающем влиянии скрещивания привело к разработке двух «вспомогательных» теорий: миграционной теории М. Вагнера и теории физиологического отбора Дж. Роменса.

Миграционная теория

Известный путешественник и этнограф Мориц Вагнер, исследуя географическое распространение организмов, пришел к выводу, что изменчивость, наследственность и отбор будто бы не являются достаточными предпосылками для объяснения эволюции. Предполагая, что случайные изменения захватывают сначала одну или немногие отдельные особи, М. Вагнер думал, что эти изменения будут поглощены в процессе скрещивания и не смогут служить предметом дальнейшего отбора и стать признаком целой группы организмов.

Видообразование возможно, по М. Вагнеру, лишь в том случае, если измененные формы переселяются в другую область и остаются здесь изолированными от основной формы, т. е. с нею не скрещиваются. Только переселение (миграция) и следующая за нею «географическая изоляция» ведут к образованию новых форм.

По поводу миграционной теории мы должны повторить уже сказанное раньше:

1) поглощающего скрещивания не бывает (хотя рецессивный признак и может перейти в скрытое состояние) и 2) сам естественный отбор, устраняя от размножения менее приспособленные особи, тем самым «изолирует» новую форму (если она обладает преимуществом в борьбе за существование) от скрещивания с исходной, неизмененной.

Действительно факты показывают, что видообразование возможно в одной и той же местности без наличия какого-либо переселения и пространственного обособления. Это показывают прежде всего упомянутые ранее палеонтологические ряды форм, находимых в последовательных напластованиях осадков, образовавшихся в одном и том же водоеме — ряды палюдин (рис. 55) и в особенности катушек (Planorbis multiformis, рис. 56, стр. 89), из которых последние показывают расхождение признаков в одном водоеме. В нашей современной фауне мы знаем многочисленные примеры богатейшего видообразования в одной местности без наличия географической изоляции. Это приводило иногда, на отдельных островах и в обособленных водоемах, к образованию больших групп родственных эндемичных форм. Очень показательна в этом отношении фауна оз. Байкал. Одних бокоплавов — гаммарид (Gammaridae) там до 250 видов; из 34 родов — 31 род эндемичен (рис. 126). Значение этих цифр станет яснее, если указать, что в пресных водах вне Байкала известно лишь 32 рода. Кроме того, в Байкале имеется 80 видов планарий и все они эндемичны. Известно 36 видов олигохет, из них 31 вид эндемичен. Имеется много эндемичных рыб — бычков (Cottidae), эндемичное семейство бычков (Cottocomephoridae) с 11 видами в 6 родах, эндемичная глубоководная рыба — голомянка (Comephorus baikalensis). Это показывает, что в данный водоем, после его образования, занесено небольшое число форм, они, однако, попали здесь в благоприятные условия существования, сильно размножились и дали начало всему этому разнообразию. Сильнейшая дивергенция

оказалась возможной в одном водоеме без всякого разграничения.

То же самое произошло в оз. Танганайка (в Африке). Здесь имеется, например, около 80 эндемичных видов рыб одного семейства Chromidae. Нередко наблюдается большое разнообразие близко родственных эндемиков и на островах. Так, например, на о-ве Св. Елены из 39 родов живущих там жуков — 25 родов эндемичны и в каждом из них имеется ряд видов. О моллюсках мы здесь не говорим, так как для этих мало подвижных животных и на островах

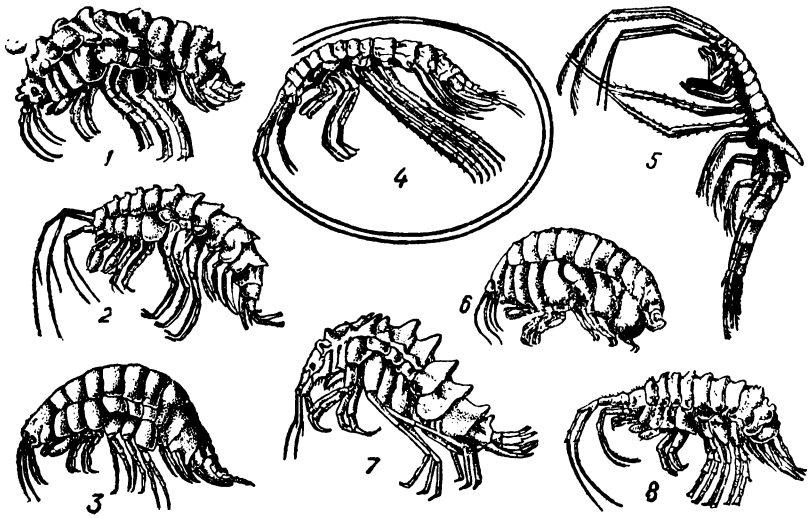


Рис. 126. Байкальские бокоплавы.

1 — Brandtia lata lata; *2* — Parapallasea lagowskii; *3* — Ommatogammarus albinus; *4* — Garjajewia sarsi; *5* — Macrochaetopus branickii; *6* — Gammarosphaera insularis; *7* — Acanthogammarus victorii; *8* — Spinacanthus parasiticus. По Базикаловой. Множество индемичных бокоплавов Байкала (31 род и до 250 видов) образовалось на месте из немногих попавших сюда исходных форм.

возможна действительная изоляция в отдельных долинах. Птицы очень подвижны и о полной географической изоляции на небольших пространствах говорить не приходится. Однако колибри дали богатейшее видообразование в пределах Южной Америки и отдельный вид занимает нередко ничтожный ареал, ограниченный областью одного вулкана.

Наконец, нужно учитывать, что и различные типы диморфизма и полиморфизма являются примерами дивергенции форм, т. е. различного направления эволюции, среди особей одного вида при свободно продолжающихся скрещиваниях (рис. 74, 88).

Все это показывает, что не только эволюция вообще, но и дифференциация, т. е. видообразование, связанное с расхождением признаков, возможны и без географической изоляции.

Теория физиологического отбора

Дж. Роменс, один из лучших популяризаторов дарвинизма, предполагал, что теория Дарвина должна быть дополнена условием, что вновь возникающие уклонения оказываются при скрещивании между собой более плодовитыми, чем при скрещивании с исходной формой. Физиологическая изоляция (т. е. нескрещиваемость) является будто бы условием дивергенции форм и, в частности, видообразования. В процессе эволюции при всяком расхождении отбираются формы, физиологически несколько отличающиеся от исходной.

И эта теория покоится частью на неверном предположении о поглощающем влиянии скрещивания. Кроме того, она предполагает, что физиологическая изоляция предшествует морфологическому обособлению. Это также не всегда верно. Мы знаем, что не только разновидности, но иногда даже и хорошо разошедшиеся виды оказываются между собой вполне плодовитыми. Не отрицая большого значения физиологической изоляции, мы не можем ей приписывать роль фактора, обусловливающего видообразование — это скорее следствие уже состоявшегося обособления.

Отвергая как миграционную теорию М. Вагнера, так и теорию физиологического отбора Дж. Роменса, мы ни в коем случае, однако, не отрицаем значения изоляции для видообразования. Это будет разобрано более обстоятельно. Здесь же отметим, что,

1) эволюция возможна без особых форм изоляции (что признает и Дж. Роменс), так как сам естественный отбор, устраняя менее приспособленные формы от размножения, изолирует таким образом новые формы от исходных;

2) ни географическая изоляция, ни физиологическая не являются *обязательными* условиями видообразования и расхождения признаков (а тем более не являются условиями самой эволюции); *видообразование может начинаться и без изоляции*;

3) видообразование может осуществляться также при участии различных форм изоляции; особое значение имеет биологическая изоляция, связанная с расхождением во времени созревания половых продуктов, с изменениями инстинктов, ведущими к выбору различных мест для размножения и, в частности, экологическая изоляция, т. е. расхождение зарождающихся новых форм (экотипов) в разные экологические ниши; эти формы изоляции имеют лишь весьма относительное значение, но вместе с возможным иногда участием частичной географической или физиологической изоляции, полностью объясняют конкретные случаи первоначального расхождения форм;

4) дальнейшим результатом всякого расхождения частично изолированных форм рано или поздно всегда является их *физиологическая изоляция* (вследствие нарастающих различий в строении полового аппарата и половых клеток, а также в структуре и иногда даже в числе хромосом, делающих их конъюгацию и правильное распределение при редукционных делениях невозможной).

Однако это уже позднейший этап в эволюции, не начинающий, а завершающий процесс видообразования.

Антидарвинисты выдвигали также другие попытки объяснения фактов прерывистого многообразия органических форм. Ламаркисты нередко говорят об остановке («генэпистаза» Эймера) в процессе постепенной эволюции, на разных уровнях развития любой филогенетической ветви или предполагают возможность внезапного преобразования, не подготовленного историей данной формы (Кёлликер). Оба предположения совершенно произвольны и не опираются на какие-либо действительно наблюдаемые факты. По существу они ничего не объясняют, а лишь сами нуждались бы в объяснении, если бы такие факты были найдены.

Другие антидарвинисты допускают существование различных механизмов эволюции для низших систематических единиц (до вида включительно) и для высших группировок (такие взгляды развивались Копом и рядом позднейших авторов, вплоть до некоторых современных представителей генетики). Подвиды и виды представляют результат дифференциации, сводящейся, по этим взглядам, к одному лишь распаду вида на частные формы в силу утраты доминантных генов исходной формы. Видообразование является в таком случае лишь результатом мутирования и комбинирования. Это — эволюция малого масштаба — микроэволюция. С другой стороны, Коп, Филипченко и другие биологи говорят о развитии больших подразделений — семейств и отрядов как об эволюции другого порядка — макроэволюции, руководимой иными факторами. По этим представлениям виды (или даже роды) в процессе эволюции остаются видами и, подымаясь в своей организации выше, входят в состав иных семейств и отрядов. Виды подымаются в своей эволюции «сквозь семейства», отряды и классы. При крайнем развитии таких взглядов, палеонтолог Штейнманн полагал, что все отряды млекопитающих с их родами и видами, произошли независимо от соответствующих групп рептилий и, например, — киты произошли от ихтиозавров. Сторонники таких воззрений приписывают огромную роль параллелизмам в развитии и пытаются доказать полифилетическое происхождение любой современной группы организмов.

Мы здесь можем лишь упомянуть, что у нас нет никаких указаний на существование двух независимых эволюционных процессов.

Вся эволюция совершенно очевидно подчиняется от начала до конца единым закономерностям, хотя и многообразным в своем выражении. В процессе эволюции изменяются только конкретные живые существа — особи как представители видов. В процессе эволюции видов, относящихся к одному роду, изменяется, конечно, и характеристика этого рода. Это не значит, что эволюция родовых признаков идет иначе чем эволюция видовых, тем более, что и такое разделение признаков может быть только условным.

Принятие полифилетического происхождения систематических групп организмов заключает в себе очевидное противоречие самому

существу естественной, т. е. генетической классификации. Генетическая классификация объединяет в естественные группы организмы, связанные кровным родством, т. е. общностью происхождения. Это означает, что эти группы монофилетичны по существу. Следовательно, если с накоплением наших знаний известная группа оказывается полифилетичной, т. е. происходящей из нескольких корней, то она не является естественной и нуждается в расчленении, что и делается в процессе переработки классификации. Существование полифилетических групп лишь подчеркивает несовершенство нашей системы, недостаточно верно отражающей объективную, исторически обоснованную группировку организмов по степени их реального родства.

Возможность параллельного развития и конвергенции нисколько не отрицается дарвинизмом и ни в коей мере не противоречит дарвиновскому принципу расхождения признаков и дивергентной эволюции (подробнее см. гл. VIII).

Мутационная теория

Мутационная теория, разработанная Г. де Фризом и в значительной мере воспринятая генетикой, выдвинула также свое «объяснение» прерывистому характеру многообразия органических форм. По представлениям мутационистов разрывы возникают не в процессе эволюции, а даны уже в самом материале — в особенностях наследственной, т. е. мутационной изменчивости. Каждая мутация дает по де Фризу новую законченную форму — элементарный вид, ясно отграниченный от других форм. Естественный отбор лишь определяет переживание некоторых более удачных форм. Углубление разрывов между хорошими видами происходит будто бы только в процессе уничтожения промежуточных форм. Точно так же более крупные таксономические подразделения разграничиваются лишь по мере вымирания промежуточных видов и родов. В генетике эти взгляды выражаются теперь быть может не в столь резкой форме, но по своей сути они остаются теми же самыми. Новые формы даются в мутациях, а естественный отбор играет лишь роль уничтожающего фактора, уменьшающего разнообразие жизни и прорывающего все более глубокие рвы между систематическими группами организмов. Творческая роль естественного отбора, создающего новые формы, и ведущего их ко все далее идущему расхождению, при этом совершенно отрицается (а если не отрицается на словах, то не понимается). Обо всем этом мы уже говорили в гл. III (стр. 201). Мы здесь еще раз подчеркнем, что только теория Ч. Дарвина дала нам совершенно ясное объяснение прерывистого многообразия форм, возникающего в процессах видообразования и углубляемого в процессе дальнейшего расхождения признаков.

2. ВИДООБРАЗОВАНИЕ И РАСХОЖДЕНИЕ ПРИЗНАКОВ ПО СОВРЕМЕННЫМ ДАННЫМ

«Новые и усовершенствованные разновидности будут неуклонно замещать и истреблять старые, менее совершенные и промежуточные разновидности; таким же образом виды делаются в значительной степени определенными и самостоятельными».

«Это стремление больших групп к разрастанию и расхождению в признаках, в связи с неизбежным сильным вымиранием, объясняет, почему все живые существа располагаются в группы, подчиненные другим группам, причем все оказываются включенными в небольшое число классов, господствовавших во все времена. Этот великий факт группировки всех органических существ в то, что мы называем естественной системой, абсолютно необъясним с точки зрения теории сотворения».

Ч. Дарвин

Теория естественного отбора Ч. Дарвина оказалась единственной теорией, которая дает вполне понятное объяснение своеобразной группировке живых организмов — существованию явных граней между видами, их последовательному подчинению более крупным таксономическим единицам — родам, семействам, отрядам, классам и типам и наличию все более значительных разрывов между высшими таксономическими единицами.

Как особо отметил К. А. Тимирязев, ни одна теория, кроме теории Дарвина, не могла дать удовлетворительного объяснения этим явлениям и только эта теория не только сделала понятным такое иерархическое распределение, но показывает даже его необходимость: «Одним из неотразимых логических выводов учения о естественном отборе является ... объяснение стремления органического мира к разнообразию и к одновременному уничтожению промежуточных звеньев между этими бесконечно разнообразными формами».

«Если органические формы произошли путем естественного отбора, то отсутствие переходных форм есть явление не только возможное, но необходимое».

При размножении особей и расселении вида на значительной территории, отдельные группы особей всегда попадают в несколько различные условия. Это является основой для разбивки вида на местные популяции, географические формы и подвиды. При достижении значительной плотности населения определенного вида, отдельные особи и группы особей размещаются в различных экологических нишах, приспособляясь к различным почвам, разным условиям освещения и влажности, специализируясь на добывании различного пищевого материала и т. д. Это служит основой для разбивки вида на экологические формы (экотипы) и разновидности. При таком географическом (рис. 130) или экологическом (рис. 131) распределении особей одного вида по группам, находящимся в различном положении, борьба за существование неизбежно принимает новые

формы. Внутривидовая конкуренция особей при всяком, хотя бы частичном, обособлении каких-либо групп особей, выделяющихся по географическому или экологическому положению, неизбежно переходит в межгрупповую конкуренцию. Межгрупповая конкуренция особей, находящихся в разном положении, связана с различным направлением естественного отбора для различных географических и экологических группировок. Различное направление естественного отбора ведет к постепенному развитию и углублению различий между морфологическими и физиологическими признаками особей, входящих в различные географические или экологические группы. Неизбежным следствием этой дифференциации будет прогрессирующее расхождение признаков вплоть до образования ясно обособленных видов, занимающих определенные географические области распространения и определенные места в экономии природы (экологические ниши). Изоляция нарождающихся групп не является необходимым условием в этом процессе видообразования. Это показывают многие факты, начиная хотя бы с дарвиновского примера расхождения признаков под влиянием одного лишь внешнего фактора — дивергенция островных насекомых под влиянием постоянных ветров на формы бескрылые и формы с очень сильными крыльями (первые не летают вовсе и потому не уносятся в море, вторые летают столь хорошо, что противостоят действию ветра).

И, однако, это не значит, что различные формы изоляции не имеют значения в процессе видообразования и эволюции. Мы не отрицаем значения изоляции. Вместе с тем мы не придаем ей ни значения необходимого условия для осуществления возможности эволюции и видообразования, ни даже значения ведущего фактора эволюции (в качестве последнего выступает лишь естественный отбор).

ЗНАЧЕНИЕ ГЕОГРАФИЧЕСКОЙ ИЗОЛЯЦИИ

Всякий широко распространенный вид неизбежно разбивается на отдельные частично обособленные группы особей — местные популяции. В случае большой подвижности особей, эта обособленность может быть мало выражена. У мало подвижных, или частично неподвижных форм изоляция сказывается резче. Поэтому результаты изоляции яснее всего сказываются на тех растениях, которые не обладают средствами для широкого разноса семян и на мало подвижных животных, как, например, на наземных моллюсках. Неудивительно поэтому, что теория географической изоляции (миграционная теория) была разработана в особенности на моллюсках (известные исследования Гулика). На Гавайских островах имеется множество наземных улиток, но большинство их относится к одному семейству Achatinellidae (рис. 127). Эндемичный род Achatinella распадается на 200—300 видов и более 1000 подвидов, обладающих своим ограниченным ареалом распространения. Так, на острове Оаху имеется 25 видов, распространение которых ограничивается одной долиной для каждого вида. Долины покрыты влажными тени-

стыми лесами, в которых и держатся улитки. Невысокие гребни, разграничивающие отдельные долины, на которых лес прерывается или становится более редким, оказываются вследствие большей сухости почвы уже почти непроходимыми для этих моллюсков. Популяции отдельных долин оказываются изолированными. Некоторая миграция, конечно, возможна и именно она привела в свое время к заселению этих островов. Изоляцию форм в отдельных долинах нельзя считать полной, но все же она оказалась достаточно эффективной и привела к явной дифференциации, к определенному разграничению форм. Эта дифференциация является результатом процесса естественного отбора, протекавшего на случайно несколько различном материале и в несколько все же различных условиях борьбы за существование. Здесь, следовательно, изоляция на очень небольших пространствах и при почти идентичных условиях существования все же привела к дивергентной эволюции и богатому видообразова-

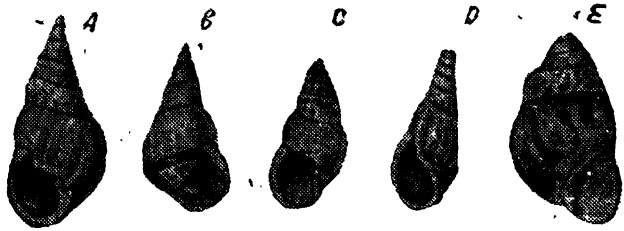


Рис. 127. Представители Achatinellidae Гавайских островов.

A — Partulina dwightii, *B* — Achatinellastrum mighelsiana, *C* — Laminella helvina, D — Newcombia perkinsi, *E* — Amastra bulata. Из Гессе.

нию. Мы здесь должны подчеркнуть значение случайного выделения небольшой группы особей, заселяющих затем известную территорию. Небольшая группа особей, а тем более единичные особи, будут, как правило, отличаться в своих признаках от средней нормы, характерной для исходной популяции, так же как и вообще любая особь обладает своими индивидуальными особенностями. В случае ее изоляции, она дает начало местной популяции, отличающейся в среднем от остальных популяций данного вида. Несколько отличные взаимоотношения с внешней средой приведут через процесс естественного отбора и к дальнейшему расхождению с исходной формой и другими ее популяциями.

Автор исследований над распространением улиток Achatinellidae на Гавайских островах Дж. Гулик преувеличивает значение изоляции и становится на позиции миграционной теории. Дж. Гулик один из первых обратил внимание на диференцирующее значение случайного выделения небольшой группы особей — будь то через миграцию или через неизбирательное истребление большинства особей данной популяции. Однако Гулик, выдвигая изоляцию как основной фактор эволюции, недооценивает значение естественного

отбора, впадая при этом в противоречие с собственными выводами. Гулик отрицает ведущее значение естественного отбора потому, что расхождение в признаках различных улиток, живущих в соседних долинах острова Оаху, произошло несмотря на идентичность климата и прочих условий существования (та же растительность и те же враги). Здесь повторяется обычная ошибка и других авторов, относящих естественный отбор к внешним факторам. На самом деле естественный отбор определяется взаимодействием организма с внешней средой. В данном случае и популяция несколько отлична, да и среда, конечно, не идентична. Поэтому естественный отбор принимает различное направление в различных популяциях улиток. Сам Гулик, подчеркивая значение изоляции, обращает особое внимание на то, что в процессе естественного отбора решающее значение имеет не столько активность внешней среды, сколько различные формы активности самого организма, по-разному использующего эту среду. Если же разные группы организмов относятся поразному даже к идентичной среде, то естественный отбор в изолированных группах особей всегда даст различный результат, т. е. приведет к дальнейшей дивергенции форм, как это и произошло с улитками Гавайских островов.

Сходные исследования были проведены и на других островах. Так, Крэмптон изучил распространение различных форм улиток Partula на острове Таити (Полинезия). Среди них встречаются формы, завернутые направо и завернутые налево в различном соотношении в разных популяциях, ограниченных опятьтаки в своем распространении отдельными долинами (или несколькими соседними). Автор рассматривает этот признак как безразличный и поэтому полагает, что соотношение между правыми и левыми формами не продиктовано отбором. Однако исследования Гаузе и Смарагдовой над другим объектом — Fruticicola lantzi, показали, что это вовсе не безразличный признак. Правозавитые и левозавитые особи оказались резко отличающимися по жизнеспособности, т. е. по своей физиологической конституции. Левозавитые улитки оказались менее жизнеспособными. В разных условиях значение этих особенностей могло быть различным. В рассуждениях Крэмптона ясно проявляется недооценка коррелятивных связей. Вообще само существование безразличных видовых признаков должно быть взято под сомнение — в огромном большинстве случаев они являются лишь побочным выражением других, гораздо более существенных морфологических и физиологических особенностей организации. Это ясно видно и на мутациях дрозофилы. Если последние обнаруживают столь различную жизнеспособность в искусственных культурах, то это зависит не от формы крыла, цвета тела или расположения и числа щетинок. Это все лишь внешние выражения гораздо более глубоких морфологических и физиологических различий. Поэтому нужно с большой осторожностью относиться к указаниям систематиков на то, что малые систематические группировки различаются в основном по индиферентным признакам. Даже обычные внешние различия отдельных видов, как форма и окраска, далеко не всегда безразличны. Они могут быть связаны с другими, гораздо более существенными признаками. Однако, кроме того, они и сами могут иметь известное, нами лишь еще не разгаданное, значение. Мы лишь редко имеем достаточно полные знания биологических взаимоотношений организмов, чтобы давать верную оценку большинству внешних признаков.

Во всяком случае, широкое распределение вида ведет к установлению известных различий между местными популяциями и мы не можем

утверждать, что эти различия имеют случайный или индифферентный характер. Случайными являются иногда лишь первоначальные особенности новых популяций в момент их зарождения (путем случайного заноса или активной миграции отдельных особей). На основе случайных различий в дальнейшем всегда происходит направленное их углубление в результате действия естественного отбора, определяемого устанавливающимися соотношениями между данным организмом и окружающей его средой.

НЕПРЕРЫВНАЯ ВНУТРИВИДОВАЯ ИЗМЕНЯЕМОСТЬ

Для активно или пассивно расселяющегося организма, не разделенного непроходимыми преградами на вполне изолированные популяции, различия имеют вначале характер непрерывных географических изменений (в пределах вида). Примером такой непрерывной географической изменяемости могут служить улитки Cerion (рис. 128) на Багамских островах (Вест-Индия). На острове Нью-Провиданс они постепенно и закономерно изменяются при переходе с запада на восток. Западные формы белые и ребристые; восточные—слабо ребристые или почти гладкие и пигментированные. Все они связаны совершенно непрерывными переходами, дающими полный ряд промежуточных форм между обеими крайними формами. Изменения, повидимому, связаны с различиями в климате, на востоке более дождливом. Более толстая, белая раковина западных форм, очевидно, лучше защищает тело от чрезмерного нагревания на солнце (Л. Плате).

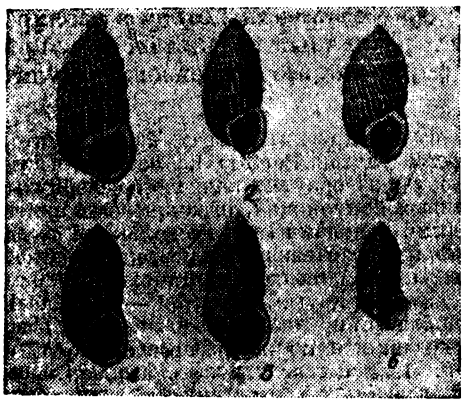


Рис. 128. Локальные формы моллюска Cerion glans на Багамских островах.

1—4 постепенный ряд изменений форм, живущих на северном побережьи острова Нью-Провиданс в направлении с запада на восток; *5* — форма южного берега; *6* — Cerion laeve, форма, живущая на лежащем далее на восток острове Элеутера. По Плате.

Иногда географические различия выражаются в постепенной смене числовых соотношений различных типов окраски особей данных популяций. В этом случае одни и те же наследственные формы входят в состав отдельных популяций данного вида в различном процентном соотношении. Таково, например, географическое распределение разных типов окраски божьих коровок (Harmonia axyridis и другие виды Coccinellidae, рис. 129). В этих случаях мы не знаем значения различий в окраске. Однако тогда, когда объекты

лучше изучены, приспособительный характер различий между географическими формами выражается часто вполне ясно.

Примером непрерывной географической изменяемости может служить обыкновенный сон — Anemone pulsatilla — изученный Циммерманном. Он дает непрерывный ряд форм закономерно изменяющихся в направлении с запада на восток Европы (рис. 130). На западе он обладает тонко рассеченными и разбросанными листьями и поникшими цветами. На востоке у него более грубо рассеченные, стоячие листья и стоячие цветы. Этот комплекс изменений связан с обилием дождей на западе и засушливостью восточной Европы. Положение листьев способствует стеканию дождевой воды к корне-

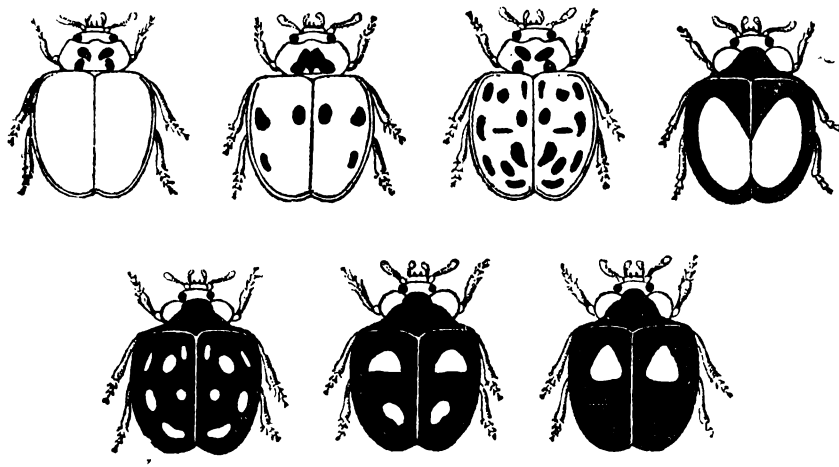


Рис. 129. Типы окраски у разных особей одного вида божьих коровок Harmonia axyridis.

В различных географических зонах популяции этого вида характеризуется определенным численным соотношением особей различной окраски. По Добжанскому.

вой системе у восточных форм и, наоборот, — разбрызгиванию воды — у западных. Поникшее положение цветов предохраняет их от смывания пыльцы дождевой водой. Степень рассеченности листьев связана с различной интенсивностью транспирации. Мало рассеченные листья восточной формы испаряют заметно меньше воды чем сильно рассеченные листья западной формы (что доказано измерением транспирации в одинаковых условиях опыта). Приспособительность различий совершенно ясна, но вместе с тем местные расы образуют еще совершенно непрерывный ряд форм в пределах одного вида.

Точно так же постепенный ход изменений установлен В. Алпатовым для домашней пчелы. При переходе с севера на юг можно было отметить уменьшение общих размеров, удлинение конечностей и удлинение хоботка. Последнее связано, очевидно, с использованием других цветов с более глубокими нектарниками.

Аналогичные исследования, сопровождавшиеся также генетическим анализом, были проведены в большом масштабе Р. Гольдшмидтом над непарным шелкопрядом (Porthetria dispar). Этот вид обладает широким распространением в Европе и Азии и распадается на много географических рас, связанных между собой всеми переходами. Они различаются по общей величине, по развитию пигментации и другим признакам. Они различаются и по своему жизненному циклу. Здесь, совершенно ясно видна приспособительность расовых различий по отношению к местным условиям климата. Северные и горные популяции обладают более быстрым эмбриональ-

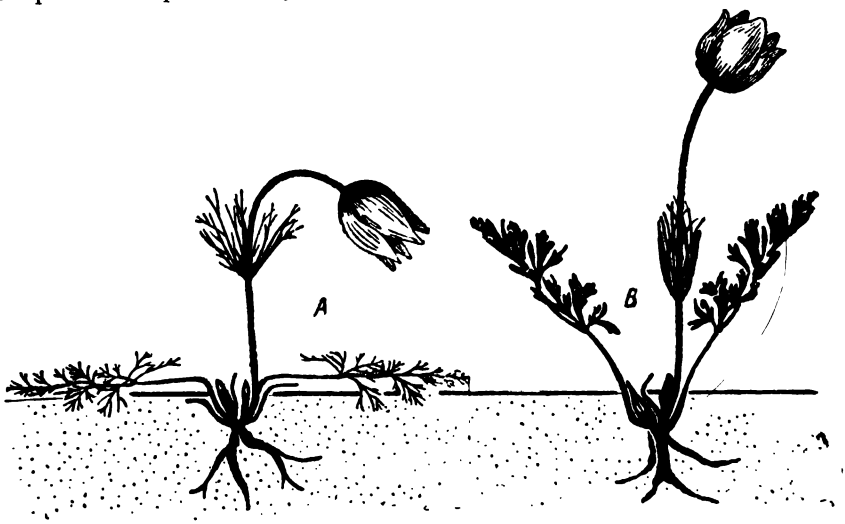


Рис. 130. Сон (прострел) Anemone pulsatilla.

A — западная форма ssp. germanica; *B* — восточная форма ssp. grandis. Различия географических форм имеют наследственный характер и являются приспособительными к условиям климата.

ным развитием и более коротким периодом личиночного развития, соответственно более короткому периоду вегетации, чем южные расы.

Все это показывает ведущее значение приспособительных признаков в эволюции даже самых небольших расовых различий.

Такие совершенно непрерывные изменения могут быть связаны не только с географическим, но и с экологическим расхождением. На грани географических и экологических форм стоят разнообразные расы люцерны, изученные Синской на Кавказе. На горных лугах Балкарии и Карачая встречается типичная Medicago glutinosa (рис. 16) с опушенными спирально закрученными плодами (бобами). Эти признаки выражены наиболее резко на более значительных высотах. При переходе на ниже лежащие луга опушение теряется и плод раскручивается. Medicago glutinosa постепенно переходит в типичные формы Medicago falcata, которые в степи, на границе гор, обладают прямыми и голыми плодами.

Рано или поздно такая начинающаяся дифференциация целого вида ведет к разрывам, к обособлению групп (популяций), т. е. к исчезновению переходов между ними. Это происходит в силу межгрупповой конкуренции в области соприкосновения различных форм, совпадающей, конечно, с более ясными географическими или экологическими (если они имеются) границами. Непрерывная географическая или экологическая диференциация переходит вследствие вытеснения промежуточных форм в прерывистую. «...состязание будет всего ожесточеннее между формами, наиболее между собою близкими по строению, складу и образу жизни. Отсюда все промежуточные формы, — между ранними и более поздними, или, что все равно, между менее совершенными и более совершенными формами того же вида, а равно и родоначальная видовая форма, — будет обнаруживать стремление к вымиранию» (Дарвин).

ПРЕРЫВИСТАЯ ИЗМЕНЯЕМОСТЬ ФОРМ ВНУТРИ ВИДА

Непрерывная географическая изменяемость форм со временем всегда переходит в прерывистую изменяемость. Непрерывные ряды форм неизбежно распадаются на все более обособленные популяции местных форм (рис. 132, 133). Так создаются географические расы, которые, по мере углубления различий между ними, получают значение подвидов и видов. В этом обособлении географических форм установлено ведущее значение приспособительных признаков и, следовательно, естественного отбора. Под знаком межгрупповой конкуренции идет затем дальнейшее расхождение признаков.

Однако внутривидовая изменяемость может и с самого начала, в момент своего возникновения иметь прерывистый характер. Это относится ко всем случаям заноса отдельных особей в новые условия существования, где они сразу дают начало обособленной популяции, эволюция которой с этого момента идет своими собственными путями. То же самое имеет, однако, место и в отношении многих экологических и физиологических различий, которые могут возникать на основе известного внутрипопуляционного полиморфизма.

В этом отношении имеет значение и модификационный полиморфизм. Расселение такого вида на широком пространстве с различными условиями почвы и климата может дать начало довольно постоянным местным модификациям, которые в дальнейшем, через процесс стабилизирующего отбора, могут приобрести значение наследственных форм (рис. 121, 130).

Обыкновенная пастушья сумка (Capsella bursa pastoris), занесенная человеком на высокогорные пастбища Малой Азии (Эрдшиасдаг) приобрела здесь типичный характер альпийского растения, с глубокими корнями, низким стеблем и обильным опушением. Кроме того, она имеет красноватые цветы. Все эти изменения могут быть получены как модификация обыкновенной долинной формы при высеве ее в горах. Однако сеянцы новой малоазиатской горной формы

сохраняют некоторые свои признаки (короткий стебель) постоянными и при высеве в долине. Новая форма приобрела уже известную устойчивость. Она резко отлична от исходной формы, невзирая на исключительно недавнее ее возникновение.

У большинства растений поверхность листьев, их строение, опушение, толщина кутикулы и численность устьиц легко подвергаются довольно резким модификациям в зависимости от интенсивности освещения. Возможно развитие световых и теневых листьев (рис. 121, 131). В частности, обе реакции хорошо выражены у вербейника Lysimachia vulgaris. Однако теневые формы листьев Lysimachia nummularia и Dactylis glomerata сохраняли свои характерные признаки и при длительной культуре на солнечном месте. Здесь модификация превратилась в новую наследственную форму. Таким образом, в результате приспособительной модификации, организм может заселить новую местность и дать начало целой популяции модифицированных особей. Однако, рано или поздно, такая популяция превращается в новую форму со своей нормой реакции (рис. 130, 131). В этом преобразовании решающую роль играет все же естественный отбор.

В других случаях новые формы возникают на основе резерва внутривидовой наследственной изменчивости. И эта изменчивость может приобрести значение явно выраженного генетического полиморфизма (гетероморфизма). В таком случае диференциация вида может итти на основе преимущественного отбора одних форм в одних местностях или экологических условиях и других форм, в других местностях и иных условиях (как мы это видели на примере различных божьих коровок (рис. 129).

ЭКОЛОГИЧЕСКАЯ ИЗОЛЯЦИЯ

Экологическое обособление животных связано с расхождением в питании и иногда с пищевой специализацией, с распределением по различным почвам, обладающим разной растительностью (лесные, степные, пустынные формы и т. п.), с расхождением по образу жизни (дневному, ночному), по вертикальному распределению на суше (в земле, на ее поверхности, на кустарниках и деревьях и т. п.), или в воде (донные и нектонные организмы и т. п.) и в особенности по их отношениям к другим организмам, т. е. по месту (экологической нише), занимаемому в том или ином биоценозе (рис. 131). Такое обособление имеет несомненно основное значение в процессе диференциации особей одного вида и является источником обычного расхождения признаков и видообразования при отсутствии географического разделения. Разобранные ранее (стр. 287) примеры видообразования в одном водоеме, как диференциация многочисленных видов бокоплавов, планарий и бычков в оз. Байкал несомненно связаны с экологическим расхождением (рис. 126).

Во всяком случае, в процессе обособления экологических форм решающее значение имеют также различия приспособительного

характера (рис. 130). Исследования Турессона показали, что формы растений, связанные с различными почвами, условиями освещения и другими факторами среды различаются признаками приспособительного характера и что эти различия чаще всего оказываются наследственными. Такие, зарождающиеся внутри вида, новые формы Турессон назвал экотипами (рис. 131).

Новейшие американские исследования внутривидовой дифференциации у грызунов (Perognathus по Бенсону и Peromyscus по Сёмнеру) показали также приспособительное значение различных местных форм, различающихся по окраске. Светлые формы оказались приуроченными к светлой песчаной почве, а темные расы встречались на темной почве (лава).

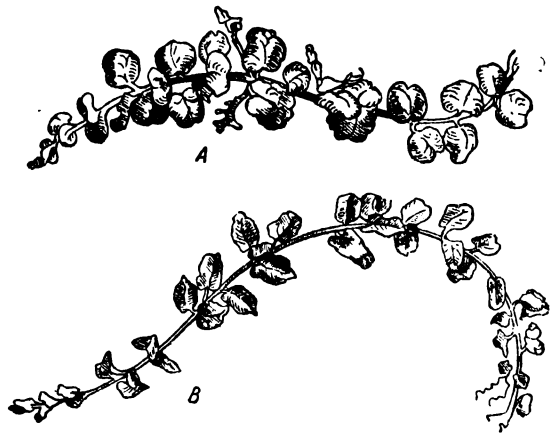


Рис. 131. Экотипы вербейника (Lysimachia nummularia).

A — лесная форма. *B* — пастбищная (световая). По Турессону.

Экологическое расхождение является по своей сущности более глубоким чем географическая дифференциация, так как оно резче меняет взаимоотношения между организмом и средой. Во всех случаях, скрещивание расходящихся форм несколько затрудняется вследствие их различного местообитания. В других случаях разделение может стать сразу еще более резким. Например, при расхождении во времени созревания половых продуктов или при так называемой физиологической изоляции.

Сезонное разделение может рассматриваться как частный случай биологической изоляции, которая приводит к очень резкому и быстрому расхождению. Известны многие факты такого расчленения в его самых начальных фазах. Сезонное разделение произошло, например, у различных рас обыкновенной сельди, которая частью мечет икру весной в бухтах, частью — осенью на мелях более открытого моря (Гейнке). Сезонные расы известны и для целого ряда пресноводных рыб из семейств лососевых, осетровых, карповых, а также у окуней, судака («яровые» и «озимые» расы по Бергу). Обыкновенная креветка (Crangon vulgaris) известна в двух расах, еще не различимых по виду, из которых одна мечет икру весной, другая — осенью. От обычной водяной лягушки (Rana esculenta) в Восточной Европе обособился подвид (Rana ridibunda) с несколько иным временем икрометания. Дубовый шелкопряд (Lasiocampa quercus) появляется в июле — августе, а его почти не отличимый

подвид (L. quercus collunae) — в мае — июне, так что скрещивание между ними почти невозможно. Бабочки Agriodes thetis и Agriodes coridon различаются тем, что второй вид имеет один период размножения, лежащий между двумя периодами размножения первого.

Во всех этих случаях скрещивание невозможно вследствие разного времени созревания половых продуктов. Однако нередки и другие препятствия для скрещивания едва лишь обособившихся групп.

ПОЛОВАЯ И ФИЗИОЛОГИЧЕСКАЯ ИЗОЛЯЦИЯ

Половая или физиологическая изоляция в случае своего возникновения ведет также к быстрому и резкому расхождению новых форм. Под физиологической изоляцией разумеют различные органические препятствия для скрещивания новой формы с исходной.

Иногда — это расхождения в строении копулятивных органов (очень часто у насекомых и у пауков), или даже простая разница в величине тела. Очень большое значение имеют нередко и различия в видовых отметинах и во вторичных половых признаках, связанные с различиями в половых инстинктах. Последние имеют несомненно очень большое значение в возникновении половой изоляции. Наконец, и это быть может еще важнее, обыкновенно развиваются довольно рано такие различия в половых клетках, которые затрудняют оплодотворение или вызывают бесплодие потомства. В этом отношении имеет большое значение возникновение хромосомных перестроек («генетическая» изоляция). Новейшие исследования не только над растительными объектами, но и над животными, показывают их значительную распространенность как в лабораторных опытах, так и в полевых культурах и в природных условиях. Несомненно, такие перестройки лежат иногда в основе видообразования. В этом случае обычно сразу возникает генетическая изоляция вследствие бесплодия гибридов (невозможность конъюгации между хромосомами различного строения или различными их наборами и в связи с этим нарушения правильности редукционного деления). У растений большую роль играет появление полиплоидов (стр. 216); у животных полиплоидия не имеет такого значения, но очень часто наблюдаются перестройки хромосом. Из них видообразовательное значение имеют, повидимому, внутрихромосомные перестановки (повороты, перемещения и удвоения). Таким образом возникают новые физиологически полностью изолированные популяции, которые в известных условиях могут получить некоторые преимущества перед исходной формой и занять свой ареал распространения или могут развиваться параллельно с ней, на той же территории, как самостоятельная систематическая единица, при условии некоторого экологического расхождения. Во всех этих случаях генетическая изоляция неизбежно приведет и к ясному морфологическому обособлению новых форм. Здесь физиологическая изоляция предшествует этому обособлению. Однако в громадном большинстве случаев она несомненно сопро-

вождает морфологическую дифференциацию вида или даже — следует за ней. Тогда физиологическая изоляция завершает процесс видообразования, а не зачинает его. Так смотрел на этот вопрос и Дарвин, который считал нескрещиваемость видов и бесплодие гибридов лишь побочным результатом процесса видообразования, во время которого изменяется и природа половых элементов и строение воспроизводительной системы.

РОЛЬ ИЗОЛЯЦИИ В ПРОЦЕССЕ ЭВОЛЮЦИИ

Если мы приписываем известное значение различным формам изоляции, то мы все же не рассматриваем изоляцию как самостоятельный фактор видообразования, а тем более не считаем ее необходимым условием для возможности эволюции. Вместе с Дарвином мы можем отметить, что «Изоляция также является важным элементом в процессе изменения видов посредством естественного отбора. В ограниченном или изолированном ареале, если он не очень велик, органические и неорганические условия жизни будут почти однородными, так что естественный отбор будет стремиться изменить все изменяющиеся особи того же вида в одном и том же направлении. Скрещивание с обитателями окружающих областей будет тем самым также устранено».

Основное значение руководящего фактора эволюции остается, однако, за естественным отбором.

Изоляция же имеет принципиально иное значение. Дарвин правильно отмечал, что широкое распространение и большая численность вида являются условиями, благоприятствующими эволюции и видообразованию. Не только разнообразие внешних условий имеет здесь решающее значение. Кроме этого увеличивается и абсолютное число возникающих наследственных изменений, а широкое скрещивание увеличивает разнообразие осуществляемых комбинаций и является условием, повышающим пластичность вида и определяющим возможность быстрой эволюции.

«Хотя изоляция имеет большое значение в образовании новых видов, тем не менее в общем итоге я склоняюсь к убеждению, что обширность ареала еще важнее, особенно в процессе образования видов, которые могли бы сохраниться на долгое время и широко распространиться. На большом и открытом пространстве не только увеличиваются шансы появления благоприятных изменений благодаря многочисленности особей того же вида, которых может прокормить эта площадь, но и самые условия существования гораздо более сложны вследствие многочисленности уже существующих видов; а если некоторые из этих многочисленных видов изменятся и улучшатся, то и остальные должны также улучшиться в соответствующей степени, иначе они будут истреблены» (Дарвин).

Без изоляции возможны и видовая дифференциация и разграничение форм при дальнейшем вытеснении промежуточных. Типичное дарвиновское расхождение признаков не предполагает обязательного

участия изоляции (хотя сам отбор включает особую форму изоляции переживающих особей от элиминируемых). Однако все виды изоляции ускоряют процесс такого разграничения. Изоляция в более ограниченных условиях существования легко ведет к специализации, к ограничению форм борьбы за существование одной лишь внутривидовой конкуренцией и к общему замедлению темпа эволюции.

ГЕНЕТИЧЕСКИЕ ОСНОВЫ ВИДООБРАЗОВАНИЯ

В конкретном изменении органических форм и в их дифференциации на новые группы организмов (местные и экологические формы, подвиды и виды), мы всегда ясно улавливаем ведущее значение приспособительных изменений, и, следовательно, творческую роль естественного отбора.

Генетический анализ популяций, проводящийся в исследованиях последних лет, вскрывает нам более глубокие основы этой дифференциации — начальные, на глаз обычно неуловимые, этапы эволюционного процесса и значение узловых ее точек — фаз становления новых видов, как решительных поворотных моментов в процессе эволюции. Разделение на новые виды уже неизбежно ведет к дальнейшему их расхождению как самостоятельных единиц органического мира.

Анализ популяций дрозофилы вскрыл прежде всего их насыщенность мутациями, показал разную изменчивость (мутабильность) отдельных популяций, различное распространение определенных мутаций и, наконец, изменения генетического состава популяций как в пространстве (в различных популяциях), так и во времени (в одной и той же популяции). Генетический состав популяций оказался весьма подвижным (мобильным). Изменяемость состава популяций вскрывает, с одной стороны, роль случайных явлений и, с другой стороны, направляющую роль естественного отбора.

А. Случайные явления (генетико-автоматические процессы)

Мы уже неоднократно отмечали, что в м а л ы х популяциях большое значение приобретает скрещивание особей, состоящих в близком родстве друг с другом. Родственное скрещивание способствует выделению гомозиготных форм по многим признакам, что связано с утратой одних мутаций (они, как правило, гетерозиготны) и с полным выявлением других. В малых популяциях отдельные мутации, с одной стороны, легче теряются, но, с другой стороны, легче переводятся в гомозиготное состояние, когда они приобретают свое полное выражение. Это приводит к тому, что изолированные малые популяции более однородны по своему составу, но всегда качественно различаются между собой и эти случайные различия обусловливают разное направление их дальнейшей эволюции (пример — Achatinellidae Гавайских островов, см. рис. 127). С другой стороны, однако, изменчивость малых популяций ниже и темп их

эволюции незначителен. При полной изоляции они не имеют никаких данных выйти за пределы местной формы — на широкую арену прогрессивной эволюции. Изолированные формы легко специализируются, но не имеют дальнейших перспектив.

«Если же изолированная площадь будет очень мала, потому ли, что она будет ограждена препятствиями, или потому, что она будет представлять слишком исключительные физические условия, общее количество ее обитателей будет мало, и это замедлит образование новых видов посредством естественного отбора, так как уменьшатся шансы на появление благоприятных изменений» (Ч. Дарвин).

Гораздо бо́льшее значение имеет в эволюции частичная изоляция отдельных популяций. Случайные различия обусловливают известную степень расхождения, но, с другой стороны, частичные миграции и скрещивания отдельных особей соседних популяций обеспечивают поддержание их изменчивости, а, следовательно, и пластичности (мобильности), на достаточно высоком уровне.

Однако и в крупных популяциях естественная элиминация случайными факторами всегда ведет к утере многих мутаций и поэтому единичные мутации не имеют шансов для распространения в популяции (если они не связаны с решительным преимуществом в борьбе за существование, что практически невозможно). Только постоянный процесс мутирования, связанный с многократным повторением одних и тех же мутаций, может дать необходимый материал для эволюции.

То же самое касается, конечно, и вида очень подвижного, ясно не разделенного на обособленные популяции.

Б. Направленные процессы (естественный отбор в популяциях)

Случайные различия состава отдельных популяций являются основой, с необходимостью ведущей к нарастанию этих различий под руководящим влиянием естественного отбора, так как у генетически несколько различных популяций и отношение организма к внешней среде будет несколько иным, даже и в том случае, если эта среда оказывается по сути одинаковой. Направление же отбора, как мы знаем, определяется не только свойствами среды и не качествами организма как такового, а конкретными соотношениями (взаимозависимостями), устанавливающимися между данным организмом (особями) и внешней средой (включающей и другие организмы и даже другие особи того же вида). Поэтому изоляция, хотя бы и частичная, всегда ведет к расхождению признаков, — к образованию экологических и географических форм в пределах вида. Частичная же изоляция дается уже самим фактом широкого расселения какой-либо формы. Скрещивание практически происходит лишь на небольших территориях, охватывающих область обычных миграций отдельных особей.

Частичная изоляция форм, обладающих известным преимуществом в борьбе за существование, является неизбежным результатом самого естественного отбора. Преобладающее размножение положи-

тельных уклонений и элиминация особей, не обладающих подобными преимуществами в борьбе за существование, предохраняют до известной степени новую форму от скрещивания с исходной. Биологическое (экологическое) расхождение новых форм, идущее под знаком приспособления к различным условиям существования (например, пищевая специализация) определяется разным направлением естественного отбора. В этих случаях возникающая частичная изоляция не предшествует эволюции, а является одним из ее выражений. Она не только обусловливает (вследствие различий в условиях существования) разное направление естественного отбора, но является в то же время и результатом естественного отбора, действующего внутри вида в разных направлениях, поскольку различные уклонения могут быть связаны с определенными преимуществами в борьбе за существование. В этом случае, следовательно, расхождение возникает сразу, без всякой изоляции, под руководящим влиянием естественного отбора, в виде внутривидового полиморфизма (в частности, генетического полиморфизма, который мы обозначили как г тероморфизм). Частичная же изоляция осуществляется сначала в силу преобладающей элиминации неизмененных особей, а затем постепенно углубляется по мере расхождения новых форм в различные экологические ниши.

Частичная изоляция популяций связана с ограничением обмена новыми изменениями (мутациями) в процессах скрещивания. В каждой популяции процесс мутирования так же, как и процессы случайной утраты и сохранения мутаций (генетико-автоматические процессы) идут по-разному, а затем естественный отбор приводит к преобладающему размножению иных комбинаций мутаций. Все это ведет к углублению генетических различий между частично обособленными популяциями.

Это углубление различий идет под знаком приспособления к местным условиям существования. Анализ различий между популяциями плодовой мушки дрозофилы, взятыми из местностей с различным климатом, показал их приспособленность к данным условиям температуры (рис. 132). Дрозофилы (Drosophila melanogaster и D. funebris) из Средиземноморской области и из Средней Азии обладают более высокой жизнеспособностью при высоких температурах; дрозофилы из северных областей Европы и Азии оказываются при низких температурах более жизнеспособными чем южные формы. В Северной Америке другая дрозофила (Drosophila pseudoobscura) образует две морфологически неразличимые расы; одна из них (В) живет в Канаде, на Тихоокеанском побережье Соединенных Штатов и в горных местностях (Сиерра-Невада и Каскадные горы), другая раса (А) распространена во внутренних областях Соединенных Штатов, а также на западе и юге, переходя далее в область Мексики. При высоких температурах культивирования (25°) южная раса (А) оказывается значительно более плодовитой чем северная раса (В). При низких температурах (14°), наоборот, северная раса (В) обнару-

живает гораздо более высокую плодовитость (определяемую по числу откладываемых яиц), чем южная (А). В Аризоне, в местности, которая отличается особенно жарким летом, были найдены линии южной расы, которые обнаружили исключительную выносливость к высоким температурам, так что их можно было культивировать при температуре $28^1/_2$—29° (обычные D. pseudoobscura не выносят температуры выше $27^1/_2$°). Это показывает результаты приспособления к местным климатическим условиям и вместе с тем демонстрирует самые начальные этапы внутривидовой диференциации, идущей под влиянием естественного отбора.

Естественный отбор ведет к направленному накоплению мутаций. В большинстве случаев это — точечные или генные мутации. Однако иногда к ним присоединяются и хромосомные перестройки.

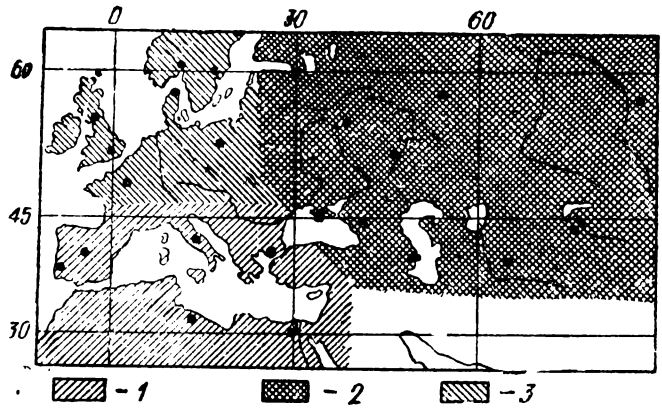


Рис. 132. Географическое распространение трех температурных рас дрозофилы Drosophila funebris.

1 — средиземноморская, *2* — восточная, *3* — европейская.

Накопление таких мутаций приводит к тому, что тонкая, а затем и более грубая структуры хромосом в отдельных популяциях все более изменяются. Перестройки хромосом в отдельных популяциях, даже накопление одних лишь точечных мутаций, с течением времени неизбежно ведут к установлению таких различий в строении хромосом, что между гомологичными хромосомами различных популяций (местных форм) взаимное притяжение ослабляется или даже прекращается. Тогда конъюгация хромосом у гибридов, полученных путем скрещивания представителей разных местных форм (экологических или географических), затрудняется или становится невозможной. Нормальный процесс редукции числа хромосом нарушается, их распределение теряет свой закономерный характер, половые клетки недоразвиваются и, во всяком случае их строение (баланс хромосом) оказывается настолько нарушенным, что они даже при осуществлении оплодотворения не могут дать начала жизнеспособному организму. Гибриды оказываются бесплодными.

При сравнении структуры хромосом двух очень близких видов дрозофилы (Drosophila pseudoobscura и Dr. miranda) видны весьма большие различия, несмотря на почти полную идентичность их размеров и общей формы (рис. 110).

Таким образом неизбежное в процессе естественного отбора накопление малых изменений в структуре хромосом приводит со временем к таким различиям, что делает их конъюгацию невозможной. Скрещивание между разошедшимися формами прекращается и во всяком случае остается бесплодным.

В результате расхождения двух форм (генотипов) неизбежно между ними наступает физиологическая (половая и генетическая) изоляция. Тогда мы говорим об образовании новых видов. В случае грубых хромосомных перестроек физиологическая изоляция устанавливается очень быстро (иногда даже сразу). В случае накопления генных мутаций — медленно. Но в конце концов результат оказывается одинаковым. Наступление физиологической изоляции нормально завершает процесс видообразования и является очень важным в процессе эволюции, так как, начиная с этого момента, популяция приобретает значение действительно самостоятельной единицы, которая свободно конкурирует с другими равноправными единицами, не будучи ограничена какими-либо условиями распространения. Все иные формы изоляции теряют свое прежнее значение.

После установления физиологической изоляции новые виды могут распределяться в одной и той же области, в одних и тех же условиях, свободно конкурируя в одних и тех же экологических нишах, не скрещиваясь между собой, но вытесняя другую форму в тех условиях, где эта последняя оказывается менее приспособленной.

Во всяком случае новые виды могут иметь один и тот же ареал распространения, быть экологически весьма близкими и все же сохранять свою биологическую обособленность (чего с подвидами обычно не бывает).

РАСХОЖДЕНИЕ ПРИЗНАКОВ

Таким образом, на базе случайных вначале различий устанавливаются несколько иные соотношения организма с окружающей средой. Естественный отбор действует в несколько ином направлении, и различия поэтому только нарастают. Если вначале еще можно иногда говорить о мелких различиях случайного характера, то само прогрессивное расхождение признаков, т. е. процесс образования подвидов (рис. 130, 131) и затем видов, определяется исключительно естественным отбором наиболее приспособленных, в данных условиях, особей. На грани областей распространения вначале возможны скрещивания и образование промежуточных форм. С развитием физиологической изоляции это прекращается и грани становятся более резкими. Появляются разрывы, характерные для «хороших» видов (рис. 133). Стремление каждой местной формы к размножению и распространению приводит ее к столкновению

с соседями, т. е. к выявлению межгрупповой конкуренции. Последняя влечет за собой вытеснение одних форм другими, приводит к вымиранию промежуточных форм и увеличению разрывов, т. е. ведет ко все более далекому расхождению наметившихся новых групп организмов (с примерами такого вытеснения мы познакомились ранее).

Важнейший этап в расхождении признаков и вместе с тем в процессе эволюции есть момент образования нового вида. Недаром Дарвин назвал свою книгу «Происхождение видов». В виде мы имеем основную единицу органического мира, занимающую центральное место как в таксономическом распределении организмов, т. е. в систематике, так и в процессе их эволюции. Поэтому биология постоянно уделяла столько места «проблеме вида» и положила столько труда на то, чтобы дать возможно краткое, но ясное определение вида. Определений вида давалось очень много. Все слишком краткие определения не дают достаточной характеристики. Наибольшее значение имеет разработка этого вопроса академиком В. Л. Комаровым, который дополняет существующие морфологические характеристики вида еще экологической и географической характеристикой. Однако его сжатое определение также чрезмерно кратко: «Вид есть совокупность поколений, происходящих от одного предка». В наши задачи не входит выработка точного определения вида как таксономической единицы. Для нас достаточно сделанных замечаний и приведенного в начале этой главы определения. Вид есть систематическая группа, явно отграниченная от других групп, состоящая из особей, связанных между собой тесным родством, морфологическим и физиологическим сходством, свободно между собой скрещивающихся, занимающих в данное время определенный ареал и определенную экологическую нишу. Мы отмечаем лишь особо изменяемость видов во времени, их реальное существование как обособленной группы особей, и возможность исчерпывающей характеристики для каждого вида в д а н н о е время его существования (характеристики морфологической, физиологической, биохимической, экологической и географической).

Мы все время упоминали о том, что особи внутри вида скрещиваются между собой и указывали, что это имеет первенствующее значение в процессе эволюции как фактор, созидающий все новые генетические комбинации. Однако, не всегда размножение организмов покоится на скрещивании в половом процессе. Нередко встречается и бесполое размножение и партеногенез (т. е. половой процесс без скрещивания). Обычно, правда, наряду с этим встречается и нормальное половое размножение. Тогда ничего по существу не меняется.

Но в тех случаях, когда бесполое размножение, партеногенез, или самоплодотворение (апогамия растений) становятся постоянным, нормальным или исключительным способом размножения, положение резко меняется. Индивидуальные особенности сохраняются в потомстве, т. е. в данной линии. Весь вид разбивается на сумму линий (жорданонов), как это видно на примере обыкновенной крупки (Draba verna) или одуванчика (Taraxacum officinale). Отдельная мутация ведет либо к гибели особи и ее потомства, либо к возникновению новой, сразу вполне обособленной линии. Новые комбинации, однако, не возникают, и эволюция таких видов крайне затруднена. Поэтому постоянный партеногенез (или апогамия) наблюдаются лишь в отдельных видах, а не в более

крупных подразделениях животных или растительных организмов. В особенности партеногенез редок у высших представителей животного царства (у позвоночных).

ДЛИТЕЛЬНОСТЬ РАСХОЖДЕНИЯ ПРИЗНАКОВ

Движущей силой процесса расхождения признаков является по Дарвину естественный отбор особей, стремящихся в борьбе за существование занять возможно различные места в экономии природы. Такое расхождение ведет к смягчению активного соревнования, так как конкуренция наиболее остра внутри вида, между особями, обладающими одними и теми же жизненными потребностями.

«Чем разнообразнее строение, общий склад и привычки потомков какого-нибудь вида, тем легче они будут в состоянии завладеть более многочисленными и более разнообразными местами в экономии природы, а следовательно, тем легче они будут увеличиваться в числе» (Ч. Дарвин).

Прогрессивная диференциация естественных групп организмов имеет свои границы. Пределы возможного расчленения указаны самим Дарвином. Границы диктуются здесь малочисленностью дробных подразделений, теряющих свою пластичность как раз в силу своей малочисленности. В малых популяциях и изменчивость ниже и число возможных комбинаций гораздо меньше.

«Что же задерживает безграничное увеличение числа видов? Общая сумма жизни (я не разумею под этим число видовых форм), которую может поддержать известная площадь, должна иметь предел, так как она в значительной степени зависит от физических условий; отсюда, если эта площадь населена очень большим числом видов, то каждый, или почти каждый из них, может быть представлен только незначительным числом особей, а такие виды будут подвержены истреблению вследствие случайных колебаний климатических условий или численности их врагов. Процесс истребления в таких случаях должен итти быстро, между тем как образование новых видов всегда крайне медленно» (Ч. Дарвин).

Само расхождение признаков тоже не длится безгранично. При известной степени расхождения между образовавшимися новыми формами, разошедшимися в различные экологические ниши, конкуренция полностью или почти полностью прекращается.

Эволюция каждой группы идет под знаком приспособления к известным частным условиям существования, несколько различным для каждой группы, обладающей в известных условиях некоторыми преимуществами перед особями другой породы. В этой эволюции, как всегда, естественный отбор идет на фоне индивидуального соревнования. Острота этого соревнования падает с расчленением вида на группы меньшей численности, несколько расходящиеся по условиям существования. Вместе с тем диференциация вида связана с возникновением межгруппового соревнования. Естественный отбор ведет при этом к вытеснению особей одной группы особями другой, более приспособленной к данному биотопу. В результате происходит

распределение расходящихся групп (форм) соответственно тем условиям существования, в которых они оказываются наиболее приспособленными (где их элиминация идет с меньшей интенсивностью, чем элиминация особей любой иной группы данного вида). Так, в результате взаимодействия индивидуального и группового соревнования, идет, с одной стороны, эволюция каждой группы, связанная с прогрессивным расхождением их признаков и, с другой стороны, распределение этих групп — расхождение по различным местообитаниям (образовавшихся географических и экологических форм), обладающим различными жизненными ресурсами (соответственно, например, пищевой специализации).

Прогрессирующее расхождение и специализация в потребностях различных групп ведет к дальнейшему ослаблению активных форм межгрупповой конкуренции. Каждая форма занимает свое место в экономии природы и тогда столкновение интересов представителей различных групп в значительной мере или полностью прекращается. Тогда прекращается и основание для дальнейшего расхождения признаков.

Этот момент наступит нескоро для неспециализированных организмов, и такие формы будут итти по пути дальнейшего расхождения признаков очень долго — до тех пор, пока не начнется их специализация. Чем выше становится специализация, тем быстрее начинается указанный предел, означающий снятие межгрупповой конкуренции и тем самым ликвидацию основного мотива дальнейшего расхождения. Для некоторых более специализированных организмов в этом случае достаточна даже очень небольшая степень расхождения. Так, например, при пищевой специализации гусениц, когда каждый вид начинает питаться лишь определенным видом растений, конкуренция между такими видами полностью устраняется. Это, конечно, не означает прекращения борьбы за существование и не означает остановки в их эволюции.

Борьба за существование приобретает, однако, несколько иные формы и эволюция получает иное направление. В этих случаях на первый план вновь выдвигаются формы внутригруппового, индивидуального соревнования, идущего частью под знаком прямой борьбы (т. е. пассивного соревнования) с физическими и биотическими факторами среды, т. е. с неблагоприятными влияниями климата, с хищниками и паразитами, а частью, и борьбы за пищу и другие жизненные средства (т. е. активной конкуренции). Так как эти факторы, в особенности климат и враги, оказываются нередко сходными для всей группы родственных организмов, то эволюция последних приобретает в некоторых отношениях параллельный характер. В других отношениях может продолжаться некоторое время и расхождение признаков, определяемое приспособлением к специфическим условиям данных биотопов. Число последних, однако, не слишком велико, и в каждом из них имеется своя разнообразная жизнь. Она составляется из представителей самого различного происхождения, стоящих на самых различных уровнях организации. Все они разви-

ваются в сходных условиях внешней среды и это определяет нередко развитие некоторых сходных черт строения. Такое конвергентное сходство не бывает глубоким. Невозможность развития глубоких сходств на пути конвергенции прекрасно аргументировано Дарвином. Оно, однако, налагает своеобразный отпечаток на животное население определенных биотопов, характеризуемое известными «жизненными формами» или «типами приспособления» (см. также гл. VIII, Дивергенция, конвергенция и параллелизм).

ПРИМЕРЫ РАСХОЖДЕНИЯ ПРИЗНАКОВ

В качестве примеров, иллюстрирующих начальные фазы расхождения признаков, ведущие к образованию новых географических форм, можно было бы привести упомянутые ранее непрерывные ряды Anemone pulsatilla от западной до восточной формы (рис. 130) или гетероморфные популяции божьих коровок (Harmonia axyridis, рис. 129). Можно указать на намечающиеся грани между климатическими расами дрозофилы, между сезонными расами сельдей или некоторых других рыб. Совершенно ясны уже грани между видами и подвидами Achatinella, а также Drepanididae Гавайских островов (рис. 133).

В качестве дальнейших примеров начального расхождения форм можно указать на две расы мыши Peromyscus maniculatus, которые в Мичигане встречаются одна в лесах, а другая по берегам озер. Дубовый шелкопряд Lasiocampa quercus дает в Швейцарии расы, живущие на различной высоте. Малярийный комар Anopheles maculipennis разделяется на ряд изолированных рас, отличающихся образом жизни. Во Франции описана раса, нападающая на человека, и раса, сосущая домашних животных. Экологически различающиеся расы описаны и для обыкновенного комара Culex pipiens.

У бабочек часто наблюдается сезонное расхождение. Так, в Южной Калифорнии Melitaea neumoegeni летает с марта до начала апреля, а Melitaea wrightii — с конца апреля до начала июня. О расхождении во времени икрометания у водяных лягушек Rana esculenta и R. ridibunda мы уже упоминали. Форели (Salmo ischchan) озера Севан (в Армении) диференцировались по меньшей мере на 5 форм, слабо различающихся по морфологическим признакам, но сильно расходящихся по времени икрометания и другим биологическим особенностям. Типичная форма мечет икру в самом озере и делится на 2 нерестовых стада — одно нерестится в северо-западном углу озера в ноябре и начале декабря, другое — в юго-восточном углу с половины января по средину марта. Один подвид (S. i. danilewskii) нерестится в озере в октябре; другой подвид (S. i. aestivalis) нерестится в устьях рек — в конце весны и летом; третий подвид (S. i. gegarkuni) входит для икрометания в реки и нерестится с октября по январь (Л. С. Берг). Сиги (Coregonus lavaretus) образуют в Ладожском и Онежском озерах особенно много различных форм, стоящих на различных ступенях начального морфологического и биологи-

ческого расхождения. Одни из них мечут икру в озере, другие входят для этого в реки. Из крокодилов Амазонки большой Caiman niger размножается в октябре-ноябре, а малый, светлый Caiman sclerops—

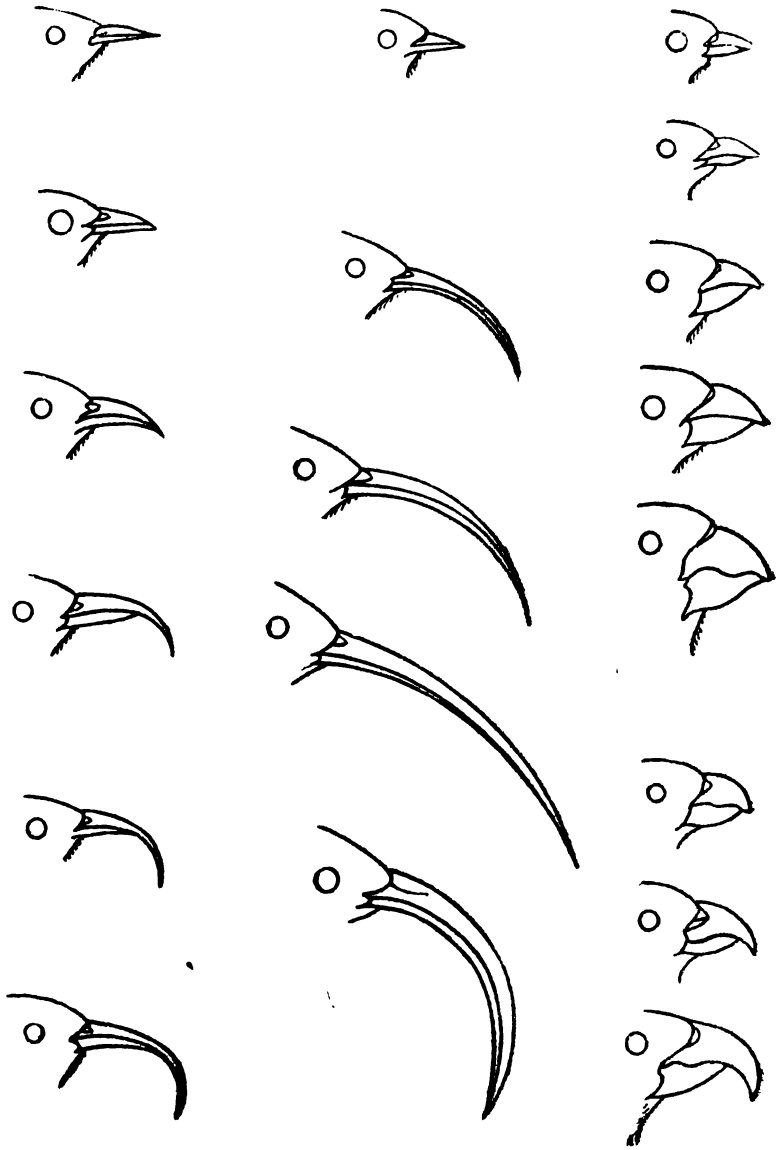


Рис. 133. Расхождение птиц сем. Drepanididae по формам клюва.

Указывает на разное питание. Гавайские острова. Все 19 родов и 40 видов этого эндемичного семейства произошли от одной родоначальной формы близкой к нашему обыкновенному щеглу (Carduelis).

в мае-июне. Хорошим примером пищевого расхождения может служить описанная Дарвином ящерица-игуана Галапагосских островов. Исходная эндемичная форма — Amblyrhynchus (Conolophus) subcristatus живет и питается растениями на суше. Близкая к ней Amblyrhynchus cristatus является береговой формой, свободно плавающей в море. Она питается водорослями. Дифференциация вьюрков Geospiza на Галапагосских островах связана, очевидно, также с пищевым расхождением, как это показывают различия в форме клюва. То же самое касается и расхождения признаков у европейских синиц. Большая синица (Parus major) питается крупными насекомыми, московка (P. ater) питается мелкими насекомыми и семенами растений, лазоревка (P. coeruleus) добывает мелких насекомых и личинок в щелях коры и в почках деревьев; таечка (P. palustris) питается смешанной пищей и селится в сырых местах, а хохлатая (P. cristatus) держится в хвойных лесах и питается семенами хвойных деревьев. Хорошим примером расхождения по



Рис. 134. Динго и тюлень — нерпа.

Представители наземных хищных и ластоногих, как примеры более далекого расхождения родственных форм.

образу жизни и по питанию могут служить и наши дятлы. Начальные фазы экологического расхождения на растительных объектах выражаются в многочисленных экотипах (рис. 131). Географическое расхождение видно в географических расах и подвидах (рис. 130). С непрерывным рядом форм, соединяющих два хорошо выраженных вида, мы познакомились на примере Кавказских люцерн (горная Medicago glutinosa, степная Medicago falcata, рис. 16).

Примерами дальнейшего расхождения признаков могут служить приспособления насекомоядных или грызунов к различному образу жизни (рис. 169).

Из грызунов белка и суслик связаны очень близким родством, но они разошлись очень значительно. Еще далее разошлись многочисленные мыши, крысы и полевки, плавающие в воде бобры, роющиеся в земле слепыши и гофферы, скачущие тушканчики, бегающие зайцы, лазающие сони и планирующие летяги. Различный способ передвижения связан, конечно, и с разным питанием, различным образом жизни, разными инстинктами.

Очень сильно разошлись наземные хищные — Carnivora fissipedia и водные — ластоногие Carnivora pinnipedia (рис. 134) и еще

более разошлись между собой происходящие от общих предков — ископаемых креодонтов — современные хищные и китообразные. Переход в резко различные среды естественно связан и с чрезвычайно далеко идущим расхождением всей организации. Такое же далекое расхождение может быть обусловлено и резко различной пищевой специализацией. Таковым было основное расхождение между хищными млекопитающими, приспособившимися к мясной пище, и копытными, перешедшими на растительное питание (см. гл. VIII, Дивергенция и адаптивная радиация).

ФОРМЫ РОДСТВА И ТАКСОНОМИЧЕСКОЕ РАСПРЕДЕЛЕНИЕ ОРГАНИЗМОВ

В процессе эволюции происходит приспособление организмов к условиям существования. В исторической смене сред происходит непрерывная замена одних приспособлений, утративших свое значение, другими, соответственно новым условиям внешней среды. Среди приспособлений организма некоторые имеют более частный характер — они связаны с узкими условиями существования, другие имеют более общее значение. Естественно, что первые не столь долговечны как вторые. Поэтому в течение эволюции происходит постоянный процесс накопления приспособлений более общего характера. В смене сред они не теряют своего значения. В особенности некоторые признаки организации — органы высших чувств, центральная нервная система, будучи приобретены организмом, уже навсегда (за редкими исключениями регресса) остаются за ними, так как они никогда не теряют своей значимости.

Историческое накопление приспособлений наиболее широкого значения ведет к общему повышению организации. Поэтому эволюция в целом идет под знаком прогрессивного усложнения или усовершенствования организмов. Такое общее повышение организации дает любому организму, во всяких условиях существования, всегда только преимущества в его борьбе с другими организмами и с физическими факторами среды.

Градация организмов не является, однако, прямолинейной. Уже Ламарк отказался от прямолинейной «лестницы существ», признавая многочисленные влияния, уклоняющие развитие организмов в ту или иную сторону.

Поэтому и Ламарк пытался уже выразить взаимное родство организмов в виде родословного дерева. Такое распределение родственных организмов получило, однако, полное обоснование лишь в принципе расхождения признаков Ч. Дарвина (рис. 31). Дарвин и иллюстрирует свой принцип схемой дивергенции, построенной по типу родословного древа. Э. Геккель пытался восстановить родословную всего животного царства в виде такого древа. Мы должны признать, что и в настоящее время система ветвлений дает наилучшее графическое изображение филогенетических (родственных) соотношений.

При наличии естественной классификации на основе вполне выясненных родственных соотношений, изображение этих соотношений в виде родословного древа не связано с особыми затруднениями. Единственный недостаток таких древ состоит в связанности графика одной лишь плоскостью. Это лишает возможности давать совершенно верное выражение родства в определенных масштабах. Так, например, равномерное расхождение нескольких групп от одной родоначальной формы может быть изображено на плоскости лишь в виде веера ветвей, расходящихся под одинаковыми углами. В этом случае создается неверное впечатление крайнего расхождения тех ветвей, которые мы случайно расположили по краям веера. При построении родословной модели древа в трех измерениях эти соотношения можно было бы воссоздать в виде правильной мутовки ветвей, расходящихся в разные стороны. Для небольшой группы можно было бы воспользоваться вертикальной проекцией такой мутовки, т. е. изображением радиусов, исходящих из одного центра.

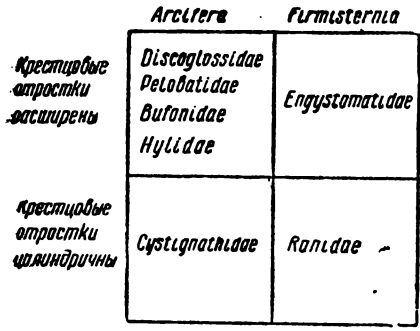


Рис. 135. Таксономические соотношения, выражаемые решеткой.

Семейства бесхвостых амфибий, распределенные по двум важным таксономическим признакам — строению плечевого пояса и крестца.

Практически приходится, однако, иметь дело и еще с одним затруднением — с тем, что называется перекрестом специализации. Дело в том, что сравнительная оценка степени родства нескольких форм оказывается нередко крайне трудной задачей.

Если руководствоваться сходством в одних признаках организации, то из ряда форм, A, B, C, D... наиболее близкими оказываются, предположим, A и B; если же руководствоваться сходством в других признаках, то мы должны будем признать наиболее близкими, скажем A и D, и т. п. Можно взять конкретный пример. Бесхвостые амфибии разделяются по строению плечевого пояса и грудины на две группы: Arcifera со свободно налегающими брюшными концами плечевого пояса и Firmisternia, у которых эти концы сращены швом между собой и с грудиной. С другой стороны, те же бесхвостые разделяются на две группы и по другому признаку — по форме поперечных отростков крестцового позвонка — либо они сильно расширены и обнаруживают мало подвижную связь с подвздошными костями таза на большом протяжении, либо они имеют цилиндрическую форму и своими концами подвижно сочленяются с концами подвздошных костей (лишний скакательный сустав). Родственные соотношения легче всего изобразить решеткой (рис. 135).

По строению плечевого пояса настоящие лягушки (Ranidae) ближе к Engystomatidae, по строению крестца они ближе к Cysti-

gnathidae. Мы не знаем какой из этих признаков развился раньше. Если раньше началось расхождение в строении плечевого пояса, то нужно допустить, что цилиндрическая форма поперечных отростков крестца развилась независимо и параллельно в двух семействах Cystignathidae и Ranidae, как приспособление к передвижению большими скачками. Если раньше произошло расхождение по строению крестца (что менее вероятно), то мы должны допустить, что брюшное сращение пояса произошло независимо и параллельно в семействах Engystomatidae и Ranidae. Каково же истинное родство таких форм. В данном примере этот вопрос решается сравнительно просто. Ranidae, Engystomatidae и Cystignathidae произошли как самостоятельные ветви от центральной группы, содержащей наиболее примитивные формы бесхвостых — Discoglossidae (жерлянок и др.) и Pelobatidae (чесночниц). Однако и в этом случае мы должны допустить независимый и параллельный процесс образования брюшного сращения пояса у близко родственных Engystomatidae и Ranidae и, кроме того, такой же параллельный процесс образования подвздошно-крестцового сустава у Cystignathidae и Ranidae. В остальном Cystignathidae остаются очень близкими к первой группе и особенно к настоящим жабам — Bufonidae. Указанная трудность установления родственных отношений связана, следовательно, с наличием параллелизмов. Приходится считаться с тем, что у близко родственных форм сходные структуры могут и не быть унаследованными от общего предка, а могут быть приобретены каждой группой независимо друг от друга. Если это касается многих признаков, то затруднения сильно возрастают. Однако эти затруднения не принципиального характера. Они устраняются детальным исследованием. Приходится считаться с тем, что установление естественной, т. е. генетической, классификации требует иногда глубокого анализа, во всеоружии всех современных методов исследования.

Некоторые антидарвинисты пытались, однако, придавать таким фактам значение принципиального препятствия для создания генетической классификации. При недостаточности наших знаний изображение соотношений в виде решетки оказывается неизбежным. Однако вскрытие истинных параллелизмов позволит во всех случаях заменить решетку родословным древом (в трех измерениях).

СЕТЧАТОЕ РОДСТВО ОСОБЕЙ

Иногда полагают, что установлению родословных препятствует сетчатое родство форм (рис. 136). Каждая особь происходит от многих предков. Поэтому предполагается, что и каждая новая форма происходит не от одной, а от ряда предковых форм.

Конечно, верно то, что ни одна группа организмов и в частности ни один вид не происходит от одного предка в смысле одной особи или одной пары. Так и нельзя понимать монофилии. Если мы говорим о монофилетическом происхождении какого-либо рода, мы имеем

в виду его происхождение от одного корня, т. е. от одного предкового вида, а не от одной пары особей.

Мы не отрицаем параллелизмов в развитии, однако, параллельные группы всегда происходят все же от одного какого-то родоначального вида. Первоначальное расхождение форм лишь относительно рано прекратилось в этом случае и дополнилось параллельным развитием ряда признаков (см. гл. VIII).

О сетчатом родстве можно говорить лишь до тех пор, пока продолжаются скрещивания, т. е. пока новые формы не вышли за пре-

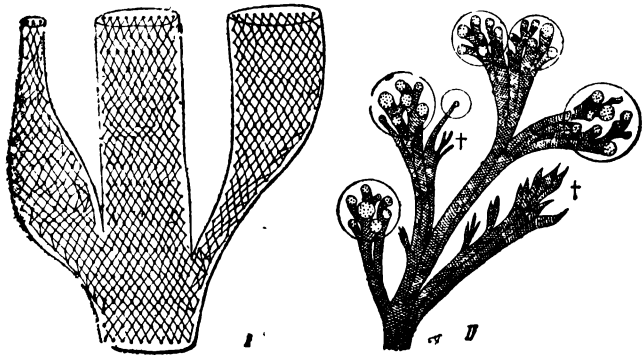


Рис. 136. Схема, показывающая формы реального родства близких организмов.

Каждая особь происходит от двух родителей, четырех прародителей и т. д. и оставляет при спаривании с другой особью не менее двух потомков. Поэтому родство особей в пределах вида имеет сетчатый характер. В момент становления новых видов устанавливается физиологическая изоляция между входящими в них особями. Скрещивание новых форм прекращается и реальное их родство отодвигается все далее назад в историческое прошлое.

I. Обособление трех видов, из которых один — центральный — оказался биологически стабильным, другой (справа) — биологически прогрессивным, а третий находится на пути к вымиранию. Отдельные особи обозначены точками, поколения — последовательными их рядами. Масштабы времени не соблюдены.

II. Родство шести современных родов с различным числом видов в каждом и несколько вымерших ветвей.

делы вида. Внутри вида мы имеем типичные взаимоотношения сетчатого характера. Вне вида родословные расходятся, они более не пересекаются и приобретают совершенно независимое (пусть иногда и параллельное) течение. Если выдиференцировывается новая форма, то она, конечно, выделяется из сетки особей и продолжает свое существование также в виде сетки скрещивающихся особей. Однако вполне обособленная ветвь (вид, род) не скрещивается с другой уже обособленной ветвью, поэтому родство форм, начиная от вида и выше, выражается не сетчатыми взаимоотношениями, а простыми разветвлениями (рис. 136).

Субординация органических форм, выражающаяся в последовательном делении крупных систематических единиц (типов, классов)

на более мелкие единицы (отряды, семейства), которые в свою очередь включают все более дробные группы (роды, виды, подвиды), является результатом исторической последовательности обособления и расхождения органических форм. Каждый ствол (тип) отдает от себя сначала наиболее крупные ветви (классы данного типа), отделяющие по мере своего развития ветви второго порядка (отряды данного класса), на этих последних вырастают ветви третьего порядка (семейства данного отряда), затем ветви четвертого порядка (роды этого семейства) и, наконец, мельчайшие веточки (виды и подвиды). Такое древо очень хорошо отражает реальное родство форм (если оно построено на достаточно точно установленных данных). Нужно только помнить, что каждая ветвь является не линией, что она имеет свою структуру. Ветви являются по сути пучками множества параллельных форм, а мельчайшие веточки (виды) имеют сетчатую структуру. Такое древо показывает и возникновение и прогрессивное углубление разрывов между систематическими единицами по мере расхождения форм и поднятия их систематического значения на более высокий уровень (вид → род → семейство → отряд → класс → тип).

ЗАКЛЮЧЕНИЕ

Многообразие органических форм создается в результате безграничного стремления организмов к размножению и распространению. Попадая в различные условия существования и приспособляясь к ним, вид неизбежно диференцируется, распадается на несколько различающиеся группы особей. Дальнейшее расхождение признаков, характеризующих различные группы, определяется их приспособлением к местным условиям (идущим под знаком индивидуального соревнования) и углубляется под давлением межгруппового соревнования, вследствие стремления каждой группы к максимальному распространению. Происходит взаимное вытеснение групп из тех местностей и тех жизненных условий, в которых они оказываются менее приспособленными. Каждая группа занимает свое все более определенное место в экономии природы. Каждая группа овладевает известной территорией (географическая раса или подвид) и определенной экологической нишей (экотип). Когда такая специализация закончена межгрупповая конкуренция (активное соревнование) прекращается и дальнейшее расхождение форм может приостановиться. Однако мало специализированные организмы и географические формы могут долго расходиться, идя по пути приобретения приспособлений более общего характера. Достижение новых уровней организации дает организму новые возможности, новые средства для использования таких сторон внешней среды, которые ранее не могли быть использованы. Это обеспечивает такому виду возможность дальнейшего размножения, расселения и расчленения. Организмы, выходящие таким образом на разные уровни общей организации, могут и не конкурировать между собой — они могут свободно

размещаться рядом друг с другом в одном и том же биотопе. Таким образом, в результате безграничного процесса диференциации, связанного как с повышением организации, так и со специализацией на различных ее уровнях, идет все возрастающее увеличение разнообразия органических форм. В результате прогрессивного расхождения признаков и последовательного занятия всех мест в экономии природы, создается всегда наибольшая сумма жизни, возможная по условиям данной эпохи.

ЧАСТЬ ВТОРАЯ

ПРОБЛЕМЫ ЭВОЛЮЦИОННОЙ МОРФОЛОГИИ

VI. ПРОБЛЕМА КОРРЕЛЯЦИЙ В РАЗВИТИИ ОРГАНИЗМОВ

«Вся организация во время роста и развития находится в такой тесной взаимной связи, что, когда слабые изменения проявляются в какой-нибудь одной части и накопляются естественным отбором, другие части также претерпевают изменения».

Ч. Дарвин

1. ИСТОРИЯ ВОПРОСА О ЦЕЛОСТНОСТИ ОРГАНИЗМА В ПРОЦЕССЕ ЭВОЛЮЦИИ

Морфологическая и функциональная целостность организма в его жизненных проявлениях столь очевидна, что никогда никакие сомнения на этот счет и не возникали. Вопрос может быть поставлен лишь о независимости частей в процессах их индивидуального и исторического развития.

Уже во взглядах греческих философов заключались зародыши современной противоречивости представлений. У материалистов — Эмпедокла и Демокрита зарождается мысль о независимом происхождении различных органов, которые свободно комбинировались между собой. Среди различных случайных комбинаций оказывались более удачные, которые давали начало вполне жизнеспособным организмам. Здесь видны зачатки будущих неодарвинистических представлений об организме как о мозаике признаков, независимо друг от друга меняющихся (и комбинируемых) в процессе эволюции.

У идеалистов — Сократа и Платона смертное тело проявляет свою деятельность под руководством души или идеи. В этом проявляется та же идеологическая основа, на которой расцвел современный неовитализм.

Наконец, наиболее для нас интересен Аристотель, который, хотя и исходил из идеалистических представлений (в учении о форме), но все же переходит частью на материалистические позиции при изучении «оформленной» материи.

Для нас в особенности важно, что при сравнении различных организмов Аристотель устанавливает единство их строения и обосновывает учение о морфологическом сходстве, выражающемся в положении

и строении органов у разных животных (современная гомология органов). Наконец, еще важнее то, что Аристотель развивает представление о соотношении органов, о взаимозависимостях в их строении. Аристотель высказывает положение: «природа даст одной части то, что она забирает у другой части», положение в высшей степени близкое к «закону равновесия органов», который был высказан Ж. Сент-Илером лишь в начале прошлого столетия.



Рис. 137. Ж. Кювье (1769—1832).

Знаменитый французский натуралист, основатель палеонтологии, крупный морфолог, впервые сформулировавший принцип корреляций.

Наибольшее значение в истории вопроса о взаимозависимостях частей организма имели, однако, взгляды Ж. Кювье (1769 — 1832). По его воззрениям, организм является целостной системой, строение которой определяется ее функциями. Отдельные части и органы находятся во взаимной связи, их функции согласованы и приспособлены к известным условиям внешней среды. Это выражается в двух следующих знаменитых положениях Ж. Кювье.

1. Принцип условий существования. «Так как ничто не может существовать без выполнения условий, которые делают это существование возможным, различные части каждого существа должны быть таким образом координированы, чтобы сделать возможным существование данного существа как целого не только в самом себе, но также в его отношениях с другими существами».

«Это — принцип условий существования, обыкновенно называемый принципом конечных причин».

2. Принцип корреляций. «Так как все органы животного образуют единую систему, части которой зависят друг от друга и действуют и противодействуют одна по отношению другой, никакое изменение не может обнаружиться в одной части без того, чтобы не вызвать соответствующие изменения во всех остальных частях».

Первый закон говорит о приспособленности всего организма к условиям внешней среды (в том числе и к другим организмам). Второй закон говорит о взаимозависимости частей и органов внутри организма в процессах их изменения. Это — замечательные эмпирические обобщения, которые полностью сохранили свое значение и в настоящее время.

Вместе с тем, однако, Ж. Кювье был чужд пониманию исторического становления организмов, что ясно видно из формулировки принципа условий существования. Все его представления были телеологичными: «Всякое организованное существо образует целое, единую замкнутую систему, части которой соответствуют друг другу и содействуют путем взаимного влияния одной конечной цели».

Значение принципа условий существования было полностью расшифровано Ч. Дарвином в его теории естественного отбора. Координация частей есть результат исторического процесса приспособления организма к условиям жизни.

Ч. Дарвин прекрасно понимал и значение принципа корреляций. Он многократно останавливался на «соотносительной изменчивости» и на корреляциях в развитии различных частей организма. Однако эта проблема в целом не была тогда еще разрешена вследствие незнания самого существа коррелятивных зависимостей. Дарвин пишет в «Происхождении видов»: ...«следует постоянно помнить, что когда видоизменяется одна часть, то же случается и с другими. вследствие причин, не вполне выясненных, каковы, например, усиленный или уменьшенный приток пищи к одной части, взаимное давление частей, причем развившаяся раньше часть угнетающим образом действует на развивающуюся вслед за нею и так далее,— равно как вследствие других причин, приводящих к многочисленным и таинственным фактам соотношения, которых мы совершенно не понимаем».

Главное внимание Дарвина было все же сосредоточено на приспособлениях организма к внешней среде и на усложнении его строения как наиболее яркой характеристике эволюционного процесса.

Представление о целостности развивающегося организма было в дальнейшем полностью разрушено А. Вейсманном, который разработал свою теорию развития. Признав в хроматине ядра наследственную субстанцию, раздробленную на мельчайшие единицы — «детерминанты» и «биофоры», Вейсманн предположил, что при дроблении яйца и при последующих клеточных делениях, связанных с развитием зародыша, происходит неравное распределение этой субстанции между отдельными бластомерами и клетками. От этого, будто бы, различного распределения наследственных единиц зависит различная судьба продуктов дробления яйца, а затем и отдельных клеток. Таким образом, мы имеем в наследственных единицах как бы известные зачатки, определяющие свойства клеток, и частей организма, в которые они попадают в результате указанного распределения. Эта теория в сущности ничего не объясняет, так как лишь переносит свойства будущего организма на единицы наследственной

субстанции. Теория развития Вейсманна была опровергнута успехами экспериментальной эмбриологии, которая ясно показала, что неравного наследственного деления ядерной субстанции не бывает. Выяснилось также с полной очевидностью, что яйцо не разбивается на независимые друг от друга, качественно различные бластомеры и клетки, которые далее развиваются путем полного «самодифференцирования». Наоборот, накопился огромный материал, указывающий на взаимосвязь частей, тканей и клеток на всех стадиях развития. Наконец, важнее всего то обстоятельство, что эта взаимосвязь оказалась весьма существенным фактором, определяющим дальнейший ход развития.

Теория развития Вейсманна логически связана с представлением о самостоятельности частей организма и в их историческом развитии. В самом деле, ведь если части независимы в своем индивидуальном развитии, то они в изменениях индивидуального развития также оказываются независимыми. Следовательно, предполагается, что в мутациях мы имеем независимые изменения признаков и частей, а в эволюции — результат накопления таких независимых изменений в процессе естественного отбора.

Опровержение этой — «мозаичной» теории развития не повлекло за собой естественного, казалось бы, падения этих представлений о мозаичном характере эволюционного процесса. Наоборот, эти воззрения были восприняты неодарвинизмом, а затем и генетикой, в связи с действительно крупными достижениями на пути анализа материальных основ наследственности.

На наследственные факторы — гены, стали смотреть как на определителей известных признаков или свойств организма, которые соответственно обнаруживают независимые изменения в различных мутациях.

Таким образом неодарвинизм и генетика, в начальном периоде их развития, разложили организм на отдельные части, утеряли связь этих частей, и представили себе эволюцию как результат независимых друг от друга изменений в отдельных признаках. В процессе эволюции, связанном с отбором и накоплением таких мутаций, т. е. изменений отдельных признаков организма, происходит как бы постепенная замена отдельных камешков мозаичной картины. Преобразования организма в процессе эволюции осуществляются в результате как бы свободной перекомбинации признаков. Эти взгляды имели в свое время до известной степени прогрессивное значение. Концентрация внимания исследователя на отдельных признаках была условием, позволившим вскрыть элементарные законы наследственности, как они были даны Менделем и рядом позднейших исследователей. Когда эти основные закономерности были найдены и объяснены, то сразу же стали накапливаться факты, противоречащие допущенным представлениям. Первое противоречие было дано открытием явления сцепления, которое послужило основой хромосомной теории. Второе противоречие возникло с открытием явлений множественного выражения у одного наследственного фактора (плейот-

ропизм генов). Третье противоречие возникло при открытии явлений взаимодействия «генов» в развитии признаков и в частности при открытии влияния всего генотипа на выражение изменения отдельного «гена». Наконец, четвертое противоречие было дано фактами сложнейшего взаимодействия частей развивающегося организма (собственно корреляции). Таким образом была вскрыта сложнейшая система связей, объединяющая в одно целое как элементы наследственной субстанции и протекающие при их участии внутриклеточные биохимические процессы, так и части, органы и признаки развивающегося организма.

Здесь нужно сделать оговорку. Ни Вейсманн, ни другие неодарвинисты не отрицают существования коррелятивных связей между частями организма. Однако эти связи не мыслятся как необходимые элементы самой организации. По представлениям неодарвинизма корреляции обусловливают, правда, и з м е н е н и я связанных частей, но не определяют их нормального развития и функционирования. Связь мыслится механически как особая форма равновесия сил: давление одной части на другую, передача питательных веществ или химических субстанций, заимствование материала и другие виды п а с с и в н о й связи. Большое значение приписывалось неравномерному росту частей и возникающим отсюда силам давления и натяжения.

Все эти процессы несомненно имеются, но не в этом суть взаимодействия частей. Против высказанного в этом же духе «закона компенсации» Сент-Илера возражал в свое время еще Ч. Дарвин. На самом деле и в индивидуальном развитии и в эволюции мы видим нередко преобразования, идущие п р о т и в требований механического равновесия или компенсации.

В противовес грубо механистическим представлениям неодарвинизма, уже с конца прошлого века развивались идеалистические взгляды неовиталистов. Поход против механицизма был начат Г. Дришем. Показав на экспериментальном материале целостность развивающегося организма, даже на самых ранних его стадиях — на стадиях дробления, Г. Дриш отказывается от всякого материализма вообще. Исходя из довольно грубого представления об организме как о развивающейся машине, Дриш показывает невозможность такой непрерывно делящейся и все же целостной машины. Не будучи все же в состоянии отделаться от этих взглядов, Дриш находит выход из положения, прибавляя к машине «инженера-строителя» и существо, управляющее этой машиной. Г. Дриш возвращается к представлениям, близким к аристотелевским, и говорит об «энтелехии» как о сверхматериальном факторе, обусловливающем целеустремленное развитие организма.

В последнее время проблема целостности организма находится в центре внимания биологической мысли буржуазных стран. Значительная литература посвящалась этой проблеме как в Англии, так и в других странах. Однако вся эта литература показывает лишь резко выраженные идеалистические позиции ее авторов, и научное

ее значение невелико, хотя она и использует почти весь эмпирический материал современной биологии. Особого внимания заслуживает течение, известное под названием «холизма». Руководители этого течения противопоставляют себя в учении о целостности организма не только механистам, но и виталистам, в частности Г. Дришу, поскольку в неовитализме действительно заключается и грубый механицизм (организм — машина) и характерный для последнего элементаризм (разложение на элементарные жизненные единицы).

В представлениях холизма целостность организмов обосновывается физиологически и этим вновь подчеркивается тот же дуализм воззрений. Форма сама по себе является по этим взглядам лишь суммативной системой (т. е. той же мозаикой); при жизни она лишь подчиняется той или иной функциональной системе. Целое предшествует своим членам или органам и определяет до конца все их свойства. Таким образом функциональное целое обособлено от частей и стоит над формой. Холисты противопоставляют свою концепцию виталистической, считая ее за высший этап биологического мышления. Бесспорно, что это именно дальнейшая фаза развития витализма, и в «целом» заключается обновленная «энтелехия». Мы не можем не подчеркнуть, что в указанной трактовке «целого» ясно видны все обычные ошибки метафизического мышления, и таким образом считаем, что «метабиология» холистов есть лишь разновидность метафизики. «Целостность» мыслится по меньшей мере как какое-то особое «свойство» живого организма — не анализируемый далее творческий фактор. Понятно, что такое понимание целостности организма не имеет ни малейшей научной ценности.

На нашей обязанности лежит проведение действительно научного анализа интегрирующих, т. е. объединяющих факторов и их роли в развитии организмов. Вскрытие материальной природы этих факторов должно нам помочь в понимании как индивидуального развития, так и эволюции организмов. Изучение конкретных взаимозависимостей частей, т. е. корреляций, должно способствовать дальнейшей разработке эволюционной теории, которая до сих пор слишком мало считалась со значением интегрирующих факторов в эволюции организмов.

Термин корреляция означает буквально соотношение. Он нередко употребляется для обозначения статических соотношений. Однако уже у Кювье он применяется при сравнении и означает взаимозависимость в изменениях.

В математической статистике корреляцией называют взаимозависимость в изменениях любых величин, независимо от их категории и характера связи.

В биологии значение этого термина ограничивается пределами организма. Поэтому мы здесь говорим о корреляциях исключительно для обозначения взаимозависимостей в изменениях частей организма. Изменения могут касаться главным образом функции этих частей (точнее легко обратимых процессов). Это — физиологи-

ческие корреляции. Изменения могут простираться на строение частей организма (точнее на трудно обратимые процессы). Это морфологические корреляции, которые мы далее расчленяем на геномные, морфогенетические и эргонтические.

Иногда термин корреляция неправильно употребляется для обозначения взаимозависимостей между организмом и средой. В этом случае имеют в виду самые разнообразные взаимозависимости в жизненных функциях — питании, защите и размножении — между организмом и неорганической средой, между разными организмами, между разными полами, между взрослыми особями и молодью или между разными формами одного вида. Расширять таким образом понятие корреляции крайне нежелательно. Речь идет о проявлениях борьбы за существование в индивидуальной жизни, о приспособлении и взаимном приспособлении организмов в процессе эволюции.

2. ДИФЕРЕНЦИАЦИЯ И ИНТЕГРАЦИЯ

Ясно, что существование сложной системы связей между частями организма ограничивает свободу изменения отдельных частей как в процессе индивидуального развития, так и в процессе эволюции. Однако именно вследствие ограничения свободы изменения отдельных частей организм приобретает известную стойкость. Система внутренних связей допускает лишь согласованные изменения всего организма как целого. Кроме того, однако, система взаимозависимостей есть необходимый фактор, определяющий развитие организма (а не только изменяющий его), а через это частично определяющий и течение эволюции. Взаимосвязь частей в организме чрезвычайно разнообразна. Мы уже упоминали о связях в самом наследственном веществе и в биохимических процессах, протекающих при его участии, о связях в процессах индивидуального развития и о функциональных связях в узком смысле слова. Эти связи, конечно, тоже развиваются. Они приобретаются в процессе эволюции как и другие свойства организмов и становятся при взаимном приспособлении развивающихся частей необходимыми факторами индивидуального развития. Это легко понять, если вспомнить основные принципы прогрессивной эволюции. Весь фактический материал конкретной истории организмов (филогении) показывает, что эволюция идет в общем по пути усложнения организации.

Можно показать, что усложнение организации с необходимостью ведет к установлению новых зависимостей и усложнению всей системы связей.

Основным принципом этого прогрессивного усложнения организации является установленный Мильн-Эдвардсом принцип дифференциации, основанной на разделении труда. Целое, несущее общие жизненные функции, расчленяется на части с разными более специальными функциями. Целое дифференцируется, а части специализируются. Отдельные части организма получают свои специфические

функции. Однако жизнь любой части обеспечивается целым рядом общих функций, в особенности функций обмена, без которых нет жизни. В этих функциях любая специализированная часть всегда связана с остальным организмом, и чем более она специализирована, тем более она становится зависимой от других частей, обеспечивающих выполнение основных жизненных функций всего организма (функций питания, дыхания, выделения). Таким образом, дифференциация и специализация неизбежно связаны с объединением и соподчинением частей. Из этого ясно выступает возрастающее значение интегрирующих (объединяющих) факторов в более сложных организмах.

Принцип интеграции был впервые ясно сформулирован философом Г. Спенсером. Он означает, как только что пояснено, прежде всего физиологическую проблему. Однако он имеет и свою морфологическую сторону, которая до сих пор еще мало разработана, хотя Спенсер и указывал на большое значение взаимной приспособленности органов и частей сложного организма.

Если изучение процессов дифференциации являлось до последнего времени основной задачей эволюционной морфологии и в этом отношении достигнуты большие успехи, то процессы интеграции почти полностью выпали из поля зрения исследователей-морфологов. В несколько более ограниченном понимании они выдвигались в «принципе централизации». Централизация означает не только функциональное объединение, но и концентрацию, пространственное объединение частей, связанных общей функцией. Принцип централизации был разработан главным образом в применении к эволюции нервной системы, а также и в применении к эволюции некоторых более сложных аппаратов животных (ротовой аппарат членистоногих и т. п.).

В более широком освещении родственные вопросы были подняты академиком А. Н. Северцовым. Процесс приспособления к известным частным условиям среды Северцов называет «идиоадаптацией». Это направление эволюции характеризуется преобладанием процессов дифференциации, определяемой этими частными условиями. Процесс общего повышения организации Северцов называет «ароморфозом». Этот процесс характеризуется дифференциацией ведущей к повышению жизнедеятельности организма и непрерывно связанной с интенсификацией и концентрацией функций, с их внутренним согласованием.

Близко подходит к такому пониманию процессов общего повышения организации и немецкий зоолог-дарвинист Р. Гессе. Гессе выдвигает особое значение образования некоторых систем органов как факторов, обеспечивающих их дальнейший прогресс. Только приобретение многоклеточного строения сделало возможным дифференцировки, которые, характеризуя всех сложных животных, обеспечили их дальнейший прогресс. Уже первое разделение труда между собственно телесными клетками (сомой) и половыми клетками представляет шаг вперед по сравнению с большинством колоний простей-

ших организмов. Диференцировка на наружный слой тела — первичные покровы или эктодерму и внутренний слой — первичную кишку или энтодерму, обусловленная дальнейшим разделением труда между ними, означает вместе с тем централизацию и рационализацию процесса питания. Образование мезенхимы с широкими межклеточными пространствами в среднем слое тела позволило, с одной стороны, увеличить всасывающую поверхность кишечника путем образования многочисленных выростов и, с другой стороны, обеспечило более равномерное распределение пищевого материала по клеткам тела. Возникновение органов кровообращения объединило эти функции распределения в одной системе для всех частей организма. Интегрирующая роль кровеносной системы только и сделала возможными локализацию процессов дыхания и развитие специальных органов дыхания, что в свою очередь подняло энергию жизнедеятельности организма на высшую ступень. Образование выделительной системы в виде сети протонефридиев или в виде вторичной полости тела, связанной с метанефридиями, означало также концентрацию, а вместе с тем и рационализацию функций выделения. Еще большее значение имели, конечно, процессы диференцировки, приведшие к образованию нервной системы, несущей основные функции осуществления быстрой связи между всеми частями животного организма. И дальнейшее развитие нервной системы, начиная от диффузной нервной системы кишечнополостных животных, идет под знаком все далее идущей диференцировки, в связи с развитием органов чувств, мышечных комплексов и других периферических органов. Эта прогрессивная диференцировка связана, однако, все время с дальнейшей централизацией. Объединение всех функций связи в особых центрах приводит к выделению центральной нервной системы со своими диференцировками, а вместе с тем и со своими внутренними системами связи.

Все эти приобретения сложного организма можно рассматривать как приспособления наиболее широкого значения, которые способствуют повышению общего уровня организации и которые становятся основой, обеспечивающей возможность дальнейшей прогрессивной эволюции. Такие приспособления накапливаются в организме и приобретают длительное значение типичных организационных признаков, в дальнейшей эволюции, как правило, уже не утрачиваемых.

Взаимозависимость продуктов диференцировки, т. е. систем органов, органов и их частей в сложном организме, не только обеспечивает их согласованное функционирование, но и их координированное развитие как в индивидуальном, так и в историческом развитии. Значение этой взаимозависимости органов в процессе эволюции было показано в особенности А. Н. Северцовым.

Логическое построение А. Н. Северцова вкратце таково: в процессе эволюции организм приспосабливается к непрерывно изменяющейся среде. Изменения во внешней среде затрагивают непосредственно лишь некоторые органы — эктосоматические органы, по тер-

минологии А. Н. Северцова. С этими изменениями коррелятивно связаны, однако, и изменения в других энтосоматических органах и, таким образом, в процессе адаптации меняется весь организм в целом. Интегрирующим фактором, обусловливающим связанность и согласованность изменений отдельных органов, являются здесь функциональные взаимозависимости или корреляции. А. Н Северцов придает очень большое значение и взаимному приспособлению органов в процессах индивидуального развития. В своей «гипотезе корреляций» он высказывает предположение, что в процессе эволюции происходят наследственные изменения лишь немногих признаков организма, все же остальные признаки, собственно вся организация, изменяются коррелятивно в связи с указанными немногими первичными изменениями. Эта весьма правильная мысль дает впервые совершенно ясное материалистическое разрешение проблемы взаимного приспособления органов, именно проблемы коадаптации, которую Г. Спенсер, в свое время не без успеха, выдвинул как возражение против дарвиновской теории естественного отбора. Нашей задачей является поэтому дальнейшая разработка указанной теории корреляций.

Мы здесь берем факт существования коррелятивных зависимостей как данное. Однако ясно, что и сами корреляции создаются в процессе эволюции организма и очевидно они возникают вместе с основными процессами морфологического расчленения организма.

При прогрессивном усложнении организации, как это наиболее резко выражается в «ароморфозах», происходит дифференциация структур и вместе с тем разделение функций и соподчинение частей со взаимным согласованием их положения, строения и функций, т. е. с дальнейшим развитием взаимозависимостей. Система взаимозависимостей, следовательно, не дана заранее, она сама развивается и усложняется в процессе прогрессивной эволюции организмов. Процессы установления связи, т. е. корреляций между частями организма, по мере его дифференциации, мы называем интеграцией (объединением). Процессы интеграции неизменно и неизбежно сопровождают и дополняют процессы дифференциации и только на основе единства обеих противоположных тенденций возможно прогрессивное развитие организмов. Наибольшая жизнеспособность организма и дается прежде всего наибольшей согласованностью его частей и их функций.

Наследственная дифференциация структур возможна лишь при наличии в самом развивающемся организме факторов, обусловливающих эту дифференциацию. Очевидно, в качестве таких факторов могут выступать взаимозависимости частей организма, меняющиеся в процессе самого развития, частью в связи с изменением функциональных соотношений с внешней средой, частью в силу самого усложнения организации. Мы должны допустить, что и в индивидуальном развитии одновременно с расчленением организма происходит и усложнение системы корреляций, объединяющих развивающийся организм в одно целое.

3. ОРГАНИЗМ КАК ЦЕЛОЕ В ПРОЦЕССЕ ИНДИВИДУАЛЬНОГО РАЗВИТИЯ

Процесс индивидуального развития не составляется из одних лишь процессов диференциации. Дробление яйца не есть разбивка его на независимые друг от друга качественно различные бластомеры и клетки, которые в дальнейшем развиваются путем полного самодиференцирования. Наоборот, бластомеры, зародышевые листки, зачатки органов и тканей находятся в теснейшей взаимозависимости, причем эта взаимосвязь частей является весьма существенным фактором, определяющим дальнейший ход развития.

Определенный бластомер, находясь в связи с другими бластомерами, развивается всегда как определенная часть организма. Но тот же бластомер, искусственно отделенный от других бластомеров, развивается уже иначе, дает начало другим частям, которые из него не развились бы при наличии нормальных связей. Более того, в случае так называемых регуляционных яиц (кишечнополостные, иглокожие, ланцетник, позвоночные) один из первых бластомеров, будучи изолирован от других, может дать начало нормальному целому зародышу (рис. 138). Это показывает, что бластомеры нормально не обособлены полностью друг от друга, а связаны в одно целое, что между ними имсется известное взаимодействие, которое определяет дальнейшее течение процессов развития каждого бластомера, как части этого целого.

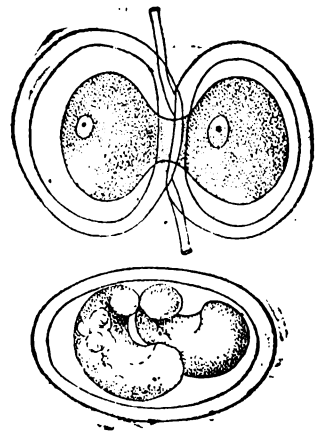


Рис. 138. Перешнуровка яйца тритона.

Из каждой половины развивается хотя и уменьшенный, но целый зародыш. Пример регуляционного развития.

В течение дальнейшего развития происходит последовательное диференцирование, т. е. обособление различных частей, связанное с установлением между ними новых соотношений. Первый формообразовательный процесс — процесс гаструляции, ведущий к первому расчленению многоклеточного тела зародыша, именно к образованию первых двух зародышевых листков: наружного, первичного покрова, или эктодермы, и внутреннего, первичной кишки, или энтодермы, приводит в то же самое время эти продукты расчленения к новым соотношениям. Процесс гаструляции приводит оба первичных листка к непосредственному контакту своими первично внутренними поверхностями и вместе с тем к совершенно различному положению по отношению к внешней среде (рис. 139). Контакт, наступающий у зародыша амфибий в результате гаструляции, между частью первичной энтодермы, именно между крышей первичной кишки (дающей позднее хорду и мезодерму) и наружным листком, вызывает

определенную реакцию последнего в виде формообразовательных движений, ведущих к образованию нервной пластинки — зачатка центральной нервной системы.

Образование нервной пластинки, погружающейся под уровень остальной эктодермы, приводит в свою очередь к установлению новых соотношений и дает тем самым толчок для специфической реакции соседних частей эктодермы, выражающейся в образовании зачатков органов обоняния, слуха и др.

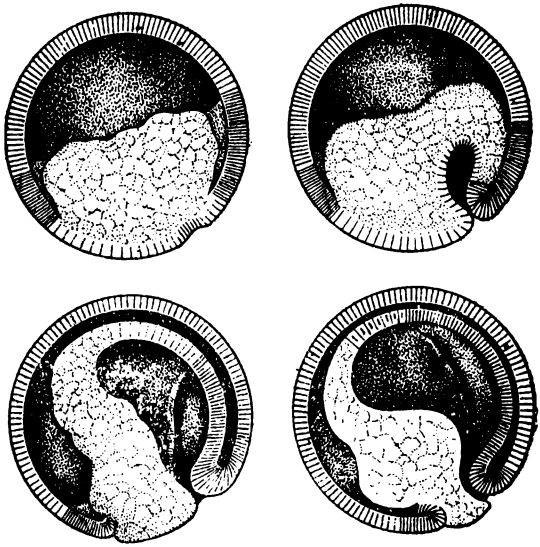


Рис. 139. Гаструляция у амфибий.

В процессе гаструляции устанавливаются новые взаимоотношения между частями зародыша. Контакт крыши первичной кишки, т. е. хордомезодермы (густая штриховка) с эктодермой (редкая штриховка) приводит к образованию закладки центральной нервной системы.

Таким образом, последовательное расчленение зародыша связано с формообразовательными процессами, приводящими к новым соотношениям между образовавшимися частями, а эти новые соотношения определяют, в свою очередь, дальнейшее течение морфогенетических процессов. Экспериментальное нарушение этих зависимостей, или перемещение частей, которые вступают тогда в новые, ненормальные взаимоотношения, приводит, конечно, к нарушению нормального развития организма. При этом следует особо отметить, что точно определенное вмешательство влечет за собой вполне определенную формообразовательную реакцию организма, которая может, таким образом, быть произвольно вызвана экспериментатором (рис. 140).

После зависимой закладки известных органов обычно отмечается последующая фаза «самодифференцирования» зачатка. Такое, как будто независимое, развитие начинается даже раньше видимого появления зачатка. Поэтому говорят о детерминации материала как о зависимом процессе, а дальнейшее развитие уже детерминированного материала считают процессом автономным. Эта автономия имеет, однако, весьма относительное значение, и во всяком случае не следует говорить о независимом развитии. Развитие детерминированной части, хотя и предопределено в целом, но конкретное оформление зачатка и процессы его дальнейшей дифференциации все же находятся в явной зависимости от непосредственного окружения, от его соотношений с соседними частями организма. Однако, когда

первое оформление и первые процессы дифференцировки зачатка закончены, развитие приобретает действительно несколько более автономный характер. Явления непосредственного контакта с соседними частями теряют значение факторов, определяющих развитие данной части. Эти связи теряют свое формообразовательное значение.

Дальнейшее усложнение строения органа определяется уже взаимодействием частей внутри данного зачатка. Однако вместе с тем начинает проявляться значение других факторов, явно объединяющих все части организма в одно целое. Хотя действие этих факторов проявляется в несколько иной форме, они все же имеют формообразовательное значение.

Наблюдаются явления соотносительного роста, а также гормональные влияния на рост и дифференцировку отдельных частей. Вступает в действие влияние нервной системы, которая объединяет функции всех частей организма и подчиняет их интересам целого. На процессах развития сказывается трофическое влияние нервной системы, а также косвенное ее влияние на процессы более тонкой дифференцировки через регуляцию функций. Наконец, с началом самостоятельной жизни сформировавшегося уже организма, вступающего в сложные взаимоотношения с факторами внешней среды, начинается нормальная и притом координированная функциональная деятельность отдельных органов и тканей. Эта функциональная деятельность определяет вместе с тем окончательную отшлифовку внутренних структур. На основании сказанного должно быть ясно, что ни на одной стадии развития организм не есть мозаика частей, органов, или признаков. Он развивается всегда как специфически на каждой данной стадии реагирующее целое. На ранних стадиях почти все реакции организма выявляются главным образом в процессах формообразования. На более поздних стадиях, по мере дифференцировки, они все более приобретают характер обычных форм жизнедеятельности, специфических для каждого органа. Однако эти типичные функциональные реакции имеют все же и известное формообразовательное значение при окончательной отшлифовке более тонких структур.

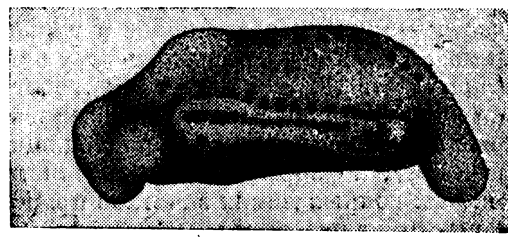


Рис. 140. Развитие добавочных осевых органов в результате пересадки в бок раннего зародыша участка верхней губы бластопора, т. е. материала хордомезодермы.

Пример целостной формообразовательной реакции, закономерно наступающей при известных условиях взаимодействия частей (в индукционной системе). По Шпеманну.

Таким образом имеется очень сложная система связей, т. е. корреляций, объединяющих все части развивающегося организма в одно

целое. Благодаря наличию этих связей, выступающих в роли о с н о в н ы х, внутренних факторов индивидуального развития, из яйца образуется не случайный хаос органов и тканей, а планомерно построенный организм с согласованно функционирующими частями.

Прежде чем перейти к рассмотрению различных форм связи между частями развивающегося организма мы отметим только еще одну характерную особенность указанных зависимостей. Почти все указанные корреляции имеют более или менее ясно выраженный регуляторный характер, способствуя при случайных нарушениях восстановлению нормальных соотношений между частями организма. Не только реакции всего организма, но и частные формообразовательные реакции имеют до известной степени целостный характер. Эта целостность любого еще не дифере́нцированного зачатка выражается не только в процессах его дальнейшего нормального развития, но и при всех попытках его расчленения.

Яйцо можно на первых стадиях дробления разделить на 2—4 части — каждая часть будет в дальнейшем развиваться как целое и может дать начало нормальному организму уменьшенного размера (рис. 114). Но и з а ч а т о к любого сложного о р г а н а можно на ранней стадии развития разделить на несколько частей, из которых каждая часть может в подходящих условиях дать начало уменьшенному, но нормально построенному органу. Таким образом при многих повреждениях зачатков происходит восстановление нормальной структуры органа.

Во всех этих случаях целостность реакции есть необходимое следствие известной однородности данного зачатка на самых ранних стадиях его оформления. Эта однородность имеет, правда, лишь относительный характер. Любой «индиферентный» зачаток обладает все же известной структурой (хотя бы полярной) и своим специфическим положением в системе, совместно определяющими по меньшей мере некоторые различия в процессах обмена веществ. Такие количественные вначале различия в распределении веществ и в физиологической активности различных частей яйца или отдельных зачатков развивающегося организма создают известные градации в интенсивности физиологических процессов. По теории Чайльда возникновение различий происходит именно на основе этих количественных различий, причем область высшей физиологической активности оказывается доминирующей и дает начало наиболее специализированным структурам. Различные другие диференцировки возникают на разных иных уровнях градиента, частью в зависимости от предшествующих диференцировок. В такой градиент-системе мы имеем все предпосылки для целостных формообразовательных процессов.

В з а и м о д е й с т в у ю щ и е с и с т е м ы зачатков имеют также обычно регуляторный характер. Само взаимодействие определяет развитие нормальных соотношений. Наконец и функциональные связи имеют такой же как-будто «целесообразный» характер, вызывая согласованные изменения связанных частей.

Однако эта целесообразность выражается именно только в нормальных взаимосвязях частей. При экспериментальном их изменении, когда устанавливаются совершенно новые взаимозависимости с иными частями развивающегося организма, получаются и новые реакции, в которых тогда нельзя установить ничего целесообразного (добавочные хрусталики, удвоение осевых органов, лишние конечности и т. п.).

Из этого одного можно вывести заключение, что вся эта «целесообразность» реакций, при нормальном контакте одной развивающейся части с другой, есть результат исторического развития данных соотношений, т. е. результат эволюции всего механизма индивидуального развития (см. далее стр. 345). Эта эволюция идет под знаком естественного отбора вполне жизнеспособных, т. е. нормально, гармонично построенных особей.

ТИПЫ КОРРЕЛЯЦИЙ

Связь между частями развивающегося организма может осуществляться разными способами — нервная связь, гормональная, или вообще химическая, прямой контакт. Зависимость может иметь характер непосредственной или косвенной функциональной зависимости, прямой или обратной. Две части могут в своих изменениях зависеть от одной третьей части. Зависимость может выражаться в обратимых или необратимых изменениях. Она может проявляться в морфологических процессах у взрослого животного, или в процессах, определяющих закладку и развитие органов у эмбриона, личинки или молодого животного. Можно различать корреляции на основании характера связи, либо по характеру осуществляемых изменений (эвокации, вызывающие какой-либо морфогенетический процесс, стимуляции, депрессии, подавляющие известные процессы, или, наконец, ассимиляции, т. е. поглощение чуждого материала в формообразовательном процессе). С другой стороны, для понимания закономерностей эволюции важнее уделять главное внимание биологической характеристике самой взаимозависимости. Зависимость может определяться наследственными факторами (генами) через внутриклеточные биохимические процессы и осуществляться в тканях, непосредственно между собой не связанных. Это — геномные корреляции. Зависимость может определяться взаимодействием развивающихся зачатков при их непосредственном контакте (путем передачи веществ от одной части к другой). Это — морфогенетические корреляции (в узком смысле слова). Наконец, взаимозависимость в формообразовании может определяться зависимостью в дефинитивных функциях (причем изменение в строении члена корреляционной пары или цепи зависит от самого функционирования данного члена). Такие взаимозависимости можно назвать эргонтическими (функциональными в узком смысле).

А. Геномные корреляции представляют зависимости в формообразовании частей, обусловленные более или менее непо-

средственно наследственными факторами развития. Зависимости в развитии различных частей или признаков организма определяются в этих случаях множественным действием наследственных факторов (плейотропизм генов) или диференцированным действием тесно сцепленных наследственных факторов (сцепление генов в одной хромосоме). Последние (хромосомные) связи не прочны и имеют поэтому лишь временное значение в процессе эволюции. Наоборот, связи, покоящиеся на явлениях плейотропизма, образуют ту основу, на которой в процессе эволюции вырабатываются и другие взаимозависимости формообразовательных реакций (морфогенетические и эргонтические корреляции). Примером геномных корреляций могут служить следующие зависимости: горох с пурпурными цветами имеет красные пятна в пазухах листьев и отличается серой кожурой семян; мутация дрозофилы с редуцированными крыльями (rudimentary) обладает также укороченными задними ножками; мутация с укороченными ножками (dachs) обладает и измененным жилкованием крыла; мутация с изогнутыми крыльями (bent) обладает и укороченными согнутыми ножками, нарушением расположения щетинок на груди, и «погрубением» глаз; полидактилия кур выражается не только в удвоении первого пальца ног, но и в менее выраженном удвоении первого пальца крыльев.

Такие зависимые изменения могут проявляться и в частях тела, между которыми нет непосредственной связи. Поэтому мы вынуждены смотреть на эти множественные выражения мутаций как на результат изменения во внутриклеточных процессах, получающего различное выражение в различно диференцированных частях тела.

Б. Морфогенетические корреляции — это взаимозависимости во внутренних факторах индивидуального развития. Конечно, и эти взаимозависимости наследственны, т. е. определяются в конечном счете генотипом организма. Однако они реализуются не прямо, а через посредство видимых или, во всяком случае, ясно анализируемых зависимостей между двумя (и более) морфогенетическими процессами. Чаще всего эти зависимости определяются прямым контактом или даже непосредственной передачей клеточного материала от одной части к другой.

Морфогенетические корреляции в особенности характерны для эмбрионального («дофункционального») периода развития и представляют предмет усиленного изучения «механики» развития. Как показывают данные механики развития, на таких морфогенетических корреляциях покоится у позвоночных большинство соотношений в величине, форме и расположении отдельных органов и их частей внутри организма.

На ранних стадиях развития это — зависимости между областями яйца, различающимися по своей структуре и физиологической активности (первичный «градиент» Чайльда). Позднее подобного рода зависимости устанавливаются внутри любой «недиференцированной» части зародыша, образующей обособленную систему или зачаток — бластодерму, зародышевый листок, крышу первичной кишки (хор-

домезодерму), нервную пластинку, глазной пузырек, зачаток конечности и т. п. (вторичные градиенты Чайльда). Наблюдается известная «полярность» или «региональность», являющаяся основой для дальнейших дифференцировок. По мере прохождения первых формообразовательных процессов устанавливаются, однако, и новые взаимозависимости между частями различного происхождения.

Многочисленные зависимости этого рода были вскрыты классическими экспериментами Г. Шпеманна и его школы. Этими экспериментами было показано, что совместный зачаток хорды и мезодермы («крыша первичной кишки») является в роли индуктора, определяющего при непосредственном контакте развитие центральной нервной системы в прилегающей эктодерме (рис. 139, 140). Соотношения в положении и в размерах осевых органов позвоночных определяются зависимостями в процессах закладки (детерминации) и дальнейшего развития этих органов. Соответствие в положении, величине и структуре хрусталика по отношению к глазному бокалу устанавливается в результате подобной же морфологической зависимости (рис. 141). Топографическое соответствие между слуховой капсулой черепа и перепончатым лабиринтом определяется зависимостью мезенхимной закладки капсулы от слухового пузырька. Нормальное развитие скелета конечности возможно лишь при взаимодействии мезодермальной закладки конечности с эктодермальным эпителием. Развитие крестцовых ребер определяется у амфибий установлением контакта с подвздошными костями таза. Сегментация спинномозговых ганглиев и нервов зависит от мускульной сегментации.



Рис. 141. Развитие глазного бокала и хрусталика у амфибий.

Пример контактного взаимодействия частей (в индукционной системе), как частной формы морфогенетических корреляций.

Можно было бы привести очень много таких примеров морфогенетических зависимостей на разных стадиях. Во всех этих случаях нарушение положения одного компонента сказывается в виде изменения положения или даже в виде нарушения развития другого компонента корреляционной пары. На ранних стадиях эмбрионального развития эти зависимости бывают чрезвычайно сложными и последовательно охватывают весьма многие части. Так, например, у позвоночных закладка хорды и мезодермы определяет развитие мозга и важнейших органов чувств; зачатки органа обоняния и органа слуха определяют развитие соответствующих скелетных капсул; зачаток глаза определяет развитие хрусталика; хрусталик определяет диференцировку сетчатки и образование роговицы и т. д.

Таким образом, мы в самом деле видим постепенное развертывание последовательных звеньев корреляционной цепи, в которой изменение первого звена неизбежно влечет за собой изменение последующих.

Морфогенетические корреляции наблюдаются, однако, не только на ранних стадиях эмбрионального развития, но и вообще на всех стадиях незаконченного еще морфогенеза и захватывают не только основные органы и признаки организационного характера, но и более мелкие особенности, отличающие ту или иную группу организмов, как, например, даже признаки расового характера. К морфогенетическим корреляциям относится, например, зависимость между развитием оперения ног у мохноногих кур и укорочением четвертого пальца. Одновременно с укорочением развивается характерный изгиб пальца, а при значительном выражении укорочения недоразвивается и коготь. Эта зависимость объясняется непосредственным использованием (ассимиляцией) скелетогенной мезенхимы четвертого пальца на построение закладок перьев.

Во всех этих случаях имеется явная взаимозависимость между определенными формообразовательными процессами, при которой изменение одной части с необходимостью влечет за собой определенное изменение другой части развивающегося организма.

В. Эргонтические корреляции. Эргонтическими (от греческого ἔργον— работа) или функциональными корреляциями в узком смысле (строго говоря, все корреляции функциональны) мы называем соотношения между двумя разными частями и органами, обусловленные типичными функциональными зависимостями между ними. При изменении одного члена корреляционной пары его функция изменяется, и это изменение сказывается на функции другой части, а через это и на ее строении. Говоря о формообразовательных процессах в индивидуальном развитии организма мы имеем, следовательно, в виду не просто зависимости в функциях (т. е. физиологические корреляции), а побочный, формообразовательный эффект этих зависимостей.

И первые две формы корреляций (геномные и морфогенетические) являются функциональными, так как определяются зависимостями эмбриональных функций, изучаемых физиологией наследственности (геномные корреляции) и механикой развития (морфогенетические корреляции). Однако мы выделяем тип эргонтических корреляций как ясно очерченную группу зависимостей, определяемых типичными т. е. окончательными функциями уже сформированного, растущего или взрослого организма. Это не исключает, конечно, возможности существования окончательной и типичной для органа функции уже на ранних стадиях эмбриональной жизни (сердце, например, и почки выполняют свои характерные функции уже на весьма ранних стадиях развития зародыша).

Примером эргонтических корреляций может служить положительная зависимость между развитием нервных центров, нервов и развитием периферических органов. При экспериментальном уда-

лении органов чувств или конечностей соответствующие нервы и нервные центры недоразвиваются. При пересадке органов чувств или при индукции лишней конечности наблюдается увеличение соответствующих нервов, ганглиев и нервных центров. Подобные же эргонтические корреляции имеются между развитием мышцы, нервов и кровеносных сосудов, снабжающих мышцу, а также между развитием мышцы и формированием скелетных частей, к которым эта мышца прикрепляется.

Усиление мышцы ведет не только к усилению соответственной части скелета, но нередко и к изменению ее формы, к развитию особых отростков и гребней, к которым мышца прикрепляется (рис. 142), а также к изменению ее внутренней структуры. При ранней парализации жевательных мышц путем удаления соответствующих нервов у молодого, еще растущего, животного недоразвиваются части черепа и особенно отростки челюстей, скуловые дуги и гребни на черепной коробке, служащие для прикрепления этих мышц.

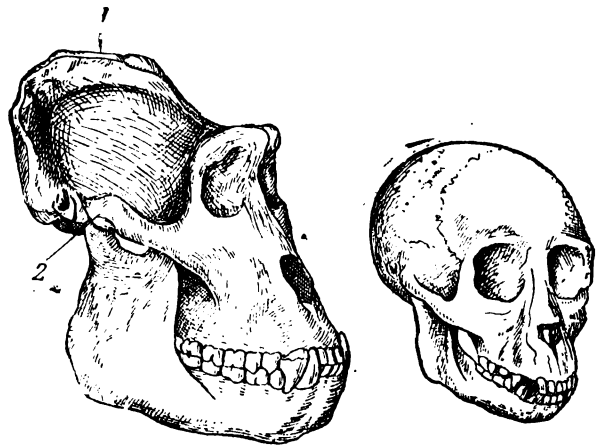


Рис. 142. Черепа старой и молодой гориллы. Сильное развитие гребней черепа у взрослых самцов связано с мощным развитием челюстной мускулатуры.

1 — сагиттальный гребень; *2* — скуловая дуга. Пример эргонтической корреляции в развитии органов.

Наблюдаются эргонтические корреляции и между внутренними органами. Особенно пластичны кровеносные сосуды, развитие которых всегда обнаруживает явную положительную корреляцию с развитием снабжаемых ими органов. Этого рода корреляции без труда устанавливаются не только в молодом, еще растущем, организме, но и во вполне зрелом.

К группе эргонтических корреляций мы отнесем также зависимости в развитии эндокринных желез друг от друга и в развитии других органов от эндокринных факторов. Так, например, развитие части вторичных половых признаков у позвоночных животных связано с внутренней секрецией половых желез, а вследствие этого наблюдается и корреляция между развитием различных половых признаков.

ЗНАЧЕНИЕ КОРРЕЛЯЦИЙ В ИНДИВИДУАЛЬНОМ РАЗВИТИИ

Различные формы корреляций имеют неодинаковое значение на разных этапах индивидуального развития, а также различное значение в процессе эволюции. Для нас важно отметить их роль в нормальном онтогенезе. Геномные корреляции несомненно являются основой, на которой в процессе эволюции развиваются другие формы взаимозависимостей и в особенности система морфогенетических корреляций.

Морфогенетическими корреляциями определяется место и протяженность закладки органов, а также иногда и их дальнейшее развитие и рост; через это устанавливаются определенные топографические соотношения между развивающимися органами. Так как морфогенетические процессы сами приводят к новым соотношениям, новым связям, то они вместе с тем вносят такие изменения в процессы развития, которые приводят к возникновению новых морфогенетических процессов. Таким образом развертывается целая цепь взаимно обусловленных процессов формообразования. Если даже не переоценивать значения зависимых процессов в онтогенезе и оставлять достаточно места процессам самодиференцирования, как специфическим реакциям материала на неспецифическое или, вернее, малоспецифическое раздражение, то все же за морфогенетическими зависимостями остается значение основных факторов, регулирующих топографические соотношения между органами (а также частей — внутри органа сложного происхождения), т. е. определяющих в конце концов развитие всей основы данной организации.

Морфогенетические корреляции являются, следовательно, основными факторами эмбрионального формообразования, определяющими развитие исторически сложившихся соотношений между органами — именно тех соотношений, которые характеризуют данный тип (в широком смысле) организации. Благодаря этим корреляциям из яйца получается не случайный комплекс органов и частей, а планово построенный организм.

Морфогенетические корреляции возникают между частями организма по мере его расчленения (диференцировки) и являются интегрирующими факторами, связывающими эти части в одно согласованное целое. Морфогенетические корреляции являются, таким образом, выражением морфофизиологической целостности развивающегося организма.

Эргонтические корреляции диктуются взаимозависимостью функций уже сформированных органов. Эти функции во многом определяют течение процессов диференцирования. Очень часто окончательное формирование органа и завершение более тонкой гистологической его структуры происходит под явным контролем функции. Функциональная зависимость сопровождается здесь зависимым развитием структуры данных частей и органов и, следовательно, играет в сформированном организме роль до известной степени сходную с морфогенетическими зависимостями более ранних («дофункцио-

нальных») стадий развития. Нередко эргонтические зависимости становятся на место морфогенетических непосредственно после сформирования данных частей. И, во всяком случае, через функциональные зависимости частей диференцированного организма, последний реагирует и в дальнейших своих более тонких диференцировках как одно согласованное целое.

Эргонтические корреляции, определяющие окончательные соотношения в форме, связях и особенно в более тонкой структуре функционально зависимых органов и частей организма, являются ясным выражением морфофизиологической целостности сформированного организма.

Если морфогенетические корреляции определяют более грубое установление общего плана строения организма, то позднейшая, более тонкая и все же согласованная сшлифовка его структур осуществляется через посредство эргонтических корреляций. Доля участия последних в построении организма весьма различна у различных животных и в различных органах.

Иногда развитие достигает общего завершения еще до установления функциональных зависимостей, в других случаях функция играет руководящую роль уже на ранних стадиях формирования отдельных органов (особенно при личиночном типе развития). Чем более велико значение эргонтических корреляций в развитии данного организма, тем выше его индивидуальная приспособляемость как целого к меняющейся обстановке.

Мы здесь должны особо подчеркнуть, что система корреляций играет роль основных факторов нормального формообразования. Это не случайный комплекс факторов, лишь меняющих развитие при некотором вмешательстве, а существенная часть самого аппарата нормального развития, определяющая течение формообразовательных процессов.

РАЗВИТИЕ СИСТЕМЫ КОРРЕЛЯЦИЙ В ПРОЦЕССЕ ЭВОЛЮЦИИ

Во время индивидуального развития организма его отдельные части развиваются в известной зависимости друг от друга. Взаимосвязь частей развивающейся особи может рассматриваться как нечто первичное, а их разделение есть уже результат диференцировки. Однако с диференцировкой в свою очередь усложняется и система корреляций. Характер взаимозависимостей частей при этом также меняется. Устанавливаются новые связи, но, с другой стороны, некоторые корреляции теряют свое значение. Иногда кажется, что отдельные органогенезы становятся вполне автономными. Однако мы уже видели, что эта автономность имеет весьма относительное значение и во всяком случае далека от независимости.

Историческая диференцировка корреляционных систем идет непременно по пути расчленения общих систем на более частные. Если система «первичного организатора» в онтогенезе расчленяется на частные, «вторичные» индукционные системы, то это, по крайней

мере в известной степени, отражает и исторический ход подобного расчленения.

Кроме такого прогрессивного расчленения индукционных систем на вторичные, третичные и т. д., в течение процесса эволюции изменяется и характер взаимозависимостей между отдельными органогенезами. Изменяются средства связи и изменяются формы реагирования. Каковы же источники, этих изменений?

Мы уже многократно отмечали, что все новое строится в процессе эволюции на основе наследственной изменчивости (т. е. мутаций). Каждая мутация означает изменение нормы реакций организма и выражается поэтому прежде всего в нарушении нормального течения морфогенетических процессов. Наследственные факторы индивидуального развития (движущие его силы) проявляют свое действие в взаимозависимостях частей развивающегося организма. Следовательно, каждая мутация означает изменение в системе геномных или морфогенетических корреляций.

Поэтому каждая мутация захватывает известную область процессов индивидуального развития, а не изолированный процесс развития отдельного признака. Множественность выражения, т. е. плейотропизм является в большей или меньшей степени обязательной характеристикой каждой мутации.

Таким образом, мы можем рассматривать наследственные изменения с разных сторон. Мы отмечаем, что 1) мутация меняет реакционную способность организма и его тканей на разных стадиях его развития; в связи с этим 2) меняется характер геномных и морфогенетических взаимозависимостей, и, в результате этого 3) меняется выражение «признаков» организма.

В процессе комбинирования мутаций создаются (вместе с модификационными изменениями регуляторного характера) индивидуальные различия, характеризуемые: 1) особенностями своего реагирования на разных стадиях, 2) изменениями в системе геномных и морфогенетических корреляций и 3) особенностями в строении организма и его функциях.

В процессе естественного отбора особей наиболее устойчивых при данных условиях среды создаются таким образом наиболее выгодные формы реагирования (1), перестраивается система корреляций (2) и создаются новые формы организации (3), обладающие нередко различным выражением в разных условиях внешней среды, т. е. способные к адаптивным модификациям (1). Таким образом, перестройка системы геномных и морфогенетических корреляций есть обязательное выражение процесса эволюции органических форм.

Проследим пути этой перестройки. Элементарные изменения, характеризующие отдельные мутации, представляют собой сдвиги и нарушения нормальных связей, ведущие к нарушению строения организма и его соотношений со средой. На этой основе лишь в про-

цессе комбинирования многих малых мутаций и естественного отбора наиболее удачных комбинаций создаются более гармоничные системы связей, приводящие к благоприятному изменению организации соответственно меняющимся условиям среды.

В явлениях плейотропизма мутаций, образующих сырой материал для построения корреляционных зависимостей, можно обнаружить две разные формы их выражения: множественное (полиморфное) выражение мутаций и многостепенное (полифазное) их выражение. В первом случае изменение сказывается в различных, непосредственно между собой как-будто не связанных частях организма. Эти соотношения определяются зависимостью течения некоторых внутриклеточных процессов от положения и дифференцировки этих частей. Такие типичные геномные корреляции характерны в особенности для организмов с «мозаичным» развитием. Взаимодействие частей ограничивается очевидно в значительной мере взаимодействием ядра и дифференцированной плазмы в отдельных клетках (в процессах обмена). Усложнения этих взаимозависимостей в процессе эволюции непосредственно связаны с усложнениями в дифференцировке самого организма. В процессе эволюции оба ряда изменений идут совместно. Дифференцирование организма означает установление все более тонко дифференцированных реакций на известные продукты клеточного обмена.

Во втором случае — многостепенного выражения плейотропизма мутаций, мы имеем более интересные зависимости, приобретающие гораздо большее значение в процессе эволюции высших животных. Примером плейотропизма такого рода может служить мохноногость некоторых домашних кур. Первичное выражение этого признака состоит в концентрации мезенхимы под кожей заднего края конечности. Это ведет затем к нарушению правильного расположения чешуй на цевке и к закладке ряда перьев. Мезенхима, идущая на построение этих закладок имеет скелетогенное происхождение — она заимствуется из закладки четвертого пальца. В связи с этим недоразвиваются фаланги четвертого пальца (брахидактилия), палец изгибается на тыльную сторону и на нем недоразвивается коготь. Об этих изменениях можно говорить как о вторичных и третичных выражениях мутации мохноногости. При развитии чехла у некоторых кур обнаруживается еще более сложная цепь зависимостей.

Поскольку в случае многостепенного выражения изменения одного гена мы имеем явные зависимости в изменении известной цепи морфогенетических процессов, мы в этом случае можем с полным правом говорить об элементарных морфогенетических корреляциях.

Многостепенное выражение плейотропизма можно себе представить как результат последовательной реализации ряда реакций. Однако в этой цепи изменений нет ничего благоприятного и если в известной обстановке сама мохноногость может приобрести (и действительно приобретает у многих птиц) положительное зна-

чение, то связанная с нею брахидактилия есть неблагоприятное изменение, которое должно быть подавлено. В самом деле, наследственная изменчивость этого признака очень велика и подбором малых мутаций, меняющих его выражение, брахидактилия может быть устранена (и в самом деле устранена, например, у фаверолей). Устранение вторичных выражений мутации означает как раз процесс перестройки морфогенетических зависимостей. В процессе эволюции все неблагоприятные выражения плейстропизма подавляются, а все положительные выражения зависимостей, наоборот, сохраняются.

Таким образом в процессе комбинирования и естественного отбора наиболее благоприятных комбинаций, за счет явлений многостепенного плейотропизма создаются новые морфогенетические корреляции.

В процессе стабилизирующего отбора, т. е. в результате элиминации случайных уклонений от нормы, система наиболее важных корреляций получает также все более выраженный регуляторный характер. В этом случае механизм индивидуального развития оказывается наиболее обеспеченным от различных его нарушений.

В процессе эволюции происходит и изменение средств связи. Гормональные факторы развития могут в течение эволюции заменяться иными наследственными факторами. Так, например, «зависимые» половые признаки могут стать «независимыми». Также меняется и значение индукционных взаимодействий. И здесь зависимое диференцирование может в процессе эволюции изменить свой характер и может даже перейти в «самодиференцирование». Самый факт филогенетической замены одного индуктора другим возможен только потому, что отдельный органогенез оказывается во многих случаях детерминированным не одним индуктором, а двумя или более. Очевидно, такие соотношения объясняются историческим развитием корреляционных систем, по всей вероятности переходом от сложной обусловленности известного процесса к более простой. Если наследственные механизмы развития строятся всегда на базе существующих (т. е. исторически сложившихся) соотношений между отдельными процессами, то все это становится довольно понятным.

Отдельный органогенез не может протекать независимо от своего окружения — он всегда есть результат взаимодействия данного органообразующего материала с факторами внешней (по отношению к этому материалу) среды. Специфичность его реакций определяется наследственными факторами, возрастом, характером диференцировки и функциональным состоянием материала. В процессе исторического развития организма должны устанавливаться «нормальные» формообразовательные реакции на «нормальное» окружение, т. е. на воздействия, доходящие до данного материала. Очевидно, основное значение при этом имеют воздействия, исходящие от непосредственно прилегающих тканей и органов. Действующими факторами являются, повидимому, специфические продукты обмена, выделяемые уже диференцированными тканями. Типичная формообразовательная реакция вызывается тогда именно этим определенным комплексом факторов.

Таким образом, нужно думать, что первоначально одна определенная формообразовательная реакция (например, процесс детерминации) определялась целым комплексом факторов. Мы рассматриваем множественность детерми-

нирующих факторов как непосредственный результат исторического развития известной реакции на базе фактически установившихся соотношений.

Историческая смена формообразовательных влияний и выдифференцировка специфического «индуктора» из нормального окружения развивающегося зачатка, определяются, очевидно, стабилизирующим естественным отбором, т. е. элиминацией всех уклонений от нормы (как результатов не вполне нормальной реакции). Таким образом в процессе эволюции происходит установление наиболее надежных механизмов развития (в виде специфических индукционных систем), обеспечивающих установление нормальных соотношений частей в организме. Наиболее ответственная роль, естественно, выпадает на долю ближайших тканей и особенно на долю частей, обладающих более высоким уровнем специализации и бо́льшей физиологической активностью. Таким образом мог произойти переход от множественной обусловленности к простой детерминации одним соседним зачатком, который тогда является в роли основного «индуктора».

Существование таких формообразовательных реакций производит впечатление чего-то целесообразного. На самом деле, так же как и в приспособлениях организма к внешней среде, эта целесообразность выражается лишь в данных соотношениях. В случае нарушения этих соотношений (например, пересадкой индуктора) вся целесообразность реакции теряется — развиваются лишние осевые органы, органы чувств или конечности в таких местах, где они не могут даже выполнять своих функций. Кажущаяся целесообразность есть результат исторического развития данных соотношений, причем движущим фактором здесь был естественный отбор жизнеспособных (в данных условиях) особей. Жизнеспособность организма тем выше, чем более (при прочих равных условиях) координировано строение и расположение органов и чем более согласованы их функции.

Впечатление весьма целесообразного механизма производят также различные процессы регуляторного характера. Впечатление это во многих случаях является обманчивым. Ничего нет целесообразного в том, что из части детерминированного, но еще не диференцированного зачатка развивается целый орган. Только при полном удалении части органа, например конечности, остающаяся часть может дать начало более или менее нормальной конечности. При обычных же повреждениях зачатка конечности могут получиться лишь двойниковые или еще более сложные уродства, в которых нет ничего целесообразного. Дело в том, что часть недиференцированного еще, т. е. почти однородного зачатка по своему строению не отличается от целого зачатка ничем, кроме общей величины. Такой уменьшенный зачаток и не может развиваться иначе, чем целый зачаток. Когда же в этом зачатке наступит уже известная диференцировка, то из части зачатка только и может развиться определенная часть органа. Ни в том, ни в другом мы не видим ничего специально целесообразного.

Такую же оценку мы должны дать и регуляторному характеру многих индукционных систем, лежащих в основе большого ряда

формообразовательных реакций. Здесь очень часто наблюдается регуляторная пропорциональность между взаимодействующими частями формообразовательных систем. Мы должны и к таким механизмам подойти с исторической точки зрения, как и ко всем другим «целесообразным» реакциям.

Еще более бросается в глаза регуляторный характер эргонтических корреляций, т. е. формообразовательного выражения взаимозависимостей между окончательными функциями разных органов. «Целесообразность» этих взаимных реакций на воздействия, исходящие от функционирующих органов, мы должны рассматривать под тем же углом зрения, как рассматривается «целесообразность» реакций организма и его отдельных органов на факторы внешней среды. Мы учитываем относительность этой целесообразности, которая проявляется только в определенных исторически сложившихся соотношениях, и вместе с тем подчеркиваем ее развитие в процессе длительной эволюции животных организмов путем естественного отбора наиболее жизнеспособных и, в частности, наиболее гармонично построенных особей.

4. ЗНАЧЕНИЕ КОРРЕЛЯЦИЙ В ЭВОЛЮЦИИ

Наличие взаимозависимостей регуляторного характера дает организму большие преимущества в индивидуальной жизни. Организм приобретает большую устойчивость. Он с легкостью компенсирует различные нарушения, возникающие в тех или иных органах, как под влиянием случайных факторов внешней среды, так и под влиянием небольших изменений во внутренних факторах развития (при мутациях). Однако, еще большее значение приобретает наличие системы регуляторных корреляций в процессе эволюции.

Элементарные зависимости, выражающиеся в обычных явлениях плейотропизма, являются скорее тормозом в эволюции, так как редкие случаи благоприятных выражений отдельных мутаций всегда сопровождаются рядом побочных — неблагоприятных выражений (совпадение даже двух благоприятных выражений одной мутации было бы совершенно невероятной случайностью). В процессе обезвреживания мутаций (в результате естественного отбора наиболее благоприятных комбинаций) эти проявления плейотропизма устраняются и постепенно устанавливаются иные выражения связи. Это замедляет темп эволюции.

Развивающиеся в процессе эволюции морфогенетические и эргонтические взаимозависимости регуляторного характера имеют, наоборот, положительное значение в процессе эволюции. Благодаря существованию этих корреляций неблагоприятные выражения отдельных мутаций могут сразу, еще в процессе развития особи, компенсироваться другими изменениями или могут быть полностью подавлены. Так, например, удвоение первого пальца ноги у некоторых пород кур сопровождается и удвоением первого пальца крыла. Однако, в процессе индивидуального развития происходит регуля-

ция к норме — зачаток лишнего пальца крыла недоразвивается и полностью исчезает. Таким образом могут сразу же устраняться и различные другие неблагоприятные выражения мутаций.

Однако, еще важнее то обстоятельство, что благоприятное выражение мутации не остается изолированным изменением какой-либо части, органа или признака, оно сразу же дополняется соответствующими изменениями других частей, так что согласованность в строении и функциях организма существенно не нарушается.

Представим себе наследственное увеличение массы мышцы, имеющей важное значение в жизни организма. Если это увеличение не сопровождается усилением иннервации и кровообращения, то оно было бы довольно бесполезным приобретением. Однако, экспериментальные данные показывают, что увеличение области иннервации ведет и к увеличению объема нерва и нервного центра, усилению работы мышцы ведет и к усилению ее кровоснабжения и к укреплению соответственных частей скелета. Таким образом, одно положительное изменение сразу дополняется рядом других изменений, которые включаются в организацию как новые вполне гармоничные изменения всего организма в целом.

Существование регуляторных взаимозависимостей, выработанных в длительном процессе эволюции организма, способствует непосредственному сочетанию одного благоприятного наследственного изменения с целой цепью согласованных изменений других признаков организации. Это ведет, поэтому, не к замедлению процесса эволюции, как явления элементарного плейотропизма, а к значительному ее ускорению.

Такие изменения, возникающие в процессе индивидуального развития, принято называть ненаследственными. Это не совсем правильно. В действительности бесспорно наследственные изменения в признаках организма, и в особенности в его приспособлениях, лишь редко зависят непосредственно от изменений в наследственных факторах. Обычно зависимость эта далеко не прямая. Во всяком случае все такие изменения являются результатом измененного течения процессов индивидуального развития. Эти последние зависят, однако, от очень многих как внутренних (в том числе и горизональных), так и внешних факторов. Все признаки организации и все их наследственные изменения осуществляются всегда в течение индивидуального развития, в процессе взаимодействия всех его факторов. Если причина нового изменения лежит в изменении половой клетки (наследственного вещества), то такое изменение нужно считать наследственным.

Поэтому, и все изменения, коррелятивно связанные с наследственным изменением, являются также наследственными. В приведенном выше примере изменения в иннервации, в кровоснабжении и в строении частей скелета, с которыми связана мышца, все являются одинаково наследственными, хотя они определяются в своем развитии лишь косвенно через эргонтические корреляции. Правда, совершенно так же как модификационные изменения, они возникают лишь

в процессе тренировки, в «функциональном» периоде индивидуального развития. По способу своего развития они не отличаются от ненаследственных модификаций. Однако сам источник изменения лежит все же в самом организме (если увеличение мышцы есть результат мутации) и потому мы говорим о наследственном изменении. И здесь речь идет частью о тренировке (об «упражнении»), но стимул к этой тренировке исходит от самого организма. Мы можем себе представить наследственное изменение инстинктов животного, которое заставляет его, например, при опасности взбираться на стволы деревьев. Это приводит к тренировке и усилению некоторых мышц со всеми вытекающими отсюда последствиями, т. е. с коррелятивными изменениями в кровоснабжении, в иннервации и в изменениях строения частей скелета. И эти изменения мы должны считать наследственными, хотя они по способу развития не отличаются от результатов экспериментальной тренировки.

Благодаря существованию системы корреляций наследственные и ненаследственные изменения частей сочетаются и сливаются между собой в довольно устойчивые изменения всего организма в целом. Все эти изменения мы называем наследственными, если они покоятся на каких-то изменениях в половых клетках. Вместе с тем, зависимые изменения сохраняются лишь постольку, поскольку сохраняются корреляции в развитии соответствующих частей. Это означает, что сам термин «ненаследственное изменение», в применении к взаимосвязанным частям или признакам организма, теряет свой смысл. Строго говоря, наследственными или ненаследственными могут быть лишь изменения всего организма в целом. В отношении частей или органов речь может итти лишь о более непосредственной, простой обусловленности изменения наследственными факторами, или о косвенной, более сложной, гормональной или функциональной обусловленности такого же изменения. Наследственным является сам аппарат индивидуального развития с его нормами реакций. Систему корреляций мы должны рассматривать как часть этого наследственного аппарата развития. Регуляторный характер корреляций обусловливает в значительной мере подвижную устойчивость этого аппарата индивидуального развития и вместе с тем наследственную пластичность самой организации.

Мы особо подчеркиваем, что эта устойчивость аппарата развития не есть отсутствие пластичности. Система корреляций регуляторного характера допускает возможность изменений, да и сама изменяется в процессе эволюции. Для нас важно то, что изменения организма вводятся в известное русло целостных изменений. Хотя некоторые из них и погашаются полностью, но если они осуществляются как благоприятные изменения, то оказываются сразу до известной степени согласованными, гармоничными. Сырой материал процесса эволюции перестраивается еще в течение индивидуального развития. Жизнеспособность индивидуальных уклонений значительно повышается. Эволюция может итти высокими темпами при относи-

тельно низкой интенсивности элиминации. Существование исторически сложившейся корреляционной системы является поэтому обстоятельством, значительно ускоряющим процесс эволюции.

ВЗАИМНОЕ ПРИСПОСОБЛЕНИЕ ОРГАНОВ (ПРОБЛЕМА КОАДАПТАЦИИ)

В отношении высших животных мы можем безусловно принять факт существования исторически развившейся системы взаимозависимостей зачатков и органов. Благодаря этим взаимозависимостям, изменения организма приобретают согласованный в своих частях, т. е. целостный характер. Если изменение среды, хотя бы через «упражнение» приведет к изменению одного органа, то другие, функционально с ним связанные органы во многих случаях также окажутся измененными, и притом в направлении, которое увеличит жизненную стойкость данного организма. Мы должны допустить, что весьма большую роль при эволюционных изменениях высших организмов играет непосредственное взаимное приспособление органов. Многие виды этого взаимного приспособления ясны до очевидности. Так, например, совершенно очевидно взаимное приспособление внешней формы различных внутренних органов. Печень, например, настолько пластична, настолько зависима в своем формообразовании от пространственных условий, создаваемых соседними органами, что некоторые анатомы находили возможным доказывать, что печень вообще не имеет собственной формы. Однако не только паренхиматозные органы оказываются в высшей степени пластичными. Это касается и таких твердых частей, как кости. В суставах между двумя подвижно связанными костями происходит весьма далеко идущее взаимное приспособление касающихся поверхностей, как это видно по результатам оперативного вмешательства. Возможно даже развитие новых суставов в новых местах подвижного соединения разных костей.

Хотя форма и структура внутренних органов, конечно, развиваются на известной наследственной базе, но она оказывается индивидуально весьма изменяемой в зависимости от условий развития этих органов. Пространственные соотношения и функциональные взаимозависимости являются в роли важных регуляторов формообразования. При всех филогенетических преобразованиях, когда в процессе эволюции изменяется форма, структура и функция какого-либо органа, изменяются как пространственные, так и функциональные соотношения с другими органами, а это в свою очередь определяет изменения этих последних. Так, например, при удлинении тела у змей и змеевидных ящериц происходит изменение формы целого ряда внутренних органов, происходит взаимное смещение парных органов и нередко наблюдается асимметричное их развитие.

При значительной роли пространственных и функциональных соотношений во внутренних органах, нет основания думать, что все такие изменения определяются непосредственно наследственными факторами. Достаточно допустить наследственное изменение одного

органа, чтобы понять, что и все органы, в своем развитии или в своих функциях связанные с данным органом, должны соответственным образом измениться. Такие коррелятивные изменения имеют, конечно, свою наследственную основу — они определяются своими специфическими «нормами» реакции. Однако в своей конкретной реализации они очень ясно зависимы от некоторых первичных изменений в каком-либо ином (например, эктосоматическом) органе. Зависимые изменения в других (например, эндосоматических) органах могут быть с одинаковым основанием названы как «модификациями», поскольку эти изменения определяются лишь изменениями в условиях развития (т. е. факторами внешними по отношению к данному органу), так и «мутациями», поскольку они все же определяются первичными наследственными изменениями строения и функций иного органа. Как мы уже указывали, понятия наследственных и ненаследственных изменений полностью применимы лишь к организму в целом, а не к отдельным его частям, органам или признакам.

Спенсер усматривал во взаимной приспособленности органов затруднения для теории естественного отбора, так как вера в возможность случайного совпадения подходящих наследственных изменений во многих отдельных органах равносильна вере в возможность чуда. Однако, мы видим, что такие изменения не должны быть обязательно ни одновременными, ни «наследственными». Взаимное приспособление органов достигается не подбором независимых изменений отдельных органов, а путем непосредственного приспособления изменяемых органов в течение индивидуального развития организма. Изменения оказываются сразу же согласованными благодаря существованию коррелятивной зависимости между этими органами. Это предполагает, конечно, существование у данного организма известной исторически сложившейся, т. е. наследственной корреляционной системы и наследственных же форм реагирования. Однако данная структура, данные соотношения сложились на этой основе заново, и представляют собой новоприобретение организма, связанное с данным изменением внешней среды.

Таким образом в эволюции становятся возможными координированные изменения различных органов и притом даже весьма быстрые. Взаимное приспособление органов (их коадаптация) совершается быстро и легко путем непосредственного их взаимного приспособления в процессе индивидуального сформирования организма. Пусть эти коррелятивные изменения «сами по себе» считаются «ненаследственными». Они не только по форме, но и по сути ничем не отличаются от наследственных изменений. Все они оказываются вполне наследственными в тех случаях, когда хотя бы один из членов корреляционной цепи испытал наследственное изменение (как первое выражение известной мутации).

Проблема коадаптации органов, которая была одним из основных козырей ламаркизма, получает все же дарвинистское (но не неодарвинистское) разрешение.

В процессе постепенной дифференциации организма и его частей возникают новые органы и новые соотношения. При этом система корреляционных механизмов обусловливает изменение всех органов и всего организма в целом. Чем сложнее существующие корреляционные механизмы, чем ярче выражен их регуляторный характер, тем легче и быстрее происходит согласование изменений всего организма с наследственными изменениями в отдельных органах.

Благодаря существованию такой системы корреляций согласование отдельных изменений происходит сразу же в процессе развития отдельной особи. Пластичность организмов повышается во много раз и во много раз ускоряется темп эволюции.

5. ИНТЕГРИРУЮЩИЕ ФАКТОРЫ ЭВОЛЮЦИИ

Переживание организмов в их борьбе за существование определяется не только частными приспособлениями к факторам внешней среды, но и максимальной слаженностью всей организации, позволяющей использовать эти приспособления с наибольшей эффективностью. Взаимные приспособления органов, согласованность их функций, играют большую роль в повышении жизнеспособности организмов в любых условиях существования. И в борьбе с неблагоприятными влияниями физических факторов (климата) и в прямой борьбе с хищниками (пассивное соревнование) решающую роль играют нередко не частные средства защиты, а высокая активность организма, его выносливость, сила и ловкость. Эта общая активность организма покоится в основном именно на согласованности организации, на здоровой физиологической конституции. В косвенной борьбе с конкурентами (активное соревнование) за жизненные средства верх одерживают также более выносливые особи, обнаруживающие большую активность в добывании пищи и обладающие более экономичным обменом. Таким образом и здесь решающую роль (кроме частных приспособлений) играет общая выносливость, т. е. максимальная согласованность всех функций организма.

Таким образом взаимная приспособленность органов создается в результате различных форм борьбы за существование путем прямого естественного отбора наиболее выносливых особей.

Взаимная приспособленность органов регулируется, однако, и в индивидуальной жизни благодаря существованию системы корреляционных зависимостей между развивающимися органами (как мы только что разобрали).

Эта система корреляций создается также в процессе естественного отбора на основе элементарных взаимозависимостей, проявляющихся уже в отдельных мутациях в виде известных явлений плейотропизма. В процессе комбинирования и естественного отбора наиболее устойчивых особей (т. е. элиминации вредных уклонений) все вредные проявления плейотропизма устраняются. Это означает уже некоторую перестройку системы корреляций. В тех случаях, когда новая взаимозависимость имеет благоприятные выражения,

когда она увеличивает устойчивость особи, такая связь может послужить основой для включения новой корреляции в общую систему аппарата индивидуального развития. Такое усложнение системы взаимозависимостей может итти только под влиянием естественного отбора наиболее благоприятных форм взаимодействия частей развивающегося организма, ведущих к образованию наиболее устойчивого, т. е. жизнеспособного целого.

В процессе эволюции происходит вообще непрерывная перестройка системы корреляций. Ведь эта система лежит в основе формообразовательных процессов. Именно через взаимозависимости частей развивающегося организма устанавливаются соотношения частей и органов взрослого. Если бы в процессе эволюции система корреляций не изменялась, то не было бы и преобразования соотношений, а следовательно, и изменения организации. Не было бы и самой эволюции.

В процессе эволюции меняются не только выражения, но и характер корреляционных взаимозависимостей — они приобретают постепенно значение регуляторных процессов. Корреляции регуляторного характера становятся тогда важным фактором дальнейшей прогрессивной эволюции. В этом случае неблагоприятные изменения одних частей либо полностью обезвреживаются (полная регуляция к норме), либо компенсируются соответственными изменениями других частей (компенсация). Это касается как результатов внешних влияний, так и изменений, связанных с мутациями. Вследствие этого устойчивость организации значительно возрастает.

Процесс установления корреляций регуляторного характера идет в значительной мере под руководством стабилизирующего отбора, т. е. осуществляется в результате элиминации всех неблагоприятных уклонений от нормы (возникающих в процессе индивидуального развития вследствие «неудачной» реакции члена корреляционной цепи). Установление регуляторных корреляций способствует ускорению эволюционного процесса, так как индивидуальная приспособляемость организма достигает при этом более высокого уровня. Организм приспособляется в целом путем перестройки всей своей внутренней организации. Каждое частное положительное изменение используется, так как дополняется еще в процессе индивидуального развития рядом вполне согласованных изменений других частей организма.

Эволюция сопровождается постоянным процессом взаимного приспособления органов. Взаимное приспособление устанавливается первоначально на основе коррелятивных связей (главным образом эргонтических) на поздних стадиях развития, но с течением времени включается более прочно в механизм индивидуального развития (через морфогенетические зависимости). Происходит более глубокая стабилизация соотношений, развивающихся с несколько большей степенью автономности.

Если под влиянием усиления мышцы усиливается ее кровоснабжение и увеличивается, скажем, выступ кости, к которому при-

крепляется мышца, то усиление кровоснабжения и увеличение этого выступа может быть обусловлено и более непосредственно наследственными факторами (через морфогенетические корреляции взамен эргонтических), так как эти признаки имеют, конечно, и более глубокую наследственную базу своего развития. Возможен, следовательно, естественный отбор мутаций, выражающихся в более раннем развитии усиленной сети кровеносных сосудов и в более значительном развитии кости, еще раньше, чем начнется увеличенная функция мышцы. Такой отбор будет происходить в том случае, если данные мутации имеют положительное значение, т. е. если раннее увеличение прочности скелета повышает жизнеспособность организма. Это как раз и будет так, если данная часть несет повышенную нагрузку; а ведь модификация и была обусловлена повышенной нагрузкой. Следовательно, здесь естественный отбор имеет стабилизирующее значение и идет автоматически по пути, определяемому наличной модификацией.

Руководящим фактором и здесь, при взаимном приспособлении органов, является, следовательно, стабилизирующий отбор, действующий на основе элиминации всех неблагоприятных уклонений от нормы. Происходит естественный отбор корреляционной системы, т. е. аппарата индивидуального развития, действующего с наибольшей надежностью (т. е. дающего наименьшее число ошибочных реакций).

Существенным процессом является, таким образом, непосредственное взаимное приспособление органов, ведущее по мере усложнения строения организма к усложнению системы частных корреляций. Однако действительно наследственное усложнение этой системы, объединяющей все новые дифференцировки в одно целое, происходит исключительно путем естественного отбора организмов, наиболее устойчивых при данных, всегда несколько колеблющихся, условиях внешней среды. Максимум устойчивости определяется не только отношением «эктосоматических» органов к внешней среде, но и известным взаимоотношением, т. е. как пространственными, так и функциональными связями всех органов и частей внутри целого организма, производящими впечатление известной внутренней «гармонии».

Для нас важно отметить, что основным интегрирующим фактором в эволюции является естественный отбор более стойких организмов и что направление этого отбора определяется у высших животных обычно уже существующими модификационными изменениями характера адаптации организма к внешней среде и характера коадаптации органов и частей внутри организма.

Аккумуляция корреляций общего значения

Не все корреляционные соотношения имеют одинаковое значение. Некоторые из них имеют более частный характер, обусловливая, например, образование определенного числа позвонков и их распределение по отделам тела, в зависимости от длины и расчленения последнего. Другие являются более общими, как, например, зави-

симость между числом, величиной и формой клеток нервного центра и развитием периферических органов, например, мышц, снабжаемых отростками этих нервных клеток. Корреляции более общего характера приобретаются, очевидно, на основе наиболее общих дифференцировок (в данном случае — нервномышечного аппарата) тем же путем как и более частные. Однако частные корреляционные механизмы имеют более ограниченное значение и в пространстве и во времени. Они нередко исчезают вместе с изменением породивших их структур и функциональных связей. С другой стороны, существуют морфогенетические и эргонтические корреляции гораздо более общего характера, которые сохраняют свое значение при самых крупных преобразованиях организма. Такие корреляционные механизмы могут получить значение постоянного приобретения, которое в дальнейшем уже не теряется, хотя и может подвергаться дифференцировкам на более частные корреляции.

Таково, например, значение первичного «организатора» позвоночных, т. е. формообразовательного взаимодействия материала крыши первичной кишки (хордомезодермы) с материалом наружного листка (эктодермы) в области будущей нервной пластинки. Это взаимодействие легло в основу всей организации позвоночных. Хотя и нельзя утверждать, что эта система не может быть изменена, она все же практически сохраняет свое значение у всех позвоночных.

Еще более устойчива взаимозависимость между мышцей и нервным центром. Такой корреляционный механизм оказывается «целесообразным» при всех перестройках организма. Он поэтому не теряется, хотя и может диференцироваться соответственно расчленению и приобретению различного значения отдельными мышцами и отдельными двигательными центрами нервной системы.

В процессе эволюции, связанной с перестройкой структуры и функциональных взаимоотношений частей целого организма, одни корреляции теряют свое значение и исчезают, другие возникают вновь (путем диференцировки из остающихся, либо на основе совершенно новых соотношений). В процессе эволюции происходит, быть может очень редко, возникновение новых корреляционных механизмов широкого значения. Они уже не теряются, а сохраняются организмом надолго, и используются как основа для дальнейшей прогрессивной эволюции.

Такие корреляционные механизмы облегчают и ускоряют процесс приспособления организма, как целого, к меняющейся внешней среде и обеспечивают возможность быстрой и согласованной перестройки его внутренней структуры. В процессе эволюции происходит очень медленная, но постоянная аккумуляция корреляционных, т. е. интегрирующих, механизмов общего значения. По мере этой аккумуляции темп эволюции все более возрастает, как это и видно на примере позвоночных животных и особенно млекопитающих, у которых произошло весьма значительное накопление широких корреляционных механизмов.

В системе корреляций мы имеем наследственный аппарат индивидуального развития, покоящийся на специфических способностях развивающегося организма, его тканей и зачатков органов, к определенным реакциям (т. е. на определенной наследственной норме реакций). Этот аппарат развивается главным образом в результате постоянного действия стабилизирующего отбора. Он приводит к максимальной устойчивости организма в условиях изменчивой среды. Эта устойчивость не есть неизменность. Наоборот, устойчивость сочетается здесь с максимальной пластичностью, т. е. индивидуальной приспособляемостью структур. Аппарат индивидуального развития достигает, однако, значительной автономности. Он максимально защищен от возможных нарушений под влиянием случайных факторов внешней среды и даже от нарушений под влиянием многих наследственных изменений (мутаций).

Стойкость организации определяется в этом случае не прочностью генотипа, а именно наличием сложной системы корреляций регуляторного характера. Стабилизация конкретных форм означает установление известного этапа эволюции, дающего прочную основу для дальнейших прогрессивных изменений организма. Система корреляций регуляторного характера обеспечивает целостность изменений всего организма в процессе его эволюции.

Значение системы корреляций как наследственного аппарата, обеспечивающего устойчивость организации, независимо от «прочности» генотипа, т. е. наследственного «вещества», может быть пояснено грубой, но весьма наглядной аналогией: прочность современных мостовых конструкций определяется не столько прочностью самого металла, сколько расчетом его использования в системе связей, образующей фермы моста. Прочность определяется в основном именно этой системой связей. В «эволюции» мостовых конструкций, с прогрессом техники, также имеется постепенный переход от сплошных связных масс дерева или камня к выдиференцировке системы наиболее выгодных связей, совмещающей устойчивость конструкции с известной легкостью (экономичностью) и даже пластичностью.

6. КООРДИНАЦИЯ ИЗМЕНЕНИЙ ЧАСТЕЙ ОРГАНИЗМА В ПРОЦЕССЕ ЭВОЛЮЦИИ

Если каждый организм представляет собой согласованное целое, то и в процессе эволюции, в изменениях его строения, он должен сохранять значение согласованного целого. Это предполагает координированное изменение частей и органов.

Перестраивается вся организация и соответственно изменяется и система корреляций, определяющих развитие этой организации в онтогенезе. Если бы в процессе эволюции какой-либо формы животных корреляции, связывающие все части и органы в одно целое, могли оставаться неизменными, то и соотношения между коррелятивно связанными органами оставались бы в общем одними и теми же. Так как в действительности соотношения между органами в процессе эволюции непрерывно меняются, то это указывает на то, что

изменяются и те корреляции, которые ответственны за развитие этих соотношений.

Если мы устанавливаем закономерное изменение соотношений между двумя или бо́льшим числом органов, то можно предполагать существование известной взаимозависимости (координации) в их эволюции. Это предположение можно считать доказанным, если между этими органами имеется индивидуальная корреляция, которая определенным образом *изменяется* или если эти органы по своей функции связаны с известными особенностями окружающей среды. Координированные изменения органов могут иметь, следовательно, различную основу. Мы различаем координации: 1) топографические или организационные, 2) динамические или функциональные и 3) биологические или экологические.

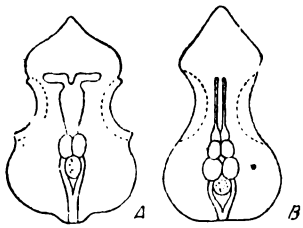


Рис. 143. Соотношения частей черепа, положение глазниц и головного мозга в платибазальном (*A*) и тропибазальном (*B*) черепе.

Пример комплекса топографических координаций.

1. *Топографические координации* означают сопряженное изменение граничащих друг с другом органов, которые, сохраняя топографическую связь, меняют свои соотношения. Топографические координации строятся на наследственных изменениях частей, связанных морфогенетическими корреляциями, путем естественного отбора организмов с соответствующими в них уклонениями (мутациями). В общем эти изменения имеют характер наследственного взаимного приспособления органов (коадаптации).

Топографические, или организационные, координации выражаются в закономерных изменениях пространственных соотношений между органами, между которыми нет непосредственной функциональной зависимости. Примерами топографических координаций могут служить зависимости в изменениях между осевым скелетом, т. е. позвоночником, и спинным мозгом, а также в изменениях положения, величины и формы черепной коробки и изменениях положения, величины и формы головного мозга или такие же соотношения в преобразованиях перепончатого и костного лабиринта уха. Здесь у всех позвоночных имеется общее соответствие положения и известная координация величины этих органов. У высших позвоночных эти соотношения становятся еще более тесными, и у птиц и млекопитающих вырабатывается очень точное соответствие формы и величины этих органов, которые подлежат строго согласованным филогенетическим изменениям. Топографической координацией с более выразительными качественными преобразованиями является, например, соотношение между относительной величиной глаз и формой черепа. Увеличение размеров глаз связано с увеличением глазниц, с прогрессивным сжатием глазничной области черепа, с соответственным сближением закладок хрящевого основания черепа и развитием межглазничной перегородки (преобразование черепа

с широким основанием в череп с узким основанием, рис. 143). Как топографическую координацию мы рассматриваем также обратное соотношение между относительным развитием средних и краевых пальцев у копытных. Обратная топографическая зависимость наблюдается нередко и между граничащими друг с другом покровными костями черепной крышки, которые нередко разрастаются в процессе эволюции и вытесняют соседние кости.

Топографические координации основываются, главным образом, на видоизменениях (в процессе эволюции) морфогенетических корреляций. Последние отличаются известной устойчивостью. Поэтому топографические координации выражают изменение соотношений частей организма в пределах возможных изменений морфогенетических корреляций, т. е. на основе некоторой общей относительно мало изменяемой канвы, которую мы обозначаем как общий план строения данной группы животных. Они *являются показателем ограниченной возможности изменений* и могут быть обозначены как до известной степени консервативное начало эволюционного процесса, ярко выражающее преемственность органических форм и налагающее на них прочную печать их происхождения. Отсюда вытекают и топографические критерии гомологии органов (как сходств по положению и соотношениям) и известная консервативность эмбриональных форм, довольно упорно сохраняющих свою типичную расчлененность, связанную с основной системой морфогенетических корреляций. Последние являются аппаратом индивидуального развития, особенно устойчивым на ранних стадиях, когда определяется закладка основ будущей организации (см. гл. VII). В процессе эволюции топографические координации выражают, следовательно, согласованное в общем изменение частей сложного организма, ограниченное пределами типичной его расчлененности.

2. *Динамические координации* означают изменения в морфологических и функциональных соотношениях между органами, связанными эргонтическими корреляциями. Эти координации определяются наследственным изменением эргонтических корреляций, регулирующих соотношения этих органов в индивидуальном развитии. И эти изменения имеют в общем характер наследственного взаимного приспособления органов (коадаптации).

Динамические или функциональные координации выражаются в зависимых изменениях формы, величины, строения и соотношений двух или более функционально связанных частей или органов (в их эволюции). Примерами динамических координаций могут служить зависимости между степенью развития органов чувств (обоняния, зрения, боковой линии и т. п.) и степенью развития соответствующих центров и областей головного мозга (обонятельная луковица и лопасть, гиппокамп; зрительные бугры и доли, лопасть боковой линии, высшие центры коры большого мозга). К той же категории простых динамических взаимозависимостей относится координация между степенью развития крыла у птиц, развитием грудной мышцы,

ее кровоснабжением и иннервацией (также и развитием шейного расширения спинного мозга) и высотой киля грудины. Такого же рода координация имеется между формой нижней челюсти, относительным развитием различных жевательных мышц (и костей черепа с гребнями, к которым они прикрепляются) и формой суставной головки (а также и формы суставной ямки височной кости) у млекопитающих. Весь этот координационный комплекс биологически связан с качеством пищи и способом ее добывания. В частности, например, у хищных млекопитающих, у которых челюсти производят очень простые движения, действуя подобно ножницам, слабо развиты крыловидные мышцы и соответственно слабо развиты, или даже отсутствуют крыловидные ямки черепа. Зато у них сильно развиты жевательные мышцы и широкие скуловые дуги черепа, к которым они прикрепляются. Особенно мощны однако височные мышцы, а в связи с этим имеется высокий венечный отросток нижней челюсти, а также сагиттальный (в примитивных длинных черепах) и затылочный (в специализированных коротких черепах) гребни черепа, к которым эти мышцы прикрепляются. Величина этих гребней возрастает вместе с усилением височной мышцы (а также и с увеличением размеров животного). Указанным относительным развитием мышц определяется и характер движения нижней челюсти (и наоборот), а соответственно с этими особенностями строения (и функции) мускулатуры и скелета точно координирована и форма суставных головок. Последние имеют у хищных вид правильных полуцилиндров с поперечным положением осей, которые очень глубоко погружены в суставные ямки височной кости и допускают только простое поднятие и опускание челюстей. У копытных, наоборот, растительное питание связано с максимальным развитием жевательных движений в горизонтальной плоскости. Сильное развитие крыловидных мышц определяется значением боковых движений челюсти, а положение суставной головки на высоких восходящих ветвях нижней челюсти обеспечивает продольное скольжение челюсти. Плоская форма суставной ямки способствует большей свободе горизонтальных движений нижней челюсти.

Примером координации между внутренними органами может служить зависимость между прогрессивным развитием грудной мышцы, сердца и легких у птиц.

Таково же частью и значение комплекса изменений в скелете птицы, связанного с перемещением зоба у зерноядных птиц, поскольку это приводит к изменению условий равновесия как во время полета, так и в состоянии покоя или при беге на двух ногах.

Что касается значения динамических координаций в эволюции, то они также, конечно, ограничивают свободу изменений отдельных частей пределами полной их функциональной согласованности (т. е. необходимостью коадаптации органов). Вместе с тем это одно из основных условий прогрессивной эволюции животных организмов.

Таким образом, динамические координации ярко выражают общую функциональную согласованность (коадаптацию) в наследственных изменениях отдельных частей и органов сложного организма, в его приспособлениях к изменяющимся условиям внешней среды (в процессе эволюции).

3. Биологические координации означают изменения в соотношениях между органами, не связанными непосредственными корреляциями в индивидуальном развитии животного. Они строятся, следовательно, на независимых изменениях органов, которые через процесс естественного отбора благоприятных комбинаций приобретают координированный характер. Отдельные изменения биологически координированных органов являются приспособлениями к известным сторонам внешней среды (т. е. адаптациями).

Биологические или экологические координации выражаются в изменениях органов, зависящих не от пространственных и не от функциональных соотношений между ними, а от соотношений данных органов с внешней средой. Биологические координации устанавливаются через функциональную деятельность координированных органов. Но зависимость между ними здесь всегда косвенная и притом она определяется не третьим органом (с его функцией), а известными условиями внешней среды (род пищи, способ передвижения по суше, лазанье по деревьям, жидкая или воздушная среда и т. п.), в которой обитает данный организм. Внешняя среда играет здесь роль посредствующего звена координационной цепи.

Эти координации чрезвычайно многочисленны и разнообразны. Так как они определяются непосредственно условиями данной среды, то с изменением последней многие такие связи сейчас же разрываются и взамен этого постепенно устанавливаются новые. Многие примеры корреляций Ж. Кювье относятся в самом деле к этой группе зависимостей. Таковы соотношения между формой и структурой зубов, с одной стороны, и формой челюстного сустава и развитием челюстной мускулатуры, с другой. Диференцировка клыков и хищного зуба связана с прогрессивным развитием височной мышцы и образованием глубокого цилиндрического челюстного сустава не через посредство каких-либо функциональных связей внутри организма, а через род питания и связанный с этим способ измельчения пищи. Диференцировка призматических складчатых или лунчатых зубов, редукция клыков и образование диастемы (промежутка) между передними и коренными зубами координированы с уплощением и расширением челюстного сустава (допускающим скольжение вперед, назад и особенно в стороны) и прогрессивным развитием крыловидной мышцы. Эта координация определяется также способом обработки характерной для копытных растительной пищи. Связь осуществляется, таким образом, только через внешнее — род пищи, доставляемой внешней средой. Очень простая биологическая координация наблюдается между длиной передних и задних конечностей (для животных, передвигающихся на четырех ногах). Подобная же простая координация имеется между длиной передних конечностей

и длиной шеи у копытных. Эта связь определяется способом добывания пищи (на уровне почвы).

Зависимость между удлинением тела и редукцией конечности (у змей, змееобразных ящериц и амфибий) мы также относим к биологическим координациям в виду того, что эта зависимость определяется исключительно способом передвижения ползающего по земле животного (рис. 144). Она обусловлена только отношениями организма к внешней среде.

Биологической координацией является и зависимость между удельным весом, формой тела, формой хвоста и расположением плавников у рыб. Акулообразные рыбы не имеют плавательного пузыря. Они тяжелее воды и не могут без движения держаться на одном уровне. Соответственно у них уплощенное брюхо, горизонтально поставленные и далеко отстоящие друг от друга парные плавники и гетероцеркальный хвост. У рыб с плавательным пузырем эта координация разрывается. Зависимость между развитием крыла и гребня грудины птиц, с одной стороны, копчика, с другой, и воздушных мешков, с третьей, определяется способом передвижения животного в воздушной среде (летание).

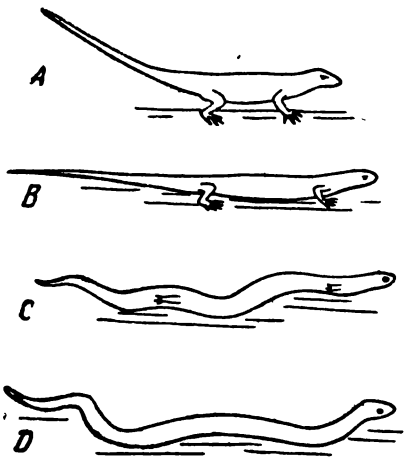


Рис. 144. Редукция конечностей у змееобразных ящериц.

Схематические изображения: *A* — Агамы, бегающей на четырех лапках, *B* — Abiepharus, ползающей при участии конечностей, *C* — Seps, ползающей ящерицы с рудиментарными конечностями и *D*—змеи, ползающей посредством извивов тела. Конечности полностью редуцировались. Пример биологической координации между изменениями формы тела, строением осевого скелета и мускулатур и строением конечностей. По Северцову.

Примером обратной координации может служить зависимость между редукцией волосяного покрова и развитием слоя подкожного жира у китообразных. Оба эти процесса связаны только через водную среду, определяющую эти изменения.

При крайней специализации (приспособлении к ограниченной среде) обнаруживаются многие особенно типичные и сложные взаимозависимости биологического характера. Примером может служить связь между хватательными лапами, цепким хвостом, подвижностью глаз и длинным выбрасываемым языком у хамелеонов, как приспособлениями для ловли насекомых на тонких ветвях деревьев. Посредствующим звеном координационной цепи здесь является определенный род пищи в строго определенной обстановке.

Сходные условия среды вызывают нередко у разных животных сходные комплексы координированных изменений. Это приводит к выработке определенных «типов приспособлений», или «жизненных

форм», характерных для определенных условий местообитания (см. гл. IX, конвергенция и параллелизм).

Биологические координации ограничивают возможности изменений организма биологически согласованными изменениями отдельных органов, т. е. изменениями, допускаемыми данной средой. В этих координациях выражается необходимость приспособления организма к а к ц е л о г о ко всем условиям внешней среды.

Возможность изменения отдельного органа в нужном направлении ограничивается системой морфогенетических корреляций, связывающих изменяющийся орган со всем остальным организмом. Так как в более сложных и особенно в более специализированных органах система внутренних связей достигает, очевидно, особенно большой сложности, то специализированные органы оказываются наименее пластичными. Возможность изменения отдельного органа в требуемом средой направлении ограничивается поэтому степенью его специализации. Возможность согласованного изменения нескольких специализированных органов является, конечно, еще более ограниченной, чем возможность изменения отдельного органа.

Биологические координации, которые и вообще ограничивают возможность эволюции организмов известными пределами, становятся фактором тем более затрудняющим эволюцию, чем более ограниченной является среда и чем более, следовательно, ярко выражается специализация различных органов, приспособленных именно к этой ограниченной среде.

Адаптация организма к ограниченной среде допускает, главным образом, только некоторые направления эволюции организма, именно, только дальнейшую специализацию, т. е. приспособление к частным условиям в пределах еще более ограниченной среды. Сеть биологических координаций усложняется все более, организм получает благодаря им большие преимущества в борьбе за существование, но вместе с тем теряет свою пластичность, т. е. возможность перестройки в случае изменения среды. При специализации устанавливается слишком сложная, и поэтому прочная, связь организма со средой. Организм становится в полную зависимость от данной среды, выход из которой для него все более затрудняется. Таким образом создаются тупики эволюции (см. гл. X).

Организмы не специализированные, не связанные с узкими условиями существования, сохраняют гораздо большую пластичность. В процессе их эволюции непрерывно возникают новые биологические координации соответственно новым условиям среды и уничтожаются старые, потерявшие значение. Эти перестройки совершаются в процессе естественного отбора наиболее приспособленных особей на основе относительно независимых друг от друга изменений в строении разных органов.

7. КООРДИНАЦИИ И КОРРЕЛЯЦИИ

В процессе эволюции происходит координированное изменение соотношений органов, так как в организме при всех изменениях его частей должно поддерживаться соответствие между пространственно и функционально связанными частями организма, а также соответствие отдельных изменений требованиям окружающей среды. И в индивидуальном развитии отдельные части организма изменяются в определенных друг к другу соотношениях, и это регулируется связывающими их корреляциями. По внешности этот регулирующий механизм является как-будто тем же самым, и раньше обычно не отличали координаций (особенно динамических, т. е. «функциональных») от корреляций (особенно эргонтических, т. е. «функциональных»). Однако, факторы, лежащие в основе этих взаимозависимостей, глубоко различны. Корреляции означают морфофизиологические взаимозависимости в процессах индивидуального формообразования и познаются в сопряженных изменениях, которые, подобно модификациям, ограничиваются данной особью. Исторически они развиваются на базе явлений плейотропизма (через естественный отбор наиболее устойчивой и пластичной организации). Координации означают взаимозависимости в процессах наследственных, т. е. филогенетических преобразований (в эволюции). Исторически они развиваются на базе наследственных изменений частей, связанных системой корреляций, т. е. с неизбежным изменением последних, или на основе наследственного изменения частей, непосредственно корреляциями не связанных (биологические координации).

Различия между корреляциями и координациями входят, следовательно, в общую сумму различий между закономерностями индивидуального развития (онтогенеза) и закономерностями исторического развития (филогенеза). Вторые неизмеримо сложнее и не могут быть сведены к первым даже тогда, когда между ними имеется на первый взгляд большое сходство. Так, например, филогенетическое увеличение размеров (вплоть до гигантизма), так часто встречающееся в отдельных специализированных ветвях животного царства и столь ясно прослеживаемое на палеонтологическом материале, никак не может рассматриваться как простой рост. Филогенетический «рост» покоится на иных основаниях, чем обычный индивидуальный рост, и строится на естественном отборе самых крупных особей, т. е. на систематическом н а р у ш е н и и норм индивидуального роста (а, следовательно, и на изменении корреляций, регулирующих предел этого роста).

Можно представить себе, что в процессе эволюции какой-либо формы некоторые ее корреляции остаются неизменными. В этом случае соотношения между коррелированными органами остаются теми же самыми. Никаких координаций тогда установить не удается, так как нет и з м е н е н и я соотношений, которое их характеризует. При изучении конкретных филогений иногда действительно кажется, что организм изменяется в определенном направлении без особых изменений соотношений. Таков пример «филогенетического роста», ведущего к гигантизму. Конечно при этом пропорции не остаются неизменными, но они не остаются неизменными и при индивидуальном росте. При индивидуальном развитии высоко дифференцированные части, как мозг, глаза и т. п. сильно отстают в своем росте от других частей. И при филогенетическом увеличении размеров замечается такое отставание. Это указывает на тормозящее влияние корреляций. Быть может именно консервативность последних и сыграла известную роль при вымирании некоторых гигантов (динозавров с исключительно малой вели-

чиной головы и мозга). Однако все же при филогенетическом увеличении размеров тела это отставание высоко диференцированных частей выражено нормально гораздо слабее и изменения соотношений частей имеют более пропорциональный характер, чем при индивидуальном развитии, а это указывает как раз на изменение корреляционной системы. Координированная эволюция частей и органов предполагает существование закономерного, т. е. направленного изменения имеющихся корреляций. Координации строятся на нарушениях существующих корреляций и поэтому, конечно, нельзя их рассматривать как явления одной категории. Координации были выделены Л. Плате под наименованием филетических корреляций. Термин «координации» предложен акад. А. Н. Северцовым.

ЗАКЛЮЧЕНИЕ

Необходимость координированного изменения частей и органов в сложном организме в точном соответствии с изменениями различных факторов среды является обстоятельством, ограничивающим свободу его изменений в процессе эволюции. Организм может изменяться только в целом, он не может отвечать изолированными реакциями, не теряя при этом своей приспособленности. Возможности его эволюции ограничены известными пределами, создаваемыми как условиями среды, так и самой организацией. Последняя определяется наследственной основой, включающей исторически сложившуюся систему корреляций. Система корреляций уже ограничивает до известной степени возможность как свободного, так и координированного изменения отдельных частей. Возможность же координированного изменения частей организма ограничивается не только системой трудно изменяемых корреляций, но и более или менее определенными и иногда весьма ограниченными условиями внешней среды. Наибольшие ограничения ставятся сложными системами наиболее глубоких морфогенетических корреляций, с одной стороны, и системой биологических координаций в условиях ограниченной среды (при специализации организма), — с другой.

Различные формы корреляций являются выражением целостности организма в его индивидуальном развитии. Эта целостность проявляется и в регуляторных его реакциях на изменения внешней среды или даже в его реакциях на некоторые нарушения во внутреннем его строении.

Различные формы координиций являются выражением того, что организм и в эволюции изменяется как целое и как целое, а не только в отдельных своих частях, приспособляется к условиям окружающей среды.

VII. ПРОБЛЕМА СООТНОШЕНИЙ МЕЖДУ ИНДИВИДУАЛЬНЫМ И ИСТОРИЧЕСКИМ РАЗВИТИЕМ

1. УЧЕНИЕ О ПАРАЛЛЕЛИЗМЕ И БИОГЕНЕТИЧЕСКИЙ ЗАКОН

«Таковы, как мне кажется, руководящие факты эмбриологии, которые, не уступая в своем значении никаким другим фактам, объясняются с точки зрения того принципа, что изменения многочисленных потомков какого-то одного отдаленного прародителя появляются не в очень раннем периоде жизни и передаются по наследству в соответствующем периоде. Интерес эмбриологии значительно повысится, если мы будем видеть в зародыше более или менее затемненный образ общего прародителя, во взрослом или в личиночном его состоянии, всех членов одного и того же большого класса».

Ч. Дарвин

В процессе эволюции изменяется весь организм в целом, т. е. все его части и все стадии его развития. Изменяются и факторы индивидуального развития и специфика формообразовательных реакций. В историческом развитии организма (филогенез) перестраивается, следовательно, и его индивидуальное развитие (онтогенез). Их изменения взаимозависимы и взаимообусловлены, так как онтогенез, как и вся организация, есть результат исторического развития, т. е. филогенеза и, с другой стороны, историческое развитие строится только на почве индивидуальных изменений признаков организации, т. е. на почве изменений его онтогенеза. В связи с этим небезынтересно проследить за развитием взглядов на эти зависимости и пересмотреть формулировку биогенетического закона, в которой Э. Геккель пытался выразить наблюдаемые взаимоотношения.

Еще в XVIII веке наряду с представлениями о «лестнице существ» производилось иногда сопоставление между последовательными стадиями зародышевого развития и степенями усложнения животного организма. В совершенно ясной форме учение о параллелизме было выражено впервые Кильмейером.

Сравнение стадий развития зародыша высшего животного со ступенями усложнения организации, ведущими от низших животных к высшим, проводилось затем многими авторами первой половины XIX столетия, например, известным немецким зоологом-анатомом Меккелем, который посвятил этому вопросу специальное исследо-

вание. Знаменитый эмбриолог К. Бэр (рис. 145) выступил однако решительным противником этого учения. Он в особенности возражает против возможности сравнивать зародыши высших животных со взрослыми низшими: «... зародыш высшей животной формы никогда не бывает подобен другой животной форме, а лишь ее зародышу». Однако, с другой стороны, сам К. Бэр замечает некоторую связь между последовательностью в развитии признаков у зародыша и их систематическим значением. Отмечает он также сходство между зародышами, относящимися к одному типу животного царства (рис. 146). С исключительной тщательностью он проводит сравнение эмбрионального развития многих позвоночных и в результате этого дает безупречную формулировку некоторых закономерностей, не потерявших своего значения и в настоящее время. Положения К. Бэра сводятся к следующему:

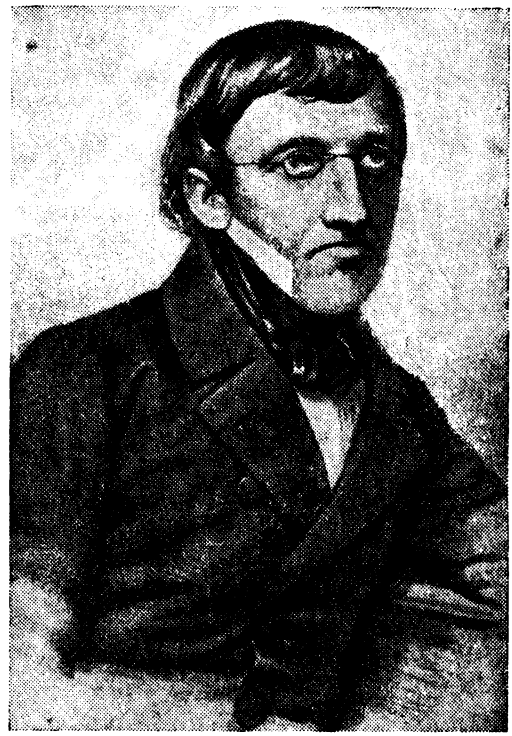


Рис. 145. К. Бэр (1792—1876).

Великий русский эмбриолог, сформулировавший общие закономерности индивидуального развития животных одного типа.

1. Эмбрионы обнаруживают, уже начиная с самых ранних стадий, известное общее сходство в пределах типа (зародышевое сходство).

2. Эмбрионы последовательно переходят в своем развитии от общих признаков типа ко все более специальным признакам. Позднее всего развиваются признаки, указывающие на принадлежность эмбриона к определенному роду, виду, и, наконец, развитие завершается появлением характерных особенностей данной особи (собственно «Закон Бэра»).

3. Эмбрионы различных представителей одного типа в своем развитии все более обо-

собляются друг от друга (эмбриональная дивергенция).

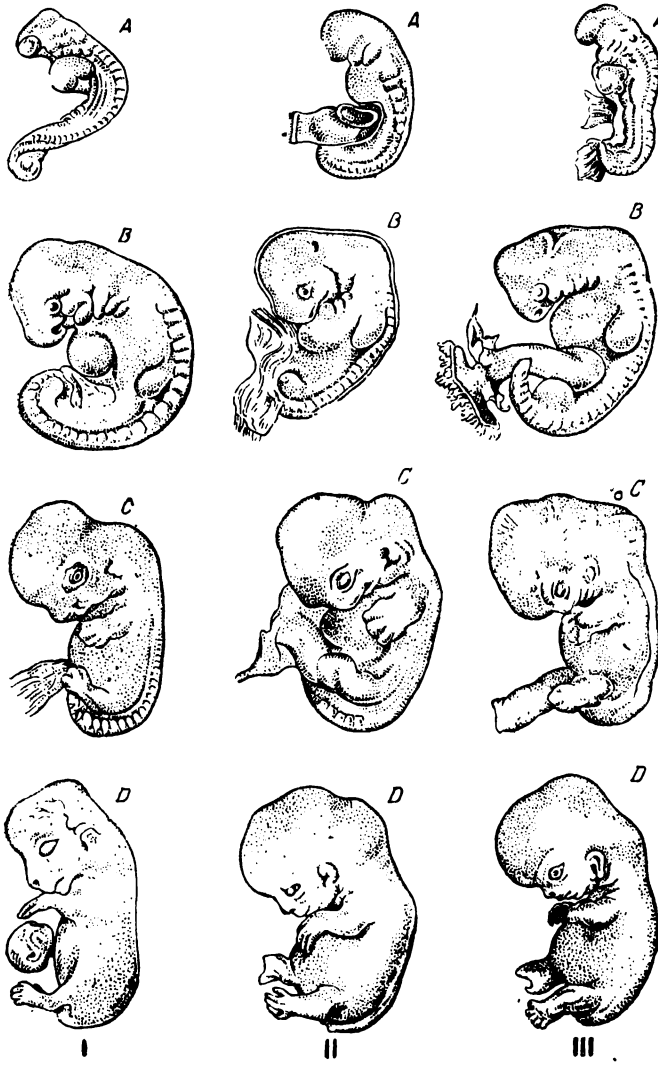


Рис. 146. Зародыши кролика *(I)*, обезьяны *(II)* и человека *(III)* на разных стадиях развития.

Зародышевое сходство наиболее выражено на ранних стадиях; позднее проявляется эмбриональная дивергенция форм.

Первое положение можно назвать законом зародышевого сходства. Второе положение, хотя и допускает ряд исключений (некоторые видовые и даже расовые признаки прояв-

ляются чрезвычайно рано), в общем верно отражает последовательность появления признаков различного систематического значения. Третье положение может быть названо законом эмбриональной дивергенции. У К. Бэра эти обобщения могли иметь лишь скромное значение эмпирических правил, так как вне эволюционной теории они не имели разумного объяснения.

Эволюционное учение, разработанное Ч. Дарвином, озарило исключительно ярким светом проблему закономерностей онтогенетического развития.

Зародышевое и личиночное сходство (рис. 146, 147) объясняется теперь действительным родством организмов, а их постепенное рас-

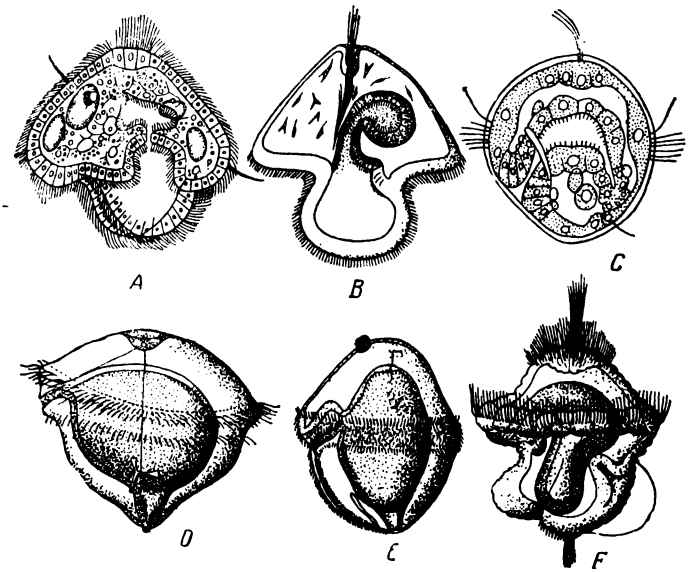


Рис. 147. Личиночное сходство различных червей.

A — личинка ресничного червя Stylochus; *B* — пилидий немертины *C* — молодая трохофора кольчатого червя Eupomatus; *D* — трохофора Polygordius; *E* — трохофора Echiurus; *F* — трохофора моллюска Patella.

хождение (эмбриональная дивергенция) является очевидным отражением исторического расхождения данных форм (филогенетической дивергенции). Ч. Дарвин уже сам дал исчерпывающее объяснение всем основным закономерностям индивидуального развития. «Так как многочисленные слабые последовательные изменения появились у разных видов не в раннем возрасте и передались наследственно в соответствующем возрасте, то молодые могут изменяться очень мало и должны походить друг на друга гораздо более, нежели взрослые...». Ч. Дарвин опирается при этом на свои наблюдения над развитием породовых признаков у голубей — в большинстве случаев они появляются только у птенцов. Однако, Дарвин указывает и на возможные исключения. Так, птенцы коротколицего турмана отли-

чаются от птенцов дикого голубя и от других пород почти настолько же, насколько разнятся между собою взрослые птицы. Более того, так как и личинки приспособляются к специфическим условиям своего существования, то «можно даже указать на примеры того, что личинки близких видов или групп видов разнятся друг от друга более, чем взрослые животные». «Но в большинстве случаев личинки, хотя и деятельные, более или менее подчинены закону общего зародышевого сходства». По Дарвину: «... общность зародышевого строения связана с общностью происхождения; но несходство эмбрионального развития не указывает на разность происхождения, потому что в одной из двух групп некоторые стадии развития или могут быть подавлены, или же настолько изменены вследствие приспособления к новым условиям жизни, что становятся неузнаваемыми».

«Так как зародыш часто указывает нам более или менее полное строение мало измененного отдаленного прародителя группы, то мы можем понять, почему древние вымершие формы так часто походят в их взрослом состоянии на зародыши ныне живущих видов того же класса». Однако, «закон этот не особенно строго приложим в тех случаях, когда древняя форма приспособилась в своем личиночном состоянии к каким-либо особенным условиям жизни и передала это личиночное состояние всей группе потомков, потому что такие личинки не имеют сходства с более отдаленной формой в ее взрослом состоянии» (Ч. Дарвин). Здесь Ч. Дарвин совершенно ясно указывает на ту группу явлений, которые позднее были названы ценогенезами.

Увлеченный идеями Ч. Дарвина, молодой тогда эмбриолог и зоолог Фр. Мюллер (рис. 148) предпринял обширное исследование истории развития различных ракообразных, давшее ряд блестящих подтверждений дарвиновской теории. Результаты исследования изложены в классической книге, озаглавленной: «За Дарвина». Фр. Мюллер подчеркивает с предельной ясностью, что изменения онтогенетического развития, лежащие в основе процесса эволюции, могут выражаться 1) в изменениях ранних стадий развития органов, при которых сохраняется лишь общее сходство молодых эмбрионов, или 2) в изменениях поздних стадий развития органов, следствием которых является продление и усложнение онтогенеза, связанное с надставкой стадий и повторением (рекапитуляцией) в индивидуальном развитии признаков более далеких взрослых предков.

«Потомство достигает нового предельного состояния или уклоняясь рано или поздно в сторону уже на пути к приобретению родительской формы, или выполняя данный путь без уклонения в сторону, с тем чтобы вместо остановки пройти потом дальше...». «В первом случае история развития потомков будет совпадать с историей развития предков только до момента расхождения их путей, так что о строении предков во взрослом состоянии она нам ничего не сооб-

дает. Во втором случае потомки проходят все развитие предков, и поскольку происхождение данного вида основывается на этом втором способе продвижения вперед, историческое развитие вида будет отражаться в истории его индивидуального развития».

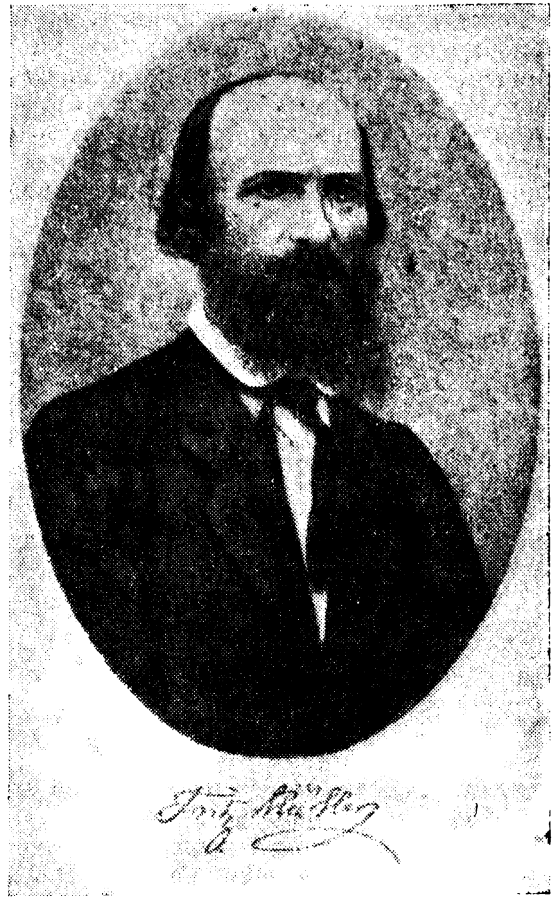


Рис. 148. Фр. Мюллер (1822—1897).

Эмигрировавший в Бразилию выдающийся немецкий натуралист-дарвинист, впервые давший ясную формулировку закономерностей повторения в потомстве признаков отдаленных предков.

Позднее Э. Геккель дал блестящую, однако слишком ограниченную формулировку этих соотношений в своем известном «биогенетическом законе»: «Онтогенез есть краткое и быстрое повторение филогенеза, обусловленное физиологическими функциями наследственности (размножения) и приспособления (питания)», или, несколько полнее: «Зародышевое развитие (индивидуальное или онтогенетическое развитие, онтогенез) есть сжатое, укороченное повторение развития рода (филогенетическое или палеонтологическое развитие, филогенез); это повторение тем полнее, чем больше сохраняется вследствие постоянной наследственности первичное развитие (палингенез); напротив, повторение тем менее полно, чем больше введено нарушений в ходе развития (ценогенез) вследствие изменяющегося приспособления» (Э. Геккель). Биогенетический закон Э. Геккеля выражает, следовательно, лишь второй

способ исторических изменений Фр. Мюллера — эволюцию путем надставок новых стадий. Известные еще Ч. Дарвину эмбриональные изменения, не связанные с приспособлением самого эмбриона, остались вне поля зрения Э. Геккеля. По Геккелю онтогенез есть сокращенное повторение филогенеза, т. е. как бы кратко записанная история организма. По мере эволюции взрослого животного изменяется, конечно, и эмбрион, но по представлению Геккеля, это происходит только путем удлинения онтогенеза, как бы путем прибавления новых записей, а не путем изменения всего текста. Эмбриональное развитие остается по сути неизмененным и лишь удлиняется прибавлением стадий развития вновь приобретенных признаков.

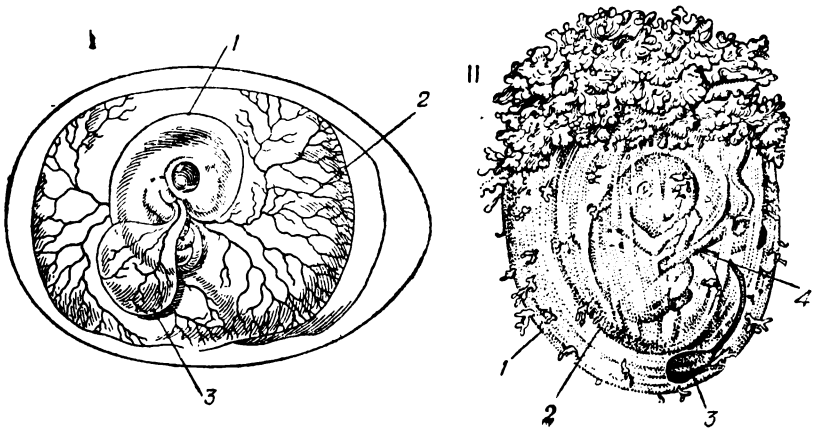


Рис. 149. Зародышевые оболочки позвоночных.

I — зародыш цыпленка с его оболочками: *1* — амнион; *2* — желточный мешок; *3* — аллантоис. *II* — четырехмесячный зародыш человека в зародышевых оболочках: *1* — хорион; *2* — амнион; *3* — желточный мешок; *4* — пупочный канатик.

Хотя Геккель и вносит известные поправки, но он относит их только на счет приспособления самого зародыша (или личинки) к его специфическим условиям существования (рис. 149, 150). Следовательно, эти изменения не связаны с эволюцией взрослого животного — это нечто иное и притом чуждое первоначальному ходу онтогенетического развития (палингенезу). Э. Геккель говорит об исторически обусловленных («консервативной» наследственностью) процессах развития — о «палингенезах» и о позднейших «нарушениях» и «искажениях» этого развития, т. е. о «ценогенезах», основанных на приспособлении (через «прогрессивную» наследственность) самого эмбриона (личинки). История взрослого организма рассматривается при этом в отрыве от истории эмбриона. Взрослый организм имеет как-будто свою историю, независимую от истории эмбриона. Эти воззрения Геккеля являются логическим следствием его механоламаркистских представлений. Активное приспособление как взрослого животного, так и эмбриона к меняющейся среде и «прогрессивная» наследственность, т. е. унаследование результатов индивидуаль-

ного приспособления, лежат в основе его понимания эволюционного процесса. Геккель говорит даже, что филогенез есть «механическая причина онтогенеза». У предшественников Э. Геккеля — Ч. Дарвина и Фр. Мюллера не было этого отрыва истории эмбриона от истории взрослого животного. Они ясно понимали значение эмбриональных изменений в эволюции организмов. Однако среди биологов получили распространение именно взгляды Геккеля. Позднее Э. Менерт пытался углубить понимание биогенетического закона с позиций механоламаркизма, а А. Вейсманн стремился подвести под него теоретическую базу, связанную с его теорией развития (стр. 195).

А. Вейсманн не создал, однако, принципиально новых установок, предполагая, что новые наследственные изменения возникают обычно впервые у взрослого животного и затем последовательно отодвигаются на все более ранние стадии онтогенеза. Поэтому онтогенез есть в основном сжатое повторение филогенеза.

Несмотря на наличие ряда крупнейших методологических упущений в теории Геккеля, все же нельзя недооценивать огромного значения биогенетического закона в истории развития морфологии и самого эволюционного учения. По мере дальнейшего хода исследований оказывалось, однако, все труднее укладывать накапливавшиеся факты в пределы слишком узко сформулированной теории. Усиливались голоса критики, доходившей порою до полного отрицания какого бы то ни было значения биогенетического закона. Казалось, что «биогенетический закон» себя исчерпал и уходит в область истории науки с ее неизбежными ошибками.

Изучение индивидуального развития животных дало достаточно доказательств их исторического развития, а уточнение конкретного хода последнего оказалось невозможным, если оставаться на позициях геккелевских представлений. Нужно было вернуться на правильные методологические позиции Ч. Дарвина и Фр. Мюллера, отбросив как ламаркизм Э. Геккеля, так и представления А. Вейсманна. Это и было сделано усилиями ряда ученых, из которых наиболее велики заслуги акад. А. Н. Северцова. Трудами последнего вся проблема соотношений между онтогенезом и филогенезом была поставлена на новые рельсы.

Онтогенез не только результат филогенеза, но и его основа. Онтогенез не только удлиняется путем прибавления стадий; он весь перестраивается в процессе эволюции; он имеет свою историю, закономерно связанную с историей взрослого организма и частично его определяющую.

Филогенез нельзя рассматривать как историю лишь взрослого организма и противополагать онтогенезу. Филогенез и есть исторический ряд известных (отобранных) онтогенезов.

Эти мысли были развиты акад. А. Н. Северцовым в его теории филэмбриогенезов. Разбор всего фактического материала, лежащего в основе биогенетического закона, показал ясно и границы его применяемости.

В процессе эволюции перестраиваются все стадии развития. Новые изменения падают нередко на последние стадии формообразования. Онтогенез усложняется путем прибавления или надставки стадий, что А. Н. Северцов назвал анаболией. Только в этом случае имеются все предпосылки для повторения в онтогенезе (рекапитуляции) исторических этапов развития данных частей у далеких предков. Онтогенез может, однако, изменяться и на любых иных стадиях развития, отклоняя при этом все позднейшие стадии от прежнего пути (девиация). Наконец, возможно и изменение самих зачатков органов или частей (архаллаксис). Тогда весь онтогенез оказывается измененным, и в индивидуальном развитии потомков не сохраняется указаний на последовательность прохождения исторических этапов развития их предков.

Если мы рассматриваем онтогенез как индивидуальный этап, как отдельное звено в цепи филогенетических изменений организма, то мы не имеем никакого права отрывать друг от друга и противополагать онтогенез филогенезу, как это делал Э. Геккель. Кроме того, с новых точек зрения теряют смысл и понятия палингенеза и ценогенеза, как противоположения старого, унаследованного от далеких предков — новому, приобретенному преобразованию или приспособлению эмбриона.

Геккелевские ценогенезы, как изменения онтогенеза (нарушения палингенеза), являются не только отражением истории самого эмбриона или личинки, но также непосредственно связаны с историческими преобразованиями взрослого организма (филэмбриогенезы). А. Н. Северцов выделил поэтому филэмбриогенезы и сократил понятие ценогенезов, оставив за ним лишь собственно эмбриональные и личиночные приспособления, прямо не отражающиеся на эволюции взрослой формы. Однако и ценогенезы, понимаемые как приспособления эмбриона (эмбриоадаптации Б. С. Матвеева), имеют свою историю и притом иногда очень долгую (например, желточный мешок, амнион и аллантоис млекопитающих, наружные жабры амфибий), т. е. ценогенезы часто явно палингенетичны.

В палингенезе отражается история взрослого организма, притом не только древняя, но и новая. Палингенезы не просто унаследованы от далекого предка. Эмбрион имеет свою историю и в нем нет ничего неизменного. Если палингенез представляет как бы сокращенную запись истории организма, то эта запись не только дополняется новыми страницами, но происходит непрерывный пересмотр и переработка всего текста соответственно современным требованиям. На каждой странице имеется одновременно и старое и новое. Не только ценогенезы могут приобрести палингенетическое значение, но и наоборот: явные палингенезы могут вторично стать ценогенезами, т. е. эмбриональные зачатки древних органов могут приобрести

значение провизорных эмбриональных приспособлений (такова непарная плавниковая складка костистых рыб, непарный плавник амфибий, боталловы протоки эмбрионов наземных позвоночных, первичные почки эмбрионов млекопитающих).

Поэтому трудно сохранять геккелевские термины «палингенез» и «ценогенез» в прежнем их понимании. Лучше понимать под палингенезом только зародышевое сходство животных одного типа, отмеченное еще К. Бэром и Ч. Дарвином, под ценогенезом — эмбриональные (и личиночные) приспособления. Для процессов индивидуального развития, рассматриваемых как повторение завершенных состояний предков (т. е. для главного содержания геккелевских палингенезов), предлагается пользоваться термином «рекапитуляции» (от латинского слова capitum — глава; recapitulatio — повторение глав).

Во всей проблеме взаимоотношений между индивидуальным и историческим развитием особого внимания заслуживает ее наиболее существенная часть — проблема повторения в онтогенезе исторических этапов развития организма, т. е. проблема рекапитуляции.

Эта проблема еще недостаточно разработана. А. Н. Северцов дал нам прекрасный анализ тех предпосылок, которые являются условиями сохранения в онтогенезе потомков признаков и процессов развития их родоначальных форм. В этом анализе остается, однако, неразрешенным вопрос, чем же обусловлены разные пути филогенетических преобразований органов, почему в одних случаях изменяются зачатки («архаллаксис»), в других случаях происходит отклонение на известных стадиях их развития («девиация») и в третьих случаях меняются лишь конечные фазы морфогенеза («анаболия»).

Попытки построить новую теорию рекапитуляции были до сих пор неудачными. В особенности неудачны были попытки генетиков, которые сводились по существу лишь к «объяснению» повторения признаков далеких предков сохранением соответствующих генов.

Заслуживают, однако, внимания некоторые факты. Эмбриональные зачатки органов взрослого животного нельзя считать лишенными функции. Во многих случаях они играют весьма важную роль в самом процессе эмбрионального формообразования. Такие зачатки, служащие в качестве «организаторов» или «индукторов», не могут выпасть из онтогенеза даже в том случае, если соответствующие органы взрослого организма потеряют свое значение и редуцируются. Они нередко надолго остаются важнейшими звеньями в цепи процессов индивидуального развития. Можно поставить вопрос и несколько шире — не объясняется ли сохранение в эмбриогенезе многих древних образований существованием более или менее сложных коррелятивных связей данных зачатков с другими частями, сохраняющими свое жизненно важное значение для организма? Быть может это могло бы нам помочь объяснить распространенность явлений зародышевого сходства.

Большое значение имеют также соображения Ч. Дарвина, повторенные недавно Т. Морганом, что изменения, возникающие на ранних стадиях развития, приводят чаще к более крупным нарушениям строения и даже уродствам, которые не могут иметь значения в процессе эволюции. Эволюция строится поэтому главным образом на незначительных наследственных изменениях, впервые возникающих на более поздних стадиях развития. Чем позднее происходят подобные изменения, тем более возможно сохранение организмом жизнеспособности. Такие изменения более поздних стадий развития служили, очевидно, нормальным материалом для эволюции. Эти соображения также помогают нам уяснить явления зародышевого сходства. Однако они не дают полного разрешения проблемы рекапитуляции, выражающей исторически обусловленную последовательность в процессе индивидуального развития.

2. ЭВОЛЮЦИЯ ОНТОГЕНЕЗА

В процессе эволюции перестраивается весь онтогенез в целом. Изменяется организация яйца — распределение и количество желтка, более тонкая структура яйца, яйцевые оболочки. Изменяются уже самые первые стадии его развития — способ дробления, тип гаструляции, способ образования зародышевых листков и формирования зачатков отдельных органов. Изменяются процессы диференцировки органов, их рост и соотношения. Не трудно показать, что все эти изменения далеко не объясняются только лишь приспособлением эмбриона (рис. 149) или личинки к их специфическим условиям существования. Конечно, последние играют огромную роль в выработке большого числа особенностей, отличающих, например, личиночные формы иногда весьма близких друг к другу видов животных (рис. 150). Большое разнообразие личиночных форм различных морских немертин, кольчецов (аннелид), раков, моллюсков, иглокожих, а также отчасти костистых рыб, объясняется именно их приспособлением к самостоятельному, обычно пелагическому, образу жизни. Однако, помимо этих различий, мы находим множество других изменений, не находящихся в непосредственной связи с такими приспособлениями. Перестраиваются зачатки, меняются процессы дальнейшего развития органов и нередко такие изменения непосредственно связаны именно с эволюцией органов взрослого животного (филэмбриогенезы Северцова).

В процессе эволюции более сложных форм организации беспозвоночных, и особенно позвоночных животных, намечаются некоторые общие тенденции, некоторые типичные линии прогрессивного развития их онтогенеза.

Прежде всего вполне понятно, что прогрессивное усложнение организации взрослого животного сопровождается и у с л о ж н е н и е м процессов индивидуального развития, в результате которых эта организация создается. Формообразовательные процессы диференцируются на все более частные. Это усложнение процессов

развития легко устанавливается при сравнении низших и высших представителей любой большой группы животных. Любая ктенофора отличается гораздо более сложным развитием от любой гидромедузы, высшие черви (кольчецы) имеют более сложный эмбриогенез, чем низшие (турбеллярии) и, в особенности, высшие позвоночные отличаются гораздо более сложными процессами морфогенеза, чем низшие позвоночные. Еще ярче выступает сложность эмбриогенеза позвоночных при сравнении с низшими хордовыми, например, ланцетником. При этом отмечается не просто у д л и н е н и е процессов развития. Конечно, процесс индивидуального развития (считая именно морфогенез, а не простой рост) является у высших форм гораздо более длительным (особенно, если учесть температурные условия этого развития у теплокровных). Однако усложнение процессов онтогенеза идет не только за счет прибавления стадий. Перестраивается и усложняется весь онтогенез, начиная с самых ранних стадий. Вспомним, насколько изменены у высших позвоночных процессы гаструляции и образования зародышевых листков. В особенности это бросается в глаза, если обратиться к млекопитающим — здесь первые стадии развития настолько изменены, что с трудом поддаются анализу с исторической точки зрения. Много особенностей характеризуют эмбриональное развитие центральной нервной системы млекопитающих, развитие уха, многих частей скелета, даже на ранних стадиях. Развитие любой системы органов, любого отдельного органа усложняется по мере прогрессивного развития данной системы или органа в эволюции взрослого животного.

Одновременно идет, однако, и процесс упрощения или, точнее, рационализации, усовершенствования индивидуального развития. Морфогенез идет все более прямым путем. Зачатки важных систем и органов развиваются на все более ранних стадиях. В особенности у многих червей (нематод, кольчецов), у моллюсков, у насекомых, а также у оболочников происходит такое раннее обособление зачатков. Раннее обособление зачатков у зародышей с небольшим еще числом клеток связано с уменьшением их размеров и уменьшением числа составляющих их клеток. В конце концов нередко такие зачатки составляются для отдельных органов, для их систем и даже для сложных комплексов — зародышевых листков, из одной только пары клеток, получающих название телобластов (малощетинковые черви, пиявки и др.). Раннее обособление зачатков связано и с ранней диференцировкой плазматических структур в бластомерах яйца и даже в самом нераздробленном, а иногда и еще неоплодотворенном яйце. Дробление получает «детерминированный» характер, так что из каждого бластомера развиваются совершенно определенные части и органы. Такое развитие может быть условно названо «мозаичным» (хотя о полной мозаичности, т. е. распределении готовых зачатков в понимании преформистов, не может быть и речи). Это одно из возможных направлений эволюции онтогенеза, осуществленное у круглых червей, у кольчецов, большинства моллюсков и у оболочников.

В основном сходно шла эволюция онтогенеза у насекомых, где она также привела к «мозаичному» характеру развития. Однако вместе с тем у насекомых наблюдается и нечто новое. Наиболее примитивной формой индивидуального развития является, несомненно, свободное развитие, без какой-либо особой защиты, в той же водной среде, в которой живет и взрослое животное. Яйца лишены заметных запасов желтка, они дают начало маленькой чрезвычайно просто построенной личинке, которая, самостоятельно питаясь, увеличивает свою массу и постепенно преобразовывается во взрослую форму. Так развиваются наиболее примитивные морские беспозвоночные, начиная с представителей губок и кишечнополостных. Таким образом, наиболее примитивной формой онтогенеза является личиночное развитие без особых форм метаморфоза.

Один из путей эволюции онтогенеза, осуществленный у насекомых, идет в направлении удлинения периода личиночной жизни. В течение этого периода происходит главным образом рост личинки. Последняя приспособляется к условиям самостоятельной жизни в известных условиях внешней среды и получает вполне законченную для этого организацию (рис. 150). Однако личинка не размножается. Половой зрелости достигает лишь взрослое животное, живущее в совершенно иной обстановке. Соответственно и его организация не только сложнее, но обычно и резко отлична от личиночных форм. В этом случае переходы между личинкой и взрослой формой не могут иметь значения в качестве периодов активной жизни организма. Органы взрослого животного закладываются у зародыша и сохраняются у личинки в скрытой форме «имагинальных дисков». Только в конце личиночного периода начинается подготовка к бурной перестройке организации — к метаморфозу, протекающему под защитой специальных оболочек (куколки, кокона) и в возможно защищенной обстановке (защитная окраска, скрытое положение в листьях, почках, в коре, в земле и т. п.). Во время метаморфоза происходит разрушение личиночных органов и быстрое развитие окончательной организации за счет некоторых частей личинки (например, нервной системы), и клеточного материала имагинальных дисков, с использованием продуктов гистолиза личиночных органов и накопленных личинкой резервов в качестве питательного материала. В случае полного метаморфоза, взрослое животное уже не растет, иногда даже не питается, а приступает более или менее непосредственно к половому размножению, используя в качестве источника энергии пищевые запасы, полученные еще от личинки (жировое тело). В этом случае, следовательно, функции питания и соответственно весь процесс роста концентрируется в одном резко обозначенном периоде онтогенеза — в стадии личинки. Процессы же формообразования распределяются между эмбриональным развитием яйца, с одной стороны, и метаморфозом личинки — с другой.

Другие пути эволюции привели к результату в известном смысле противоположному как мозаичному типу развития, так и личиночной форме онтогенеза. Увеличение запаса питательных веществ в яйце

за счет материнского организма, вместе с различными средствами защиты развивающегося зародыша, обеспечивает возможность более длительных и сложных процессов эмбрионального развития, сопровождающихся увеличением массы за счет этого запаса, т. е. без самостоятельного питания личинки. В этом случае организм может быть в течение некоторого времени изолирован от некоторых факторов внешней среды при помощи яйцевых оболочек. Последние дают известную защиту развивающемуся зародышу от микроорганизмов, от паразитов и мелких хищников, а также от вредных механических влияний. Обычно такие яйца откладываются и в более защищенные места. Обеспечение жизни развивающегося потомства играет руководящую роль в развитии этих приспособлений.

Если зародыш развивается под защитой яйцевых оболочек, то процессы тканевой и клеточной диференцировки могут запаздывать, так как такая диференцировка необходима лишь для тканей и клеток свободного организма (личинки) в его активной жизненной деятельности. Такое запаздывание связано с известными преимуществами: процессы морфологической диференцировки, т. е. обособления и формирования зачатков органов, протекают в индиферентных еще клеточных массах несомненно с гораздо большей скоростью и при значительно меньшей затрате энергии.

Таким образом мы и видим в большинстве филогенетических рядов удлинение развития за счет все возрастающих запасов желтка (иногда и путем перехода к иным формам питания зародыша) под защитой яйцевых оболочек (рис. 149). Развивающийся организм приобретает при этом все более характерные «эмбриональные» формы, а процессы тканевой диференцировки отодвигаются на все более поздние стадии развития. У молодого эмбриона весь организм составляется из очень мало диференцированных эмбриональных эпителиев, образующих пузырчатые, трубчатые и складчатые зачатки органов, и более или менее значительных масс индиферентной эмбриональной соединительной ткани — мезенхимы, заполняющей промежутки между эпителиальными зачатками, и частью образующей местные сгущения — зачатки «мезенхиматозных» органов.

Такая прогрессивная «эмбрионализация», с одной стороны, обеспечивает защиту индивидуального развития от возможных вредных влияний факторов внешней среды, т. е. обеспечивает максимальное выживание зародышей и, с другой стороны, облегчает процессы перестройки эмбриона. Зародыш приобретает большую пластичность, так как мало диференцированные его ткани наиболее лабильны и вместе с тем наиболее способны к регуляторным процессам. Последнее в особенности обеспечивает сохранение нормального строения при случайных нарушениях обычных условий развития. Такое обеспечение достигается существованием сложной системы взаимозависимостей регуляторного характера.

У позвоночных животных, у которых эмбриональное развитие достигает наибольшей сложности, мы знаем и наиболее сложную систему эмбриональных зависимостей. Благодаря существованию

этой сложной системы корреляций уклонения в развитии и строении организма приобретают весьма сложный и вместе с тем целостный характер.

Эволюция онтогенеза составляется, следовательно, из процессов совершенно различного характера: 1) из приспособлений самого зародыша или личинки к окружающей его среде, 2) из процессов прогрессивной дифференцировки эмбриона, связанных с эволюцией взрослого организма, т. е. филэмбриогенезов и 3) из процессов глубокой перестройки, т. е. усовершенствования самого онтогенеза с его факторами развития.

ЗАРОДЫШЕВЫЕ И ЛИЧИНОЧНЫЕ ПРИСПОСОБЛЕНИЯ

При этих различных тенденциях к прогрессивному усложнению онтогенеза известные его фазы приобретают специфический характер — зародыш, личинка, молодь или куколка получают свои особенности, характеризующие их, с одной стороны, как фазы развития известного организма и, с другой стороны, как существа, живущие в определенных условиях внешней среды (рис. 149 и 150). Первое определяет наличие известных формообразовательных реакций и развивающихся зачатков, связанных сложной системой взаимозависимостей. Второе определяет наличие приспособительных реакций и структур данной стадии развития соответственно жизненным условиям характерной для нее внешней среды.

Перестраивается, следовательно, весь онтогенез в целом и каждая его стадия в зависимости от двух основных условий — требований, определяемых последовательностью фаз развития данного организма от яйца и до взрослого животного, и требованиями, определяемыми положением развивающегося организма во внешней среде. Во многих случаях эти требования могут быть противоречивыми. Противоречия между формообразовательными процессами и жизненным положением организма во внешней среде приводит к рассредоточению этих процессов по различным периодам развития. Формообразование ограничивается эмбриональным периодом (и метаморфозом), а активная жизнь, с использованием материалов внешней среды, концентрируется на личиночном периоде и в фазе роста молодого животного. Противоречия в требованиях среды, предъявляемых к различным периодам развития организма, соответственно различному положению последнего, разрешаются в специфических приспособлениях, характерных для каждого периода развития — в «стадийности» процессов онтогенеза. Развиваются инстинкты, заставляющие откладывать яйца в защищенных местах. На яйцах развиваются приспособления к их защите с помощью системы яйцевых оболочек, у донных яиц — средства прикрепления; у пелагических яиц — гидростатические аппараты. Развиваются защитные окраски яиц. Личинки получают свои средства пассивной или даже активной

защиты, свои средства передвижения и добычи питания (различные — в зависимости от образа жизни — донного или пелагического, наземного или подземного, на растительных организмах или внутри их тканей и т. п.). То же самое касается и молодого животного. Расхождение между образом жизни личинки и взрослого животного может быть очень значительным — они могут жить в совершенно различных средах (например, амфибии) и пользоваться совершенно различной пищей (растительная — животная, паразитизм в личиночном периоде и свободная жизнь во взрослом состоянии или, чаще, наоборот). Таким образом, каждая стадия развития получает свою

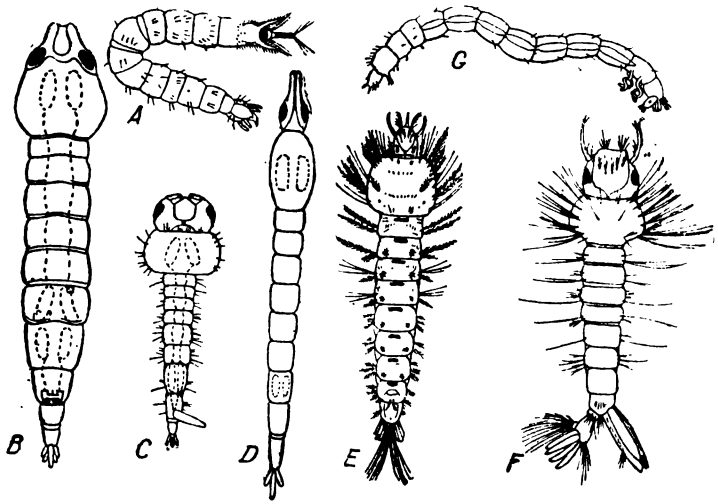


Рис. 150. Расхождение личинок комаров в процессе их эволюции.

A — Paradixa; *B* — Mochlonyx; *C* — Cryophila; *D* — Chaoborus; *E* — Anopheles; *F* — Aëdes cinereus; *G* — Tendipes plumosus. Примеры приспособления личинок к специфическим условиям их существования.

специфическую организацию. В результате, историческое расхождение форм на отдельных стадиях развития может достигнуть большей степени, чем расхождение взрослой организации.

Так, например, сильно расходится строение личинок различных комаров и многих других насекомых при сравнительно большом сходстве взрослых организмов (рис. 150). Сильно расходятся нередко и личинки близких костистых рыб, если они ведут различный образ жизни (донный, пелагический). У личинок развиваются специально личиночные органы как, например, наружные жабры амфибий, ротовые челюсти головастиков, их хвостовой плавник и т. п.

При всей этой всеобщности явлений приспособления различных стадий развития к своим специфическим и, следовательно, часто резко различным условиям существования, нельзя все же думать о их независимости друг от друга.

Даже при большом расхождении в строении все же каждая предыдущая стадия является базой для развития последующей, и позднейшие стадии в своем строении и в процессах формообразования почти полностью зависят от предыдущих. Борьба за существование может иметь на разных стадиях развития различный характер и в смысле остроты этой борьбы и в смысле качественных требований, предъявляемых средой. Однако естественный отбор действует не изолированно на ту или иную стадию. Отбираются всегда целые онтогенезы и именно только такие, которые в конце концов, после всей серии преобразований и борьбы с разнообразными факторами внешней среды, оставляют все же достаточное потомство для длительного поддержания существования данной формы, т. е. для осуществления последовательного ряда дальнейших подобных же онтогенезов.

Преимущества в борьбе за существование получают лишь такие особи, которые на всех стадиях развития (т. е. в течение всего онтогенеза, начиная от яйца и до зрелого состояния включительно) настолько приспособлены к окружающим жизненным условиям, что, доживая до взрослого состояния, они оставляют после себя более многочисленное потомство, чем другие особи.

ФИЛЭМБРИОГЕНЕЗЫ

Эволюция онтогенеза выражается, как мы уже отмечали, не только в зародышевых и личиночных приспособлениях (что соответствует ценогенезам в узком смысле этого понятия). Не менее характерны и те перестройки формообразовательных процессов, которые связаны с эволюцией взрослого организма. Уже Ч. Дарвин говорил об изменениях, возникающих не на самых ранних стадиях развития. Фр. Мюллер стал различать постепенные уклонения, возникающие на ранних или более поздних стадиях, и новые добавления, возникающие в конце формообразования. А. Н. Северцов яснее противопоставил такие изменения ценогенезам (как зародышевым приспособлениям) и назвал их филэмбриогенезами.

Филэмбриогенезы, это — эмбриональные изменения, связанные с филогенетическим развитием взрослого организма. Так как любое индивидуальное уклонение коренится в процессах онтогенетического развития, то естественный отбор таких уклонений, лежащий в основе эволюции органических форм, неизбежно ведет к перестройке онтогенеза. Вопрос лишь в том, на каких стадиях и почему возникают такие изменения.

А. Н. Северцов различает следующие типы филэмбриогенезов:

1) анаболии, или надставки, т. е. изменения конечных стадий формообразования, после которых следует лишь рост данной структуры;

2) девиации, или уклонения в ходе формообразования и

3) архаллаксисы, или изменения самих зачатков.

А н а б о л и и, или надставки стадий представляют весьма распространенный способ изменения онтогенеза в процессе эволюции организмов. Уже завершенный в общем формообразовательный процесс дополняется дальнейшими диференцировками, приводящими к новому, обычно более сложному, его завершению. Во многих случаях формообразовательные процессы столь сложны, что и не допускают существенных изменений начальных или средних стадий развития. Лишь тогда, когда основы будущей структуры важного органа заложены, возможны некоторые ее изменения — варианты, не нарушающие жизнеспособности организма. Так, на поздних стадиях развития, происходят обычно изменения в строении скелета позвоночных (диференцировка мускульных отростков, развитие гребней, переформирование суставов, образование швов и новых сращений соседних частей). Естественно, что на поздних же стадиях возникают и изменения в диференцировке мышц, в распределении кровеносных сосудов и т. п. В качестве конкретного примера можно привести историю развития грудных плавников морского петуха (Trigla, рис. 152), у которого сначала формируются обычные плавники как и у других рыб (в частности — бычков), а затем передние 3 луча разрастаются и обособляются, образуя характерные для рода триглы пальцеобразные придатки.

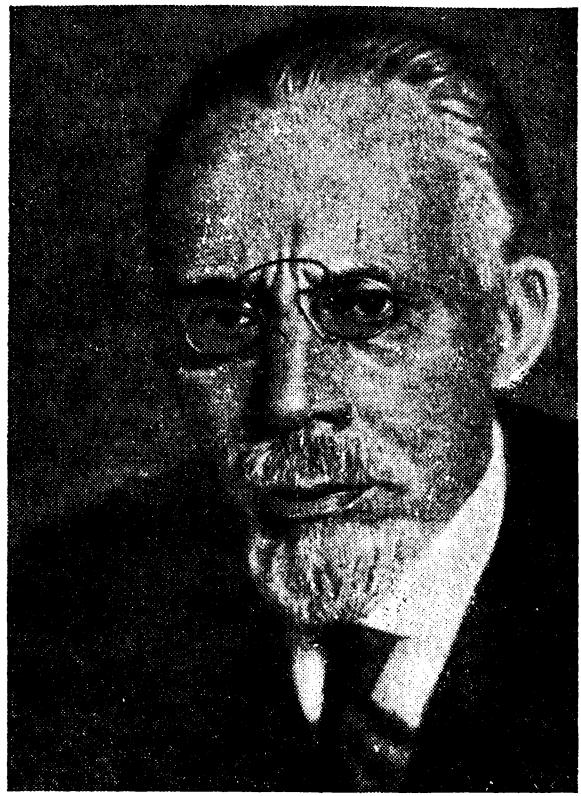


Рис. 151. А. Н. Северцов (1866—1936).

Крупнейший русский морфолог-дарвинист. Основатель теории филэмбриогенезов, разработавший основные положения морфологических закономерностей эволюции.

Д е в и а ц и и, или уклонения в развитии встречаются также в высшей степени часто (по существу любое изменение может быть истолковано как девиация того или иного формообразовательного

процесса), обнаруживаясь, однако, лишь постепенно, по мере хода известного формообразования. Таковы в особенности изменения в интенсивности роста отдельных частей (скелета, мышц, нервных центров). Однако и многие преобразования качественного характера возникают постепенно в процессе самого развития. В качестве конкретного примера можно указать на развитие органа обоняния у рыб. У стерляди и у многих костистых рыб на дне обонятельной ямки сначала образуется немного продольных, слегка под углом сходящихся складок, к которым затем прибавляются с обеих сторон все новые складки, располагающиеся в виде расширяющегося веера, замыкающегося, наконец, в круг радиально стоящих складок слизистой оболочки. У морского карася (Sargus) ранние стадии развития обонятельной ямки почти вполне сходны. Сначала развивается одна складка, затем по бокам еще две складки. Обонятельная ямка вытягивается вдоль этих складок. Развиваются еще две складки и затем дальнейшие в веерообразном расположении. Наконец развивается круглый обонятельный мешок с радиальными складками, как и у других рыб. У макреле-щуковых рыб, в частности у морской щуки (Belone), ранний зачаток органа обоняния похож на обонятельную ямку других рыб. Развивается первичная складка, но вторичные складки не развиваются. Дальнейшее увеличение поверхности слизистой оболочки достигается грибообразным разрастанием одной только первичной складки. Первые стадии развития органа обоняния у всех этих рыб остаются сходными, иногда весьма значительно (Belone).

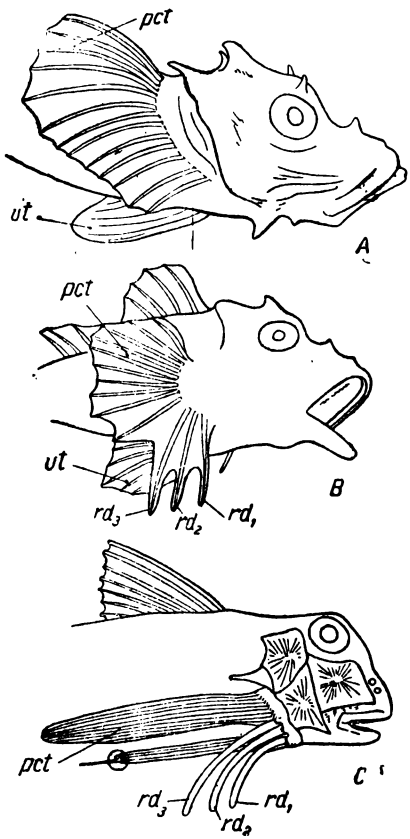


Рис. 152. Развитие грудных плавников у морского петуха (Trigla). По Северцову.

A — крупный малек, у которого плавники имеют нормальное для бычков строение — все лучи грудного плавника соединены между собой общей перепонкой; *B* — более крупный малек, у которого наметилось обособление трех первых плавниковых лучей; *C* — взрослая тригла с тремя пальцеобразными придатками в передней части. Пример новообразования путем надставки стадий (анаболии).

Дальнейший ход изменяется Архаллаксисы, т. е. изменения зачатков, выражаются в изменении времени закладки органа (гетерохрония), в изменении его начальной массы или положения (гетеротопия), или в первых процессах его расчленения. Некоторые признаки организации только

и могут быть изменены путем архаллаксисов. Таковы, например, такие признаки как число метамеров или вообще гомономных частей — число позвонков, число лучей плавников, число зубов — оно меняется лишь в результате изменения числа зачатков, на которые расчленяется соответственный материал зародыша (осевая мезодерма, мезенхима плавника, зубная пластинка). Эволюция таких признаков идет на основе отбора онтогенезов с измененным числом зачатков (как благоприятных в данных условиях индивидуальных уклонений). Приведем и здесь конкретный пример. У многих костистых рыб произошло перемещение брюшных плавников вперед, под грудные плавники. Нередко они закладываются у зародыша в своем первичном положении у заднепроходного отверстия и затем лишь постепенно перемещаются вперед, рекапитулируя путь своего исторического передвижения. Это — результат эволюции путем надставок стадий (анаболий). Однако у морского чорта (Lophius), у бычков (Gobius) и у морского карася (Sargus) брюшные плавники закладываются сразу на том месте (рис. 153), где они находятся у взрослого животного, и иннервируются по положению первыми спинномозговыми нервами. Здесь перемещение плавников произошло очевидно путем смещения самого зачатка, т. е. путем архаллаксисов.



Рис. 153. Малек бычка (Gobius capito) с закладками брюшных плавников (*vt*) впереди грудных (*pct*) в том же вторичном положении, в каком они находятся у взрослой рыбы. По Северцову.

Перемещение брюшных плавников от анального отверстия (*an*) вперед под голову исторически сопровождалось перемещением уже самых ранних закладок. Пример эволюционных преобразований путем изменения зачатка (архаллаксиса).

Эволюция путем анаболий, девиаций или архаллаксисов ведет к существенно различным результатам.

Систематическое изменение формообразования путем прибавления новых стадий (надставок) можно выразить следующими буквенными схемами (рис. 154, А), где *a*, *b*, *c*, *d*... означают последовательные стадии развития, а прописные буквы *E*, *F*, *G*, *H*... окончательное состояние у взрослого животного.

Онтогенез усложняется в процессе эволюции путем прибавления новых стадий, ведущих к дальнейшим окончательным состояниям. Орган взрослого животного меняется от *E* до *H*. Легко видеть, что прежние окончательные состояния в результате надставки стадий включаются в онтогенез в качестве новых стадий, подготовляющих новые окончательные состояния. Таким образом в онтогенезе потомка (4) появляются стадии развития: *e f*, *g*, повторяющие фазы *E*, *F*, *G*, бывшие окончательными состояниями органа у непосредственных предков (1, 2, 3) и именно в той же исторической последовательности их появления.

Ясно, что эволюция путем надставки стадий (анаболии) связана не только с сохранением зародышевого сходства между родственными

организмами, но и ведет к повторению в онтогенезе потомков пройденных в историческом прошлом предковых стадий, т. е. к типичной рекапитуляции.

В случае девиаций, охватывающих различные стадии, удлинения морфогенеза не происходит. Наша буквенная схема примет следующий вид (рис. 154, *B*).

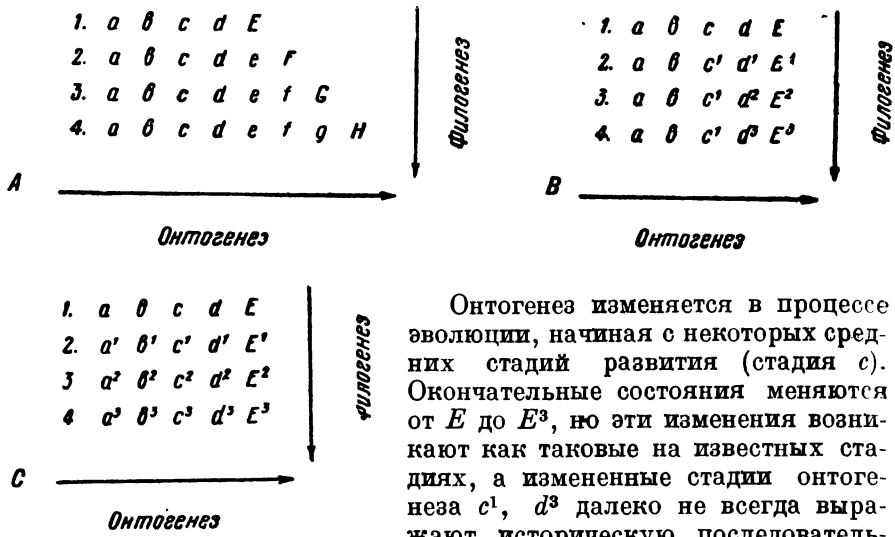


Рис. 154. Буквенные схемы, поясняющие роль анаболий, девиаций и архаллаксисов в эволюции онтогенеза.

A — надставка стадий ведет к рекапитуляции предковых состояний *E*, *F*, *G* в онтогенезе потомка (*e*, *f*, *g*). *B* — девиации ведут к изменению онтогенеза, начиная с известных стадий развития (*c*); сохраняется зародышевое сходство на ранних стадиях (*a*, *b*). *C* — архаллаксисы ведут к изменению всего онтогенеза (для органа — начиная с его закладки).

Онтогенез изменяется в процессе эволюции, начиная с некоторых средних стадий развития (стадия *c*). Окончательные состояния меняются от *E* до E^3, но эти изменения возникают как таковые на известных стадиях, а измененные стадии онтогенеза c^1, d^3 далеко не всегда выражают историческую последовательность изменений. Сохраняется сходство ранних стадий (*a*, *b*) зародышевого развития у потомков по сравнению с их предками, а также и у родственных организмов между собой, но явной рекапитуляции предковых состояний при этом не наблюдается.

В случае эволюции путем изменения зачатков удлинения морфогенеза также не происходит. Формообразование меняется с первых фаз образования зачатка, что в буквенной схеме можно выразить следующим образом (рис. 154, *C*).

Онтогенез меняется с первых его стадий (в каждом формообразовательном процессе). Историческая последовательность изменений совершенно не отражается в какой-либо последовательности онтогенетических стадий. Даже простое зародышевое сходство постепенно стушевывается. Эмбрионы потомков отличаются тогда от эмбрионов их предков почти в той же мере, как взрослые организмы друг от друга (если отвлечься от того обстоятельства, что отсутствие многих диференцировок, т. е. недостаток конкретного оформления делает эмбрионы в общем более сходными).

Таким образом, в основе явлений рекапитуляций, т. е. закономерностей, охватываемых биогенетическим законом, лежит эволюция, определяемая изменением конечных стадий формообразования (т. е. осуществляемая путем анаболий). Что же касается зародышевого сходства, то оно обусловливается относительно стойким наследованием некоторой общей основы эмбрионального развития, поддерживаемым как при надставках, так отчасти и при девиациях.

АВТОНОМИЗАЦИЯ ОНТОГЕНЕЗА

Кроме процессов перестройки онтогенеза, связанных с приспособлениями зародыша или личинки к их условиям существования (эмбриоадаптации или ценогенезы в узком смысле) и процессов его перестройки в связи с приспособительной эволюцией взрослого организма (филэмбриогенезы), мы можем отметить еще целую серию изменений онтогенеза, непосредственно не диктуемых частными условиями существования взрослого организма, личинки или эмбриона. Это — преобразования процессов и в особенности самих факторов развития, означающие известную рационализацию онтогенеза. Эти преобразования, хотя и не меняют конечного результата при нормальных условиях внешней среды, однако, связаны с развитием большей устойчивости форм и в этом отношении имеют большое значение. Мы уже отметили основные линии такой перестройки онтогенеза, и, в частности, указали на пути эволюции эмбрионального развития, ведущие, во-первых, к раннему обособлению зачатков и мозаичности развития зародыша и, во-вторых, к накоплению запасов питательных веществ в яйце, прогрессивной «эмбрионализации» молодого организма и усложнению системы корреляций регуляторного характера.

В обоих случаях создаются весьма устойчивые механизмы индивидуального развития, обеспечивающие нормальное формообразование даже при наличии некоторых уклонений от нормальных условий внешней среды. Создается известная независимость хода онтогенеза от обычных небольших колебаний в факторах среды. Можно условно говорить об автономности процессов развития.

Известная автономность жизненных процессов организма является вообще его явным отличием от тел неживой природы. Организм не подчиняется пассивно влиянию факторов внешней среды. Он нередко им активно противодействует, следуя своим собственным законам, определяемым своей исторически сложившейся организацией с ее нормой реакций. Поскольку такие реакции ведут к сохранению целостности живой системы, мы говорим о реакциях регуляторного характера. Всякая приспособительная реакция способствует поддержанию жизни, но не всегда она выражается в противодействии фактору внешней среды (например, усиление роста и плодовитости при повышении питания). Регуляторными мы называем такие реакции, которые противодействуют неблагоприятным внешним влияниям. Мы здесь особо отмечаем существование, наравне

с легко обратимыми физиологическими регуляциями (например, расширение кожных капилляров и потоотделение ведет при перегревании тела к его охлаждению), также мало обратимых морфогенетических регуляций (например, удлинение хвоста и ушей и укорочение волос у крыс и мышей, при высокой температуре среды, противодействует их перегреванию, вследствие возможности более значительной теплоотдачи; разрастание механических тканей при усиленной нагрузке увеличивает их сопротивляемость разрыву). Эти регуляции составляют категорию приспособительных модификаций. Приспособительные модификации (регуляторного характера) приобретают большое значение при развитии организма в условиях изменчивой среды, когда организм не в состоянии активно менять свое отношение к факторам среды путем перемещения в иные условия. Поэтому способность к приспособительным модификациям достигает высокого уровня у растений. Такие реакции оказываются зависимыми от факторов внешней среды. В процессе эволюции они, однако, нередко все более освобождаются от этой зависимости. Развиваются некоторые типичные формы приспособления (теневые и световые листья, водная и наземная форма и т. п.), которые требуют для своей реализации лишь некоторого минимума интенсивности внешнего фактора (света, влажности). При известной интенсивности определенного внешнего фактора зависимая от него реакция наступает сразу в полном своем выражении. Дальнейшее изменение интенсивности не изменяет результата формообразовательного процесса, пока не будет достигнут некоторый верхний предел допустимой интенсивности внешнего воздействия. Между нижним и верхним порогами интенсивности внешнего фактора (температуры, света, солености...), вызывающего приспособительную модификацию, лежит широкий диапазон возможных изменений этой интенсивности, на которые организм как-будто вовсе не реагирует. Это указывает на отсутствие детерминирующего значения внешнего фактора. Последний выступает в роли агента, лишь освобождающего известную цепь формообразовательных процессов, протекающих в основном под влиянием внутренних факторов развития. Повышение интенсивности внешнего фактора не оказывает заметного влияния на течение этих процессов вследствие очевидного наличия регуляторных процессов, противодействующих этим внешним влияниям. Такую форму индивидуального развития, зависимого в своем осуществлении от известного минимума интенсивности внешнего фактора, дающего лишь первый толчок к развертыванию внутреннего механизма типично детерминированного формообразовательного процесса, можно назвать а в т о р е г у л я т о р н ы м развитием. Этот тип развития является почти общим правилом для растений, у которых различный тип листьев (водные, ксерофильные или альпийские формы) развивается сразу при достижении известных интенсивностей внешних факторов (освещения, температуры и т. п.). Однако он встречается и у животных. Если куколка Araschnia (Vanessa) levana зимует или в эксперименте подвергается любым температурам ниже 0°, то развивается типичная

весенняя рыжая форма Araschnia levana. При содержании куколки в течение 24 дней при температуре +2° получается промежуточная форма A. perima, а при любых более высоких температурах — типичная темная летняя форма Araschnia prorsa.

В данном случае авторегуляторное развитие связано с явлениями сезонного полиморфизма, при котором внешняя среда в виде различной температуры (часто также длительности светового дня) дает стимул для развертывания наследственно детерминированной цепи реакций.

Фактором, освобождающим различные пути индивидуального развития, может быть и питание. Полиморфизм у самок колониальных насекомых — пчел, муравьев и термитов — связан именно с различиями в питании личинки. Кроме нормальных самок имеются в этих случаях еще недоразвитые самки в виде строго определенных типичных форм «рабочих» и, иногда, «солдат». При изменении питания реакция сразу и полностью переключается на иные рельсы. Это ясно указывает на существование внутреннего механизма, определяющего развитие этих форм. Характер питания играет роль фактора, лишь освобождающего одну из возможных цепей морфогенетических реакций. Вместе с тем ясно, что этот сложный, множественный механизм развития есть результат длительного процесса эволюции, сопровождавшегося выдифференцированием определенных, по разному приспособленных, типов организаций, зависящих в своем развитии непосредственно от известного внешнего фактора. На этот путь эволюции указывает факт существования «неполного полиморфизма» у некоторых муравьев, у которых имеются рабочие разных размеров — от крупных до мелких, со всеми переходами. У других муравьев бывают «добавочные самки», как исторические пережитки таких рядов форм. Все эти факты показывают естественный путь эволюции от онтогенеза, вполне зависимого от факторов внешней среды, ко все более полной авторегуляции.

В явлениях авторегуляции имеется уже освобождение организма в его индивидуальном развитии от ведущей роли факторов внешней среды. Значение последних сводится тогда лишь к пуску в ход внутреннего механизма развития при достижении известного минимального уровня интенсивности. Такой тип развития повышает сопротивляемость организма различным неблагоприятным влияниям, делает его более устойчивым, освобождая от реагирования изменением строения на обычные колебания в факторах внешней среды (т. е. на случайные и кратковременные их изменения). Морфогенетические реакции заменяются в этом случае легко обратимыми физиологическими реакциями регуляторного характера.

Однако и при авторегуляторном развитии все же полностью не устраняется возможность неблагоприятных реакций на случайно и временно ненормально складывающиеся условия внешней среды. Для организма, фактически живущего в одной довольно определенной обстановке, наиболее существенным является полное обеспечение реализации одной лишь типичной структуры. В особенности

это важно для животного, которое активно перемещается в ту обстановку, к которой оно приспособлено, и соответственным поведением избегает многих неблагоприятных влияний. В этом случае фактически имеет приспособительное значение лишь одна основная адаптивная норма. Осуществляется лишь одна нормальная форма. Вместе с тем получается возможность обеспечения почти всего процесса индивидуального развития одними лишь внутренними факторами. Внешние факторы теряют тогда значение даже лишь освобождающих причин развития. Пусковой механизм включается внутрь развивающегося организма (яйца, зародыша). Развитие становится автономным. Момент начала развития или начала известной фазы развития определяется в основном зрелостью самого зародыша, а не изменчивыми факторами внешней среды. Это не означает разрыва организма со средой. Без непрерывного взаимодействия во всех жизненных проявлениях не возможны ни жизнь, ни развитие. Однако факторы среды не определяют ни специфики развития вообще (они теряют детерминирующее значение уже при авторегуляторном типе развития), ни даже наступления той или иной из важных формообразовательных реакций (при автономном типе развития). Известный комплекс «нормальных» условий среды определяет лишь в о з м о ж н о с т ь нормального развития. Значение внешних факторов, следовательно, снижается еще более. Они становятся, в пределах известных интенсивностей, лишь необходимыми у с л о в и я м и нормального развития.

Автономизация онтогенеза предполагает усложнение внутреннего механизма индивидуального развития, т. е. системы внутренних факторов, определяющих последовательное развертывание морфогенетических процессов. В роли таковых выступает сложная сеть морфогенетических корреляций, имеющих в значительной мере регуляторный характер. Регуляторный характер корреляций обеспечивает целостность и устойчивость всего процесса онтогенеза. Последний достигает при этом большой сложности, особенно у позвоночных животных. Наиболее примитивная форма автономного регуляторного аппарата представлена, очевидно, градиентами, т. е. постепенными количественными различиями внутри известной системы (яйца, зачатка). Эти различия определяют развитие новых качеств на известных уровнях. Однако интенсивности внутренних факторов имеют лишь относительное значение и допускают существование сдвигов во всей системе (и даже ее раздробление на части), без нарушения нормального формообразования. Более сложным формообразовательным аппаратом являются индукционные системы, которые допускают, в известных пределах, сдвиги во времени наступления контакта, во времени наступления активности компонентов взаимодействующей системы (времени их «созревания»), а также некоторые взаимные смещения в положении компонентов без нарушения нормального течения формообразовательной реакции. Регуляторный характер этих взаимозависимостей обеспечивает целостность и устойчивость всего процесса онтогенеза.

Прогрессивная автономизация развития означает, следовательно, замену внешних факторов развития внутренними и вместе с тем — стабилизацию форм. Она осуществляется в результате элиминации всех вредных уклонений от нормы, в том числе особенно — всех «ошибочных» реакций на случайные уклонения в факторах среды.

С этим механизмом стабилизации форм мы ознакомились при рассмотрении действия естественного отбора («стабилизирующий» отбор, гл. IV, 2).

Примером автономизации развития может послужить онтогенетический механизм дифференциации легких у наземных позвоночных. В развитии легочных альвеол первоначально, у низших позвоночных, решающую роль играет сама функция (точнее — растяжение легочных мешков воздухом), без которой эти структуры не развиваются. При переходе к филогенетически более дифференцированным, типично наземным формам, формообразовательное значение функции падает и сдвигается на более поздние стадии. У аксолотля расчленение легкого и образование альвеол идет исключительно под влиянием функции. У лягушек в дофункциональный период намечается лишь первичная фрагментация легкого. У жаб, как животных, еще более приспособленных к наземной жизни, альвеолярная структура легкого развивается еще в дофункциональный период, именно у личинки жабы, которая легкими совершенно не дышит. Первоначальная фрагментация легкого происходит у жабы не под влиянием функции, а под влиянием гормона щитовидной железы, который определяет целый ряд формообразовательных процессов во время метаморфоза амфибий. В функциональный период, когда легкие наполняются воздухом, происходит дальнейшее усложнение строения легких. У рептилий и у млекопитающих наблюдается типичное «самодифференцирование» легочных структур еще в эмбриональном периоде развития. Дыхание начинается, естественно, только после рождения и ведет к дальнейшему новообразованию структур.

Таким образом ясно видно формообразовательное значение внешних факторов, определяющих, через функцию, развитие структур в филогенетически молодых органах. Затем значение формообразовательного фактора переходит иногда к эндокринным и во всяком случае — к внутренним факторам развития организма. Наконец, зависимое развитие может более или менее полно уступить место «самодифференцированию», которое зависит в основном от внутренних факторов, заложенных в самой ткани зачатка.

Картина постепенной автономизации онтогенеза, т. е. замены внешних факторов развития внутренними, довольно ясна.

Для нас важно отметить здесь еще раз, что внутренние факторы развития составляются из взаимодействий различного характера, которые мы обозначали как геномные, морфогенетические и эргонтические корреляции. Наибольшее значение в эволюции имеют морфогенетические корреляции. Автономизация развития покоится на усложнении системы корреляций и особенно на усложнении системы морфогенетических корреляций, приобретающих в процессе эволю-

ции все более выраженный регуляторный характер. Этим достигается максимальная устойчивость органических форм, сохраняющих вместе с тем значительную пластичность, допускающую согласованное изменение частей в процессе индивидуального приспособления всего организма в целом.

3. ЗАРОДЫШЕВОЕ СХОДСТВО И ЭМБРИОНАЛЬНАЯ ДИВЕРГЕНЦИЯ

Изучение эмбриональной изменчивости показывает, что изменчивы все стадии развития и что особенно часто встречаются сдвиги во времени закладки органа, во времени его морфологической и гистологической диференцировки. Однако в процессе эволюции ранние стадии оказываются менее изменяемыми. Следовательно, изменения, затрагивающие ранние стадии, не используются в процессе отбора в такой мере, как изменения более поздних стадий развития. Последние играют в эволюции более существенную роль. В особенности это касается позвоночных животных с регуляционным типом развития. Здесь многочисленные сдвиги во времени обособления и другие нарушения ранних стадий развития нередко затем выравниваются и в дальнейшем не проявляются в заметных нарушениях формообразования и в изменении признаков взрослого организма. Поэтому многочисленные малые мутации, на которых в основном и строится процесс эволюции, нередко не оказывают влияния на течение важнейших морфогенетических процессов. Формообразование идет в течение ранних стадий эмбрионального развития нормально, и только на более поздних стадиях постепенно начинает проявляться влияние данной мутации.

Любая мутация связана с изменениями в биохимических процессах, протекающих в тканях самых молодых эмбрионов. Однако подавляющее большинство тех небольших мутаций, которые действительно имеют значение в процессе прогрессивной эволюции, вызывают сдвиги в реакциях, не выходящие за пределы пороговых уровней нормального течения процессов морфогенеза, т. е. на эмбриональных стадиях развития почти ничем себя не проявляют. Их действие сказывается лишь на более автономных процессах, в особенности в конце формообразования, когда реакции, связанные с развитием менее существенных признаков, не столь зависимы от других морфогенетических процессов и не имеют столь выраженного регуляторного характера, как основные процессы формообразования на ранних стадиях эмбриогенеза.

Это объясняет нам более легкую изменяемость поздних стадий онтогенеза и относительную консервативность ранних стадий, что и лежит в основе зародышевого сходства не только близких, но и более отдаленных представителей животных, входящих в такие крупные их подразделения, как классы или типы, а отчасти и между представителями разных типов. Таково, например, сходство спирального

дробления и начальных стадий развития, включая процесс образования личиночных форм у кольчатых червей, с одной стороны, и у большинства моллюсков — с другой. Велико сходство первых стадий развития, а также личиночных форм у различных иглокожих, с одной стороны, и у кишечнодышащих — с другой. В достаточной мере сходны первые стадии развития у щетинкочелюстных и у низших хордовых животных. Сходно идет дифференцировка начальных стадий формообразования у различных членистоногих. Весьма сходны между собой молодые зародыши различных позвоночных животных (рис. 146). Сходно у них протекают процессы гаструляции и обособления не только зародышевых листков, но и большинства органов (мускульных сегментов, позвоночника, центральной нервной системы и органов чувств, выделительной системы, кишечника и мн. др.).

Если мы объясняем, следовательно, «консервативность» ранних стадий развития сложностью и регуляторным характером системы корреляций на этих стадиях развития, то мы должны, однако, подчеркнуть, что и соображения Ч. Дарвина о крупных нарушениях, вносимых в процессы онтогенеза при явном изменении ранних его стадий, полностью сохраняют свое значение.

Если сдвиги в корреляционных системах выводят взаимодействующие компоненты за известные пределы, контакт между ними уже не осуществляется в полной мере. При значительных сдвигах во времени их созревания нормальная реакция также не может осуществиться. Либо концентрация формообразовательных веществ ко времени контакта еще не достигла нижнего порога чувствительности тканей реагирующего компонента, либо, наоборот, превысила верхний порог его нормального реагирования. С другой стороны, реактивная способность может не достигнуть нормального уровня чувствительности или, наоборот, эта способность может, ко времени наступления контакта, уже оказаться утраченной. Во всех этих случаях произойдут значительные нарушения нормального развития, в особенности, если эти сдвиги за пределы пороговых уровней проявятся на ранних и ответственных формообразовательных процессах.

При наличии сложной системы морфогенетических корреляций большие сдвиги в этой системе (связанные с более значительными мутациями), т. е. изменения в скорости развития взаимодействующих частей или значительные их смещения, очень легко приводят к недоразвитию частей и, следовательно, к дефектам в организации (см. далее — редукция органов). Соответственно большинство рано проявляющихся мутаций характеризуется более или менее глубокими нарушениями строения организма. Наибольшие нарушения получаются при значительных сдвигах в основных детерминирующих системах (полное выпадение известного формообразовательного процесса), или при сдвигах в корреляционных системах, определяющих ранние стадии дифференцировки известного зачатка. Если учесть еще последовательность установления взаимозависимостей между отдельными органогенезами, то станет ясно, что крупные сдвиги на ранних стадиях развития эмбриона приводят к глубочайшим нарушениям всего эмбриогенеза, к невозможности дальнейшего развития (остановка развития и гибель — обычная картина летальных мутантов, например, гомозиготных короткохвостых мышей) или, иногда, к развитию уродов, рано или поздно все же погибающих. Все это — довольно обычные явления. Однако они, как указал еще Ч. Дарвин, не имеют никакого значения в эволюционном процессе именно потому, что все эти уклонения в природной обстановке гибнут, не оставляя потомства. Мутации, выражающиеся в заметных сдвигах на ранних стадиях развития, могут получить значение в эволюционном процессе лишь в том случае, если они касаются очень рано автономизирующейся системы органов, органа или части (энтодермальная кишка, эпидермис позвоночных). В таком случае

возможно развитие новых образований и на ранних стадиях (в частности, на основе ранних регулируемых изменений развились типичные ценогенетические органы позвоночных: амнион, серозa, аллантоис).

Наоборот, в конечных стадиях отдельных органогенезов вполне возможны даже значительные сдвиги как во времени диференцировки, так и в положении частей и их относительном развитии и без того, чтобы это приводило к глубокому нарушению строения организма. Это возможно потому, что по мере развития известной системы она все более обособляется от соседних частей и приобретает все более автономный характер. Конечно, и такие изменения не остаются изолированными, благодаря установлению иных зависимостей, главным образом эргонтических, определяющих окончательную отшлифовку органов. Однако эти изменения могут не оказать особого влияния на жизнеспособность организма. Если при этом основное изменение благоприятно для животного в его реальных жизненных условиях, то оно может приобрести положительное значение в борьбе за существование, а не совсем благоприятные побочные явления могут сгладиться в процессе дальнейшей эволюции (в результате отбора более удачных комбинаций). Сказанное дает дополнительное объяснение «консервативности» ранних стадий эмбрионального развития.

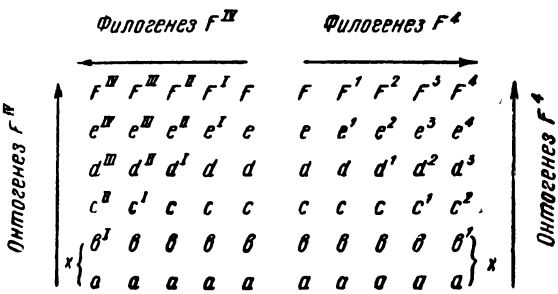


Рис. 155. Буквенные схемы, показывающие зародышевое сходство между двумя родственными формами F^4 и F^{IV}.

Это сходство бывает наиболее полным на ранних стадиях развития (*a*, *b*). *x* — зародышевое сходство между обеими разошедшимися формами F^{IV} и F^4, наиболее полное на ранних стадиях (*a*, *b*). В дальнейшем наблюдается прогрессивное их расхождение (эмбриональная дивергенция).

Изменение ранних стадий приводит обычно к недоразвитию и гибели. Изменение поздних стадий может привести и к благоприятному для организма результату. Так как в филогенезе, таким образом, фактически изменяются главным образом поздние стадии развития эмбриона, а ранние стадии испытывают лишь незначительные в общем изменения (и то в рано автономизирующихся частях), то ранние стадии развития эмбрионов всех, например, позвоночных в общем довольно сходны. Отмеченное К. Бэром «типичное» сходство ранних стадий развития эмбрионов даже далеких представителей одного типа находит, следовательно, свое объяснение в сложности системы эмбриональных корреляций регуляторного характера, обеспечивающих нормальное формообразование при небольших мутациях и, наоборот, приводящих к полному нарушению эмбриогенеза с остановкой развития или, во всяком случае, с летальными последствиями при более значительных мутациях.

В буквенных схемах можно пояснить явления зародышевого сходства таким образом (рис. 155):

Явления зародышевого сходства основаны, следовательно, на большей изменяемости поздних стадий развития по сравнению с ранними. «Консервативность» ранних стадий эмбрио-

генеза объясняется сложностью системы морфогенетических корреляций регуляторного характера. Благодаря этому малые мутации не получают видимого выражения на ранних стадиях развития, а более значительные мутации, выходящие за пределы пороговых уровней нормального формообразования, приводят на ранних стадиях к слишком большим нарушениям развития и рано или поздно — к элиминации таких особей. Поэтому поздние стадии онтогенеза изменяются в процессе эволюции быстрее чем ранние. Зародышевое сходство двух или большего числа организмов служит явным свидетельством общности их происхождения.

4. РЕКАПИТУЛЯЦИИ

Обычно не проводят четких различий между зародышевым сходством и рекапитуляциями. Между тем, явления рекапитуляции гораздо сложнее. В них проявляется не просто сходство между эмбриональными формами и процессами развития различных животных, а последовательность явлений онтогенеза, отражающая историческую последовательность преобразования форм, или, по меньшей мере, повторение в онтогенезе процессов развития известных признаков организации, характерных для более или менее далеких предков и утраченных в процессе эволюции взрослого организма. Если зародышевое сходство характерно для ранних стадий развития, то рекапитуляции, наоборот, проявляются на поздних стадиях с гораздо большей полнотой, чем на ранних стадиях. Зародышевое сходство двух организмов указывает лишь на общность их происхождения. Между тем явления рекапитуляции дают указания на прохождение известных исторических этапов более или менее далекими предками данного организма (рис. 37, 39, 41 и 156).

Рекапитуляция предковых признаков является результатом преобладающего изменения конечных стадий формообразования, т. е. результатом эволюции посредством надставок стадий или анаболий (по терминологии А. Н. Северцова).

Мы должны отметить, что в формообразовательных процессах, сложно связанных многочисленными корреляциями с другими подобными же процессами, фактически возможны главным образом лишь изменения конечных стадий развития, т. е. «анаболии». В индивидуальном развитии система корреляций изменяется. Наиболее тесно бывают связаны ранние процессы, определяющие образование закладок основных систем органов. Эти взаимозависимости наиболее ответственны за нормальное течение онтогенеза и в наименьшей степени допускают какие-либо нарушения. В дальнейшем онтогенез вступает в более «мозаичную» фазу, характеризующуюся «самодифференцированием» уже детерминированных органов. Отдельные органогенезы тогда автономизированы. Теперь уже возможны и не-

которые более заметные сдвиги и нарушения без того, чтобы серьезно пострадало развитие всего организма. Возможны «девиации». Возможны даже и «архаллаксисы», т. е. сдвиги во времени, месте и способе формирования уже детерминированных зачатков. Архаллаксисы возможны тем более, чем менее данная самодифференцирующаяся система зависима от других формообразовательных систем. Мы ведь знаем, что понятия «самодифференцирования» и «мозаичной» фазы развития имеют лишь относительное значение. Ни один органогенез не является вполне автономным и соответственно далеко не всякие изменения зачатков и уклонения в их развитии проходят без особых нарушений в развитии других частей. Поэтому изменения зачатков все же относительно редки, особенно в более тесно связанных системах. Чаще наблюдаются девиации, а еще чаще надставки стадий.

Анаболии представляют надстройки, связанные с установлением н о в ы х корреляций, которые прямо не могут быть включены в существующую уже у зародыша сложную систему взаимозависимостей. Новые корреляции могут быть введены лишь на тех стадиях развития, когда основные морфогенетические связи уже утратили свое значение. Поэтому анаболии наименее нарушают строение других частей или органов, связанных с изменяемыми органами посредством морфогенетических, или, на этих стадиях уже чаще — эргонтических корреляций. Накопление анаболий, т. е. надставок в процессе эволюции и ведет к рекапитуляции предковых состояний в онтогенезе потомков.

Так как система морфогенетических зависимостей имеет не во всех частях и органах одинаковое значение, то эволюция частей и органов сложного организма может итти по-разному — в более автономных частях путем архаллаксисов, а в частях со сложными взаимозависимостями — путем анаболий. Следовательно, в более автономных системах явления рекапитуляции должны встречаться реже, а в системах зависимых рекапитуляция может быть тем более полной, чем сложнее эти взаимозависимости.

Система осевых органов позвоночных животных определяется в своем развитии сложными взаимозависимостями «первичного организатора». Крыша первичной кишки, дифференцирующаяся на хорду и осевую мезодерму, вступает в контакт с эктодермой и определяет развитие нервной пластинки и зачатков основных органов чувств. Эта система осевых органов оказывается прочно связанной сетью взаимозависимостей, и ее развитие повторяется поэтому в том же виде и у высших позвоночных, у которых и хорда утеряна (во взрослом состоянии) и мышечная метамерия также потеряла свое значение. Развитие центральной нервной системы явно отражает ее происхождение из первичночувствующей пластинки. Развитие глаза и органа обоняния показывает их первичную связь с той же пластинкой и позволяет утверждать, что эти органы чувств исторически выдифференцировались из общей спинной чувствующей пластинки. История развития органа слуха показывает его связь с органами боковой

линии и позволяет утверждать, что он выдифференцировался некогда как комплекс таких органов. Таким образом в этом комплексе тесно связанных меж собой зачатков мы действительно можем установить весьма полную рекапитуляцию предковых состояний, позволяющую судить о далеком историческом прошлом этих органов.

Эпидермис и его производные автономизируются у позвоночных очень рано. Это, конечно, не означает их полной независимости, но все же здесь зависимости не столь сложны, чтобы служить препятствием для изменений даже на ранних стадиях развития. Поэтому в этой системе возможны довольно свободные и ранние изменения. Возможны изменения самих зачатков, т. е. архаллаксисы. В таком случае, как мы знаем, нет предпосылок для повторения исторических фаз развития. И действительно, в системе эпидермиса ясные картины рекапитуляции анцестральных (предковых) состояний наблюдаются редко. Вспомним, что до сих пор морфология не вскрыла еще вопроса о происхождении такого филогенетически недавнего образования, как волосы млекопитающих и это именно потому, что эмбриональное развитие волоса не дает ясной опоры для суждения о его происхождении. Поэтому существующие гипотезы происхождения волоса и построены на принятии эмбриональных изменений самих зачатков. Однако различные авторы представляют себе эти изменения по-разному, а фактические данные не дают более прочного обоснования какой-либо из высказанных гипотез.

Относительно рано автономизируется у позвоночных, повидимому, также энтодерма как замкнутая в себе система. В развитии большинства производных кишечника мы и в самом деле не находим ясной рекапитуляции (печень, поджелудочная железа). В развитии легких у рептилий, у птиц и у млекопитающих сразу появляются характерные черты класса, и последовательное почкование бронхов у млекопитающих совершенно отлично от филогенетического хода постепенного усложнения системы перекладин внутри легочных мешков. По этим фактам мы не могли бы восстановить истории происхождения легких у высших позвоночных. Здесь на помощь нам приходят лишь сравнительноморфологические исследования.

Исключением, подтверждающим правило, является развитие жаберных мешков, в котором мы имеем один из классических примеров рекапитуляции (рис. 37). Однако, как раз здесь установилась весьма сложная зависимость между отдельными частями разного происхождения, именно: между энтодермальной закладкой жаберных мешков, эктодермальной закладкой жаберных щелей и жаберных лепестков, эктомезодермальной закладкой скелета и энтомезодермальной закладкой мускулатуры. Эти зависимости усложнены еще связью с развитием артериальных дуг, жаберных сосудов и висцеральных нервов. Одним словом, здесь как раз имеется та чрезвычайно сложная взаимозависимость частей, которая, как мы признали, является необходимой предпосылкой для более полной рекапитуляции. В результате мы видим, что у высших наземных позвоночных— у птиц и у млекопитающих, включая человека, в глоточной области

зародыша развиваются жаберные мешки и щели, закладываются мезодермальные дуги между ними с жаберными нервами и артериальными дугами (рис. 37). Позднее наступают изменения в кровообращении, развиваются легочные сосуды и весь жаберный аппарат перестраивается, входя в значительной мере в состав гортани. Имеется явное повторение исторических фаз развития, как отражение истории происхождения наземных позвоночных от дышавших жабрами водных позвоночных (рыб).

В мышечной, нервной и кровеносной системах наблюдаются вообще весьма постоянные взаимозависимости на всех стадиях развития. Большинство филогенетических изменений наступает здесь на последних стадиях формообразования, т. е. идет посредством анаболий. В результате, в эмбриональном развитии нервной системы, так же как и в мышечной и кровеносной, мы имеем прекрасные примеры рекапитуляции предковых состояний, известные всем как классические иллюстрации биогенетического закона. Укажу на закладку кардинальных вен и кювьеровых протоков у всех позвоночных, на закладку артериальных дуг и их преобразования у наземных позвоночных (рис. 156) и т. д.

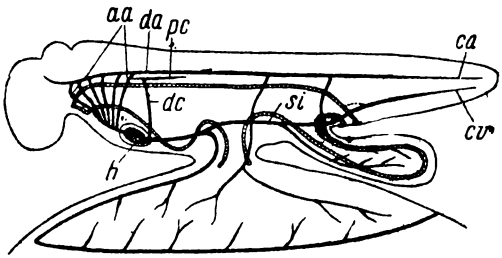


Рис. 156. Зародышевое кровообращение высшего позвоночного.

aa — артериальные дуги; *ca*, *cv* — хвостовая артерия и вена; *da* — спинная аорта; *dc* — проток Кювье; *h* — сердце; *j*, *pc* — передняя и задняя кардинальные вены; *si* — подкишечная вена. Пример рекапитуляции очень древних предковых состояний в онтогенезе кровеносной системы высших позвоночных. Артериальные дуги, кардинальные вены, кювьеров проток и подкишечная вена — характерные сосуды низших позвоночных.

Отметим также, что основные теории происхождения головы и конечностей позвоночных построены, главным образом, на данных эмбрионального развития мускулатуры и нервной системы и в меньшей мере на основании особенностей развития скелета. Скелет, наиболее консервативная система взрослых животных, на которой в основном построена сравнительная анатомия и филогения позвоночных, дает нам часто гораздо менее ясные картины рекапитуляции.

Отчетливая рекапитуляция наблюдается и в развитии выделительной системы и в ее преобразованиях в связи с развитием половой системы. И здесь имеются далеко идущие зависимости с полостью тела, с кровеносной системой и обеих названных систем между собой. Вспомним последовательную смену головной, туловищной и тазовой почек у высших позвоночных и сохранение канальцев туловищной почки в составе половой системы. В этом выражается явное повторение исторических фаз развития с сохранением их исторической последовательности.

Таким образом становится довольно ясным, что явления рекапитуляции объясняются (как и явления зародышевого сходства) регуляторным характером корреляций, в особенности на ранних стадиях развития, с одной стороны, и трудностью перестройки системы взаимозависимостей между формообразовательными процессами без коренного нарушения самого эмбриогенеза, с его летальными последствиями, — с другой. Так как изменения конечных стадий любого органогенеза вносят наименьшие нарушения во все другие, связанные с ним формообразовательные процессы, то наибольшее значение в эволюции приобретают анаболии. Результатом же эволюции путем анаболии является рекапитуляция предковых состояний.

Указывая на значение системы коррелятивных зависимостей как основы известной устойчивости и даже «консервативности» эмбриональных процессов, мы не игнорируем, однако, и существования еще и несколько иной основы явления рекапитуляции. Рекапитуляция возможна и в отдельных автономных органогенезах в тех случаях, когда имеется тесная зависимость между предыдущими и последующими фазами развития, т. е. когда последующая фаза может быть осуществлена только на базе предыдущей. Так, например, «рекапитуляция» соединительнотканной, хрящевой и костной стадий развития скелета позвоночных есть выражение такой последовательной зависимости: хрящ может развиться только из мезенхимы, за ее счет, а кость внутреннего скелета («первичная») формируется на основе хрящевого скелета. Последняя связь, правда, иногда разрывается (первичная кость иногда, например у некоторых костистых рыб, может развиваться без хрящевой базы), но вообще это одна из обычных и ясных рекапитуляций в развитии позвоночных.

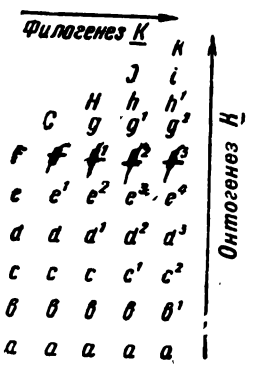


Рис. 157. Схема, показывающая рекапитуляцию предковых дефинитивных состояний *F*, *G*, *H*, *I* в онтогенезе потомка *K* (f^3, g^2, h^1, *i*). Признаки более далеких предков (*F*, *g*) изменены в онтогенезе потомка в бо́льшей мере (f^3, g^2), чем филогенетически более молодые признаки (*H*, *I*).

Мы можем еще раз отметить что: явления рекапитуляции предковых стадий основаны на преобладающем значении надставок (анаболий) в процессе эволюции, сопровождающемся установлением новых диференцировок. Преобладающее значение надставок объясняется сложностью системы морфогенетических корреляций (в особенности на более ранних стадиях развития, не допускающей ее нарушения внесением в нее чуждых, еще новых, недостаточно «освоенных» элементов). Поэтому новые признаки, а, следовательно, и новые взаимозависимости (как внутренние факторы их развития) вносятся, как правило, главным образом после законченного уже формообразования. Онтогенез усложняется прибавлением новых стадий. В буквенной схеме можно

пояснить установление рекапитуляций следующим образом (рис. 157).

Рекапитуляция предковых окончательных состояний F, G, H, I в онтогенезе потомка K в виде измененных, конечно, онтогенетических стадий: f^3, g^2, h^1, i. Дефинитивные признаки далеких предков (F, G) изменены в онтогенезе потомка в большей мере (f^3, g^2), чем филогенетически более молодые признаки (H, I), повторяемые с большей точностью (h^1, i).

ЗАРОДЫШЕВОЕ СХОДСТВО И РЕКАПИТУЛЯЦИЯ У РАСТЕНИЙ

Явления зародышевого сходства, а частью и рекапитуляции известны и у растений. Зародыши высших растений вполне сходны

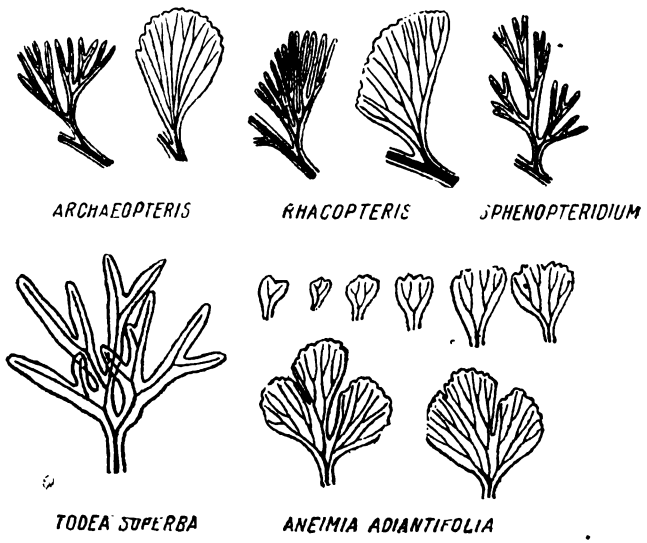


Рис. 158. Рекапитуляция у растений.

Верхний ряд — листья палеозойских папоротников с дихотомическим ветвлением нервов и листовой пластинки. Внизу — первичные листья современных папоротников. По Циммерманну.

в пределах класса или даже за их пределами. Так, зародыш голосемянных отличается от зародыша покрытосемянных лишь бóльшим, обычно, числом семядолей (от 2 до 15, в то время как покрытосемянные имеют 1 или 2 семядоли). В остальном они весьма сходны. Сходно идет, в пределах класса, и прорастание семян. В дальнейшем формировании молодого растеньица нередко можно установить и явления рекапитуляции предковых состояний. Так, например, образование первых листьев сопровождается у папоротникообразных типичным дихотомическим их ветвлением или дихотомическим ветвлением жилок, подобно тому как это было характерно для листьев палеозойских псилофитов во взрослом состоянии (рис. 158).

Очевидно зародышевое сходство и такие рекапитуляции предковых состояний покоятся также на наследственной устойчивости всего механизма индивидуального развития, с его сложными корреляционными взаимозависимостями. Однако у растений, с их авторегуляторным или даже вполне зависимым типом индивидуального развития повторение предковых состояний имеет нередко совершенно иную основу. Очень часто у молодых ксерофитных растений первые листья развиваются по типу теневых листьев. У ксерофитов, обладающих во взрослом состоянии филлокладиями или кладодиями, первые листья молодого растения развиваются нередко подобно нормальным листьям родоначальных форм (например, перистосложные листья акаций см. рис. 125). В этих случаях предковые состояния повторяются в связи с развитием молодого сеянца в таких же условиях известной затененности и влажности, в каких развивалась и родоначальная форма. Здесь весь механизм зависимого развития молодого растения сохраняется нетронутым.

Однако, нельзя закрывать глаза на то, что отношения могут быть и диаметрально противоположными. Так, у многих амфибиотических растений (например, у стрелолиста) именно первые листья оказываются наиболее измененными — водяными, а позднейшие — воздушными. Это — результат вторичного приспособления к весеннему паводку, т. е. «ценогенез», а не рекапитуляция предкового состояния, так как предками этих растений были несомненно вполне наземные формы.

Мы рассматриваем явления зародышевого сходства ранних стадий развития и рекапитуляции предковых состояний в онтогенезе потомков как результат существования сложной корреляционной системы регуляторного характера, не допускающей заметных сдвигов и разрывов без нарушения жизнеспособности организма. Рекапитуляции оказываются наиболее полными у тех животных и в тех системах органов, в которых морфогенетические зависимости достигают особо большой сложности. Поэтому лучшие примеры рекапитуляций мы видим в онтогенезе высших позвоночных, у которых система морфогенетических корреляций достигает особой сложности. Мы ставим явления рекапитуляции в тесную связь с устойчивостью системы морфогенетических корреляций, как частью наследственного аппарата развития, определяющего упорное сохранение у потомков стадий развития более далеких предков. Корреляционные механизмы связывают отдельные части организма в одно целое не только на ранних стадиях развития, но и на более поздних. Здесь они выступают лишь в иной форме и их наличие не бросается так резко в глаза. Мы можем отметить, что наличие корреляционных систем вообще обусловливает известную стойкость организации. Устойчивость структур объясняется не «прочностью» генотипа, а именно сложностью системы связей, объединяющих все его части в одно целое. Всякое значительное нарушение системы связей означает дезинтеграцию и имеет своим результатом недоразвитие и, по

меньшей мере, снижение жизнеспособности. В процессе борьбы за существование такие особи немедленно уничтожаются. Исключением являются только такие нарушения, которые задевают лишь относительно автономные части, потерявшие значение в жизни взрослого организма. Такие системы легко распадаются, части эти недоразвиваются и полностью редуцируются. Если же такие части автономизируются лишь на поздних стадиях развития, а на ранних — находятся в более тесном взаимодействии с другими, более существенными частями организма, то они сохраняются в онтогенезе как провизорные пережитки исторического прошлого. В этом случае наблюдается рекапитуляция уже утраченных взрослым организмом предковых состояний. Таким образом проблема рекапитуляции связывается с вопросами о путях редукции органов и о значении рудиментов.

5. РЕДУКЦИЯ ОРГАНОВ

> «Части рудиментарные, по всеобщему признанию, крайне изменчивы ... их изменчивость, повидимому, является результатом их бесполезности, вследствие чего естественный отбор не мог препятствовать появлению уклонений в их строении».
>
> Ч. Дарвин

Проблема редукции органов давно привлекала внимание эволюционистов. Само существование рудиментарных органов является одним из наиболее убедительных доказательств эволюции. Рудиментарные органы нередко дают ясные указания на происхождение данной формы от других организмов, у которых эти органы вполне развиты. Очень часто рудиментарные органы сохраняются лишь в виде зачатка у зародыша. Такие «провизорные» рудименты служат особенно наглядной иллюстрацией явления рекапитуляции предковых состояний в онтогенезе далеких потомков.

Несмотря на большое значение явлений редукции органов для эволюционной теории они, однако, далеко еще недостаточно освещены с дарвинистических позиций. Как в разработке многих других эволюционных проблем, так и в данной проблеме, наиболее правильны были позиции самого Ч. Дарвина. Позднейшие авторы не внесли ничего принципиально нового в понимание редукции органов, но обычно проводили гораздо более ограниченные, нередко крайне односторонние взгляды.

Конечно, в некоторых случаях орган, утративший свое значение при изменении жизненной обстановки, становится для его обладателя прямо вредным. В этом случае отрицательное направление естественного отбора должно очень быстро привести к редукции и даже к полному исчезновению данного органа. Мы знаем, что мутации, связанные с известными дефектами организации, весьма обычны. Если такие мутации приобретают некоторое преимущество в борьбе за существование, то их накопление (при элиминации прежней «нормы»)

может весьма быстро уничтожить известный орган. Таким путем интенсивной элиминации летающих особей исчезли крылья у насекомых океанических островов (рис. 76).

Возможно, что подобная же элиминация привела и к редукции глаз у роющих позвоночных, в частности у обыкновенного крота: «В Южной Америке один зарывающийся в землю грызун, туко-туко (Ctenomys), имеет образ жизни еще более подземный, чем наш крот, и один испанец, часто их ловивший, рассказывал мне, что они нередко бывают слепы. Один, которого я держал несколько времени живым, был действительно слеп, и, как показало вскрытие, причиной тому было воспаление мигательной перепонки. Так как частое воспаление глаз должно быть вредно каждому животному, и так как глаза не нужны животному с подземным образом жизни, то их уменьшение, сопровождаемое сближением век и их обрастанием шерстью, может быть только полезным; а в таком случае естественный отбор будет, конечно, содействовать последствиям неупражнения» (Ч. Дарвин).

Несомненно, однако, что такого рода отрицательный отбор органа, ставшего в новых условиях вредным, представляет исключительно редкое явление. Очевидно, в огромном большинстве случаев орган, теряющий свое значение, тем самым уже обречен на редукцию, совершенно независимо от его вредности или безвредности в новой обстановке.

В некоторых случаях регресс одного органа связан с прогрессом другого органа, функционально или лишь биологически его заменяющего (явления субституции). Эти формы органической связи между явлениями прогресса и регресса были обстоятельно разобраны А. Н. Северцовым. Так, например, редукция хорды у позвоночных животных обусловлена развитием хрящевого и затем костного позвоночника. Редукция хрящевого скелета связана с прогрессивным развитием более прочной ткани — кости, заступающей место хряща. Редукция конечностей у змееобразных амфибий и ящериц, а также у предков змей, обусловлена переходом к иному способу передвижения — путем боковых извивов удлиненного тела. Редукция волосяного покрова у водных млекопитающих связана с прогрессивным развитием слоя подкожного жира. Редукция боковых пальцев копытных органически связана с прогрессивным развитием средних пальцев.

Однако мы должны пресечь здесь возможность соблазна упрощенного истолкования этих связей по типу «заимствования материала», «компенсации» и т. п. В онтогенезе такие факты заимствования хорошо известны, однако, они не могут быть истолкованы как п р и ч и н ы редукции органов. Уже Ж. Сент-Илер (а еще гораздо раньше Аристотель) развивал на таких фактах свою теорию уравновешивания или компенсации роста, которая подверглась правильной критике Ч. Дарвина. Ч. Дарвин пишет в конце своего разбора гипотезы компенсации: «Таким образом, я полагаю, естественный отбор с течением времени будет стремиться сократить любую часть организации,

как только она в силу изменившегося образа жизни сделается излишней, без того, чтобы какая-нибудь другая часть получила при этом соответственное, увеличенное развитие. И, наоборот, естественный отбор может вызвать значительное развитие какого-либо органа, не нуждаясь, в качестве обязательной компенсации, в сокращении какой-либо смежной с ним части».

Для нас наиболее интересны именно эти факты обычной редукции органов, потерявших свое прежнее значение для организма, ставших в новой обстановке бесполезными, т. е. не приобревших с утратой основной функции каких-либо иных мало заметных функций, но вместе с тем ни прямо, ни косвенно не вредных для организма.

Редукция органов сопровождается некоторыми характерными их изменениями. Прежде всего бросаются в глаза уменьшение размеров органа и некоторая неполнота диференцировки. Это может быть прямым следствием «неупотребления» органа, так как мы знаем, что выпадение функции ведет довольно часто к недоразвитию. Отсутствие функции ведет также к нарушению эргонтических корреляций с другими органами, что может в свою очередь способствовать недоразвитию не только данного, но и других органов, которые были с ним в функциональной взаимосвязи. Не менее характерной особенностью рудиментарных органов является их увеличенная изменчивость, что подчеркивалось уже давно многими авторами. Повышенная изменчивость оказывается прямым следствием того, что орган, потерявший значение, не служит точкой приложения естественного отбора. Нормально все особи с дефектами в строении и функциях того или иного органа элиминируются. Если же орган потерял свою функцию, то такая элиминация в отношении изменений данного органа прекращается. При отсутствии отбора (по данному органу) происходит беспорядочное накопление мутаций, касающихся строения (и функций) ненужного более органа (рис. 159). Изменчивость органа прогрессивно увеличивается. Уже Ч. Дарвин совершенно правильно отметил этот основной признак редукции и сопоставил его с прекращением действия естественного отбора по признакам и функциям данного органа, потерявшего свое биологическое значение.

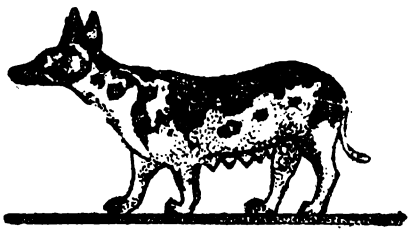


Рис. 159. Древнеегипетская статуэтка, показывающая неправильное расположение пятен у собаки, как результат одомашнения.

Коротконогость. Дезинтеграция связана с бесконтрольным накоплением мутаций.

А. Вейсманн построил на этих данных свою теорию панмиксии, по которой переживание и, следовательно, скрещивание особей с различными уклонениями в строении органа должны привести к дегенерации и редукции органа, так как отрицательные варианты всегда будут преобладать над положительными. Теория панмиксии встретила справедливую критику авторов, которые указывают,

что панмиксия действительно должна привести к повышению изменчивости, к ослаблению и дегенерации органов, но не объясняет его уменьшения и исчезновения. Позднее А. Вейсманн сам признал недостаточность теории панмиксии для объяснения полной рудиментации и исчезновения органов и дополнил ее гипотезой зачаткового отбора, по которой ослабленные уже в силу панмиксии детерминанты бесполезного органа не выдерживают конкуренции с другими детерминантами в борьбе за пищу. Пониженное питание приводит эти детерминанты к дальнейшему ослаблению. Гипотеза зачаткового отбора принадлежит к числу совершенно фантастических построений А. Вейсманна и имеет едва лишь историческое значение. Теория панмиксии заслуживает, однако, серьезного внимания, хотя полная редукция органа этой теорией и не объясняется. А. Вейсманн не мог дать удовлетворительной теории редукции потому, что стоял на точке зрения теории мозаичного развития. Между тем редукция органов явно вызывается нарушением корреляций, определяющих развитие органов, утерявших свое значение.

Если мы учтем морфогенетическое значение взаимозависимостей различных частей как аппарата индивидуального развития организма, то мы сразу поймем, что всякое нарушение этих взаимозависимостей должно привести к недоразвитию органа. К такому результату неизбежно ведет беспорядочное накопление мутаций, поскольку мы знаем, что большинство мутаций выражается в нарушениях нормальных соотношений между формообразовательными процессами. Чаще всего встречаются сдвиги во времени, т. е. ускорения или замедления отдельных формообразовательных реакций. Если эти сдвиги выходят за пределы пороговых уровней, допускаемых данной корреляционной системой, то нормальное взаимодействие компонентов выпадает. Вследствие этого нарушаются и дальнейшие взаимозависимости, определяющие нормальное развитие данной части. Нарушение нормальных связей ведет к прекращению дифференцировки, определяемой этими связями. Это можно пояснить на примере обычной индукционной системы, детерминирующей закладку или дальнейшую дифференцировку органа. Для того чтобы в результате контакта между обеими компонентами такой системы (между «индуктором» и реагирующей тканью) наступила известная формообразовательная реакция, необходимы известный уровень дифференцировки «индуктора» и точно определенная зрелость реагирующей ткани, ее готовность к реакции.

Если реагирующая ткань созреет раньше, чем индуктор достиг известной степени дифференцировки, или, раньше, чем между ними установится контакт, то реагирующая ткань может ко времени контакта утерять способность к данной реакции и тогда последняя не произойдет. Точно так же не произойдет реакции и в обратном случае, если реагирующая ткань запаздывает в своем созревании и ко времени установления контакта еще не способна реагировать, а индуктор уже теряет способность к индукции. Все это делает понятным, почему мутации, суть которых обычно сводится к простым сдвигам во времени осуществления некоторых реакций, так часто обнаруживаются в недоразвитии известных признаков или органов, а также в их более или менее полном выпадении. При беспорядочном накоплении мутаций, касающихся какого-либо органа, проис-

ходит глубочайшее нарушение процессов его развития, и это нарушение всегда приводит к недоразвитию. При значительных расхождениях во времени дифференцировки основного индуктора и времени созревания связанных с ним реагирующих тканей закладка и даже детерминация органа совсем не осуществляются. Тогда рудиментарный орган исчезает бесследно. Сказанное можно пояснить при помощи прилагаемых графических схем (рис. 160).

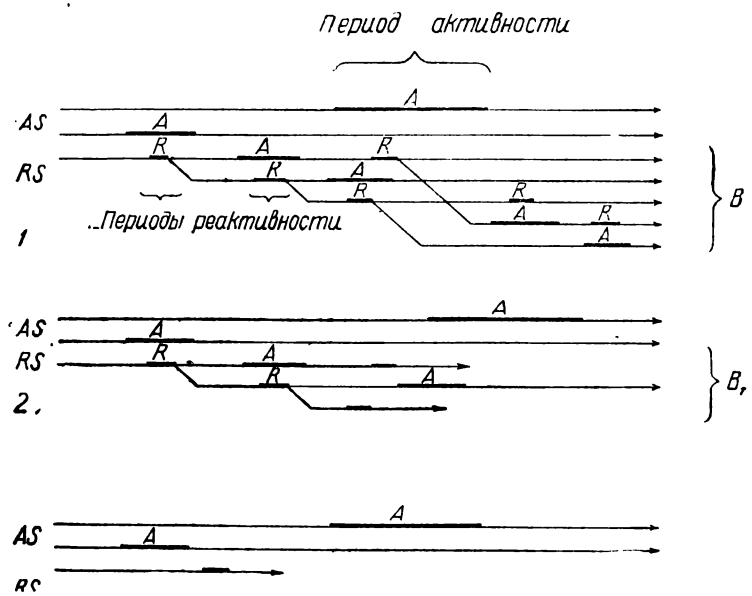


Рис. 160. Редукция органа при сдвигах (гетерохрония) в индукционной системе.

Схема, поясняющая изменения механизма индивидуального развития, лежащие в основе редукции органов. *1* — нормальное развитие органа *B* у предка в результате последовательного взаимодействия элементов активирующей системы *AS* и реагирующей системы *RS*; *2* — недоразвитие органа B_1 у потомка вследствие сдвигов (запозданий в развитии вторичных активаторов *A*) в индукционной системе; *3* — полное исчезновение органа вследствие сдвига (запоздание в развитии реактора *R*) в основной индукционной системе, определяющей детерминацию органа *B*.

На схемах показано последовательное развертывание цепи взаимодействий между более дифференцированными частями (*A* — активатор или индуктор) и менее дифференцированными тканями (*R* — реагирующая ткань или реактор), реагирующими при установлении контакта формообразовательными процессами, ведущими к образованию органа *B*. Это именно только с х е м а сложной индукционной системы. В самом деле соотношения в корреляционных системах бывают не только сложнее, но включают, кроме того, и явления последовательного дифференцирования на основе первоначальных количественных различий (градиентов) и, кроме того, содержат всегда элементы последовательного или одновременного взаимодействия,

при котором происходит обмен местами между активатором и индуктором. Это не меняет, однако, сущности описываемых процессов нарушения связей.

Активность индуктора и способность тканей к определенной реакции определяются известной их зрелостью и ограничены во времени. Активность индуктора длится обычно дольше чем реактивность тканей. На схемах процессы возрастных изменений происходят по горизонтальным линиям в направлении стрелок. Периоды активности и реактивности тканей обозначены в виде жирных участков этих линий. Возрастные изменения идут по абсциссе и, следовательно, точки двух линий, лежащие на одной ординате, отмечают единовременные состояния обоих процессов.

Схема показывает развитие сложного органа *B*, детерминированного одним активатором, который дополняется затем еще вторым активатором, определяющим некоторые детали его структуры. Зачаток органа диференцируется на подчиненные части и этот распад (на схеме — ответвления горизонтальных линий) определяется взаимодействием частей, выступающих в роли вторичных индукционных систем. Второй чертеж показывает недоразвитие органа при сдвиге за пределы пороговых уровней, и именно при запоздании развития добавочного активатора и одного из вторичных. Орган вследствие этого частично останавливается в своем развитии на эмбриональной стадии и его расчленение не доходит до конца. Третий чертеж поясняет полное исчезновение органа при таком же сдвиге (запоздании активатора) в основной индукционной системе, определяющей детерминацию органа.

Таким образом, при отсутствии естественного отбора по органу, утратившему значение или, точнее, при отсутствии элиминации особей с нарушениями строения и функций бесполезного органа, происходит непрерывное и притом беспорядочное накопление мутаций, нарушающих строение такого органа. При обычно наблюдающемся огромном преобладании отрицательных мутаций, это накопление может итти с очень большой скоростью. В результате, недоразвитие органа должно неуклонно углубляться и привести к быстрой его редукции или даже к полному его исчезновению. Последнее, однако, задерживается или полностью предотвращается на ранних стадиях онтогенеза, в случае существования коррелятивных связей, имеющих значение для нормального развития других органов. В этих случаях зачаток органа и более или менее значительный его рудимент могут сохраниться на долгое время в цепи формообразовательных процессов зародыша.

Конкретный ход редукции органов находится в полном согласии с изложенными здесь теоретическими представлениями.

Прежде всего редукция органов всегда сопровождается уменьшением размеров органа и упрощением его развития. Это объясняется более или менее ранней остановкой роста и развития (как первым выражением нарушения корреляционных связей на более поздних стадиях онтогенеза). Гистологическая диференцировка также не

доходит до конца. Она останавливается на более или менее эмбриональных стадиях развития. Иногда, кроме того, происходит инволюция, т. е. на поздних стадиях начинается обратное развитие органа (см. далее «Афанизия»). Нередко также запаздывает закладка органа. Гистологическая дифференцировка и рост оказываются замедленными.

Так, например, глаза роющих и пещерных животных прежде всего уменьшаются в размерах. У роющих полевок глаза уменьшены. У слепышей и у крота веки не раскрываются, так что редуцированные глаза прикрыты кожей и не функционируют. У сумчатого крота глаз совсем нет. У роющих змей глаза малы и в сем. Typhlopidae — совсем скрыты под кожей; строение глаза упрощено. У пещерного протея глаза малы и скрыты под кожей (рис. 36). Строение их имеет эмбриональный характер во всех отношениях. В сущности это результат остановки на стадии глазного бокала, причем даже хрусталик не развивается. Известны и многие другие факты редукции глаз у рыб и у других позвоночных. Весь этот материал ясно показывает уменьшение размеров, увеличение изменчивости, замедление и остановку в развитии, как наиболее общие признаки редукции. Недавно изучены последние фазы редукции органа зрения у пещерных креветок. Ясная остановка развития установлена также для редукции наружной ветви на последних ножках тех же креветок (Юзбашьян).

Академик А. Н. Северцов показал, что уменьшение размеров органа бывает результатом уменьшения размеров самой закладки органа. Недоразвитие редуцирующегося органа идет в определенной последовательности — прежде всего выпадают конечные стадии онтогенеза. Последовательность исторического выпадения частей органа при его редукции является обратной последовательностью нормального развития этих частей в онтогенезе. Так, при редукции конечностей раньше всего выпадает закладка дистальных частей (фаланг) и притом тех пальцев (1-го и 5-го), которые нормально закладываются позже других (рис. 161). Дольше всего сохраняются в качестве рудиментов, проксимальные части скелета (бедро, плечо), а из пальцев тот, который нормально развивается раньше других (у рептилий — четвертый палец). И в этой последовательности редукции частей органа явно проявляются, следовательно, черты типичного недоразвития органа.

Все эти факты и в особенности именно беспорядочная изменчивость, как показатель местного распада данной корреляционной системы, совершенно не вяжутся с представлениями ламаркистов. При редукции крыльев у насекомых наблюдается очень большая и также совершенно беспорядочная изменчивость. У бабочек при редукции крыльев почти всегда сохраняются вполне развитые мышцы, хотя они, казалось бы, должны исчезнуть в первую очередь, как утратившие свою активную функцию (т. е. как «неупражняемые»).

С другой стороны, многие мутации дрозофилы, обладающие дефектными или рудиментарными крыльями, имеют также нормальные крыловые мышцы. Очевидно накопление подобных же мутаций обусловило и филогенетическую редукцию крыльев у бескрылых насекомых.

Кроме описанного способа редукции посредством «рудиментации» органа, акад. А. Н. Северцов различает еще редукцию посредством «афанизии», под которой он понимает бесследное исчезновение органа вследствие его обратного развития (инволюции) после, казалось бы, нормальной закладки. Примером ясной афанизии может послужить редукция туловищной мускулатуры у черепах (что у них связано с развитием неподвижного панцыря). Ранние стадии развития этой мускулатуры протекают совершенно нормально, позднее же она совершенно разрушается.

По вопросу о редукции органов мы можем сделать следующие выводы.

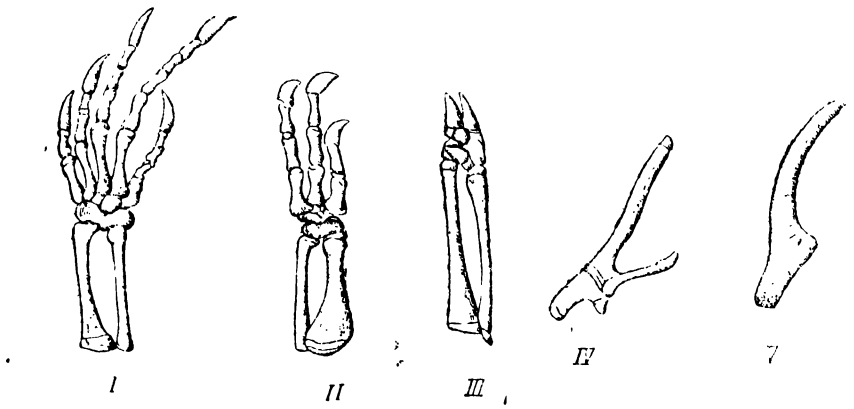


Рис. 161. Рудиментация скелета задних конечностей у змееподобных ящериц.

I — конечность Eumeces schneideri; II — то же Seps tridactylus; III — то же Ophiodes striatus; IV — тазовой пояс и рудимент конечности желтопузика Ophisaurus apus (рудимент бедра и четвертого пальца); V — тазовой пояс веретенницы Anguis fragilis с рудиментом конечности в виде бугорка. По Северцову.

Процесс рудиментации полностью объясняется распадом корреляционных связей данного органа при беспорядочном накоплении мутаций, затрагивающих развитие этого органа. Уже выпадение функции может объяснить некоторое недоразвитие органа, так как последние этапы формообразования нередко обусловлены функцией органа. Однако, нарушение нормальных эргонтических и морфогенетических корреляций вследствие беспорядочного накопления мутаций тем более должно привести к недоразвитию органа и именно к выпадению последних стадий онтогенеза. Сдвиги во времени дифференцировки элементов корреляционной (следовательно, и индукционной) системы, например, запоздание в образовании реагирующего материала, должны привести к недоразвитию, т. е. к уменьшению размеров самой закладки. С другой стороны, уменьшение массы закладки может привести в свою очередь к замедлению и неполноте дифференцировки, как это видно по многим экспериментальным данным.

Сдвиги во времени наступления известных дифференцировок в зависимых морфогенетических системах имеют, очевидно, решающее значение в процессе рудиментации органов. Мы знаем, что большинство мутаций вообще сводится к таким сдвигам и соответственно очень многие филогенетические процессы сопровождаются сдвигами во времени наступления различных дифференцировок (так называемые гетерохронии морфологов). За процессы редукции ответственны главным образом запоздания в мобилизации клеточного материала реагирующей ткани, между тем как активирующая система (индуктор) созревает в нормальное время (так как она является существенной частью другого формообразовательного процесса). Поэтому основная реакция, завершающаяся образованием закладки рудиментарного органа, наступает часто в нормальное время, но оказывается значительно ослабленной и захватывает уменьшенную массу материала (уменьшение величины закладки). Дальнейшая дифференцировка замедляется и упрощается в связи с уменьшением массы, а, следовательно, запаздывают и выпадают и дальнейшие реакции, так что развитие рано или поздно совсем останавливается.

В более редких случаях редукции путем «афанизии» процесс этот идет по внешности несколько иначе. Ранние стадии развития остаются нетронутыми. В этих случаях, закладка органа входит в качестве необходимого звена в одну из корреляционных систем, от которых зависит нормальное развитие других органов, сохранивших жизненно важное значение. Более поздние стадии зависимого развития органа оказываются, однако, дезорганизованными вследствие нарушения нормальных корреляций. В случае мышечной системы, как в приведенном выше примере редукции туловищной мускулатуры у черепах, решающее значение имеет, очевидно, нарушение нормальных связей с нервной системой. Мы знаем, что в некоторых случаях, и, в частности, в случае мышечной системы, функциональные связи с нервной системой имеют большое значение именно на более поздних стадиях развития. Прекращение таких связей неизменно ведет ко вторичной дегенерации. Это касается, однако, не только мышечной системы. Факты такого же рода известны и для органов чувств, и притом не только для чувствующего эпителия, но и для частей вспомогательного аппарата. Известны даже мутации, в которых некоторый дефект развивается, как и при афанизии, путем вторичной дегенерации.

Из этого сопоставления довольно ясно видно, что редукция органов происходит вследствие нарушения сначала эргонтических (прекращение функциональных связей), а затем и морфогенетических корреляций, определяющих нормальное развитие органа. Эти нарушения вызываются беспорядочным (отсутствие отбора по признакам данного органа) накоплением мутаций, выражающихся главным образом в простых сдвигах во времени наступления известных реакций (особенно запоздания развития реагирующей ткани). Во всяком случае редукция не есть результат выпадения каких-либо специальных «генов» данного органа или его «признаков».

Естественный отбор является основным творческим и интегрирующим фактором эволюции; стабилизирующая форма отбора особенно ответственна за создание аппарата индивидуального развития. Прекращение отбора (т. е. прекращение элиминации дефектов) в отношении известного органа, приводит, наоборот, к дезинтеграции, к распаду корреляционных систем, определяющих развитие этого органа, так как в этом случае ничто не противодействует разрушающему влиянию мутационного процесса в отношении бесполезного органа.

6. АТАВИЗМ

Мы видели, что редукция органов определяется беспорядочным накоплением мутаций, из которых каждая связана со сдвигом во времени наступления некоторых реакций. В некоторых случаях редукция оказывается результатом такого сдвига в отношении лишь одной основной корреляционной системы, определяющей закладку данного органа. Большинство внутренних факторов развития редуцированного органа может сохраниться мало измененным. В таком случае можно думать, что при некоторых новых смещениях в скоростях диференцировки могли бы восстановиться и прежние соотношения в корреляционных системах. Это привело бы к частичному возрождению утерянного органа, что мы должны были бы рассматривать как случай атавизма.

Под названием атавизма описывались явления различного порядка. Ч. Дарвин понимал под атавизмом всякое сходство детей не с родителями, а с предками, хотя бы и отдаленными от них бесчисленным рядом поколений и необозримыми пространствами времени. В настоящее время необходимо отсюда полностью исключить обычные случаи восстановления известного признака на протяжении немногих поколений. Мы знаем, что в результате скрещивания гетерозиготных особей по рецессивным признакам постоянно выщепляются гомозиготные особи с полным выражением признака, бывшего у их гетерозиготных предков в скрытом состоянии. Это мы не считаем атавизмом. Кроме того из понятия атавизма, конечно, исключаются случаи систематического повторения в онтогенезе состояний, унаследованных от далеких предков в порядке рекапитуляций.

Следует различать две основные формы атавизма:

1) гибридный атавизм, возникающий при гибридизации разновидностей (подвидов, форм) и видов, и

2) спонтанный атавизм, возникающий без предварительного скрещивания особей разных форм, в результате каких-то, ближе обычно не известных, влияний на процессы индивидуального развития.

Первая форма атавизма представляет явления возврата к предковым формам вследствие восстановления сходного комплекса генов хотя бы только в гетерозиготном состоянии. Таковы явления воз-

врата дикой окраски у гибридов различных домашних рас кроликов, мышей, кошек и т. д. или возникновение поперечных полос на ногах гибридов различных видов лошади и т. п. Сюда же относятся и классические дарвиновские примеры восстановления окраски дикого голубя у гибридов различных пород домашнего голубя. Механизм возникновения этих атавизмов совершенно ясен и не является в настоящее время материалом для дискуссии.

Особого внимания заслуживают, однако, спонтанные атавизмы. Эти атавизмы в большинстве случаев покоятся на мутации. Однако их ни в коем случае не следует представлять себе как результаты обратных мутаций или восстановления «прежних» генов. О возврате к прежнему генотипу, как к пройденному уже этапу исторического развития вообще, не может быть речи ни в одном конкретном случае.

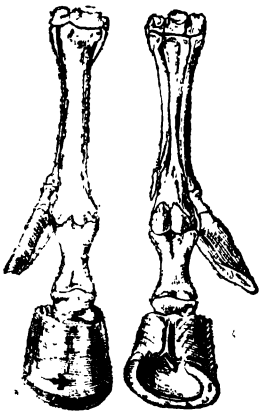


Рис. 162. Атавизм трехпалости у современной лошади. Из Абеля.

Прежде всего следует отметить, что различными авторами описывалось огромное число весьма сомнительных атавизмов. Во многих случаях, когда данный орган вследствие задержки в развитии оказывается упрощенным, он, конечно, до известной степени напоминает менее дифференцированный орган более далекого предка. Было бы крайне неосторожно видеть во всех таких случаях атавизмы.

Однако, в тех случаях, когда известный орган подвергался редукции в процессе эволюции организма, причем его строение упрощалось, а известные структуры исчезали, новое восстановление подобных структур, т. е. внезапное усложнение развития и строения органа, приводящее к установлению сходства с более далеким предком, составляет бесспорно весьма серьезную биологическую проблему. Такие случаи в самом деле весьма редки, но все же иногда наблюдались. Таковы, например, некоторые случаи развития боковых пальцев на ногах у лошади (рис. 162). Иногда при этом получается довольно типичная трехпалость, напоминающая строение ноги ископаемого гиппариона.

Нередко описывалась также «атавистическая регенерация». Обычно здесь дело лишь в упрощении формообразования при регенерации (например, регенерация упрощенных чешуй на хвосте у ящериц), благодаря чему приобретается сходство с более примитивными состояниями. Однако иногда, повидимому, и при регенерации можно говорить о настоящем возврате к состоянию, сходному (конечно никогда не идентичному) с предковым. Так, после обламывания клешни у нашего речного рака (Astacus fluviatilis) регенерирует клешня иной формы, весьма сходная с клешней западноевропейского рака (Astacus leptodactylus), который считается исходной формой для восточных видов.

Явления настоящего атавизма объясняются, конечно, не восстановлением «утраченных» генов, что, очевидно, совершенно невозможно, а частичным восстановлением нарушенных соотношений в корреляционной системе, определяющих развитие данного органа. Сказанное может быть пояснено прилагаемой графической схемой (рис. 163).

Схема показывает утерю органа B, т. е. полную его редукцию в процессе эволюции и возможность атавистической регенерации (или спонтанной мутации), при которой вновь возникает подобная структура B_1. Первый чертеж показывает взаимодействие активатора (A) и реагирующей ткани (R), ведущее у предка к закладке и к развитию органа B. Второй чертеж показывает расстройство индукционной системы, вследствие запоздания в развитии реагирующей ткани, которая приобретает способность реагировать лишь после того, как активатор утратил свою активность. Это расхождение в созревании компонентов корреляционной пары привело к полной редукции, т. е. исчезновению органа B. Третий чертеж показывает возможность атавистической регенерации в случае запоздания в развитии активатора, когда вновь получается совпадение активности индуктора (A) со способностью к реакции, т. е. зрелостью реагирующей ткани (R). Предположение о замедлении процесса развития реагирующей ткани при редукции органа не противоречит фактам. Наоборот, такая задержка как раз весьма характерна для явлений редукции. Точно так же и предположение о замедлении процесса развития активатора при регенерации хорошо согласуется с фактами — мы знаем, что при регенерации процессы гистогенеза регенерата нередко сильно запаздывают по сравнению с процессами простого роста.

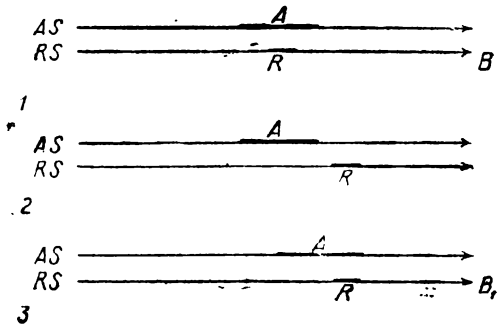


Рис. 163. Атавистическая регенерация при замедлении развития.

Схема, показывающая возможность атавизма в результате мутации или при регенерации. *1* — развитие органа у предка; *AS* — активирующая система, *RS* — реагирующая система, *2* — редукция органа у потомка вследствие запоздания развития реагирующей системы *R*, *3* — атавизм у потомка в результате нового запоздания в развитии активатора (индуктора) *A*.

Таким образом, учет существования корреляционной системы, лежащей в основе процессов индивидуального развития, т. е. учет взаимосвязанности формообразовательных процессов, позволяет нам найти вполне рациональное, материалистическое объяснение как явлениям зародышевого сходства и рекапитуляции, так и процессам редукции органов и функций, потерявших свое значение. Наконец, то же понимание взаимозависимости процессов онтогенеза позволило пролить свет и на довольно трудно объяснимые случаи настоящего атавизма, т. е. спонтанного возврата к давно исчезнувшим состояниям далеких предков.

VIII. ПРОБЛЕМА ВНЕШНИХ И ВНУТРЕННИХ ФАКТОРОВ В РАЗВИТИИ ОРГАНИЗМА

«... должно различать два фактора: природу организма и природу условий».

Ч. Дарвин

1. ИСТОРИЯ ВОПРОСА

В представлениях первых эволюционистов доминирующая роль в процессе эволюции приписывалась внешней среде. Иногда предполагалось прямое влияние климата (Бюффон) или вообще физических факторов среды (Сент-Илер). В других случаях принималось косвенное влияние через изменение потребностей и привычек животного или, во всяком случае (для растений), влияние изменения внешних факторов через изменение в основных физиологических процессах организма (Ламарк). У механоламаркистов последарвиновского периода такие представления приобрели более определенные формы эктогенеза. Согласно взглядам эктогенетиков изменения среды играют действительно руководящую роль в процессе эволюции. Специфика изменений организма определяется в значительной мере факторами среды. Эти изменения адэкватны, т. е. вполне соответствуют требованиям среды.

В теории Ламарка имелась, однако, и другая сторона. Ламарк предполагал, что прогрессивное усложнение организации, т. е. совершенствование организмов происходит независимо от факторов внешней среды в силу некоторого общего закона природы. «Градация» организмов определяется внутренними факторами, заложенными в органической природе. В той или иной форме эти внутренние факторы выплывают и у неоламаркистов, говорящих о законах филогенетического роста (Коп, Эймер) и направленного развития (Гаакер, Эймер, Бойрлен и др.). Внутренние факторы развития имеют решающее значение и у психоламаркистов и у виталистов (включая современных холистов и другие идеалистические направления). Во всех этих случаях предполагается существование ближе непознаваемого фактора, определяющего целесообразно направленное развитие органических форм.

О внутренних факторах эволюции говорят и генетики, поскольку они стоят на позициях неодарвинизма и мутационизма. В этом случае, правда, не предполагается направленное изменение организма в эволюции. Однако каждая мутация представляет нечто новое и это

новое возникает в силу внутренних причин, определяющих мутирование, как автоматически идущий процесс. Роль естественного отбора состоит лишь в аппробации этих новых форм, созданных под влиянием внутренних факторов, т. е. автогенно (см. гл. IV).

Однако, еще в «Происхождении видов» Дарвина было дано совершенно ясное разрешение проблемы внешних и внутренних факторов эволюции. «Все подобные изменения, слабые или более резко выраженные, проявляющиеся у особей, живущих вместе, могут быть рассматриваемы, как неопределенные воздействия условий существования на каждый индивидуальный организм»; ...«природа условий имеет в произведении каждого данного изменения менее значения, чем природа самого организма» (Ч. Дарвин). Таким образом, по Дарвину, источником изменений являются не внешние и не внутренние факторы сами по себе, а их взаимодействие, при котором специфика результата взаимодействия, т. е. характер изменения организма зависит главным образом от индивидуальных особенностей каждой данной особи.

Проблема внешних и внутренних факторов развития не исчерпывается, однако, вопросом об источниках изменчивости (что было уже разобрано в гл. III). Эволюционисты-метафизики последарвиновского периода рассматривали и до сих пор рассматривают естественный отбор, как фактор внешний по отношению к самому организму. Сравнение с решетом, производящим отсев подходящего материала, отнюдь не случайность — оно прекрасно выражает понимание роли естественного отбора как неоламаркистами, так и неодарвинистами, которые не могут уяснить себе творческой роли отбора, и видят в нем лишь внешний фактор, уничтожающий негодные формы (гл. IV, 1). В действительности естественный отбор имеет определенное направление, диктуемое борьбой за существование, т. е. конкретными соотношениями между организмом и внешней средой (включающей не только другие организмы, но и другие особи данного вида) в данном месте и в данное время. Более того, процесс отбора оказывает непосредственное влияние на самую изменчивость и руководит преобразованием каждого отдельного изменения (мутации). Естественный отбор оказывается действительно творческим фактором эволюции (гл. V, 2). И в этом случае, следовательно, руководящую роль играют не внешние факторы сами по себе, а взаимодействие этих внешних факторов с внутренними. Направление естественного отбора определяется взаимодействием организма с факторами внешней среды (через его функциональную деятельность). Этот вопрос был нами уже разобран (в IV и V гл). Однако и он не исчерпывает всей проблемы.

Взаимодействие внешних и внутренних факторов определяет также ход индивидуального развития организма, а через это и осуществление конкретной организации особи. Это последнее далеко не безразлично и для процесса дальнейшей эволюции (см. гл. IV, 2 — значение модификаций). Во взаимодействии внешних и внутренних факторов разрешаются и некоторые законо-

мерности в эволюции организмов различного происхождения, известные как явления дивергенции, конвергенции и параллелизма. Это, в свою очередь, связано с дискуссионным вопросом о значении монофилии и полифилии в эволюции систематических групп организмов. Наконец, поскольку взаимодействие между внутренними и внешними факторами осуществляется через функции организма, возникает большая проблема о характере взаимоотношений между формой и функцией.

Эти вопросы имеют уже свою историю. В явлениях конвергенции пытались видеть доказательство направляющего влияния среды, забывая о том, что в силу наследственных различий разных организмов эта конвергенция никогда не бывает глубокой. В явлениях параллелизмов видели доказательство значения внутренних факторов эволюции, забывая о значении сходства в положении этих организмов во внешней среде. Точно так же и во взаимоотношениях между формой и функцией метафизическая мысль обнаруживает непрерывное шатание между принятием примата формы и примата функции. У Ж. Кювье (как и ранее у Аристотеля) функция определяет строение органа, поскольку орган создан для известных отправлений (с этой телеологической установкой мы познакомились в гл. II). Задача исследователя состоит во вскрытии функционального значения органов. Этим самым якобы объясняется и его строение. У современника Ж. Кювье — Э. Ж. Сент-Илера, наоборот, строение органа определяет его функцию и изменения последней зависят от изменений в строении органа. Задачей исследователя является в этом случае изучение строения органов. Функция органа выясняется вместе с познанием его структуры. Морфологическое сходство объясняется «единством плана». Видоизменения этого плана зависят от изменений в окружающей среде, причем последняя чисто физически меняет строение организма и его органов. При таком взгляде природа в сущности не создает ничего нового, а только преобразует уже существующее. Сравнение различных организмов позволяет выделить общее, сходное, типичное. В результате создается представление об исходном, обобщенном, идеальном «типе», в котором реализованы все органы, все возможности. Освобожденная от изучения функции «чистая» морфология оперирует таким образом с преобразованиями отвлеченных «идеальных» форм. Таким путем возникла идеалистическая морфология, которая достигла особого расцвета в Германии начала прошлого века. Однако, даже с восторжествованием эволюционной теории (благодаря трудам Ч. Дарвина), идеалистическая морфология не исчезла и ее пережитки сохранились, а частью даже возродились в настоящее время.

Все же, в особенности благодаря Э. Геккелю и К. Гегенбауру, к последней четверти прошлого века морфология достигла высшего расцвета в виде филогенетической морфологии.

Роль функции в процессе эволюции была блестяще освещена Ч. Дарвином в его разборе способов перехода организмов из одних

условий существования в другие. Строение органов, т. е. форма рассматривается при этом в связи с функцией в их взаимной обусловленности. Это дало возможность гораздо глубже понять сущность и исторические закономерности преобразования органов и организмов.

В согласии с дарвиновским пониманием роли функции в эволюции стоит разработка А. Дорном принципа смены функции и затем дальнейшая разработка акад. А. Н. Северцовым основных принципов филогенетического преобразования органов. В этих исследованиях филогенетическая морфология поднялась на высшую ступень эволюционной морфологии, ставящей своей задачей разработку морфологических закономерностей эволюции на основе изученной уже конкретной истории организмов.

2. ОРГАНИЗМ И СРЕДА В ИНДИВИДУАЛЬНОМ РАЗВИТИИ

В случае зависимых процессов онтогенеза связь между организмом и факторами внешней среды совершенно ясна. Мы знаем, что, в особенности у растений, формообразовательные процессы нередко меняют свое направление в зависимости от изменений в определенных факторах внешней среды (см. стр. 230). Нередко ясно сказывается и прямое значение функции для дальнейшего развития функциональных структур. Механические ткани у растений иногда усиливаются соответственно увеличению нагрузки. Во всех этих случаях реакции организма имеют благоприятный для него регуляторный характер.

Такие реакции известны и для животных. Так, например, усиление питания до известной степени связано с ускорением роста. Вместе с тем оно иногда приводит и к увеличению окончательных размеров животного. Наоборот, уменьшение питания, связанное с замедлением роста, приводит и к уменьшению окончательных размеров (ясно у многих насекомых). Вместе с тем уменьшение питания приводит обычно и к снижению плодовитости, что является благоприятной реакцией при ограниченности пищевого материала. Интереснее, однако, более специализированные зависимости. Развитие мышей при повышенной температуре приводит к удлинению хвостов и ушей, играющих роль терморегулятора. Развитие молодых саламандр на светлом фоне приводит к увеличению размеров желтых пятен за счет сокращения черных.

В этих фактах зависимого диференцирования свойств организма ясно видно взаимодействие внешних и внутренних факторов развития. Если внешние факторы здесь определяют наступление известной реакции, то специфика последней определяется все же особенностями данного организма. Уже у ближайших родственников пятнистой саламандры, например, у горной саламандры воспитание на светлом фоне не приводит ни к каким результатам. Приведенная реакция свойственна именно одной только пятнистой саламандре и опреде-

ляется специфической организацией этого вида с его нормами реакций.

Обычно, однако, формы взаимодействия между развивающимся организмом и средой значительно сложнее. Изменение отдельной части или признака организма соответственно изменению известного фактора внешней среды может нарушить до некоторой степени гармоническую согласованность частей. Для организмов характерны целостные реакции, а таковые лишь редко могут быть согласованы с постепенным изменением известной части. В процессе эволюции вырабатываются *типичные* реакции, ставящие *весь организм* в новое приспособительное положение. Между типично приспособительными формами образуются разрывы, и переход от одной формы к другой приобретает характер скачка. Это неизбежно связано с иным способом реагирования развивающегося организма на изменение факторов внешней среды. Зависимость развития приобретает более сложный характер вследствие вмешательства внутренних регуляторных процессов.

Устанавливается авторегуляторный тип развития, при котором внешний фактор теряет свое детерминирующее значение. Он выступает в роли фактора, лишь освобождающего известную цепь формообразовательных процессов, протекающих в основном под влиянием внутренних факторов развития. Повышение интенсивности внешнего фактора не оказывает заметного влияния на течение этих процессов, вследствие очевидного наличия регуляторного аппарата, противодействующего этим внешним влияниям. Индивидуальное развитие зависит в своем осуществлении от известного минимума интенсивности внешнего фактора, дающего лишь первый толчок к развертыванию внутреннего механизма типично детерминированного формообразовательного процесса. Нередко при этом данный процесс развертывается в зависимости не от того фактора, который вызвал данное приспособление к жизни, а от совершенно иного, действующего с большей надежностью. Так, например, водные листья развиваются в зависимости от затенения, ксерофитные — от освещения. Существование внутреннего механизма развития даже вполне зависимого процесса видно совершенно ясно по развитию весной световых или теневых листьев некоторых древесных пород в зависимости от условий освещения в прошлом сезоне, когда формировались почки. Механизм развития оказался индуцированным в почке, но развернулся в следующем сезоне независимо от условий весеннего освещения.

В явлениях авторегуляции осуществляется уже освобождение организма в его индивидуальном развитии от ведущей роли факторов внешней среды. Такой тип развития повышает сопротивляемость организма различным неблагоприятным влияниям, делает его более устойчивым по отношению к случайным и кратковременным изменениям в факторах внешней среды. В основе такой эволюции онтогенеза лежит естественный отбор наиболее стойких особей, т. е. элиминация всех неблагоприятных уклонений от нормальной для данного вида организации. Однако наибольшей устойчивости форм

и наибольшей независимости от случайных изменений в факторах среды достигает организм лишь при возможно полной автономизации развития.

В этом случае нормальные формообразовательные реакции, которые в свое время были вызваны к жизни непосредственным взаимодействием организма с внешней средой, осуществляются в силу внутреннего механизма онтогенеза в виде сложной системы морфогенетических корреляций. Если ранее, например, форма листа определялась освещением, низкорослость растения — низкой температурой, а водяные листья — влажностью и затенением, то теперь, при автономном развитии, специфические формы данного вида определяются в своем осуществлении внутренними факторами, заложенными в самом зародыше или проростке. Значение внешних факторов низводится в этом случае до роли необходимых условий нормального развития. Этот процесс автономизации развития, т. е замены внешних факторов внутренними, совершается под руководством естественного отбора, особенно в его стабилизирующей форме. Он состоит в создании сложной корреляционной системы как специфического наследственного механизма индивидуального развития. В этом выражается интегрирующая роль естественного отбора. С автономизацией развития, как сама организация, так и ее приспособление к внешнему определяется внутренними факторами. Можно говорить об историческом процессе включения или инкорпорации внешних факторов внутрь самого организма (см. гл. VII, 2). Развитие животных является всегда в значительной мере автономным.

3. ОРГАНИЗМ И СРЕДА В ПРОЦЕССЕ ЭВОЛЮЦИИ

Дарвиновский принцип естественного отбора основан на сложнейшем неразрывном взаимодействии внешних и внутренних факторов. Организм и среда совместно определяют эволюционный процесс. Первый толчок для преобразования организма дает быть может нередко изменение среды, однако, специфика ответной реакции зависит в значительной мере от организма. Переживание организма в борьбе за существование определяется всегда конкретно установившимися взаимоотношениями между организмом и средой. Изменение среды в известном направлении неизбежно влечет за собой неуклонное (т. е. «направленное» через процесс естественного отбора) изменение организма. Характер этого изменения всегда различен для разных организмов и в этом можно видеть значение унаследованной структуры самого организма. С другой стороны, нужно, однако, помнить, что для несходных организмов среда никогда не может быть одинаковой, так как разные организмы занимают в ней разное положение, т. е. сами относятся к ней по-иному. Поэтому определенное изменение среды, вызывая для разных организмов различное изменение соотношений, оказывает (через естественный отбор) различное влияние на направление эволюционного процесса.

Во всем этом проявляется столь неразрывная связь между организмом и средой, что говорить о детерминирующем значении внутренних (автогенез) и л и внешних (эктогенез) факторов совершенно не приходится. Направление процесса эволюции определяется исключительно взаимодействием внутренних и внешних факторов. Движущим принципом исторического развития организмов является естественный отбор, определяемый борьбой за существование в конкретных соотношениях между организмом и средой (включающей другие организмы, а также и другие особи того же вида). Значение этих соотношений выступает совершенно ясно при рассмотрении с п о с о б о в п е р е х о д а о р г а н и з м о в из одной среды в другую, неизбежно сопровождающегося сменой функций и выработкой новых приспособительных норм.

Вся эта проблема, во всем ее многообразии, была впервые поднята Ч. Дарвином. Каким образом, в самом деле, организм, приспособленный к одним условиям существования, к одной среде, может перейти в иную среду, к другим условиям существования? Этот вопрос не предполагает обязательной миграции организма, так как физические или биотические условия существования любого организма всегда меняются, не только в геологических масштабах времени, но и вообще при наличии колебаний в климате, в процессе непрерывного изменения состава флор и фаун с их биоценозами, с периодическими или направленными миграциями других организмов, с эволюцией этих организмов и с процессами вытеснения одних форм другими.

«Каким образом могло, например, сухопутное хищное животное превратиться в водное, ибо как могло существовать это животное в своем переходном состоянии? Нетрудно было бы показать, что и теперь существуют хищные животные, представляющие все последовательные и близкие переходные ступени между совершенно сухопутными и водными; а так как каждое из них существует, выдерживая борьбу за жизнь, то очевидно, что они хорошо приспособлены к своему месту в природе. Посмотрите на североамериканскую Mustela vison, имеющую перепонки между пальцами и напоминающую выдру своим мехом, короткими ногами и формой хвоста. Летом это животное кормится рыбой, за которой ныряет под воду, а в течение длинной зимы покидает замерзшие воды и охотится, подобно другим хорькам, на мышей и других сухопутных животных». Ч. Дарвин.

Ч. Дарвин приводит целый ряд примеров, показывающих возможность такого перехода из одной среды в другую, перехода, связанного с постепенным возникновением новых приспособлений и органов. В частности, приводятся факты, показывающие постепенное возникновение летательной перепонки (рис. 164, 174) у млекопитающих (см. гл. II, 4). Подчеркивается взаимозависимость между изменением инстинктов и привычек, с одной стороны, и строения органов, с другой. В некоторых случаях отмечается изменение привычек при едва еще уловимых изменениях в строении. «У нас в Англии большая синица (Parus major) порою лазит по ветвям,

почти как поползень, то, подобно сорокопуту, убивает маленьких птиц ударами клюва по голове, и я не раз видел и слышал, как она разбивала семена тиса, ударяя ими по ветвям, как поползень». Дарвин указывает также на пример дятлов, переходящих от лазанья по стволам и питания насекомыми, извлекаемыми из коры деревьев, к хождению по земле и к питанию насекомыми на-лету или даже к питанию плодами: «В Северной Америке встречаются дятлы, питающиеся, главным образом, плодами, и другие, с удлиненными крыльями, ловящие насекомых на-лету. На равнинах Ла-Платы, где почти нет деревьев, встречается дятел (Colaptes campestris), у которого два пальца обращены вперед и два назад, язык длинный и приостренный, хвостовые перья заострены и достаточно жестки, чтобы поддерживать птицу в вертикальном положении на шесте, но не так жестки, как у типичного дятла, и сильный, прямой клюв. Однако, клюв, хотя и не так прям и не так крепок, как у типичного дятла, все же достаточно крепок, чтобы долбить дерево. Таким образом, этот Colaptes во всех существенных частях своего строения— настоящий дятел. Даже в таких мелочных особенностях, каковы окраска, резкий тон голоса и волнообразный полет, ясно обнаруживается его тесное кровное родство с нашим обыкновенным дятлом; и, однако, я могу засвидетельствовать, не только на основании собственных наблюдений, но и на основании наблюдений всегда точного Азары, что в некоторых обширных областях эта птица не лазит по деревьям и строит свои гнезда в норах по берегам рек. Наоборот, в других областях этот же самый дятел, по свидетельству м-ра Хэдсона, посещает деревья и выдалбливает дупло для своего гнезда в их стволах». Ч. Дарвин.



Рис. 164. Кожные складки на руках (и по бокам тела) у обезьяны чортова саки (Pithecia satanas) как зачаточный орган планирования. Из Гааке.

«У оляпки самый проницательный наблюдатель, исследуя мертвую птицу, не заподозрил бы подводных привычек, а между тем эта птица, которая близка к семейству дроздов, добывает себе пищу, ныряя, пользуясь своими крыльями под водой и цепляясь ногами за камни». Ч. Дарвин.

«Есть горные гуси, обладающие перепончатыми лапами, но только изредка приближающиеся к воде.

Перепончатые лапы горного гуся, можно сказать, сделались почти рудиментарными по своей функции, но не по строению. У фрегата глубоко вырезанные перепонки между пальцами указывают, что и строение начало изменяться». Ч. Дарвин.

Однако обычно изменения привычек и изменение строения идут параллельно. Глубокое изменение строения и функций органа облегчается его малой специализацией, когда один орган может выполнять несколько разных функций. В этом случае смена функций органов облегчает организму переход из одной среды в другую. Такой переход непосредственно связан лишь с изменениями в некоторых органах. Изменение строения конечностей позволяет организму перейти от хождения по земле к лазанию по деревьям, или, наоборот, позволяет перейти от хождения к плаванью в воде. Изменение в строении клюва или зубов позволяет изменить род питания и т. п. Акад. А. Н. Северцов называет такие органы, непосредственно связанные с факторами внешней среды, эктосоматическими. Изменение взаимоотношений между организмом и внешней средой раньше сказывается в изменении функций и строения эктосоматических органов и именно тех из них, которые наиболее непосредственно захватываются этим изменением — способом передвижения, родом пищи, способом ее добывания, местом и образом жизни. Такими органами являются конечности позвоночных с их мускулатурой, челюсти, кожные покровы с периферической сетью кровеносных сосудов и нервов, органы чувств, но также и весь кишечник, поскольку его функции и строение находятся в непосредственной зависимости от рода пищи. Однако мы знаем, что такие изменения в отдельных эктосоматических органах не могут оставаться изолированными. Они всегда влекут за собой изменения в функционально с ними связанных других органах, непосредственно с факторами внешней среды быть может и не сталкивающихся. А. Н. Северцов назвал такие органы эндосоматическими. В процессе приспособления организма к иной среде отдельные эктосоматические органы играют быть может и ведущую роль, но в конце концов изменения касаются всех органов, всей организации в целом. Вся организация в целом приспособляется к определенному комплексу внешних условий, характеризующих новое положение организма в определенной экологической нише. Дело при этом не только в согласовании изменений всех органов между собой, но и в их изменении соответственно всему комплексу внешних факторов, характерных для нового положения организма. Эти изменения должны быть координированы (см. гл. VI, 7), как между собой (топографические и динамические координации), так и с факторами внешней среды (биологические координации). Чем более ограничены условия среды, тем более специальный характер имеют приспособления организма, тем теснее они связывают организм с данной средой, тем труднее для него становится переход в иную среду. Любое приспособление ограничивает возможность эволюции лишь известными направлениями. Узкое приспособление — специализация вносит в этом смысле наибольшие

ограничения. Примеры, приведенные Ч. Дарвином, показывают, однако, что нередко и значительная специализация (как у дятлов) все же не закрывает еще возможности эволюции в новом направлении. Такой переход определяется возможностью смены функций отдельными органами. Условия этой возможности были также впервые проанализированы Ч. Дарвином.

4. ПРИНЦИП СМЕНЫ ФУНКЦИЙ

«Орган, построенный первоначально для одной функции, а именно для поддержания плавающего тела, может быть приспособлен для совершенно иной функции, именно для дыхания».

Ч. Дарвин

Ч. Дарвин ссылается на примеры органов, выполняющих у низших животных одновременно совершенно различные функции. «В таких случаях естественный отбор, если бы это было выгодно, мог бы специализировать части или органы, исполнявшие несколько функций, приспособляя их к одной какой-нибудь функции, и таким образом нечувствительными ступенями глубоко изменил бы их строение». Эти соображения Дарвина о значении смены функций были затем разработаны А. Дорном (рис. 165).

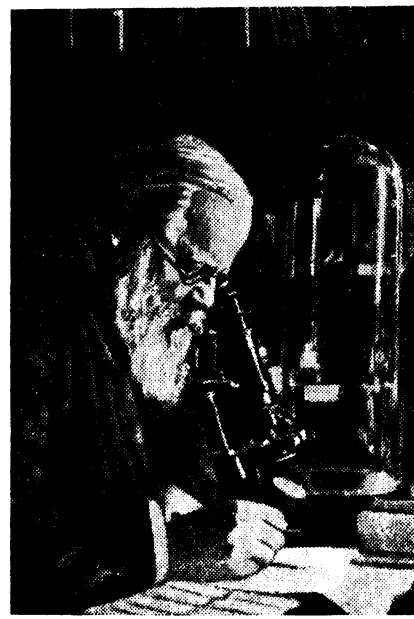


Рис. 165. А. Дорн.

Известный немецкий зоолог, основатель Неаполитанской зоологической станции, разработавший принцип смены функций.

Мы знаем, что основным принципом развития органических форм является принцип дифференциации, основанной на разделении труда. Дифференциация представляет разделение однородного на обособленные части, которые в силу различного положения, различных связей и, следовательно, различных функций приобретают и различное строение. Каждая часть получает главным образом лишь некоторые из прежних функций нерасчлененного целого. Однако почти никогда не приходится говорить об одной только функции известной части. Даже специализированные органы высших животных несут многие функции, хотя при этом более или менее заметно выделяется одна

основная функция. Таким образом, почти каждый орган несет, кроме характерной для него главной функции, еще ряд второстепенных. Этим самым даются широкие возможности преобразования органов, как это было разобрано А. Дорном (принцип смены функций), а в новейшее время акад. А. Н. Северцовым (принципы филогенетических преобразований органов). Соответственно мы в настоящее время различаем некоторые наиболее типичные формы таких изменений органов.

Смена функций. При изменении условий существования главная функция может терять значение, а какая-либо из второстепенных функций может приобрести значение главной. Происходящая таким образом смена функций сопровождается и соответственным изменением строения органа. Так, например, в желудке позвоночного происходит, с одной стороны, химическая переработка пищи с помощью желудочного сока, но, с другой стороны, также и механическая ее обработка. У птиц произошла диференцировка, т. е. разделение на два отдела — в одном из них сохраняется прежняя главная функция (железистый желудок), в другом происходит смена — главной функцией становится механическая обработка пищи (мускульный желудок). Диференцировка конечностей рака также дает примеры такой смены функции (рис. 166). Первоначально главная функция этих конечностей была плавательная, а второстепенные функции — ходильная, хватательная и даже дыхательная. В процессе эволюции головные и передние грудные конечности десятиногих раков стали хватательными и жевательными, задние грудные — ходильными, брюшные, оставшись плавательными, служат и для вынашивания икры и для поддержания тока свежей воды на органах дыхания. Почечные канальцы позвоночных служат не только для выделения, но и для выведения половых продуктов. Эта последняя функция становится главной в части органа, обособляющейся в виде придатка семенника. Конечности млекопитающих служат в основном для хождения по земле, и это их главная функция. Но, кроме того, эти конечности могут служить также для скаканья, лазанья, рытья земли, плавания, хватания, защиты и даже для нападения. Такая мало специализированная конечность очень пластична, т. е. легко может быть изменена в зависимости от условий среды. При измененных условиях местообитания любая из второстепенных функций может стать на место главной (у обезьяны конечность служит в основном для лазанья, у крота — для рытья, у тюленя — для плавания, у копытных — для бега и для защиты, у хищных для бега и для нападения, у человека передняя конечность в основном — орган хватания, а задняя — орган движения). Но даже крыло птицы — весьма специализированный орган летания — может изменить свою функцию, как это видно на примере пингвина, у которого оно преобразовалось в орган плавания (рис. 167).

Много примеров смены функций можно привести, конечно, и для растений, у которых значительно меньшая специализация большинства органов с легкостью допускает такую смену. Можно сослаться

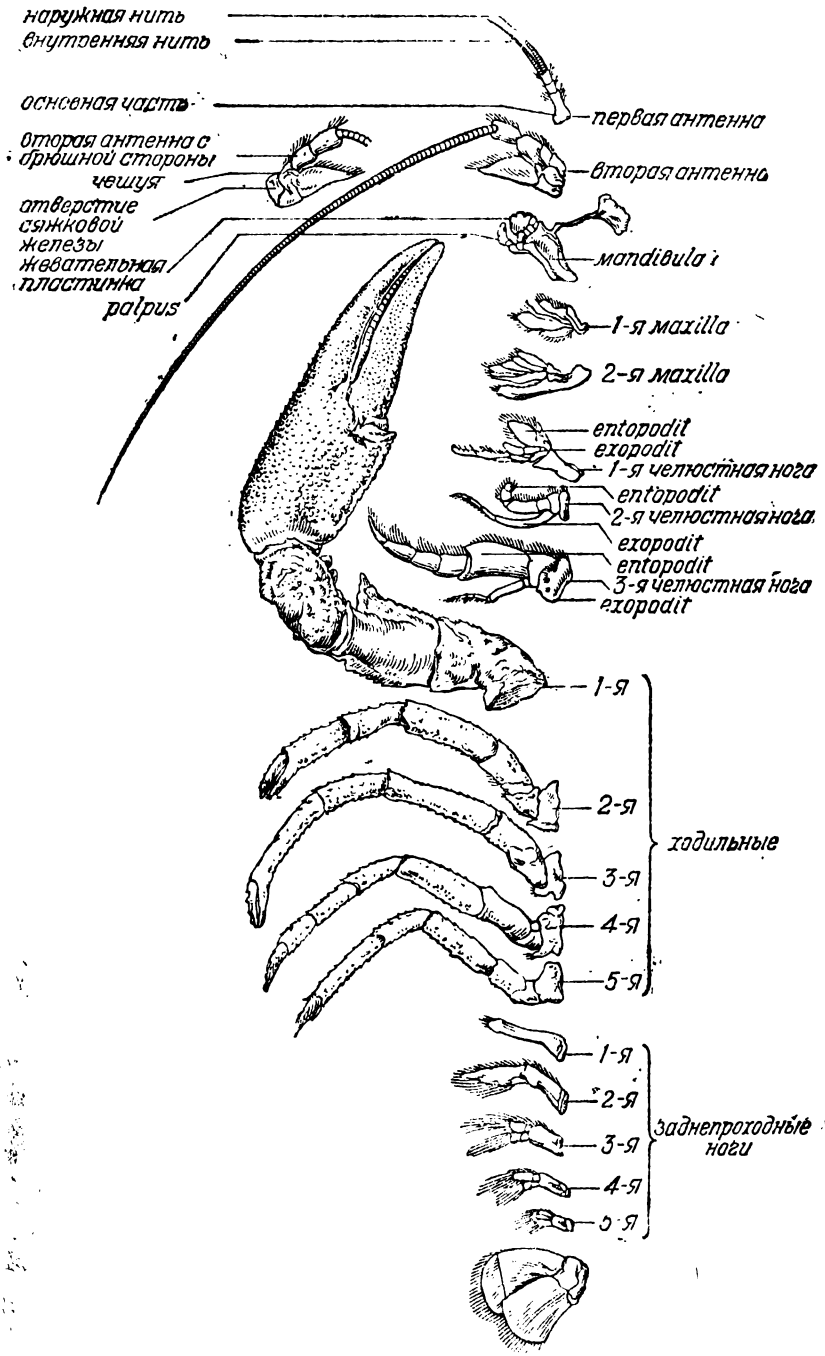


Рис. 166. Диференциация конечностей рака, связанная с разделением и сменой функций.

на образование венчика и плодолистиков из листьев и на образование вторичных листьев — филлодиев и филлокладиев из черешков и стеблей. Последнее оказалось возможным лишь потому, что черешки и зеленые стебли несут в своих поверхностных тканях второстепенную для них функцию ассимиляции углерода. Такую же картину смены функции, с поднятием второстепенной функции на уровень главной, мы имеем в образовании клубней и луковиц у растений, в развитии мясистых ягод и плодов и т. п.

Расширение функций сопровождает нередко прогрессивное развитие, т. е. диференцирование органа, который по мере своего расчленения приобретает некоторые новые функции. Так, например, парные плавники рыб, возникшие как пассивные планирующие органы, вызывающие лишь полезное при известных условиях сопротивление воды (используемое для поддержания тела в воде на известном уровне), с приобретением специальной мускулатуры и прогрессивным расчленением становятся в основном активными рулями глубины, а кроме того, еще и органами, поддерживающими равновесие, органами плавания, а у донных рыб иногда еще и органами опоры и движения по дну водоема.

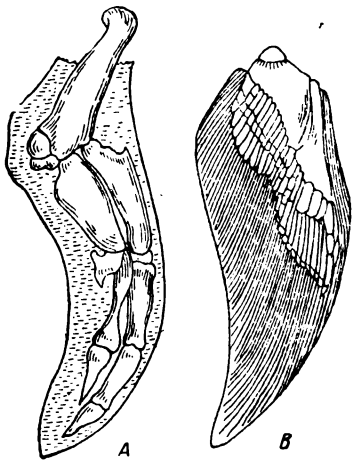


Рис. 167. Крыло пингвина *(A)*, приобревшее общее сходство с плавником *(B)*.

Пример глубокого преобразования весьма специализированного органа.

У растений увеличение поверхности оболочек семян приводит к образованию выростов, получающих новую функцию летучек при распространении семян ветром. У ксерофитных растений ткани стеблей или листьев могут получить добавочное значение резервуаров для запаса воды (кактусы, агавы, алоэ, толстянковые).

Сужение функций (Северцов), или уменьшение числа функций — принцип, противоположный предыдущему. Таковы, например, преобразования конечностей копытных, которые, по мере специализации в направлении более совершенного выполнения основной функции, теряют второстепенные функции. Специализация связана, следовательно, с решительным преобладанием главной функции, а вместе с тем и с утерей пластичности и ограничением возможности дальнейших преобразований (конечность лошади, крыло летучей мыши, ласт кита).

Усиление функций (интенсификация функций Северцова) связано с прогрессивным развитием органа и с увеличением его размеров, с его большей концентрацией (например, прогрессивное развитие конечностей млекопитающих или их головного мозга).

Активизация функций (Северцов) — преобразование пассивных органов в активные. Например, развитие подвижных плавников рыб из мало подвижных кожных складок; развитие подвижного ядовитого зуба у змей, выдвигаемых когтей у кошек, подвижного таза лягушек и т. п.

Иммобилизация частей (Северцов) — преобразование активного органа в пассивный, подвижного — в неподвижный. Сюда относится потеря подвижности верхней челюсти в ряду позвоночных, образование крестца путем срастания позвонков у наземных позвоночных, иммобилизация позвоночника у птиц, образование цевки у птиц и т. п.

Разделение функций (Северцов) сопровождается разделением органа (например, мышцы, части скелета) на самостоятельные отделы. Примером такого разделения может служить распадение беспрерывного непарного плавника рыб на отделы. Такой распад связан с изменением функций отдельных частей — передние отделы (спинные и анальный плавники) становятся рулями, направляющими движение рыбы, задний отдел (хвостовой плавник) — основным двигательным органом.

Фиксация фаз (Северцов). Иногда промежуточная фаза в функции органа фиксируется в качестве постоянного, нормального положения. Так, стопоходящие животные при хождении и особенно при беге приподымаются на пальцах. Через фиксацию этой промежуточной фазы движения устанавливается нормальное пальцехождение копытных.

Процессы дифференциации всего организма или отдельных его органов лежат в основе прогрессивной эволюции, характеризующейся новообразованием органов и признаков. Связанные с ними явления смены функций (в широком смысле) лежат в основе всех процессов преобразования отдельных органов. Необходимо подчеркнуть здесь еще раз совершенно ясную взаимосвязанность процессов расчленения и преобразования функций с процессами расчленения и преобразования строения органов.

В этих процессах развития форма и функция столь неразрывно связаны, что каждый наш привычный термин оказывается односторонним и непригодным для выражения сущности явления. Смена функций является всегда одновременно и сменой формы. Поэтому А. Н. Северцов, которому принадлежит наиболее полный современный анализ морфологических закономерностей эволюции, говорит всегда о морфофизиологических преобразованиях организма.

5. СМЕНА АДАПТИВНЫХ НОРМ

В процессе смены функций перестраиваются отдельные органы. Однако их взаимозависимость неизбежно становится почвой для известных конфликтов между требованиями измененной среды и существующей системой корреляций. Эти противоречия всегда

разрешаются перестройкой всей системы. Без такой перестройки корреляционной системы, т. е. аппарата индивидуального развития, стойкое изменение организации в процессе эволюции совершенно невозможно. Следовательно, в процессе эволюции происходит всегда полное преобразование всего организма, вместе с его наследственной основой и вместе с системой морфогенетических корреляций, как частью этой наследственной основы.

При переходе организма в процессе исторического развития из одной обстановки в другую необходимая перестройка организации обеспечивается лишь при достаточно высоком уровне пластичности данного вида. Возможная скорость этой перестройки определяется, во-первых, видовой его мобильностью, т. е. мутабильностью и объемом мобилизационного резерва (см. гл. III, 2) и, во-вторых, индивидуальной его лабильностью, т. е. шириной его нормы реакций. Большая мобильность дает необходимые предпосылки для возможности быстрого прямого отбора на максимальную приспособленность строения и функций организма в новых условиях, а высокая лабильность процессов индивидуального развития дает необходимые предпосылки для непосредственного приспособления и для возможно быстрого прямого отбора на дальнейшую адаптивность его реакций, т. е. для выработки индивидуальной приспособляемости в новых условиях индивидуального развития. Таким образом, обе формы изменчивости — и мутационная и модификационная — имеют свое значение в процессе эволюции. Однако модификационная изменчивость сама преобразовывается лишь в процессе естественного отбора мутационных изменений, т. е. занимает безусловно подчиненное положение.

Такой постепенный переход организмов от одних условий существования к другим несомненно происходил и происходит в широких размерах, при постепенных климатических, а следовательно и биоценотических изменениях в масштабе геологического времени.

Бывали, однако, периоды значительно более бурной перестройки флор и фаун, и это зависело не столько от скорости геологических и климатических изменений, сколько от следовавших за ними изменений в соотношениях между растительными и животными формами. Сдвиги в составе биоценозов могут приобретать гораздо более бурный характер при вторжении новых форм организмов, и это создает для каждого члена данного биоценоза сразу совершенно новые условия существования. С другой стороны, вынужденное перемещение организма в иной биоценоз (миграция при достижении чрезмерной плотности населения в результате размножения или, наоборот, нехватка пищевого материала вследствие усилившейся конкуренции со стороны других организмов или, наконец, усилившееся истребление врагами) ставит его также в резко измененное положение. Если он находит здесь благоприятные условия питания, то все же условия микроклимата, а также враги и паразиты, здесь могут оказаться совершенно иными. В этих случаях возможная скорость адаптации к новым условиям имеет решающее значение. Между тем переход

целостного организма от одного типа приспособления к другому является по существу скачкообразным процессом.

Возможность такого быстрого перехода облегчается при существовании широко развитой индивидуальной приспособляемости, т. е. при наличии способности к адаптивным модификациям. В этом случае известная множественность адаптивных реакций может привести даже к выработке ряда весьма совершенных приспособительных форм, в виде внутривидового полиморфизма. Если широкая норма реакций вообще облегчает переход организма от одних условий развития к другим, то еще гораздо большее значение имеет широкая зона уже выработанных типичных адаптивных реакций. Мы вводим поэтому понятие адаптивных норм, более узкое, чем понятие нормы реакций, которое, как известно, охватывает все вообще возможные реакции организма при любых возможных условиях развития (включая, следовательно, и неприспособительные морфозы).

Особое значение выработанных в течение предыдущей истории организма адаптивных норм состоит в их типичной целостности, обеспечиваемой процессами индивидуального развития, включающими сложную систему регуляторных механизмов. Именно при этом типе индивидуального развития, который мы обозначили как авторегуляторное развитие, возможно установление нескольких резко ограниченных адаптивных норм (полиморфизм).

В процессе смены среды обитания одна адаптивная норма может быть непосредственно заменена другой, если факторы новой среды уже встречались в истории вида раньше в виде экологических, сезонных или местных уклонений, послуживших уже основанием для выработки соответствующих адаптивных норм.

Прибрежное или болотное растение, иногда заливаемое водой и приобревшее уже способность развивать водные листья (в качестве второстепенной адаптивной нормы), может в любое время перейти к чисто водной жизни. Растение континентального климата, теряющее иногда при засухе свои листья и приобревшее способность в этих случаях ассимилировать при помощи поверхностных тканей стеблей или листовых черешков, может в засушливом районе быстро превратиться в типичного ксерофита, ассимилирующего при помощи стеблей и черешков. В этом случае второстепенная безлистная норма, как приспособление к временной засухе, становится главной нормой, приспособленной к обычной засушливости климата, а прежняя главная норма (с листьями) теряет свое значение (сохраняясь иногда как весенняя форма молодых растеньиц, развивающихся на еще влажной почве, в тени от другой растительности). Из позвоночных животных, амфибии, обладающие водной личиночной формой и наземной — взрослой, могут с легкостью вернуться к постоянной жизни в воде, при условии сохранения своей личиночной адаптивной нормы (неотения). Животные, обладающие сезонными формами, подобно Araschnia levana — prorsa, могут, при изменении климата, превратиться в мономорфную форму с признаками одной, либо другой сезонной формы.

У животных, однако, индивидуальное развитие имеет, как правило, более автономный характер. При автономном развитии, хотя и развивается в основном лишь одна форма (мономорфизм), однако, при развитии широкой способности к адаптивным реакциям в отдельных органах и при существовании сложного механизма корреляций регуляторного характера эта одна форма претворяется в практически бесконечно большое число вполне гармоничных и приспособленных вариантов. Все это возможно, конечно, лишь при регуляционном типе развития, когда приспособительные изменения отдельных органов приобретают согласованный характер.

Организм отличается в этом случае особо значительной гибкостью, создавая на базе отдельных приспособительных реакций и при новых комбинациях факторов каждый раз совершенно новые частные адаптивные нормы.

В историческом процессе смены адаптивных норм можно установить известные закономерности. Можно говорить о выдифференцировке отдельных норм, об их смене, о замене главной нормы второстепенной и, наоборот, о сокращении числа норм и сужении адаптивных реакций (специализация организма).

Сформулированный нами принцип смены адаптивных норм является расширением принципа смены функций, результатом его распространения на организмы в целом, согласно дарвиновскому пониманию переходов от одних форм организации к другим.

В процессе смены адаптивных норм, при переходе организма из одной среды в другую, одни приспособления теряют свое значение, а другие возникают вновь. Некоторые приспособления более общего характера приобретают, однако, длительное значение и, накапливаясь в процессе эволюции, становятся существенной частью самой организации (см. гл. II, 5). Так в процессе приспособления организма к меняющейся внешней среде постепенно создается, как отражение этого исторически внешнего, сама внутренняя организация живых существ.

6. ДИВЕРГЕНЦИЯ, КОНВЕРГЕНЦИЯ И ПАРАЛЛЕЛИЗМ

> «Решительно невероятным является предположение, чтобы потомки двух организмов, первоначально резко между собою различавшихся, могли сблизиться между собой в такой степени, которая привела бы к почти полному тождеству всей их организации».
>
> Ч. Дарвин

Всякое обособление местных, географических или экологических форм, т. е. всякая дифференциация внутри известного вида растений или животных, связана с выработкой некоторых различий между этими формами. Это начальное расхождение форм, образование экотипов, географических рас и подвидов, представляет собою наиболее ясную начальную фазу эволюционного процесса. Наиболь-

нее значение имеет вначале, очевидно, экологическая дифференциация, она-то и легла в основу дарвиновского принципа расхождения признаков: «чем разнообразнее строение, общий склад и привычки потомков какого-нибудь вида, тем легче они будут в состоянии завладеть более многочисленными и более разнообразными местами в экономии природы, а следовательно, тем легче они будут увеличиваться в числе». И далее: «Наиболее резко различающиеся разновидности какого-нибудь вида злаков будут иметь наибольшие шансы на успех и увеличение в числе и вытеснят, таким образом, разно-

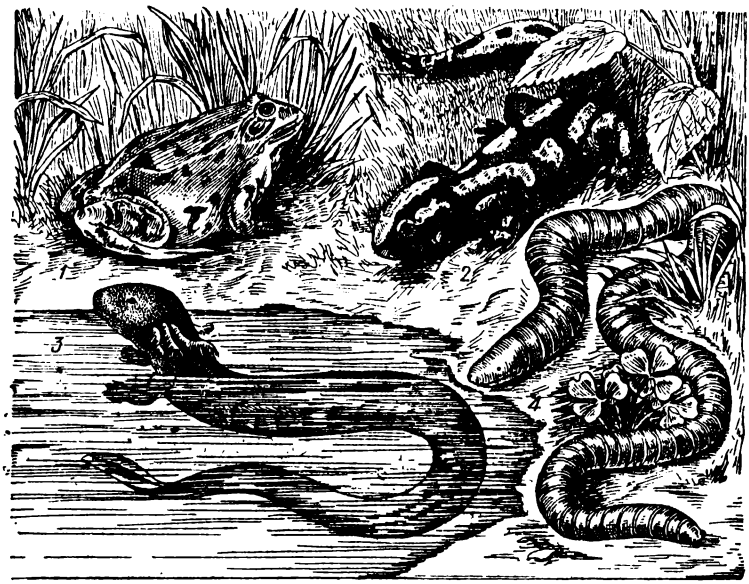


Рис. 168. Экологическая дивергенция амфибий.

1 — зеленая лягушка (Rana esculenta); *2* — огненная саламандра (Salamandra maculosa); *3* — сирена (Siren lacertina); *4* — кольчатая червяга (Ichthyophis annulosa), форма роющая. Из Гааке.

видности менее резко различающиеся, а когда разновидности очень резко отличаются одна от другой, они переходят на степень вида». В результате «наибольшая сумма жизни осуществляется при наибольшем разнообразии строения». Таким образом, процесс расхождения признаков не ограничивается внутривидовой дифференциацией. По мере возрастания расхождения разновидности становятся видами, виды испытывают дальнейшую дифференциацию и преобразовываются в роды, роды становятся семействами и т. д.

Начальная дифференциация, т. е. первое обособление новых форм, есть в с е г д а результат известной дивергенции, связанной с приспособлением к местным экологическим и географическим условиям существования. Дальнейшая эволюция обычно также

оказывается дивергентной, как это видно на огромном материале современных и ископаемых форм, показывающих во всех больших группах животных ясную адаптивную радиацию (рис. 168, 169).

Так, например, класс млекопитающих распался на многочисленные отряды, характеризуемые родом пищи, особенностями местообитания, т. е. экологическими условиями существования (насекомоядные, рукокрылые, хищные, копытные, китообразные, грызуны, приматы...). Каждый из этих отрядов распался на подотряды и семейства, которые в свою очередь характеризуются не только морфологическими признаками, но и экологическими особенностями (формы бегающие, скачущие, лазающие, роющие, плавающие и т. п. (рис.169). Наконец, и внутри любого семейства мы находим роды и виды, различающиеся по образу жизни, по объектам питания и т. п.

Все это указывает на то, что дивергенция форм лежит в основе всего эволюционного процесса. Вместе с тем это показывает, что эволюция вновь обособляющихся форм идет в различных, определенным образом характеризуемых направлениях. В этом выражается объективная направленность эволюционного процесса. Каковы же те факторы, которыми определяется эта направленность? Дивергентный характер эволюции на самых начальных этапах обособления новых форм указывает ясно на среду как на фактор, определяющий направление эволюционного процесса. И дальнейшая дифференциация форм всегда связана с экологическим или географическим обособлением и носит поэтому более или менее ясно выраженный характер приспособления к местным условиям существования. В направленности дивергентной эволюции совершенно ясно сказывается влияние измененной среды на организм. Пока среда предъявляет строго определенные требования и естественный отбор имеет определенно направленный характер (ортоселекция). Роль внешней среды выступает совершенно ясно на всех этапах дивергентной эволюции. Однако не будем недооценивать и значения особенностей самих организмов. Сама возможность дивергенции, т. е. происхождения разных потомков от одних и тех же родителей, указывает на возникновение известных различий в самих организмах. Специфика реакций организма на изменение среды определяется в основном наследственными свойствами самого организма, т. е. его нормой реакций. Наконец, и направляющее действие внешней среды осуществляется через естественный отбор, который, как мы знаем, не может рассматриваться как внешний фактор по отношению к организму. Лишь в том взаимодействии внешних и внутренних факторов, которые Дарвин назвал борьбой за существование, определяется направление естественного отбора и всего процесса эволюции. Следовательно, дивергентная эволюция диктуется не просто разными факторами внешней среды, а различным положением организма в этой среде, т. е. теми или иными условиями, в которые попадают различные потомки одной и той же родоначальной формы.

Длительность дивергентной эволюции находится в зависимости от степени специализации организмов и определяется интенсивностью

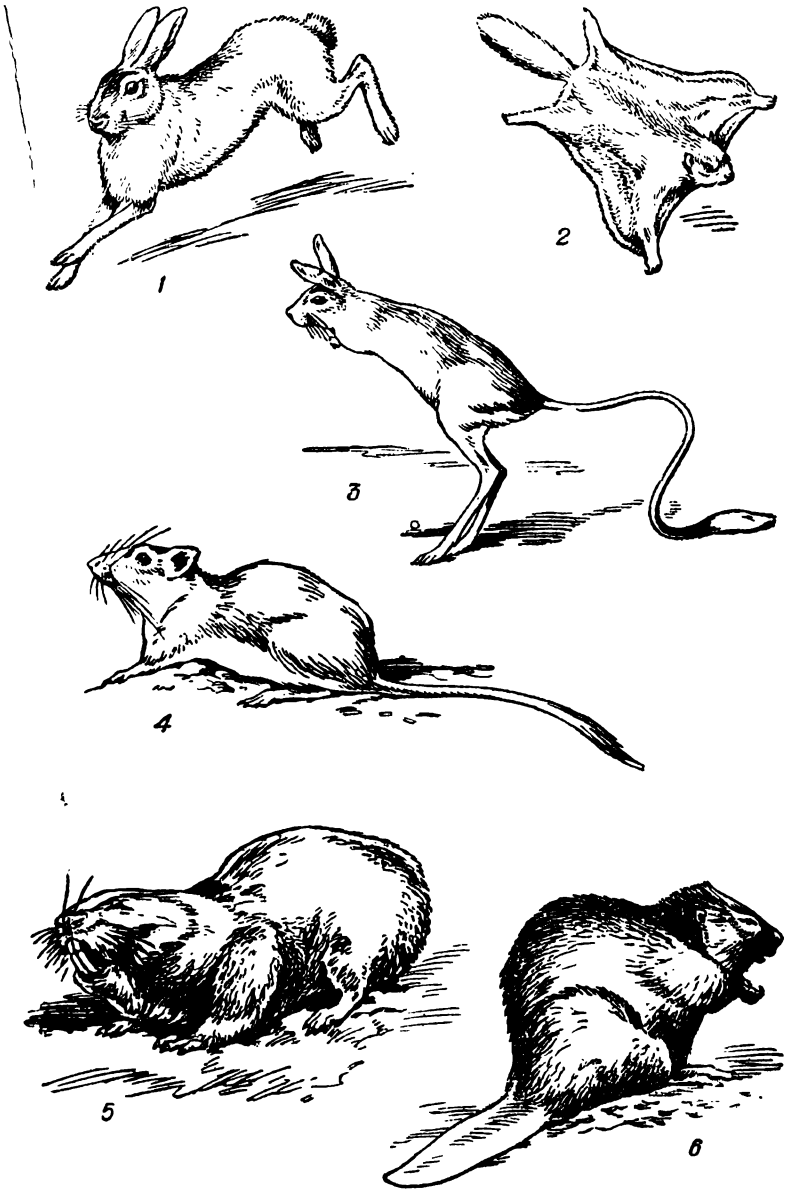


Рис. 169. Экологическая дивергенция грызунов.

1 — заяц-русак (Lepus europaeus); *2* — летяга (Pteromys volans); *3* — тушканчик (Allactaga williamsi); *4* — большая песчанка (Rhombomys opimus); *5* — слепец (Spalax microphtalmus); *6* — бобр (Castor fiber).

межгруппового соревнования. Малоспециализированные, примитивные формы могут очень длительно расходиться, пока не выйдут из области активной конкуренции друг с другом. Ведь дивергенция означает распределение ролей: «преимущества, доставляемые обитателям данной страны разнообразием их строения, в сущности, те же, которые доставляются индивидуальному организму физиологическим разделением труда между различными его органами» (Ч. Дарвин). Поэтому, чем дальше идет специализация, тем тоньше становится это распределение ролей. Чем более специализирован организм, т. е. чем уже ограничены условия его существования определенными требованиями, тем дальше должна итти специализация. При возрастающей конкуренции переживают лишь те виды, которые достигают максимальной специализации и максимального разграничения потребностей с другими формами. Именно это приводит к отмеченному Дарвином закону «что наибольшая сумма жизни осуществляется при наибольшем разнообразии строения».

Эта диференциация имеет, однако, свои пределы, которые также были вскрыты уже Дарвином. По мере возрастания количества форм (видов, разновидностей) число особей каждой формы должно падать. Однако малочисленные формы эволюируют медленнее и гораздо легче полностью истребляются. В процессе эволюции распространенные и обычные формы имеют преимущества большей пластичности (мобильности) и будут постоянно вытеснять более малочисленные и потому менее пластичные популяции (подвиды, виды). Этим самым кладется известный предел и процессу видовой диференциации.

Таким образом и диференциация и специализация имеют для определенного типа организации свои пределы. На каждом уровне эволюции организмов их адаптивная радиация ограничивается известными рамками, и дальнейшая эволюция возможна лишь в иной плоскости, на более высоком, а иногда и на более низком уровне. Это не следует рассматривать как ограничение самого процесса эволюции какими-либо пределами. Дивергенция форм вообще беспредельна. Однако адаптивная радиация известной группы организмов ограничивается уровнем данной организации и достигает своего предела в максимальной специализации представителей данной группы (см. гл. IX, 3).

ПАРАЛЛЕЛИЗМ И КОНВЕРГЕНЦИЯ

Теория Дарвина предполагает, и это логически вытекает из его представлений о борьбе за существование, что эволюция организмов, сопровождающаяся увеличением многообразия органического мира, идет под знаком диференциации и расхождения признаков, т. е. дивергенции форм. Принцип дивергенции составляет одно из важнейших положений дарвинизма. Поэтому антидарвинисты обыкновенно выдвигают противоположный принцип схождения признаков, т. е. конвергенции, а также параллельного развития, как процессов, якобы противоречащих теории Дарвина.

В явлениях конвергенции и параллелизма на самом деле не менее ясно видно значение внешней среды для эволюции, чем в явлениях дивергенции. Как конвергенция, так и параллельное развитие явно определяются жизненным положением организмов в сходной среде. Это давало ламаркистам повод говорить о прямом направляющем влиянии факторов внешней среды. При более близком рассмотрении фактов нетрудно еще раз вскрыть неправильность ламаркистских позиций. Для этого необходимо, однако, строго различать конвергенции и параллелизмы, так как путаница в понятиях ведет здесь к целому ряду недоразумений (рис. 170).

I. Дивергенция означает независимое приобретение родственными организмами различных признаков. При дивергенции сходство объясняется родством, т. е. общностью происхождения, а различия — приспособлением к разной среде.

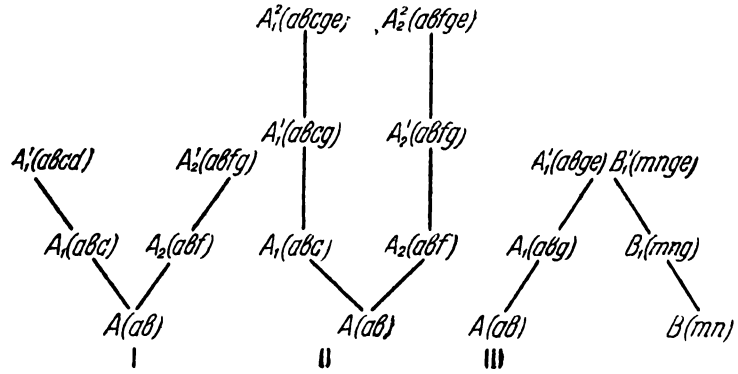


Рис. 170. Схемы, поясняющие ход дивергентной *(I)*, параллельной *(II)* и конвергентной *(III)* эволюции.

Допустим, что потомки организма A, характеризующегося признаками ab, попадают в разные условия, и в результате получают новые признаки — в одних условиях организм A_1, унаследовавший признаки ab, приобретает еще новые приспособительные признаки cd, в других условиях организм A_2, также унаследовавший признаки ab, приобретает иные приспособительные признаки fg. Разошедшиеся формы A_1 и A_2 обладают, с одной стороны, сходными признаками ab, указывающими на общность их происхождения и, с другой стороны, различными признаками cd и fg, указывающими на приспособления к различным условиям среды.

II. Конвергенция означает независимое приобретение неродственными организмами сходных признаков. При конвергенции сходство объясняется приспособлением к сходной среде, а различия — различным происхождением, т. е. отсутствием близкого родства.

Допустим, что потомки различных по происхождению организмов A и B, характеризующихся различными признаками ab и mn, попали

в сходную жизненную обстановку и в результате приспособления к ней приобрели известные черты сходства — признаки *ge*. В результате разные организмы A_1 и B_1 обладают известными (глубокими) отличиями (*ab* и *mn*), указывающими на различное их происхождение и, с другой стороны, сходными признаками *ge*, указывающими на приспособление к сходной обстановке.

III. Параллелизм означает независимое приобретение родственными организмами сходных признаков. При параллельном развитии сходство объясняется частью общностью происхождения, а частью — приспособлением к сходной среде. Различия объясняются начальным расхождением признаков.

Допустим, что потомки организма A, характеризующегося признаками *ab*, разошлись в разную среду и дали начало различным формам A_1 и A_2, связанным тесным родством (что доказывается общностью признаков *ab*). Дальнейшая их эволюция идет, однако, в сходной обстановке и приводит к независимому приобретению обеими формами новых сходных приспособительных признаков *ge*. Новые параллельные формы A_3 и A_4 обладают поэтому глубоко сходными признаками *ab*, указывающими на общность происхождения (от общего предка A) и другими чертами сходства, приобретенными независимо друг от друга в сходной обстановке — *ge*. Различия (*c* и *f*) указывают на временное расхождение исходных форм (или расхождение в известных признаках).

На практике проведение надежной грани между конвергенцией и параллелизмом иногда наталкивается на трудности. В самом деле, где провести грань между родственными и неродственными организмами? Ведь все организмы связаны, в конце концов, узами родства и вопрос здесь стоит лишь о близком или далеком родстве. Попытки условного разграничения различных степеней родства по таксономическим признакам нужно считать неудачными. Поэтому необходимо устанавливать каждый раз природу самого сходства. Если приспособительное сходство развилось совершенно независимо на базе первоначальных различий (аналогия органов), то мы будем говорить о конвергенции. Если же такое же приспособительное сходство развилось хотя и независимо, но на базе сходств, унаследованных от общих предков (в гомологичных органах), то следует говорить о параллелизме. Поясним это несколькими примерами. Сходство в организации птерозавров и птиц частью основано на конвергенции, частью на действительном родстве форм. Однако в данном случае нас интересует сходство в приспособлении к летанию. Сама способность к передвижению в воздухе, послужившая основой для дальнейшего развития сходств, приобретена обеими группами животных совершенно независимо друг от друга. Это доказывается принципиальными различиями в конструкции летательного аппарата птиц и птерозавров (аналогичные органы). Поэтому мы должны говорить в этом случае о конвергенции. С другой стороны, сходство в строении представителей обеих главных групп птерозавров — птеродактилей и рамфоринхов — частью основано на близком родстве, но частью

и на параллельном развитии, так как переход к планированию в воздухе начался еще у общих предков этих групп (их крылья — гомологичны).

Сходство в строении морских черепах — каретты — (Chelone) и кожистой черепахи (Sphargis) — мы должны рассматривать частью как основанное на близком родстве, частью — как конвергентное. Последнее есть результат приспособления к одинаковому образу жизни в море, причем обе формы перешли к водной жизни независимо друг от друга. Здесь, следовательно, мы говорим о конвергенции форм, которые в самом деле находятся в близком родстве. Сходства между тремя ветвями ластоногих — тюленями, сивучами и моржами — поскольку они не объясняются унаследованием от общих предков, а приобретены позднее независимо друг от друга, мы должны обозначить как параллелизмы (рис. 177), так как эти сходства представляют собой результат приспособления к жизни в море. Это приспособление, т. е. развитие дальнейших сходств, началось во всяком случае еще у общих предков всех ластоногих и коснулось именно гомологичных органов. С другой стороны, развитие воздушных мешков у моржа и у самца полосатого тюленя является примером конвергенции, так как эти органы развиваются у них на различной основе — у моржа от пищевода, а у тюленя из трахеи.

Необходимость разграничения сходства, основанного на родстве (гомология органов), такого же сходства, углубленного еще параллельным развитием (гомойология органов) и сходства, основанного на приспособлении совершенно различных органов к одинаковым отправлениям (аналогия органов), можно пояснить следующими соображениями.

Если бы в результате конвергентного развития организмы и отдельные их органы приобретали действительно глубокое сходство строения, то мы утратили бы всякий критерий для разграничения сходства, основанного на родстве, и сходства, обусловленного конвергенцией. Гомология органов была бы неотличима от их аналогии. Отсутствие критерия родственности форм естественно привело бы к ее отрицанию, т. е. привело бы к отрицанию основных достижений дарвинизма. Теоретические построения некоторых антидарвинистов приобретают кажущуюся убедительность лишь благодаря смешению понятий конвергентного и параллельного развития. Параллельное развитие близко родственных форм действительно сопровождается установлением весьма глубоких сходств, нередко с трудом отличимых от сходств, обусловленных унаследованием от общих предков.

Если мы распространим понятие конвергентного сходства и на параллелизмы, то мы значительно увеличим его объем и придадим ему незаслуженно большое значение не только в смысле большой распространенности явления, но и в смысле признания глубины схождения признаков. Вместе с тем мы теряем критерий родства форм. Глубину сходства мы тогда склонны относить исключительно за счет действия среды. Значение исторически сложившейся структуры (и реакций) организма при этом недооценивается.

Если мы, наоборот, будем все независимо приобретенные сходства обозначать как параллелизмы, то мы также теряем критерий родства форм. И в этом случае аналогии и гомойологии органов попадут в одну категорию. Глубина сходства приписывается, однако, теперь родству форм, и в некоторых случаях (конвергенции) значение этого родства переоценивается. В «родственные» организмы легко попадают и такие далекие формы как ихтиозавры и дельфины (палеонтолог Штейнманн).

ПРИМЕРЫ КОНВЕРГЕНЦИИ

При конвергенции сходство определяется приспособлением разных организмов к сходным условиям существования. Естественно, что это сходство ограничивается, как правило, лишь некоторыми эктосоматическими органами, непосредственно связанными с одними и теми же факторами среды. Конвергентное сходство не бывает глубоким и по существу ограничивается обычно немногими органами. Так, например, нередко ссылаются на органы зрения, которые бывают весьма сходными у очень далеких животных (рис. 90). Во многом сходны глаза некоторых кольчецов и моллюсков. Сходны даже сложные глаза членистоногих и мантийные глаза пластинчатожаберных моллюсков. Сходны глаза головоногих моллюсков и высших позвоночных. Это сходство определяется, однако, тем, что основные принципы построения органа зрения в высшей степени ограничены чисто физическими законами преломления света (на это указывал уже Ч. Дарвин). Далее этого общего сходства конвергенция обыкновенно и не идет. Поразительно сходны нефридии ланцетника с их соленоцитами, и нефридии многощетинкового кольчеца Phyllodoce. Сходны наружные жабры многих животных, кожные органы чувств у аннелид и у моллюсков, а также трахеи у пауков и у насекомых. У позвоночных животных конвергентное сходство обнаруживают ласты многих морских рептилий и млекопитающих (особенно у ихтиозавров, плезиозавров и китообразных). На конвергенции основано и сходство между двускладчатыми (билофодонтными) коренными зубами тапиров, ископаемого динотерия и современного зайца, сходство между многобугорчатыми коренными зубами ископаемых мастодонтов и современных крыс или между многоскладчатыми зубами слонов и водосвинки. Большинство примеров конвергентного сходства всегда относится именно к сходству в строении отдельных органов. Это сходство всегда покоится на сходстве в функциях (типичная аналогия органов).

Гораздо реже наблюдается, что конвергенция захватывает организацию животного несколько шире, простираясь на ряд органов. Чаще всего она касается внешней формы тела, органов движения и некоторых других «эктосоматических» органов (рис. 171—174).

Конвергентное сходство имеется между пухоедами и вшами (Mallophaga и Pediculidae), которые сходны по внешности, по строению кишечника и по образу жизни. Ручейники (Trichoptera) напо-

минают сетчатокрылых и сходны с некоторыми бабочками (Micropterux). Мантиспы и частью верблюдки, из сетчатокрылых, напоминают прямокрылых богомолов.

Из позвоночных имеется общее сходство между хамелеоном и агамой Lyriocephalus (рис. 172), между сельдевой акулой (Lamna), ихтиозавром и дельфином (рис. 173). Общая торпедообразная форма тела, расположение и форма плавников, придают этим животным действительно большое внешнее сходство. Однако мы подчеркиваем, что это сходство является исключительно внешним. По своей организации акула остается типичной рыбой,

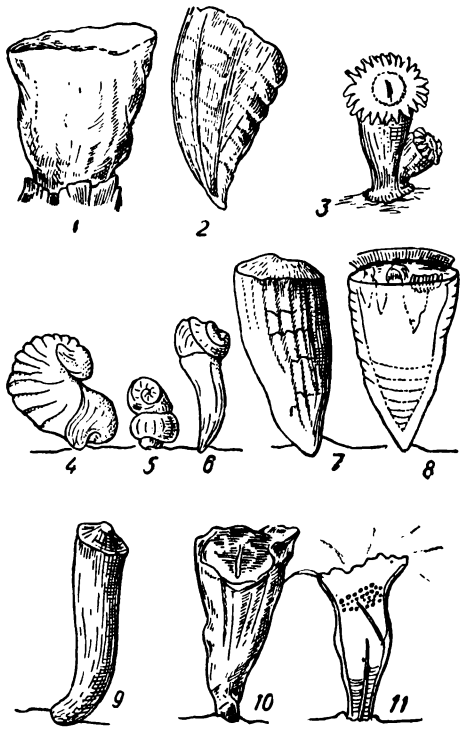


Рис. 171. Воронковидная форма различных сидячих животных как пример общей конвергенции форм, связанной со сходными условиями прикрепленной жизни. Из Зернова.

1 — роговая губка Euspongia; *2* — силурийский коралл Streptelasma; *3* — современный коралл Caryophyllia; *4*, *5*, *6* — двустворчатые моллюски Diceras, Requienia и Caprinula; *7*, *8* — наружный и внутренний вид двустворчатого мелового моллюска Hippurites; *9* — третичный усоногий рак Pyrgoma: *10*, *11* — наружный и внутренний вид пермской брахиоподы Richthofenia.

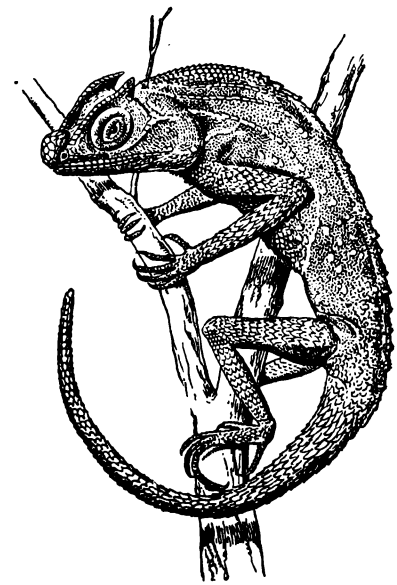


Рис. 172. Лазающая агама Lyriocephaus scutatus о-ва Цейлона.

Общее сходство с хамелеоном (рис. 104) основано на конвергенции.

ихтиозавр — рептилией, а дельфин обладает всеми особенностями организации млекопитающего.

Во многих отношениях сходны между собою летающие ящеры (птерозавры) и птицы. Они сходны не только по внешности, т. е. по общей форме короткого тела с длинной шеей и положению округ-

лой головы с клювом, но и по многим более глубоким признакам: зарастанию швов на черепе, величине глазниц и величине черепной полости. Пневматизация, т. е. развитие воздушных полостей в некоторых костях скелета, развитие киля на грудине, увеличение числа крестцовых позвонков, строение плечевого пояса (форма и расположение лопатки), редукция малой берцовой кости и удлинение большой и многие другие черты дополняют это сходство птерозавров с птицами. Не все эти сходства основаны, однако, на конвергенции; некоторые основаны на действительно близком родстве этих форм. Конвергентные сходства приобретены лишь в связи с независимым приспособлением обеих форм к летанию. Это касается как раз внешности в широком смысле этого слова, т. е. не только общей формы тела, но и облегчения его веса (пневматизация костей), увеличения опоры для крыльев (плечевой пояс и грудина) и для задних конечностей, которые одни лишь поддерживают тело во время хождения (сложный крестец). На конвергенции основано, повидимому, и сходство между различными бескилевыми птицами, которое определяется переходом к бегу как единственному способу передвижения. Конвергенцией определяется общее сходство между «голенастыми» болотными птицами (журавли и цапли). На конвергенции основано сходство между европейским кротом (Talpa) и другими кротообразными формами (золотой крот Chrysochloris, сумчатый крот Notoryctes, частью и роющие грызуны — гофферы и цокори). Совершенно независимое друг от друга приспособление к сходному образу жизни привело у сумчатых и у плацентных млекопитающих к образованию многих форм приспособления, сходство которых покоится главным образом на конвергенции. Само собой разумеется, что родство этих форм, как млекопитающих, углубляет здесь это сходство и допол-

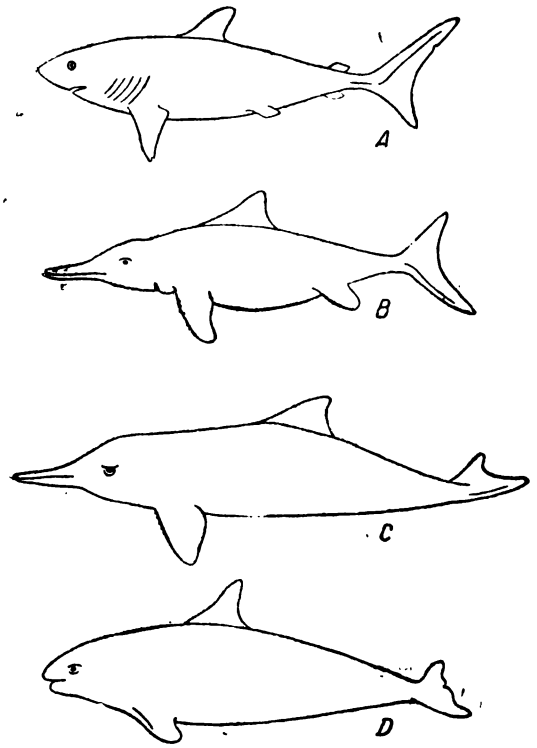


Рис. 173. Акула *(A)* (Lamna), ихтиозавр *(B)* и дельфины *(C* и *D)* как пример конвергенции общей формы тела и плавников у быстро плавающих животных.

няет некоторыми параллелизмами. Кроме только что упомянутых кротов можно еще сослаться на сходство опоссумов (Didelphys) и язвиц (Perameles) с крысами и мышами, сходство водяного опоссума (Chironectes) с выдрой (Lutra), сумчатого летуна (Petaurus) с белкой-летягой (Pteromys) (рис. 174). Точно так же сумчатый мурашеед (Myrmecobius) напоминает настоящих муравьедов (Myr-

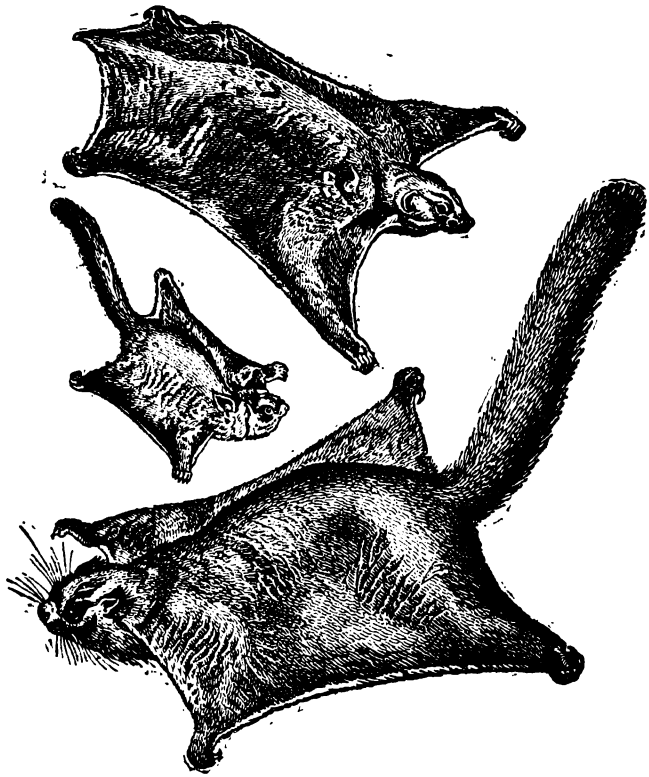


Рис. 174. Планирующие млекопитающие как пример конвергенции, связанной со сходным способом передвижения лазающего животного.

Наверху — шерстокрыл Galeopithecus; посредине сумчатый летун Petaurus; внизу — летающая белка Pteromys.

mecophaga), сумчатый волк (Thylacinus) — настоящего хищника, а сумчатый тушканчик (Antechinomys) похож на настоящих тушканчиков-грызунов.

Во всех этих случаях сходство определяется приспособлением к сходным условиям существования, т. е. эволюция этих форм получила известное направление, диктуемое положением организма в окружающей его среде. Ясно выступает, однако, и значение внутренних факторов, т. е. роль самого организма в процессе эволюции. Кон-

вергентное сходство никогда не бывает глубоким и именно в этом ясно сказывается значение исторически сложившейся организации.

Вся организация в целом никогда не конвергирует. Схождение признаков касается в основном лишь тех органов, которые непосредственно связаны с данными (т. е. сходными) факторами внешней среды, т. е. лишь части эктосоматических органов. Во всей остальной организации обычно не только остаются изначальные ее различия, но они могут еще и усиливаться благодаря продолжающейся в общем дивергентной эволюции.

Во всяком случае, никогда не может быть и речи о конвергентном развитии всей организации двух разных животных, и поэтому сходство, достигаемое в результате этой конвергенции, никогда не может быть таким глубоким, как сходство двух близко родственных организмов.

ПРИМЕРЫ ПАРАЛЛЕЛИЗМА

Параллельно развивались, повидимому, многие гистологические структуры у близко родственных животных. Возможно, что костная ткань развивалась независимо и параллельно у различных низших позвоночных, на общей основе волокнистых соединительнотканных скелетных образований. Независимо развивалась циклоидная форма чешуи у различных рыб с костным скелетом (у костных ганоидов, у костных рыб, у двудышащих и у кистеперых). Точно так же развивалась сложно-складчатая структура зуба у высших кистеперых рыб, с одной стороны, и у высших стегоцефалов — с другой стороны (рис. 175). Это происходило на основе унаследованной ими от примитивных кистеперых рыб простой радиальной складчатости основания зуба. Параллельно образовались цельные позвонки у различных рыб и у древнейших амфибий (стегоцефалов) на основе отдельных элементов осевого скелета, развивавшихся на хорде и унаследованных от общих предков этих форм. Сходно шла также редукция кожного панцыря у различных стегоцефалов. Параллельно шло образование височных ям и дуг черепа у различных амфибий и рептилий. Редукция панцыря вела в этих случаях к облегчению веса и увеличению подвижности животного на суше.

В некоторых случаях параллелизмы охватывают целые системы органов или значительную часть всей организации (чего не бывает при конвергенции). Так, например, во многом параллельно развивались двудышащие рыбы и амфибии. В особенности значительны параллелизмы в строении сердца и кровеносной системы. Эти сходства развились независимо в обеих группах, но несомненно на общей основе. Их развитие обусловлено прогрессивным усилением значения легочного дыхания, унаследованного как двудышащими, так и амфибиями от их общих предков — древнейших кистеперых рыб. Кроме параллелизмов обе группы связываются и сходствами, основанными на родстве — положение ноздрей, строение центральной

нервной системы и мочеполового аппарата. С другой стороны, однако, имеются и признаки конвергентные; таково укрепление челюстей на осевом черепе (автостилия) развившееся у двудышащих рыб и у амфибий совершенно независимо друг от друга. Наконец, нельзя не отметить, что несмотря на эти значительные сходства, обе группы развивались в общем все же дивергентно. Наиболее резко выражена дивергенция в развитии зубной системы, хрящевого черепа, костей крыши черепа, а также в развитии позвоночника, конечностей, их поясов и многих других органов. Все это показывает нам, что в конкретной эволюции целых организмов явления дивергенции

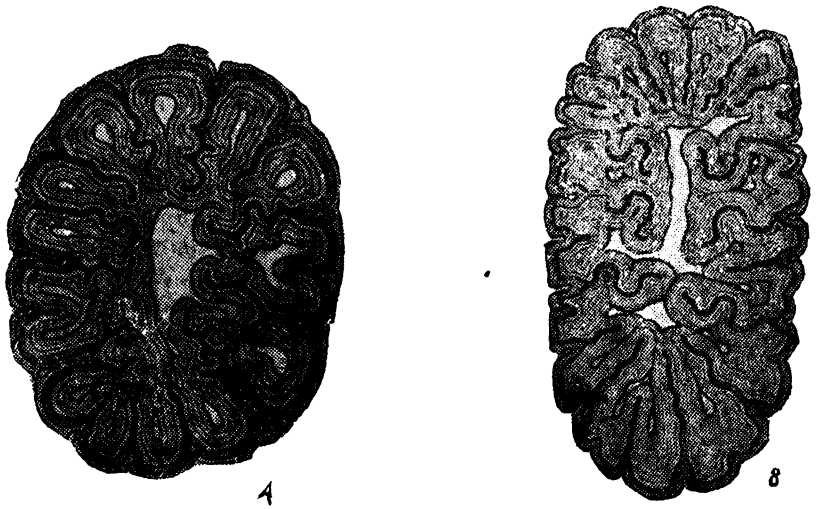


Рис. 175. Параллелизм в развитии складчатых зубов у кистеперых рыб и у стегоцефалов.

A — поперечный шлиф через зуб кистеперой рыбы Polyplocodus; *B* — то же у стегоцефала Benthosuchus (по Быстрову).

могут сложным образом переплетаться с параллельным развитием различных органов, а в равной мере сопровождаться и конвергенцией в развитии других органов и структур.

Чем ближе родственные связи между организмами, тем чаще явления параллельного развития захватывают весьма значительные части всей организации. Палеонтологические данные указывают на длительное параллельное развитие большинства родственных форм. Целые группы близких организмов развиваются как бы пучками параллельных путей в течение долгих геологических периодов. Как на пример такого параллельного развития можно сослаться на историю хоботных (по монографии Осборна). При этом близко родственные организмы развиваются столь сходно, что во многих случаях являются вполне законные сомнения насчет происхождения тех или иных частных сходств путем наследования от общего предка

или лишь путем параллельного развития на некоторой общей основе. При очень близких степенях родства и сами параллелизмы в развитии весьма сходных и, конечно, гомологичных частей становятся столь глубокими, что вполне имитируют изначальное сходство этих частей у исходных форм.

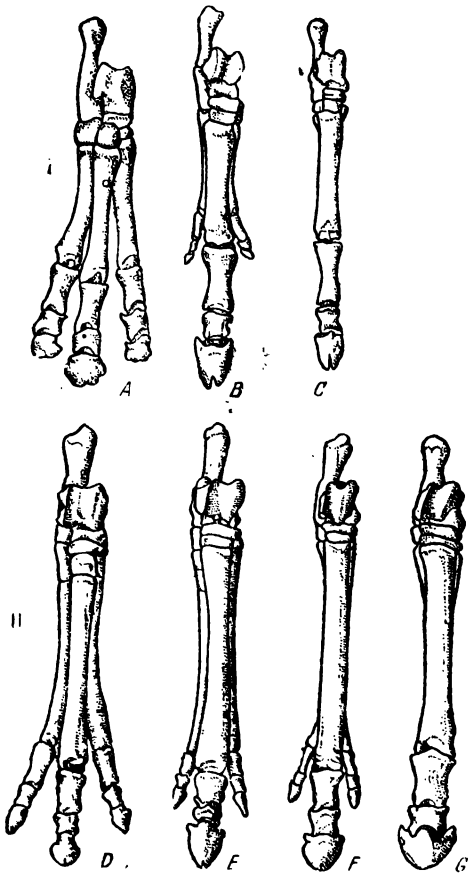


Рис. 176. Переход от трехпалой конечности к однопалой в рядах Litopterna и Equidae.

I. A – Macrauchenia; *B* — Diadiaphorus; *C* — Thoatherium. Параллелизм с историей лошади *II.* *D* — Eohippus; *E* — Miohippus; *F* — Hipohippus; *G* — Equus.

Параллельное развитие, как и конвергенция, определяется требованиями сходного положения организма во внешней среде. Разные организмы реагируют на известные факторы среды (через процесс отбора) до известной степени сходными изменениями. Однако вполне естественно, что сходство реакций определяется при данных условиях среды также и сходством унаследованного строения самих организмов. Поэтому, чем ближе эти организмы друг к другу, тем более сходны будут и их реакции на одинаковое изменение среды. Только очень близко родственные организмы могут ответить на изменение жизненной обстановки вполне сходными, т. е. параллельными, изменениями всего своего строения (рис. 176).

В явлениях параллельного развития выражается, следовательно, особенно ясно значение как внешних, так и внутренних факторов в определении направления эволюционного процесса.

Вместе с тем, широкая распространенность параллелизмов, в принятом здесь понимании, не только не противоречит дарвиновской теории, кладущей в основу процесса эволюции явления дивергенции, но, наоборот, дает еще более определенные указания на значение различных форм борьбы за существование.

Первоначальное расхождение признаков означает, по Дарвину, ослабление борьбы за существование, именно ослабление активной конкуренции в особенности между наиболее уклоняющимися фор-

мами. Мы уже отмечали, что для более специализированных организмов иногда уже самое незначительное расхождение в отдельных признаках (например, в окраске или в пище) ведет к полному разделению жизненной территории или средств питания, т. е. к полному устранению конкуренции. В этом случае новые экологические (или географические) формы продолжают жить рядом в том же климате и почти в той же общей обстановке, борясь нередко почти с теми же врагами и опасностями. Естественно, что такие формы продолжают эволюировать в сходных направлениях. Такова, например, эволюция бесхвостых амфибий. После сформирования этой группы, характеризующейся своеобразным способом передвижения скачками, она широко расселилась по более влажным лесам, лугам и болотам, образовала много местных форм, как географических, так и экологических. В общем, все представители группы сохраняли сходный образ жизни и, при переходе к более быстрым движениям скачками, естественно развивались во многом параллельно. То же

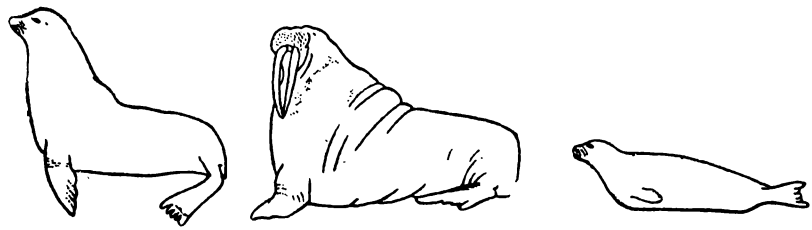


Рис. 177. Котик, морж, тюлень.

Их сходство есть в значительной мере результат параллельной эволюции трех ветвей ластоногих.

самое касается ящериц и в особенности змей с их огромным разнообразием весьма сходных форм. Большая группа чаек и крачек, несмотря на множество различных форм, всегда связана с водой по роду своего питания и, несмотря на некоторую начальную дивергенцию, в дальнейшем развивается во многом параллельными путями. Рукокрылые, обособившись от насекомоядных, хотя частью и перешли на иное питание (растительное), но в общем все ведут весьма сходный образ жизни и развиваются в сходных направлениях, т. е. параллельно. Ластоногие также связаны между собой сходным образом жизни и также развиваются во многом параллельно (рис. 177). Хорошим примером параллелизма в эволюции может служить эволюция хомяков (Cricetidae) и мышей (Muridae). Эти грызуны развиваются параллельно уже с эоцена и дают начало параллельной адаптивной радиации производных форм. Образ их жизни и способ питания семенами растений в общем весьма сходны.

В явлениях параллельного развития довольно ярко выражается закономерная направленность эволюции целых групп организмов. Если мы видим такую параллельную направленность эволюции, то это объясняется, с одной стороны, близким родством организмов, обладающих сходной наследственной основой и, следовательно,

сходными нормами реакций и, с другой стороны, сходным их положением во внешней среде. Только теория естественного отбора Ч. Дарвина, исходящая из наличия взаимодействия внешних и внутренних факторов на всех этапах и при всех условиях возникновения и отбора изменений в процессе эволюции, объясняет нам не только начальную дивергенцию форм, но и дальнейшую их адаптивную радиацию в различные экологические ниши, а, в особенности, также и нередко наблюдаемые довольно глубокие параллелизмы форм, развивающихся в сходной обстановке. Мы видим лишний раз, с полной убедительностью, что направление эволюции определяется не средой и не организмом, взятыми в отдельности, а теми конкретными взаимозависимостями, которые устанавливаются между организмом и средой и которые выражаются определенными формами борьбы за существование и разрешаются в процессе естественного отбора наиболее приспособленных особей.

МОНОФИЛИЯ И ПОЛИФИЛИЯ

Если бы конвергенция была весьма распространенным явлением, как это нередко утверждают антидарвинисты, то в геологической истории земли наблюдалось бы не увеличение многообразия органических форм, а, наоборот, его уменьшение. Между тем, систематики любят доказывать, что большинство групп животного царства имеет полифилетическое происхождение, т. е. ведет свое начало от многих корней. В этом случае принимают именно конвергенцию как господствующий процесс в эволюции органических форм. Конечно, во многих случаях систематические единицы действительно оказывались имеющими гетерогенный состав, т. е. оказывались полифилетическими. В этих случаях исследователи признавали, что это не были естественные группы организмов, а лишь искусственные подразделения, состав которых должен быть пересмотрен при выработке естественной, т. е. филогенетической классификации. Так это и происходило в истории разработки классификации организмов. Вспомним недавние еще отряды «хищных», «голенастых», «плавающих», «летающих» и тому подобных птиц. Уже самые названия показывают объединение в одной единице различных животных по одному лишь признаку — по образу жизни. В самом деле, это были искусственные группы — «хищные» объединяли современных соколиных с совами, «голенастые» объединяли аистовых с журавлями и т. п. Повидимому, и бескилевые птицы представляют гетерогенную группу бегающих птиц различного происхождения. В таком случае надо этих птиц перераспределить по другим отрядам, согласно их родственным связям. Недавно еще среди гастропод фигурировал большой род Vermetus, составленный из форм с червеобразными развернутыми раковинами. Как видно уже по различному строению первых оборотов раковин, этот род содержал в себе представителей самого различного происхождения. Само собой разумеется, что этот полифилетический род пришлось разбить на целый ряд других,

монофилетических родов (за одним из коих и осталось прежнее название Vermetus). В естественной, т. е. генетической системе, нет места полифилетическим группам. Полифилия есть лишь выражение несовершенства нашей классификации, не поднявшейся еще до уровня естественной системы.

Палеонтологически хорошо изученные группы животных имеют явно монофилетическое происхождение. Таковы, например, многие группы млекопитающих, которые известны в почти непрерывных рядах форм, исходящих от мало диференцированных общих предков. Таковы слоны, парнокопытные, носороги, хищники, которые показывают богатую дивергенцию форм. Именно палеонтологический материал по различным высшим позвоночным дает наилучшие иллюстрации процесса адаптивной радиации. Ясно, что явления конвергенции не играют никакой роли в возникновении таких групп.

Однако иногда термины монофилия и полифилия употребляются в существенно ином смысле — не в смысле развития из одного или из разных источников (путем конвергенции), а для обозначения развития в виде одной ветви или в виде целого пучка параллельных ветвей.

Еще Дарвин в свое время высказался отрицательно по вопросу о возможности образования новых видов от одной или немногих особей. В настоящее время вряд ли кто допускает такую возможность. В процессе эволюции преобразовываются и диференцируются всегда целые популяции скрещивающихся между собой особей. Родство этих особей имеет внутри вида сетчатый характер (см. гл. V, 2, рис. 136). Таким образом выражение — «происхождение от одного предка» никогда нельзя понимать буквально. Мы говорим о родоначальном в и д е, а не особи. Более значительные единицы — роды, семейства и т. д. развиваются всегда целыми пучками форм. Во многом такие пучки развиваются параллельно. Однако все эти группы родственных форм развиваются из одного корня. Поэтому термин монофилия является для любой такой группы единственно правильным. Термин полифилия, применяемый для обозначения параллелизмов, способен лишь ввести в заблуждение (так как заставляет думать о конвергенции). Вместе с тем, он ни для чего не нужен, так как явления параллельной эволюции не только не исключают дивергенции, но, наоборот, всегда осуществляются в виде надстройки над первоначальной дивергенцией форм, да обычно и сопровождаются дальнейшей дивергенцией. В любой монофилетической группе мы всегда можем установить явления параллельного в известных отношениях развития целого пучка родственных форм.

IX. НАПРАВЛЕНИЯ ЭВОЛЮЦИОННОГО ПРОЦЕССА

«Группа, однажды исчезнувшая, никогда не появляется вновь».

Ч. Дарвин

1. ТЕОРИИ НАПРАВЛЕННОЙ ЭВОЛЮЦИИ

Факты существования параллельной эволюции родственных видов дают особенно наглядные указания на известную направленность процесса исторического развития органических форм. У всех млекопитающих идет процесс прогрессивной дифференцировки зубной системы и у всех травоядных коренные зубы приобретают более или менее сложно-складчатое строение и высокую коронку. У всех быстро бегающих млекопитающих происходит переход от стопохождения к пальцехождению. У всех млекопитающих можно установить прогрессивное развитие головного мозга. Эволюция идет по определенным путям — сходным для родственных организмов. Эти бесспорные факты постоянно приводили к построению особых теорий направленной эволюции — ортогенеза, номогенеза, аристогенеза и т. п.

Представления о внутренней направленности эволюции коренятся собственно уже во взглядах Ламарка, выраженных в законе градации. Они были затем развиты в теории Нэгели, принимавшего, что в основе процесса эволюции лежит направленное изменение мицеллярной структуры наследственной субстанции — «идиоплазмы». Термин «ортогенез» был введен Гааке и воспринят Эймером, который обычно и считается автором теории ортогенеза. Эти авторы стоят на позициях механоламаркизма. Они принимают, что эволюция покоится на непосредственном влиянии факторов внешней среды на организмы. Однако, сама организация, в силу ее физико-химической структуры, может меняться лишь в известных направлениях. Поэтому сторонники теории ортогенеза (которых можно называть орто-ламаркистами) любят сравнивать эволюцию с процессом роста. Направленный процесс эволюции они называют филогенетическим ростом. Предполагается, что обособление видов происходит в результате наступающей время от времени остановки роста («генэпистаз»).

Эймер описал некоторые закономерности в изменениях окраски у бабочек, у ящериц и у млекопитающих. Ортогенетические ряды форм представляют, однако, у этого автора лишь искусственно подо-

бранные ряды, а не естественные филогенетические линии, ведущие от родоначальных форм к их непосредственным потомкам. Поэтому они вряд ли дают правильное представление о действительных закономерностях, лежащих в основе эволюции.

Гораздо большее значение имеют в этом смысле палеонтологические ряды форм в том случае, когда их преемственность доказывается полной стратиграфической последовательностью нахождения ископаемых остатков, и, в особенности, когда эти остатки относятся к одному и тому же местообитанию. Таков, например, описанный Неймайром известный ряд верхнеплиоценовых палюдин (рис. 55) с острова Кос (Эгейское море). Здесь установлен (как и в ранее упомянутом материале палюдин из Славонии) совершенно последовательный ряд форм от обычной гладкой раковины Paludina (Vivipara) brasinai до ребристой раковины Paludina (Tulotoma) borbesi. Эти изменения объясняются вхождением морской воды в пресноводные озера и их осолонением (после чего вся пресноводная фауна была замещена морской). Начальная форма очень похожа на современную Paludina (Vivipara) unicolor, а конечная близка к современной Paludina (Tulotoma) mergeriana из озера Тали-фу в Южн. Китае. Новейшие попытки объяснить эти изменения только прямым воздействием внешних факторов, вызвавших ненаследственные модификации, явно несостоятельны, так как очень широкий диапазон индивидуальной изменчивости раковин одного геологического возраста и одного места нахождения и постепенный сдвиг средней нормы в последующих возрастах говорят в пользу существования наследственной изменчивости и деятельности процесса естественного отбора (что не исключает, конечно, возможного наличия модификационных изменений). Подобные ряды форм были описаны Гильгендорфом для Planorbis multiformis (Gyraulus trochiformis) в миоценовых пресноводных отложениях у Штейнгейма в Вюртемберге (рис. 56). Изменения были обусловлены прорывом вод горячих известковых источников. Интересно, что здесь установлены и частично обратные изменения при позднейшей замене известковых вод кремнекислыми. Однако объяснять эти изменения непосредственным влиянием состава воды—дело совершенно безнадежное, так как в других рядах, происходящих от тех же исходных форм и находимых одновременно с первыми в тех же местах, никаких подобных изменений не происходило и они частично пошли по пути вымирания. Если эти различные ряды произошли от одних и тех же родоначальных форм, то ясно, что мы имеем перед собой типичное дарвиновское расхождение признаков, которое одними воздействиями физических факторов объяснить невозможно.

На этих примерах, показывающих значение солей для развития более мощной раковины с богатой скульптурой (что установлено и для очень многих других случаев осолонения пресных вод), несомненно очень хорошо видно определенное направление эволюции некоторых форм, связанное с известными изменениями в среде обитания. Однако, ни «давлением» физических факторов среды, ни

«внутренними» причинами этой направленности объяснить нельзя, так как формы одного происхождения в одной и той же неорганической среде развиваются по-разному и в то время как одни формы успешно преобразовываются, другие идут по пути регрессивных изменений или вымирают.

Большое значение имели бы для разбираемого нами вопроса геологически более длительные ряды форм. К сожалению, большинство таких палеонтологических рядов не представляет настоящих филогенетических ветвей, а лишь более или менее удачно подобранные сравнительно-анатомические ряды форм. Все же в некоторых случаях мы имеем уже хорошо изученные ряды, которые, очевидно, имеют значение настоящих генетических линий. Это касается, например, лошади, различных других копытных, хоботных, сирен, некоторых хищных.

Во всех тех случаях, когда известен достаточно полный ископаемый материал, можно установить, что эволюция шла не по одному пути, а по многим, частью расходящимся, частью параллельным направлениям. Это касается, в частности, и лошади, генеалогия которой постоянно приводилась в качестве примера типичного ортогенетического ряда. В этом ряду (Eohippus, Orohippus, Mesohippus, Merychippus, Pliohippus, Equus) (рис. 54) можно проследить за постепенным изменением различных черт организации в одном определенном направлении: характерная диференцировка зубов с образованием диастемы и моляризацией ложнокоренных зубов; усложнение строения коренных зубов складчато-лунчатого типа; постепенное возрастание высоты их коронки вплоть до образования характерного призматического зуба; преобразование конечностей, с постепенной редукцией малоберцовой и локтевой костей, причем локтевой отросток прирастает к лучевой кости; редукция краевых пальцев вплоть до образования однопалой формы с небольшими рудиментами 2-го и 4-го пальцев (грифельные косточки); наконец, неуклонное увеличение общих размеров тела. И в вымерших боковых ветвях лошадиного ряда происходили в общем подобные же изменения.

Новейшие исследования показали, что древнейшие лошади развивались по многим направлениям, образуя не один ряд форм, а целый пучок родословных ветвей со многими разветвлениями (рис. 178). Из всех этих (частью параллельных) ветвей и разветвлений огромное большинство вымерло, не оставив никакого потомства в современной фауне. Само собой разумеется, что если мы, бросая взгляд назад, будем искать предков современной лошади среди всего этого богатства ископаемых форм, то мы неизбежно придем к установлению о д н о г о ряда, так как только один исторический ряд прямых потомков и мог привести к определенной современной форме. Проблема к р а й н е й ограниченности путей эволюции представляется в значительной мере ложной проблемой.

При возникновении новых форм они всегда развиваются не в одном направлении, а во многих, соответственно тем условиям среды,

в которые они попадают при своем расселении. Это было высказано Дарвином в принципе расхождения признаков и было в более новое время вновь сформулировано Г. Осборном в виде «закона адаптивной радиации».

Однако вполне естественно, что в отдельных филогенетических ветвях, по мере их прогрессивного приспособления к частным условиям существования, т. е. по мере их специализации, число возможных путей эволюции все более ограничивается. Это понятно именно с материалистических позиций, так как эти пути определяются конкретными взаимоотношениями между организмом и средой, в которых исторически сложившаяся наследственная структура организма имеет огромное значение. Сложная организация не может быть изменена в любых направлениях без нарушения ее жизненности, и чем она сложнее и чем она более связана в своих приспособлениях с известными сторонами внешней среды, тем более ограничивается степень свободы этих изменений. В этой связи нельзя не напомнить глубоко правильные слова Энгельса: «Суть же дела в том, что каждый прогресс в органическом развитии является в то же время и регрессом, ибо он фиксирует о д н о с т о р о н н е е развитие и исключает возможность развития во многих других направлениях» («Диалектика природы»).

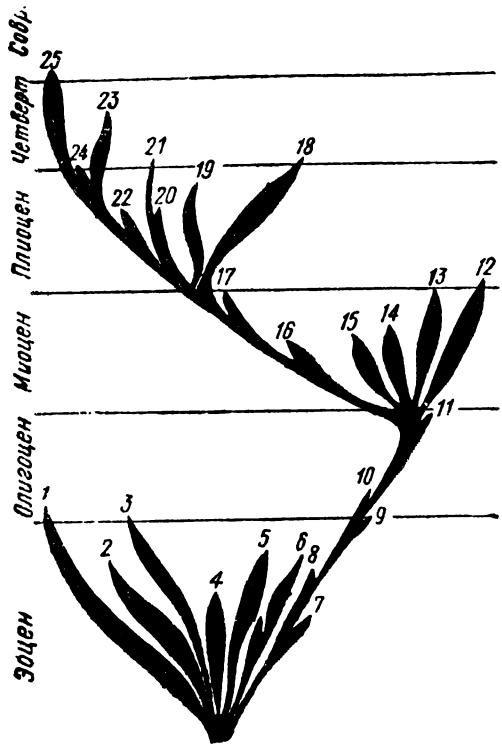


Рис. 178. Родословная лошади (по А. Борисяку).
1 — Palaeotherium, *2* — Anchilophus, *3* — Plagiolophus, *4* — Propalaeotherium, *5* — Lophiotherium, *6* — Pachynolophus, *7* — Eohippus, *8* — Orohippus, *9* — Epihippus *10* — Mesohippus, *11* — Miohippus, *12* — Anchitherium, *13* — Hypohippus, *14* — Archaeohippus, *15* — Kalobatippus, *16* — Parahippus, *17* — Merychippus, *18* — Hipparion, *19* — Protohippus, *20* — Neohipparion, *21* — Neohippus, *22* — Pliohippus, *23* — Hippidium, *24* — Pleshippus, *25* — Equus.

Понятно поэтому, что родственные организмы, обладающие сходной организацией и живущие в сходных условиях, развиваются в общем по одним и тем же направлениям, т. е. параллельно. В отдельных ветвях эволюция может итти с различной скоростью. Если эти ветви развиваются в общем параллельно, то в рядах с быстрой эволюцией скоро появляются формы, «опережающие свой век», т. е. до известной

степени подобные тем, которые в других рядах возникнут лишь позднее. Такое появление параллельных форм в разное геологическое время привлекало особое внимание палеонтологов, которые говорили о «пророческих» формах, о «предварении» признаков и т. п. Ясно, что такие «предварения» представляют лишь частные случаи параллелизмов в ветвях, развивающихся с различной скоростью.

Новейшие авторы, в особенности палеонтологи, ссылаются главным образом на явления параллельной эволюции, как на доказательства существования внутренних факторов, определяющих направленность эволюционного процесса. Мы уже разбирали эти явления и отметили, что в параллелизмах не только нет противоречия дарвиновским представлениям, но, наоборот, они получают научное объяснение именно только в свете учения Дарвина (гл. VIII, 6).

Не следует также преувеличивать значения параллелизмов. Выражаясь в одних признаках организации, они обычно сопровождаются вполне ясным расхождением по другим признакам.

Родственные организмы, сохраняя определенные отношения к одним сторонам внешней среды (например, донная жизнь), расходятся по отношению к другим ее сторонам (например, по роду пищи).

Теории ортогенеза основываются на том же ошибочном истолковании факторов эволюции, которое характерно и для ламаркизма вообще.

Другая группа фактов, лежащих в основе теорий направленной эволюции и использованных главным образом палеонтологами, касается закономерностей, проявляющихся в эволюции отдельных филогенетических ветвей. Прежде всего, нередко (хотя и далеко не всегда) в отдельных филогенетических ветвях наблюдается постепенное и неуклонное увеличение общих размеров тела. Эти наблюдения послужили основанием для сформулирования «закона филогенетического роста» (Ш. Депере). Палеонтолог Коп показал на большом фактическом материале, что новые прогрессивные формы возникают всегда от неспециализированных предков. Ш. Депере выразил то же самое в обратной форме как «закон специализации» филогенетических ветвей.

Таким образом, намечаются известные закономерности в эволюции отдельных ветвей животного царства, и это привело к попыткам (ведущим свое начало еще от современника Ж. Кювье, Дж. Броки) провести аналогию между историческим развитием и индивидуальным. Это направление можно обозначить как теорию «ц и к л о г е н е з а». Эволюция отдельных ветвей идет, согласно этой теории по пути непрерывной дифференциации и специализации, сопровождающихся часто неуклонным увеличением общих размеров тела. Сначала этот процесс идет с большой скоростью. Потом, при прогрессивном сокращении изменчивости, темп эволюции все более замедляется и, наконец, при максимальной специализации организм идет навстречу вымиранию. Этот путь эволюции сравнивали с циклом индивидуального развития и его фазами: юностью, зрелостью и старостью, заканчивающейся смертью особи. У нас в СССР

значение такой аналогии выдвигалось в особенности В. Соболевым, который также считал возможным говорить об эволюции как об органическом росте с его последовательной сменой возрастных фаз— юности, зрелости и старости видов и целых групп организмов.

Такие аналогии, проводимые между эволюцией и процессами индивидуального развития, довольно естественно приводят многих палеонтологов к выводам о существовании внутренних факторов, определяющих указанную смену фаз, кончающуюся систематическим вымиранием отдельных филогенетических ветвей.

Однако, в действительности аналогия между филогенезом отдельной исторической ветви и онтогенезом особи крайне поверхностна.

В основе обеих форм развития лежат совершенно различные факторы. Факторы индивидуального развития вскрываются эмбриологией. Движущей силой является здесь в основном взаимодействие частей самого организма, связанных сложной сетью морфогенетических корреляций. Факторы эволюции были вскрыты Ч. Дарвином и сводятся в основном к различным формам взаимодействия между организмом и окружающей средой, которые Дарвин назвал борьбой за существование. Жизнь особи неизбежно кончается смертью, которая является последней фазой в истории развития особи, логическим ее завершением. Историческое развитие организмов не ограничено никакими пределами. Даже специализированные формы организмов существуют иногда в течение многих геологических периодов. Между развитием особи и историческим развитием имеются, следовательно, весьма глубокие различия. Закономерности обеих форм развития лежат в совершенно разных плоскостях.

Историческая длительность существования, а также темпы преобразования определенных растений или животных весьма различны, и у нас нет никаких оснований предполагать, что процесс эволюции регулируется внутренними силами, с неизбежностью ведущими организм к вымиранию.

В новейшее время возродились различные идеалистические течения, также принимающие существование внутренней направленности эволюционного процесса. В особенности в фашистских странах культивируются откровенно виталистические «теории», вещающие о целенаправленности эволюции. Направляющим фактором объявляют «волю» или иной психический фактор, руководящийся в своем «творчестве» определенной «целью» (К. Бойрлен, Е. Дакé и др.).

Под различными наименованиями воскрешаются и различные другие представления. Американский палеонтолог Осборн говорит об «аристогенезе» как о направленной эволюции отдельных филогенетических ветвей, определяемой автогенетическим развертыванием скрытых процессов в зародышевой плазме. В последнее время Осборн пытался также обосновать нечто вроде энергетической концепции эволюции. По этой концепции эволюция определяется энергетическим действием, противодействием и взаимодействием между изменениями физической среды, органического окружения, организмом и зародышевой плазмой. Эти четыре нераздельных фактора эво-

люции, принимаемых в «законе тетракинеза», означают эклектическое соединение как автогенетических, так и эктогенетических механо- и ортоламаркистских взглядов, прикрытое лишь странной энергетической фразеологией. Ничего нового по существу в этой концепции не имеется.

Немецкий палеонтолог Шиндевольф, принимая давно уже скомпрометированное деление признаков на организационные и приспособительные, полагает, что приспособления возникают путем «палингенеза» у взрослых животных и переносятся затем на все более ранний возраст, а принципиально новые приобретения возникают первоначально, независимо от какой-либо функции, на ранних эмбриональных стадиях путем «протерогенеза». Возникая у эмбриона путем «протерогенеза», т. е. «предварения» признаков, такие новоприобретения постепенно «пробивают себе дорогу» ко взрослому состоянию, входя затем в состав его организационных признаков. В «палингенезе» мы видим обычную концепцию механоламаркизма, а в «протерогенезе» — разновидность автогенеза, с исключительно ярким отрывом формы от функции, с предварением будущих приспособлений («преадаптация»), с «творческими взрывами» формообразования и другими, далеко не новыми представлениями идеалистов, неизбежно связанными с признанием особого творческого начала эволюции. По существу такие взгляды уже были нами разобраны раньше (гл. II, III и V).

В резком контрасте с приведенными беспомощными исканиями закономерностей, с кажущимися объяснениями и лженаучными представлениями метафизиков, стоит дарвинистическая точка зрения на факт направленности эволюции в отдельных филогенетических ветвях. С точки зрения теории Дарвина вопрос о направлении эволюционного процесса определяется всегда теми соотношениями, которые устанавливаются между организмом и окружающей его средой. Неуклонность пути эволюции показывает, что именно эти соотношения сдвигаются в одном определенном направлении, и это зависит как от изменений в жизненных условиях, так и от изменений в строении (и функциях) самого организма. Предки лошадей формировались как лесные животные, которые затем очень постепенно переходили к жизни в кустарниках, на лугах и лишь позднее приспособились к жизни в открытой степи. Таким образом среда изменялась в одном определенном направлении. Соответственно изменялось и строение животного. Его организация в свою очередь определяла, однако, и связанность с определенной средой. Определенно построенное животное не может жить в любой среде, и в выборе последней оно ограничено всей своей организацией. Если эта организация несет черты специализации, то животное обычно не может выйти за границы той среды, в которой оно исторически развивалось, и может лишь в ее пределах избрать себе еще более частную среду. Это означает, однако, лишь дальнейшую специализацию. Таким образом, ограничение среды, связанное со специализацией, ведет, как правило, лишь к дальнейшей специализации. Эта

прогрессивная специализация определяется предшествующей организацией и не может итти в любых направлениях. Лишь немногие направления эволюции могут дать известные преимущества для специализированного организма в его борьбе за существование. Таким образом, при определенных условиях среды или при определенном изменении ее условий специализированный организм, как правило, будет развиваться также лишь в определенном направлении — в направлении дальнейшей специализации. Это и есть сформулированный Ш. Депере «закон специализации» филогенетических ветвей. Ш. Депере почти правильно отмечает, что специализация не затрагивает весь организм в целом. Она касается обычно лишь группы органов, находящихся между собою в более или менее тесной функциональной связи и выражается в приспособлении к специальному образу жизни. При этом совершенствуются некоторые определенные функции, обеспечивающие организм более совершенными средствами передвижения в данной среде (быстрый бег, плавание, лазание, прыганье и т. п.), средствами захватывания определенной пищи (специализация зубной системы) и т. п.

Эти закономерности находят совершенно непринужденное объяснение с позиций последовательного дарвинизма.

Отвергая, таким образом, теории направленной эволюции мы, все же, конечно не отрицаем фактов существования определенных направлений эволюционного процесса (ортоселекция) и не отрицаем фактов существования известных закономерностей в смене характерных фаз эволюции отдельных филогенетических ветвей. Не отрицаем мы и возможности появления у эмбрионов низших организмов признаков, характерных затем для взрослых высших форм. Однако против Шиндевольфа, мы утверждаем, что эти признаки имели определенное значение у зародыша, а затем оказались использованными как приспособление и на более поздних стадиях онтогенеза, вплоть до взрослой формы (например, изгибы головного мозга позвоночных). Мы допускаем и возможность «предварения» признаков у взрослых форм предшествующей эпохи. Эти явления объясняются параллельной эволюцией, шедшей в разных ветвях с разной скоростью (однопалые Litopterna «предваряют» однопалость лошади).

Мы должны отметить, что дарвинистическая концепция не только не отвергает существования закономерностей эволюционного процесса, но, наоборот, всячески их подчеркивает, как необходимое следствие дарвиновского понимания эволюции. Целый ряд закономерностей был выдвинут уже Ч. Дарвином. Таков, например, принцип расхождения признаков. Таково понимание приспособительного характера всего эволюционного процесса. Общими закономерностями являются и положение о прогрессивном усложнении организации, и закон необратимости эволюции, который был впервые сформулирован уже Ч. Дарвином, как это видно из приведенного эпиграфа.

2. ПРОГРЕСС И РЕГРЕСС В ЭВОЛЮЦИИ

«Естественный отбор действует исключительно путем сохранения и накопления изменений, благоприятных при тех органических и неорганических условиях, которым каждое существо подвергается во все периоды своей жизни. Окончательный результат выражается в том, что каждое существо обнаруживает тенденцию делаться более и более совершенным по отношению к окружающим его условиям. Это усовершенствование неизбежно ведет к постепенному повышению организации большей части живых существ во всем мире».

Ч. Дарвин

«Естественный отбор может постепенно приспособлять организмы и к таким положениям, где некоторые органы оказались бы излишними или бесполезными, и в таком случае его действие обнаружится регрессивным движением на низшие ступени организации».

Ч. Дарвин

Процесс эволюции идет непрерывно под знаком приспособления организмов к окружающим его условиям. При смене условий внешней среды меняются и эти приспособления, в особенности те из них, которые определяются данными частными условиями существования. Наряду с частными и очень специальными приспособлениями развиваются, однако, и приспособления более широкого характера, дающие организму общие преимущества в борьбе за существование и не теряющие своего значения при переходе организма из одной среды в другую. В результате, в процессе эволюции происходит аккумуляция приспособлений общего характера, более или менее прочно входящих в основы организации данной группы. Таково значение основных систем органов как, например, жабер, как приспособлений к водному дыханию, и легких, как приспособлений к воздушному дыханию. Таково же значение органов чувств, приспособлений для ориентировки в жизненном пространстве с его врагами и пищевым материалом. То же значение можно приписать и челюстям позвоночных, с их вооружением зубами, как органам захватывания пищи и т. д. Такая аккумуляция приспособлений широкого значения ведет к общему повышению организации.

Процесс повышения организации и является общей характеристикой эволюции в целом. Это, однако, не значит, что этот процесс идет непрерывно во всех ветвях органического мира и на всех этапах его эволюции. Наблюдаются периоды более бурного подъема организации (см. ароморфозы) и периоды спокойного приспособления. В одних ветвях наблюдается известный универсализм приспособлений, в других — быстрая специализация. Наряду с прогрессивным развитием наблюдается иногда и известный застой в эволюции и даже попятное движение — общий регресс. «С точки зрения нашей теории, продолжительное существование низших организмов не представляет

никакого затруднения, так как естественный отбор, или переживание наиболее приспособленного, не предполагает необходимого прогрессивного развития — он только подхватывает проявляющиеся изменения, благоприятные для обладающего ими существа в сложных условиях его жизни. А спрашивается, какую пользу, насколько мы в состоянии о том судить, могли бы извлечь из более высокой организации инфузория, глист или даже земляной червь? А если в этом нет никакой пользы, то естественный отбор либо не будет вовсе совершенствовать эти формы, либо усовершенствует их в очень слабой степени, так что они сохранятся на бесконечные времена, на их современном низком уровне организации... Но главная причина заключается в том факте, что, при очень простых жизненных условиях, высокая организация не оказала бы никакой услуги...» (Ч. Дарвин).

В очень простых жизненных условиях процесс приспособления организма и выразится в общем его регрессе. Так, например, происходило понижение уровня организации, с регрессом целого ряда органов, при переходе различных свободно движущихся животных к сидячей жизни. Вспомним низших хордовых животных — асцидий, утративших органы движения, органы чувств и почти всю центральную нервную систему. Еще резче выразился общий регресс у различных паразитических организмов. Здесь нередко утрачивались все характерные черты организации той группы животных, от которой эти паразиты произошли.

В конкретной эволюции прогрессивные и регрессивные процессы всегда обнаруживают взаимную связь и иногда даже взаимообусловленность. Даже при наиболее выраженном подъеме организации на высшую ступень новые приобретения, дающие организму общие преимущества в борьбе за существование, связаны с утерей значения ряда прежних черт организации. Приобретение позвоночника сделало излишним существование хорды; приобретение большой подвижности рыбами и амфибиями было связано с редукцией их кожного панцыря; приобретение волосяного покрова (и постоянной температуры тела) млекопитающими было связано с утерей роговых чешуй; усовершенствование кровообращения у птиц и у млекопитающих было связано с редукцией дуг аорты и ряда других сосудов. В некоторых случаях проявляется даже необходимость связи между прогрессивными и регрессивными процессами. Это наблюдается во всех случаях замещения старых органов или признаков более новыми приспособлениями, что обозначается как субституция органов и функций. Таково замещение хряща костью в скелете позвоночных (гомотопная субституция). Весьма часто происходит замещение одних органов совершенно иными органами, несущими сходные функции (гетеротопная субституция). Такова, например, замена нефридиев, как органов выделения, мальпигиевыми сосудами у насекомых, замена волосяного покрова, защищающего тело от потери тепла, слоем подкожного жира у китообразных, замена хвостового плавника, как органа движения, грудными плавниками у скатов,

замена задних ластов, как органов движения, хвостовым плавником у китообразных. Подобное же значение имеет и замена работы конечностей, как органов движения, у змеевидных ящериц и у змей работой боковых мышц, при ползании помощью извивов длинного туловища. Наконец, еще быть может чаще происходит чисто биологическая замена одних органов совершенно другими. Так, у пещерных и подземных животных редукция органов зрения сопровождается компенсаторным развитием других органов чувств.

С другой стороны, и решительное преобладание регрессивных процессов при переходе к более простым условиям существования вовсе не исключает явлений прогресса. Мы только что упомянули пещерных животных. Можно сослаться на сидячих животных, у которых общий регресс сопровождается прогрессивным развитием аппаратов для привлечения пищевого материала (коловращательные аппараты, сифоны, эндостиль асцидий) и прогрессивным развитием средств защиты (наружный скелет). Даже у паразитов, при исключительной глубине их регресса, происходит прогрессивное развитие средств прикрепления (присоски, крючки), кожного питания, полового аппарата.

Таким образом, прогресс и регресс органов не исключают, а наоборот, дополняют друг друга при всех изменениях организмов в течение их исторического развития.

В характеристике процесса эволюции в целом взаимосвязанность прогресса и регресса выступает с немеиьшей ясностью. Мы уже указывали, что всякое приспособление, рассматриваемое нами как прогресс, является также и регрессом, так как связывает организм более тесно с частными условиями данной среды и тем самым ограничивает свободу перемещения и изменений, т. е. закрывает многие пути для дальнейшей эволюции (что нередко ведет даже к вымиранию).

Наконец, и в массе развивающихся организмов прогрессивное развитие новых форм жизни идет все время за счет вымирания, т. е. биологического регресса устаревших форм. Этот биологический регресс, однако, вовсе не означает общего регресса организации. Наоборот, он может сопровождаться вполне определенным комплексом прогрессивных изменений, отстающих, однако, в темпах их осуществления от требований среды и от темпов эволюции других организмов, выступающих в роли их активных конкурентов. Из этого видно, что мы должны точно разграничить понятия морфофизиологического прогресса и биологического. Это было сделано с полной ясностью акад. А. Н. Северцовым.

Понятие морфологического прогресса было уже хорошо проанализировано Ч. Дарвином, который в этом отношении считал наиболее удачной формулировку К. Бэра, понимавшего под высотой организации «степень диференцирования частей того же организма (я бы прибавил во взрослом состоянии) и их специализация, по отношению к их различным отправлениям, или, как выразился бы Мильн-Эдвардс, степень полноты физиологического разделения труда» (Ч. Дарвин). Таким образом Дарвин писал, что «мерилом высокой организации

мы признаем степень диференцирования и специализации различных органов взрослого организма (со включением сюда и степени развития мозга, определяющей умственные способности)...».

А. Н. Северцов дал впервые четкие определения биологического прогресса и регресса. Мы даем здесь несколько измененные формулировки этих определений.

1. Биологический прогресс означает возрастание приспособленности организма к окружающей его среде, ведущее к уменьшению его элиминации и, следовательно, к увеличению численности и более широкому распространению данного вида в пространстве. Широкое распространение определенной формы ведет, в свою очередь, к прогрессивной диференциации и увеличению многообразия родственных видов.

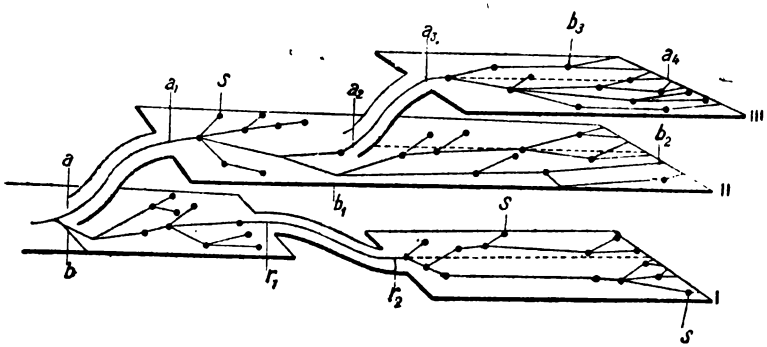


Рис. 179. Схема эволюционных преобразований по Северцову.

Ароморфозы показаны в виде подъема на более высокий уровень (плоскость) a_1—a_1. Идиоадаптации (алломорфозы) показаны в виде отклонений в пределах данной плоскости b—b_2. Специализации (теломорфозы) показаны более значительными отклонениями s—s. Регресс (катаморфов) отмечен как спуск на нижележащую плоскость r_1—r_2.

2. Биологическая стабилизация означает поддержание приспособленности организма на известном уровне. Организм изменяется соответственно изменению окружающей среды. Численность его не возрастает, но и не снижается. Некоторая диференциация возможна, но она ведет в основном лишь к углублению существующих различий.

3. Биологический регресс означает снижение приспособленности организма. Организм отстает в темпах эволюции от изменений во внешней среде и, в особенности, от темпов эволюции и распространения более совершенных форм. Элиминация возрастает, а численность данного вида уменьшается. Диференциация и образование новых форм прекращается. Вид или группа видов идет навстречу вымиранию.

Наибольшее значение имеет для нас биологический прогресс, так как только те формы, которые идут по пути биологического прогресса, имеют будущее, которое может в дальнейшем привести к более высоким формам жизни. Поэтому представляется существен-

ным произвести анализ тех путей эволюции, которые ведут к биологическому прогрессу, т. е. к победе в борьбе за существование (рис. 179).

Пути биологического прогресса по А. Н. Северцову

1. Морфофизиологический прогресс, или ароморфозы, т. е. приспособительные изменения, при которых общая энергия жизнедеятельности взрослых потомков повышается.

2. Идиоадаптации, т. е. приспособительные изменения, при которых энергия жизнедеятельности взрослых потомков не повышается, но и не понижается.

3. Ценогенезы, т. е. приспособительные изменения зародышей (и личинок) животных, при которых общая энергия жизнедеятельности и строение взрослых потомков не изменяются, но возрастает число потомков.

4. Общая дегенерация, т. е. приспособительные изменения взрослых потомков, при которых общая энергия жизнедеятельности понижается.

Мы должны отметить, что термин идиоадаптация не совсем удачен, так как, обозначая буквально видовое, т. е. наследственное приспособление организма, он с равным успехом мог бы быть применен и ко всем другим путям биологического прогресса. Поэтому мы вводим вместо этого новый термин «алломорфоз». Затем, ценогенезы, как приспособления зародыша, могут иметь более широкий характер, приближаясь в этом к ароморфозам (например, плацента млекопитающих), либо более узкий характер идиоадаптаций. Поэтому их следовало бы рассматривать в тех же плоскостях как алломорфные или ароморфные приспособления, простирающиеся на одну из фаз онтогенеза.

3. ОСНОВНЫЕ ПУТИ ЭВОЛЮЦИИ

Первичные организмы имели в высшей степени простое строение. Однако и среда, в которой они тогда обитали, была для них исключительно простой, не только вследствие реальной, т. е. объективной простоты биотической обстановки, но и вследствие очень простых взаимоотношений между организмом и средой. Организм сам был прост, и благодаря этому и связи его со внешней средой не были диференцированы. Именно для этого простого организма и среда была очень проста. Но этим данным условиям существования организм вполне удовлетворял своим строением, своими реакциями, т. е. он был всегда приспособлен к той среде, в которой он обитал. Если же эта среда изменялась, то организм либо изменялся соответственным образом, либо оказывался в этой среде нежизнеспособным и вымирал.

Роль организма в этих изменениях может быть различной. Изменение среды обитания может наступить в результате активной мигра-

ции самого организма. Однако среда может измениться и в том случае, если организм остается на месте своего прежнего обитания. Изменение среды не означает, как мы это уже знаем, только изменение физических условий жизни. Наоборот, гораздо важнее те организмы, которые находятся в этой среде и вступают в определенные взаимоотношения друг с другом. Наконец, и всякое изменение строения и функций самого организма изменяет для него окружающую среду, так как организм входит в иные взаимоотношения с нею, сталкивается с иными факторами среды, иначе их воспринимает и иначе на них реагирует.

В процессе эволюции организмов прогрессивная их дифференциация сопровождается непрерывным усложнением взаимоотношений между организмом и средой. Организм вступает в связь со все новыми сторонами этой среды. Поэтому среда становится для организма все более сложной. Но эта среда становится, с прогрессивной дифференциацией новых форм жизни, и объективно все более сложной. Смена приспособлений — «адаптациоморфоз» — протекает по мере прогрессивной эволюции на все более высоком уровне дифференциации. При этом непрерывно возникают и совершенно новые приспособления как результат освоения организмом новых для него сторон внешней среды (до возникновения, например, органов слуха для организма не существует мира звуков).

При учете взаимной обусловленности изменений организма и среды в их историческом развитии мы можем говорить о роли процессов возникновения приспособлений (адаптациогенез) различного типа и процессов приспособительного преобразования организмов (адаптациоморфоз) в непрерывном потоке эволюции по пути биологического прогресса и о типичных направлениях этого прогресса.

Мы различаем следующие основные направления эволюционного процесса: 1) ароморфоз — расширение жизненных условий, связанное с усложнением организации и повышением жизнедеятельности, т. е. с приобретением приспособлений более общего значения, позволяющих установить связи с новыми сторонами широкой внешней среды, 2) алломорфоз, или смену соотношений со средой, при котором одни связи организма со средой и одни приспособления заменяются другими, биологически им равноценными, 3) теломорфоз, или узкое приспособление к частным условиям существования, при котором связи организма со средой становятся более ограниченными, а организм более специализированным, 4) гиперморфоз — нарушение координации со средой вследствие быстрого изменения среды и переразвития самого организма в одном направлении, 5) катаморфоз — переход к более простым соотношениям со средой, связанным с более или менее общим недоразвитием, упрощением строения и дегенерацией, 6) гипоморфоз (частная форма катаморфоза) — недоразвитие организма вследствие сохранения тех соотношений со средой, которые характерны для личинки или молодого организма (постоянная неотения).

А. Ароморфоз

Ароморфоз означает усложнение организации, поднятие ее в целом на высший уровень, дающее ему возможность расширить использование внешней среды. Организм получает в борьбе за существование преимущества общего характера, не ограниченные какой-либо строго определенной средой. Поэтому такой организм получает возможность выйти за пределы той среды, в которой жили его предки, и захватить новые, частью весьма отличные области обитания. Такими преимуществами общего характера являются, например, усовершенствование легких у птиц и у млекопитающих, полное разделение артериальной и венозной крови в сердце птиц и млекопитающих, развитие у них же теплокровности, что связано с приобретением покрова из перьев у птиц и волос у млекопитающих, приобретение зародышевых оболочек высшими позвоночными, живородность млекопитающих, диференцировка зубов у них же, особенно развитие коры в полушариях переднего мозга млекопитающих и т. п.

Во всех этих случаях организм получает почти во всякой среде известные преимущества, которые дают ему возможность расширять область распространения. Приобретение зародышевых оболочек позволило еще рептилиям распространиться на суше, а приобретение теплокровности и живорождения позволило млекопитающим проникнуть далеко в холодные страны (без утраты активности зимой). Усовершенствование дыхания и кровообращения позволило значительно поднять активность организма и, следовательно, обеспечивало его пищей далеко за пределами той среды, в которой это было возможно для его предков. Еще яснее общее значение прогрессивного развития головного мозга как фактора, обеспечивающего успешную борьбу за существование в самых различных обстановках. Таким образом, ароморфозы дают организму преимущества общего характера, не связанные с данной ограниченной средой, а, наоборот, позволяющие организму расширить ту среду, в которой он обитает.

Ароморфозы представляют собой процессы эволюции, освобождающие организмы от слишком тесных ограничений в связях со средой и как бы подымающие их над многими частными условиями. Организм становится более активным и все более овладевает жизненными средствами окружающей среды. Во всех этих случаях решающее значение имеет уровень диференцировки и в особенности строгая гармоничность организации, т. е. полная согласованность частей в их жизненных отправлениях. Поэтому при всех крупных ароморфозах ясно выражается преобразование всей организации: приобретение постоянной температуры тела млекопитающими было возможно только в результате развития волосяного покрова, при более интенсивном дыхании, при обеспечении всех тканей окисленной кровью и, следовательно, при полном разделении артериальной и венозной крови в сердце; оно требовало также усиленного питания и усиленного выделения продуктов распада; обеспечивая высокую актив-

ность организма при разных температурах среды, оно требовало более высокого развития органов чувств, нервной системы органов движения (мышечная система, скелет), органов нападения и активной защиты и т. д. Одним словом, ароморфоз, сопровождавший возникновение млекопитающих, представляется в виде огромного комплекса вполне связанных изменений, в своей совокупности действительно подымающих всю организацию животного на значительно более высокий жизненный уровень.

Мы должны подчеркнуть большое значение понятия ароморфоза, отмечающего наиболее важные узловые точки эволюционного процесса, от которых начинаются новые пути развития, располагающиеся на более высоком уровне организации. Подъем организма на высшую ступень дает ему возможность значительно расширить среду обитания, увеличить численность, захватить новые места в природе и дать начало многим новым формам. После известного ароморфоза всегда начинается широкая адаптивная радиация форм. Все почти большие группы (типы, классы, а нередко и отряды) животного царства произошли путем ароморфоза от нижестоящих форм и разбились затем на более мелкие группы, развивавшиеся далее по пути алломорфоза и теломорфоза.

Можно привести следующие примеры ароморфозов. Кишечнополостные животные произошли от каких-то колониальных простейших путем ароморфоза. Образование двух первых слоев тела — первичных покровов (эктодермы) и первичной кишки (энтодермы) — означало большой шаг по пути прогрессивной эволюции, так как давало возможность захватывать и переваривать в кишечной полости гораздо более крупный пищевой материал, чем это было возможно при внутриклеточном пищеварении. Кроме того, это давало организму более надежную как пассивную (кутикула), так и активную (стрекательные клетки) защиту и, наконец, позволило ему приобрести более совершенные орудия нападения и захватывания добычи (щупальца). Низшие черви произошли также путем ароморфных преобразований от кишечнополостных животных. Приобретение более совершенных средств активного движения, сначала ползания при помощи ресничек, а затем — помощью мускульных сокращений, имело при этом решающее значение. Оно привело к приобретению двусторонней симметрии при удлиненной форме тела, способствовало развитию органов чувств и нервной системы. То же самое активное движение было условием для приобретения трубчатой формы кишечника с особым анальным отверстием на заднем конце тела. Само собой разумеется, что возможность направленного активного перемещения расширяло для организма условия его существования. Высшие черви развились в результате ароморфоза, наиболее существенным элементом которого было образование вторичной полости тела. Последнее позволило выработать самостоятельную кишечную перистальтику, независимую от сокращений кожно-мускульного мешка. Вместе с тем произошло образование кровеносной системы, регулировавшей распределение питательных

веществ, всосанных кишечником, передачу продуктов выделения полости тела и нефридиям, а также газовый обмен между тканями тела и наружной средой. В этом последнем роль посредника играли первоначально клетки общих покровов. Большое значение имела, однако, локализация дыхания на некоторых участках покровов, что привело к образованию жабер. Это освободило всю остальную поверхность тела от функций газообмена и позволило усилить его защиту развитием мощной и прочной кутикулы. И эти преобразования имели характер ароморфоза, приведшего к возникновению членистоногих. Более активный организм завоевывал все новые места в природе, расширял свои пищевые возможности. Приобретение прочной кутикулы, защищающей тело от высыхания, позволило членистоногим выйти из водной среды в воздушную и широко расселиться по суше, где они дали начало паукообразным, многоножкам и насекомым.

Несомненный ароморфоз лежит в основе процессов, приведших к развитию хордовых животных. Приобретение мускульной метамерии позволило перейти к новой быстрой форме движения посредством волнообразных изгибов тела. Значительное повышение активности в движениях было связано и с развитием органов чувств и с образованием весьма совершенной центральной нервной системы нового, трубчатого типа. Все это дало животному гораздо большие возможности использования окружающей среды. Еще большее значение имело приобретение хрящевого и затем костного скелета, дававшего более солидную опору мускулатуре и, следовательно, позволившего перейти к еще более активной жизни. Были приобретены новые, более совершенные органы чувств (обоняния, зрения, слуха) и вместе с тем подверглась значительной диференцировке центральная нервная система, передняя часть которой дала начало сложному головному мозгу. Соответственно требованиям более интенсивного обмена прогрессивно развивались и органы водного дыхания — жабры.

Все эти процессы означали новый подъем организации на высшую ступень — образование позвоночных животных. Эти последние перешли затем к максимально возможной активности — к хищному образу жизни. Это было связано с дальнейшим прогрессом в развитии органов чувств (особенно обоняния) и центральной нервной системы, но в особенности с образованием вооруженного зубами хватательного аппарата (челюсти). Развились парные конечности, контролирующие точность движений, очень мощный хвостовой плавник, а также защитный покров из кожных чешуй. Таким образом, путем нового ароморфоза возникли рыбы. Естественно, что хищный образ жизни — активное преследование даже крупной добычи — дал животному еще бóльшие возможности использования пищевых ресурсов окружающей среды. Рыбы разбились по пути алломорфных и затем теломорфных изменений на множество форм, которые приспособились к самым различным условиям жизни в воде. В одной группе (кистеперые рыбы) наметились, однако, возможности пере-

хода в иную среду. У этих рыб парные плавники служили для ползанья по дну неглубоких водоемов и позволяли животному выползать также на берег. Приобретение теми же рыбами добавочного воздушного дыхания, путем заглатывания воздуха в парный плавательный пузырь, позволило им держаться на суше в течение более продолжительного времени. Этим были созданы условия для происхождения наземных позвоночных и, в первую очередь, амфибий. Мы, однако, затрудняемся обозначить этот процесс как ароморфоз. Фактически здесь был лишь переход из одной среды в другую, и притом из уже населенной весьма разнообразными позвоночными водной среды в еще ими не заселенную — воздушную. Биотическая обстановка тогда была на суше более простой, чем в воде. Соответственно первые наземные позвоночные — амфибии не только не обнаруживают признаков высшей организации по сравнению с кистеперыми и двудышащими рыбами, но даже, наоборот, оказываются подвергнутыми процессам редукции в довольно широком масштабе. Особенно сильно редуцировался кожный, но отчасти также и внутренний скелет. Общая жизнедеятельность амфибий не стоит на более высоком уровне, чем у высших рыб. Их активность, пожалуй, даже ниже. Таким образом, наземные позвоночные произошли от кистеперых рыб путем алломорфоза, а не ароморфоза. Однако вслед за тем облегчение скелета и прогрессивное развитие конечностей привело к увеличению подвижности животного. Приобретение покрова из роговых чешуй позволило ему выйти в более сухие места. И, наконец, накопление большого запаса желтка в яйце и развитие яйцевых и зародышевых оболочек позволило животному окончательно освободиться от связи с водой. Теперь только наземное позвоночное вышло на более широкие просторы. Оно завоевало множество совершенно новых мест в природе. Таким образом, происхождение рептилий покоится на типичном ароморфозе, характеризуемом как поднятием организации на высший уровень, так и подъемом общей жизнедеятельности и завоеванием новых мест в природе, т. е. расширением среды обитания.

Весьма большой подъем жизнедеятельности птиц связан с установлением постоянной, и притом весьма высокой, температуры тела, что было обусловлено приобретением густого и легкого покрова из перьев, прогрессивным развитием легких (с системой воздушных мешков) и кровеносной системы. Одновременно усилилась и мускульная система, усовершенствовались органы зрения и слуха и значительно развился головной мозг. Все это вместе взятое позволило птицам чрезвычайно расширить область своего распространения, быстро менять и захватывать недоступные другим животным места обитания и расселяться далеко в холодных странах. Птицы добывают пропитание на земле, на деревьях, в воде и в воздухе. Это означает весьма значительное расширение используемой среды, т. е. типичный ароморфоз.

Такой же яркий ароморфоз лежит и в основе процесса образования млекопитающих. И здесь общий подъем жизнедеятельности связан

с приобретением постоянной, и притом высокой, температуры тела, что у млекопитающих связано с приобретением волосяного покрова, прогрессивным развитием легких и кровеносной системы. Сильно развились конечности с их мускулатурой, что позволило млекопитающим перейти к более быстрым формам движения. Особенно сильно развились органы чувств (обоняния и слуха) и головной мозг. Последнее в особенности характерно для млекопитающих, у которых впервые получает большое развитие кора большого мозга, как орган, ведающий высшими формами нервной деятельности. Определяя формы поведения, это обеспечило млекопитающим господствующее положение на суше и позволило им широко по ней расселиться. Продвижению в холодные страны способствовало также позднейшее приобретение живорождения. Высокая организация млекопитающих позволила им вернуться в воду, занять и там выдающееся положение (китообразные), а также перейти к передвижению в воздухе и начать здесь конкуренцию с птицами (по крайней мере — ночными).

Частные ароморфозы лежат и в основе происхождения некоторых отрядов позвоночных. Некоторый ароморфоз сопровождал, повидимому, возникновение кистеперых рыб (преобразование плавников, прогрессивное развитие головного мозга и особенно развитие добавочного, воздушного дыхания, дававшего рыбе возможность расселиться в таких водоемах, в которых не всегда имеется достаточное количество кислорода). Некоторый ароморфоз лежит в основе происхождения бесхвостых амфибий, перешедших к более активным формам движения. С ароморфозом было связано образование ископаемых териодонтов (дифференциация зубов позволила расширить использование пищевого материала, прогрессивное развитие конечностей давало бо́льшие возможности его добывания). Из млекопитающих путем некоторого ароморфоза выделились сначала хищные (органы движения и захватывания пищи, органы чувств и головной мозг), а затем, быть может, копытные. Путем несомненного ароморфоза образовались приматы. Прогрессивное развитие головного мозга и высшей нервной деятельности позволило им использовать многие ситуации и возможности в добывании средств к существованию, которые не были доступны для насекомоядных, от которых они произошли.

В остальном, однако, следует признать, что большинство отрядов, а также более мелких групп животных, образовалось путем алломорфоза. Во время дальнейшей эволюции происходила затем более дробная экологическая и географическая дифференциация, главным образом по пути теломорфоза, который означает специализацию и ограничение условий местообитания, с максимальным, однако, использованием этих частных условий.

В ароморфозах находит свое высшее выражение творческая сущность эволюционного процесса. Именно так создавались вполне новые формы жизни. Не нужно, однако, думать, что это особый способ эволюции. В основе ароморфозов лежит, как видно из приведенных примеров, обычно одно какое-нибудь частное приобретение,

которое при данных условиях среды сразу приводит к крупным преимуществам для организма, ставит его в благоприятные условия размножения, увеличивает его численность и его изменчивость (в благоприятных условиях существования) и тем самым значительно ускоряет темп его дальнейшей эволюции. В этих благоприятных условиях идет затем полная перестройка всей организации. В основе ароморфоза, приведшего к образованию млекопитающих, лежит такое, казалось бы ничтожное, приобретение, как волосяной покров. Все остальное связано уже с вытекающим отсюда уменьшением потери тепла и повышением интенсивности обмена. Именно это дало возможность перейти к большей активности в движениях, в преследовании добычи, а следовательно, и к более высоким формам нервной деятельности. Позднейшее приобретение живородности могло быть также полностью использовано лишь при условии постоянной температуры тела, и это же позволило животному реализовать возможность заселения более холодных стран.

Ничего принципиально нового мы не имеем в тех процессах, которые ведут к ароморфозам. Некоторые, даже незначительные изменения организации приобретают в известных условиях среды иногда исключительно большое значение, сразу открывая перед организмом огромные возможности расширения сферы деятельности.

При решении вопроса, какие организмы легче выходят на путь ароморфоза, мы должны обратить внимание на данные палеонтологии, отмеченные еще Копом и с тех пор многократно подтвержденные. Мало специализированные организмы легче переходят из одной среды в другую (алломорфоз). Такие организмы могут выйти из некоторой частной среды в более широкую. Действительно новые формы происходят поэтому всегда от мало специализированных предков — представителей предыдущей эпохи. Более универсальные, неспециализированные формы, не обладая нигде преимуществами специализированных, находятся всегда в условиях бесконечно тяжелой борьбы с окружающей средой (в том числе с врагами), но в этой борьбе они непрерывно совершенствуются. Именно неспециализированные организмы, попадая вследствие приобретения известного преимущества общего характера в благоприятное положение в разнообразной среде, быстро размножаются и быстро дают начало многим новым формам. Эти выводы следуют из всей суммы наших знаний.

Во всяком случае, ароморфозы представляют собой очень важные преобразования, связанные с установлением совершенно новых соотношений между организмом и средой. Мы их рассматриваем как важнейшие узловые точки в процессе эволюции организмов, знаменующие подъем на высший уровень организации и установление новых путей для дальнейшей эволюции.

Существенной особенностью ароморфных преобразований является широкий характер соответствующих адаптаций (и коадаптаций), значение которых не исчерпывается данной средой, в которой развивается данный организм. Отсюда длительное значение этих при-

обретений в истории организмов и их постоянное накопление в организации прогрессивных ветвей животного царства.

Под ароморфозом мы понимаем повышение организации, связанное с расширением среды, доступной для организма. Можно представить себе беспредельное расширение среды, т. е. не только расселение организма по всей поверхности земного шара, где только жизнь вообще возможна, но и использование всех жизненных ресурсов. Такой организм займет совершенно особое положение, так как он возвысится над всеми организмами, овладеет всей средой и подчинит ее своим потребностям. Этот высший этап ароморфного развития вносит, следовательно, нечто принципиально новое — господство над условиями среды.

Поэтому мы предлагаем для этого этапа развития органических форм термин «эпиморфоз». Само собой разумеется, что овладеть всей средой может (в данное время) только один вид организмов, так как овладение всей средой означает господство над всеми остальными организмами. Этот последний мыслимый этап эволюции достигнут в геологически недавнее время человеком.

Б. Алломорфоз

Под алломорфозом мы разумеем преобразования организма, связанные с некоторыми изменениями среды, при которых взаимоотношения с внешней средой сохраняют в общем прежний характер ограниченного приспособления. Это наиболее обычный путь эволюции, при котором организм не испытывает ни значительного усложнения организации, ни ее упрощения. Соответственно и энергия жизнедеятельности остается в основном на прежнем уровне. Одни органы диференцируются дальше, другие теряют свое значение и редуцируются.

Алломорфоз характеризуется приспособлением организма к изменяющейся среде. Организм получает известные преимущества в борьбе за существование, но эти преимущества имеют частный характер — они имеют силу лишь в данной, несколько ограниченной, среде обитания данного организма. Наиболее ярко выражаются алломорфные преобразования в тех случаях, когда изменение среды является очень резким, как, например, при переходе от нектонного образа жизни к донному, при замене водной среды воздушной, при переходе от беганья по земле к лазанью по деревьям или, далее, от лазанья к летанию, при переходе от наземной жизни к водной и т. п.

Скаты произошли несомненно от акулообразных хрящевых рыб, ведших сначала нектонный образ жизни и перешедших затем к донной жизни. В связи с этим у них значительно изменилась общая форма тела, произошло его расширение и уплощение. Увеличение сопротивления воды, обусловленное изменением формы тела, привело к иному способу передвижения, при котором использовалась именно эта увеличенная горизонтальная поверхность, образованная за счет

разрастания вширь грудных плавников. Хвост, как орган движения, редуцировался. Перемещение стало производиться путем своеобразных волнообразных движений грудных плавников. Брызгальца, служащие для всасывания дыхательного тока воды, переместились на верхнюю поверхность головы, а жаберные щели, через которые вода выбрасывается наружу, переместились на нижнюю поверхность. Питание более твердой пищей (донными раками и моллюсками) привело к развитию (и в свою очередь обусловлено) плоской дробящей формы зубов. Малая подвижность организма, лежащего обычно на дне, сделала его более уязвимым для хищников, и в связи с этим развились средства пассивной и активной защиты: покровительственная окраска, крупные чешуи с шипами, хвостовые иглы или, иногда, электрические органы. Произошел целый ряд весьма глубоких преобразований по пути приспособления к новым условиям жизни. Общая организация при этом не усложнилась и не упростилась (хотя активность быть может снизилась).

При переходе предков наземных позвоночных от водной жизни к воздушной (на суше) произошел ряд глубочайших перестроек всей организации. Исходные формы обладали всеми признаками примитивной кистеперой рыбы. У них имелся в значительной мере окостеневший скелет с черепом, прикрытым сплошным панцырем из кожных костей. Были две пары довольно подвижных плавников с хорошо расчлененным скелетом и диференцированной мускулатурой (лопастная форма плавников). Были и непарные плавники — два спинных, анальный и хвостовой. Имелся хорошо развитый жаберный аппарат с богато расчлененным внутренним скелетом и жаберной крышкой. Челюсти соединялись с черепом посредством подъязычночелюстного подвеска. Поверхность тела была защищена сплошным панцырем из кожных чешуй циклоидной формы. В качестве добавочных органов дыхания у этих рыб имелись и легкие со своим особым кровообращением. При выходе на сушу эти животные ползали на своих плавниках и дышали легкими. Переход в новую, воздушную среду был связан с прогрессивным развитием легких и утратой жабер. Прогрессивное расчленение скелета парных плавников и преобразование их в пятипалые конечности, служащие для хождения на суше, сопровождались редукцией хвостового и других непарных плавников. С утратой дыхательной функции, связанной с характерными движениями висцерального скелета, уменьшилась подвижность последнего. Жаберный скелет редуцировался. Челюсти получили свое собственное, неподвижное прикрепление к черепной коробке (аутостилия), а подвесок частично редуцировался и приобрел новую функцию передачи звуковых колебаний воздушной среды от барабанной перепонки (первоначально, вероятно, от жаберной крышки) к внутреннему уху. Произошла частичная редукция костного скелета и редуцировался панцырь из кожных чешуй. Этим было достигнуто уменьшение веса тела в воздухе, что способствовало развитию большей подвижности животного на суше. Тому же содействовало и прогрессивное развитие конечностей, получив-

них более значительную опору на поясах, в особенности в связи с развитием грудины и крестца. Редукция покровных костей плечевого пояса, связанных с покровными костями черепа, привела к обособлению шеи и выработке подвижности головы. Прогрессивное развитие легких привело к дальнейшему обособлению легочного круга кровообращения, разделению камер сердца и преобразованию всей артериальной, а частью и венозной системы.

Переход позвоночных от водной жизни к наземной сопровождался, следовательно, целым рядом глубочайших преобразований, и однако мы не можем сказать, что при этом произошло сколько-нибудь заметное общее повышение организации. Целый ряд органов развивался прогрессивно, соответственно требованиям новой, наземной жизни в воздушной среде, между тем как не менее значительный ряд органов, приспособленных к функциям, связанным с водной средой, утерял свое значение и редуцировался. Общий жизненный уровень первых наземных позвоночных не был выше жизненного уровня тех рыб, от которых они ведут свое начало. Вероятно их активность была даже несколько ниже, что, в виду благоприятных условий питания (наземными беспозвоночными), не мешало их процветанию при тогдашнем отсутствии конкурентов.

Первые наземные позвоночные широко расселились по суше и при увеличении конкуренции между ними диференцировались далее на множество форм, приспособленных к различным частным условиям существования. Амфибии сохранили еще связь с водой (по крайней мере в процессах размножения). Рептилии стали вполне сухопутными животными. Родоначальные их формы ползали по земле. От них произошли формы, переходившие к быстрому бегу, к скаканию, лазанию на деревьях и даже летанию. Другие формы перешли к змееобразному ползанию, к подземной жизни. Некоторые вернулись обратно к жизни в воде. При переходе к быстрому бегу усиливались конечности и их пояса, туловище становилось более коротким и поворотливым (териодонты). У скачущих форм особенно удлинялись задние конечности, и в них прогрессивно развивалась плюсна; усиливался крестец (динозавры). У лазающих также удлинялись конечности, а пальцы противополагались таким образом, что могли охватывать ветви деревьев; на них сильно развивались когти или иногда присоски (гекконы). При переходе к змееобразному ползанию тело значительно удлинялось, конечности редуцировались.

Во всех этих случаях происходили более или менее значительные перестройки организации, без особого, однако, ее усложнения. Еще более значительны были преобразования при переходе лазающих форм к летанию и при переходе ползающих по земле рептилий к плаванию в воде. Приспособление к водной жизни сопровождалось преобразованием парных конечностей в плавникообразные ласты, которые достигали у плезиозавров огромных размеров. У ихтиозавров в качестве органа движения развивался хвостовой плавник и тело приняло веретеновидную форму. Другие водные рептилии

получили длинную змееобразную форму. Во всех этих случаях приспособление к плаванию осуществлялось различными путями. При всех названных преобразованиях различных рептилий, сопровождавших их «адаптивную радиацию», часть эктосоматических органов преобразовывалась особенно значительно (органы движения), другие изменялись в меньшей мере, но общая организация этих рептилий не повышалась, но и не подвергалась заметным регрессивным изменениям.

Такие же алломорфные изменения происходили и при адаптивной радиации млекопитающих. Возникнув из некоторых более активных рептилий (примитивных гериодонтов) в качестве небольших подвижных насекомоядных форм, они приспособились затем к самому различному образу жизни. Живя в разной обстановке и питаясь различной пищей, они диференцировались в различных направлениях, в особенности по строению конечностей и по зубному аппарату. У растительноядных форм усложняется строение тупобугорчатых, лунчатых и складчатых зубов, увеличиваются их размеры и особенно высота коронки, усложняется строение кишечника, вырабатываются средства пассивной и активной защиты от хищников. У плотоядных развиваются большие клыки и режущие коренные зубы, когти как орудия нападения, развиваются органы чувств и повадки, помогающие им выслеживать добычу. У различных млекопитающих по-разному преобразовываются конечности, служащие для бега, или для рытья земли, для лазания по деревьям, или для летания, или, наконец, для плавания. Конечно, эти преобразования связаны и с целым рядом других изменений, иногда весьма значительных. Китообразные представляют собой в высшей степени измененных млекопитающих; мы не можем сказать, что они диференцированы выше, чем исходные первичные хищники, но не можем также сказать, что они заметно деградировали. Частичные явления редукции, как, например, редукция волосяного покрова или редукция задних конечностей, компенсируются прогрессивным развитием других образований, — хвостового плавника и слоя подкожного жира. То же самое можно было бы сказать и о рукокрылых, как крайне уклонившихся формах. Обособившись от каких-то лазающих насекомоядных, они сохранили основные черты организации своих предков, но большею частью в сильно преобразованном виде. Прежде всего это касается общей формы тела и передних конечностей, с длинными пальцами и большой складкой кожи между ними — летательной перепонкой их крыльев. Произошли значительные, и притом весьма своеобразные, преобразования, не подымающие, однако, общей организации на более высокий уровень, — это именно лишь приспособления к передвижению в воздушной среде и к ловле насекомых на лету (часть рукокрылых перешла затем на питание плодами).

Алломорфные изменения не ограничиваются какой-либо одной фазой жизни. Как и всегда, эволюирует весь онтогенез и организм перестраивается в процессе приспособления к иной среде на всех стадиях своего индивидуального развития. Поэтому изменяется

не только организация взрослого животного соответственно той среде, в которой он находится, но и организация зародыша, личинки и молоди также подвергаются приспособительным изменениям. Эти приспособительные изменения определяются (для каждой стадии развития!) конкретными взаимозависимостями развивающегося организма с той специфической средой, в которой он развивается. Такие приспособительные изменения называют обычно ценогенезами. Сюда входят приспособления эмбриона (эмбриоадаптации), личиночные приспособления и приспособления молоди. В качестве примеров эмбриоадаптаций можно привести приспособления для питания зародыша желтком (желточный мешок с его сосудами), для его дыхания и защиты (зародышевые оболочки высших позвоночных), для питания за счет матери (плацента млекопитающих), приспособления для прорезывания скорлупы яйца при вылуплении (яйцевой зуб рептилий) и т. п. В качестве примеров личиночных приспособлений можно привести личиночные наружные жабры некоторых рыб (кистеперые и двудышащие) и амфибий, присоски и ротовые зубы личинок бесхвостых амфибий и мн. др. Все эти преобразования связаны с факторами среды обитания зародыша или личинки и должны быть обозначены как алломорфные приобретения.

В некоторых случаях, однако, не так легко провести ясную грань между ароморфозами, алломорфозами и теломорфозами. Так, например, в приспособлении ископаемых летающих ящеров (птерозавров) к жизни в воздушной среде мы видим в общем типичный алломорфоз. Однако, весьма вероятно, что большая трата энергии, связанная с активным передвижением по воздуху, потребовала и увеличения газообмена, т. е. прогрессивного развития легких и органов кровообращения. Пневматизация костей дает на это некоторые указания. В таком случае весьма вероятно произошла и интенсификация обмена веществ. То, что в отношении птерозавров является лишь предположением, оказывается бесспорным для птиц. Поэтому в процессе развития последних мы видим несомненный ароморфоз. Однако и у птиц многие преобразования имеют характер простого приспособления к летанию, т. е. могут быть обозначены как алломорфные приобретения. Поэтому при оценке преобразований всего организма в целом приходится учитывать главным образом значение тех преобразований, которые имели ведущее значение и обеспечили победу данной группы в борьбе за существование.

И в оценке зародышевых приспособлений могут быть затруднения такого же характера. Так, приобретение рептилиями зародышевых оболочек позволило им расширить места обитания почти на всю сушу. Оно освободило их от связанности с близкими водоемами, т. е. значительно расширило для них внешнюю среду, пригодную для жизни. Поэтому приобретение зародышевых оболочек может быть отнесено к тем же явлениям ароморфоза, которые характеризуют возникновение всей группы рептилий.

Как видно на наших примерах, не всегда можно дать совершенно объективную и простую характеристику путей эволюции. В кон-

кретной эволюции всегда переплетаются явления прогрессивного и регрессивного развития. Нельзя говорить ни об абсолютном прогрессе, ни об абсолютном регрессе. Точно так же нельзя провести резкой грани между явлениями ароморфоза, алломорфоза и теломорфоза, хотя в типичной форме и эти пути различаются совершенно ясно. Приспособление к жизни в воде или к летанию в воздухе, а еще более — приспособление к подземной жизни представляют в некоторых отношениях ограничение условий существования известными пределами и могут быть истолкованы не только как алломорфоз, но частью и как специализация, т. е. теломорфоз.

В заключение отметим еще, что у нас нет никаких данных, которые указывали бы на то, что эволюция путем алломорфозов ограничена какими-либо пределами. Одни алломорфные изменения могут, очевидно, неограниченное число раз заменяться другими. При этом одни адаптации преобразовываются соответственно требованиям новых соотношений с внешней средой, другие возникают заново, а третьи, утратив в этой среде свое значение, исчезают бесследно.

В. Теломорфоз

Под теломорфозом мы понимаем специализацию организма, связанную с переходом от более общей среды к частной, более ограниченной. При этом происходит одностороннее развитие некоторых органов и частичная редукция других. Прогрессивная дифференциация ограничивается теми частями организма, которые его связывают со своеобразными условиями данной частной среды. Организация в целом остается на довольно низком уровне или испытывает даже некоторое упрощение. Специализация распространяется здесь главным образом на органы питания и захватывания пищи и средства передвижения.

В качестве примеров специализированных организмов можно было бы привести очень много чрезвычайно характерных представителей ракообразных, пауков, насекомых, моллюсков, которые нередко занимают крайне ограниченные экологические ниши. Мы остановимся лишь на позвоночных. Из низших позвоночных, круглоротые остановились на очень низкой ступени организации. Частью они испытали регрессивное развитие, но в основном представляют яркий пример специализации — приспособления к своеобразному полупаразитическому питанию. Миноги и миксины присасываются к рыбам, прогрызают их кожу и высасывают затем измельченные мышцы с кровью и тканевыми соками. Соответственно у них односторонне развит губной сосательный аппарат и поршнеобразный язык с сильной мускулатурой и богатым вооружением. Из органов чувств очень высоко развит орган обоняния. Другие органы чувств редуцированы. Редуцирован также скелет.

Из хрящевых рыб особенно специализированы химеры. По образу жизни они являются донными, довольно глубоководными рыбами, питающимися моллюсками и ракообразными. Соответственно роду

питания очень твердой пищей у них весьма специализировался челюстной аппарат: зубы представлены большими дробящими пластинками, а короткие массивные челюсти прочно укреплены на черепе (верхняя челюсть вполне срастается с черепной коробкой). Весьма специализированными рыбами являются двоякодышащие (рис. 29). Сохраняя во многом примитивное строение предков — кистеперых рыб и обнаруживая также некоторые черты прогрессивной дифференцировки (в нервной и кровеносной системах), а частью и явления редукции (в костном скелете), они в зубном аппарате показывают пример крайне одностороннего развития: зубы слились в большие пластинки сложного строения, лежащие по внутреннему краю нижней челюсти и на нёбе. Двоякодышащие питаются водорослями и сидящими на них моллюсками, и их челюсти прочно укреплены на черепе (верхняя челюсть сращена с черепом). Много специализированных форм имеется среди костистых рыб. Вспомним, например, пучкожаберных рыб с морскими коньками и иглами (питание планктоном), сростночелюстных кузовков, двузуба и четырехзуба (питание твердой пищей, в частности моллюсками и даже кораллами).

Из амфибий сильно специализированы гимнофионы. Они имеют червеобразную форму тела и ведут подземный, роющий образ жизни. Конечности у них исчезли и глаза также редуцированы. Вместо этого у гимнофион развились своеобразные щупальца.

Среди рептилий имеется много весьма специализированных форм, в том числе и роющие (амфисбены). Своеобразно специализированы черепахи. Известно много специализированных ящериц. Змеи вообще могут рассматриваться как специализированные организмы. В высшей степени специализированы хамелеоны (рис. 104). Последние живут в своеобразно-ограниченной жизненной обстановке — исключительно на тонких ветвях тропических деревьев, и вся их организация прекрасно приспособлена именно к этой жизни. Длинные хватательные конечности, цепкий хвост, плавные движения, длинный клейкий на конце язык, выбрасываемый на большое расстояние, и покровительственная окраска вместе со свободно вращающимися глазами представляют комплекс приспособлений для ловли насекомых в самой листве деревьев, т.е. в местах, недоступных для большинства других позвоночных животных. Наряду с признаками строгой специализации хамелеоны сохраняют и некоторые примитивные черты, как, например, двояковогнутую форму тел позвонков.

Среди птиц имеется также немало специализированных форм. Так, например, дятлы приспособились к совершенно своеобразному добыванию насекомых путем долбления коры деревьев. Соответственно у них специализированы конечности, приспособленные для лазания (два пальца противопоставлены двум другим), хвост при этом служит подпоркой. Клюв и череп связаны очень прочно, клюв прямой, острый и у основания широкий. Язык очень длинный, червеобразный, на конце заостренный. Он далеко выдвигается для извлечения насекомых, благодаря сильному развитию рожков подъязычного аппарата. Сильно специализированы многочисленные ко-

либри, частью обладающие своеобразным полетом и связанные с цветами, в которых они добывают насекомых, привлекаемых нектаром. Форма и длина клюва обычно ясно выражает приспособление к более частным формам питания.

Из млекопитающих можно отметить ленивца, питающегося листьями на ветвях деревьев, муравьеда, панголина (рис. 180), связанного весьма ограниченным родом пищи, броненосцев, кротов с их подземным образом жизни и мн. др. Во всех этих случаях имеются весьма своеобразные черты, связанные с особенностями жизненной обстановки, имеется известная отсталость общей организации и частью — явления редукции. Одностороннее развитие некоторых органов нередко ясно указывает на крайние степени специализации. Таковы, например, огромные клыки у вымерших саблезубых кошек (Machairodus, Smilodon, рис. 181), сложные коренные зубы или колоссальные бивни некоторых слонов.



Рис. 180. Панголин как пример млекопитающего с крайней специализацией питания (мелкими насекомыми).



Рис. 181. Череп саблезубой кошки Smilodon.

Пример крайней специализации хищника, связанной с чрезмерным развитием клыков.

При теломорфозах, как и при алломорфозах, приспособление организма к известной частной среде выражается прежде всего в некотором комплексе эктосоматических органов. Происходит, конечно, сложно координированная цепь изменений также и в строении всего организма. Однако в особенности характерны и для алломорфозов, а еще более — для теломорфозов, биологически координированные адаптации. Сопряженность изменений объясняется связанностью ряда органов с некоторыми общими факторами внешней среды. Так, например, с отсутствием света связаны редукция органов зрения, исчезновение пигмента в коже и прогрессивное

развитие органов осязания у пещерных животных. Весь сложный комплекс приспособлений у хамелеона связан со способом добывания пищи — с ловлей насекомых на тонких ветвях деревьев.

Мы определили теломорфоз как специализацию организма, связанную с ограничением условий существования более узкими пределами. Естественно, что специализация выражается тем резче, чем своеобразнее эта специальная среда обитания. Одностороннее развитие одних органов при этом нередко сопровождается редукцией других. Если же внешняя среда не только своеобразна, но и упрощена, то явления редукции сказываются еще более резко. Чем более простой становится среда для организма, тем более упрощается и сама организация. При переходе к жизни в крайне простых условиях существования организм подвергается весьма значительному регрессу, ведущему к почти общей дегенерации (катаморфоз).

Уже переход к глубоководной жизни означает известное упрощение условий существования: постоянная температура воды, отсутствие света, а следовательно, и тех волн жизни, которые сопровождают периодические изменения температуры, условий освещения и т. д. в связи со сменой времен года и случайными колебаниями различных факторов, — все это делает жизнь в глубоких водах весьма спокойной и однообразной. У глубоководных рыб замечаются нередко редукция органов зрения, редукция костного скелета и другие регрессивные явления. Несколько еще более ограниченными и простыми являются условия жизни в глубоких пещерах, поскольку здесь к постоянству физических и биотических условий присоединяется еще и их большая простота, вследствие незначительного числа форм организмов, живущих в пещерах.

Еще более ограничиваются условия существования для животных, переходящих к сидячей жизни. Здесь регрессивные явления захватывают все органы активной, подвижной жизни, т. е. не только собственно органы движения с их мускулатурой, но и нервную систему и органы чувств. Так, асцидии при переходе к сидячей жизни потеряли свою скелетную ось — хорду, утратили осевую мускулатуру и трубчатую нервную систему, а также органы чувств, имеющиеся еще у личинки. Зато сильно развился глоточный мешок с жаберным аппаратом и эндостилем, как органом пассивного питания. Развился наружный скелет в виде своеобразной целлюлезной оболочки. Регрессивные изменения здесь явно доминируют и специализация асцидий граничит с общей дегенерацией (катаморфоз). Еще более выражены явления дегенерации у паразитов, у которых специализация состоит в приспособлении к жизни на теле или внутри тела определенного хозяина.

Таким образом между теломорфозом и катаморфозом также нельзя провести твердой грани. В конкретной эволюции явления специализации и дегенерации иногда так сложно переплетаются, что вопрос о ведущих явлениях нередко разрешается субъективно. Типичсские случаи теломорфоза и катаморфоза обладают достаточно яркой характеристикой, однако нужно помнить, что частные явления ре-

дукции наблюдаются при любых путях эволюции. При катаморфозе они лишь решительно доминируют над другими процессами.

Специализированные организмы тесно связаны с ограниченной средой и теряют поэтому свою пластичность. Теломорфоз закрывает многие возможности дальнейшей эволюции. Поэтому и вопрос о прогрессивной специализации организмов сближается с вопросом об их вымирании. Односторонняя специализация действительно связана с вполне реальной опасностью вымирания. Это не значит, что специализация ведет к вымиранию с внутренней неизбежностью. Конечно, всякое резкое изменение внешних факторов может привести к непосредственной гибели множества организмов, которые попали в сферу влияния неблагоприятных условий. Однако это не означало бы вымирания для широко распространенной формы. Именно ограниченность территорий и условий существования специализированных организмов усиливает опасность вымирания. Кроме того, эта опасность усиливается и вследствие потери пластичности. Все же специализированный организм может при отсутствии резких изменений среды существовать неопределенно долго (хотя бы в течение всего ряда геологических периодов от кембрия и доныне, как некоторые моллюски, плеченогие, губки или некоторые корненожки). Вопрос о жизни или вымирании филогенетических ветвей, идущих по пути теломорфоза, зависит от конкретных темпов изменения данной среды и соответствующего изменения строения организма. Вопрос решается в каждом отдельном случае в зависимости от реальных соотношений в процессах изменения организма и среды. Эти соотношения складываются в общем неблагоприятно для более специализированных животных, вследствие ограниченности условий существования и утери пластичности самого организма.

Г. Гиперморфоз

Мы определяем гиперморфоз как переразвитие самого организма, связанное с изменением внешней среды и ведущее к нарушению нормальных между ними соотношений. Если эти соотношения нарушаются, то можно у с л о в н о говорить и об «инадаптивной» эволюции. Это не следует понимать как неприспособительная эволюция в точном смысле. При дарвиновском понимании эволюции, руководимой переживанием наиболее приспособленного, вся она является в целом адаптивной. Это, однако, не значит, что организация всегда изменяется вполне согласованно во всех своих частях. Переживание наиболее приспособленного вовсе не означает переживания вполне приспособленного. Это лишь наиболее совершенная из числа фактически осуществляемых. По существу она может оказаться весьма несовершенной.

Приспособление всего организма в целом может сопровождаться в некоторых пределах и нарушением его частных соотношений с факторами внешней среды. Возможность гиперморфоза, т. е. развития за пределы целесообразного («гипертелия» Копа) обычно «объяс-

няется» существованием особых внутренних факторов, направляющих развитие по определенному руслу. Основные доказательства существования автономного ортогенеза как раз и сводятся к ссылкам на явления переразвития, т. е. инадаптивного развития, ведущего рано или поздно к вымиранию. Уже при разборе теломорфоза мы встречались с явлениями одностороннего развития органов, но тогда шла речь о специализации, т. е. максимальном приспособлении к ограниченным условиям. Теперь мы имеем в виду развитие признаков и органов, не имеющее явно приспособительного значения или даже, наоборот, являющееся как-будто бы помехой для организма, как чрезмерно развитые клыки бабируссы (рис. 182) или колоссальные рога гигантского оленя (Megaceros eurycerus, рис. 183), четвертичного времени, или, наконец, огромные бивни и общий гигантизм многих слонов.

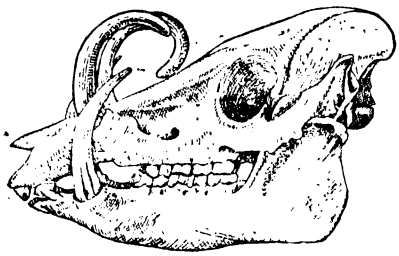


Рис. 182. Череп бабируссы (Babirussa alfurus). Пример эксцессивного развития клыков.

С точки зрения теории Дарвина такие процессы могут быть объяснены только известной прочностью коррелятивных связей организма, благодаря которой прогрессивное и адаптивное изменение всего организма в целом неизбежно сопровождается изменением некоторых других частей, которое оказывается неблагоприятным (хотя проистекающий от этого вред полностью перекрывается указанными адаптивными изменениями) в данных условиях существования.

Мы уже отмечали раньше закономерности общего увеличения роста, которое нередко наблюдается в отдельных филогенетических ветвях (см. теории ортогенеза). Это увеличение размеров в общем является, очевидно, адаптивным и определяется многими моментами (крупные яйца и более развитые детеныши больших животных, более экономный обмен веществ, сокращение потери тепла у теплокровных, бóльшая защита от хищников или, наоборот, бóльшие возможности для хищника).

Однако одновременно, как раз в рядах форм возрастающей величины, нередко намечаются и неблагоприятные моменты. Возрастание общей величины тела никогда не бывает пропорциональным, и наиболее диференцированные части, как, например, головной мозг, при этом сильно отстают в росте от остального тела.

Относительные размеры частей организма определяются в индивидуальном развитии известными корреляциями, а также особенностями роста диференцированных тканей. Во время индивидуального развития происходит поэтому всегда вполне закономерное изменение пропорций. Филогенетическое увеличение размеров покоится на продлении индивидуального роста за прежние пределы. Простое продление (или ускорение) роста никогда, однако, не ведет к про-

порциональному увеличению размеров отдельных частей тела. Пропорциональное увеличение общих размеров тела в течение эволюции возможно лишь при непрерывной перестройке всей системы корреляций, которые определяют нормальные пропорции частей. Такая перестройка требует известного времени и поэтому быстрое увеличение размеров тела в филогенетическом развитии не бывает вполне координированным.

Быстрое увеличение общих размеров тела в течение эволюции известной формы, сопровождаемое нарушением координаций, нужно поэтому считать частными случаями переразвития, т. е. гиперморфоза.

Очевидно сюда следует отнести возрастание общих размеров тела у некоторых динозавров. Крупные динозавры поражают своими диспропорциями, и, в частности, малой величиной головы, которой соответствовал ничтожный объем головного мозга. Относительные размеры головы и головного мозга всегда падают в течение индивидуального роста. Здесь та же самая закономерность перенесена и на филогенетический рост, без заметных коррективов. Это указывает, что возрастание величины в данном случае есть результат простого продления периода роста животного, без достаточной перестройки корреляций, определяющих относительные размеры частей организма. Нужно думать, что относительно ничтожные размеры головного мозга у крупных динозавров создавали для них в известных отношениях неблагоприятные условия в борьбе за существование. Очевидно, однако, что крупные размеры тела давали вместе с тем некоторые преимущества, которые при данных условиях жизни с избытком перекрывали недостатки, создаваемые неправильной координацией частей организма.

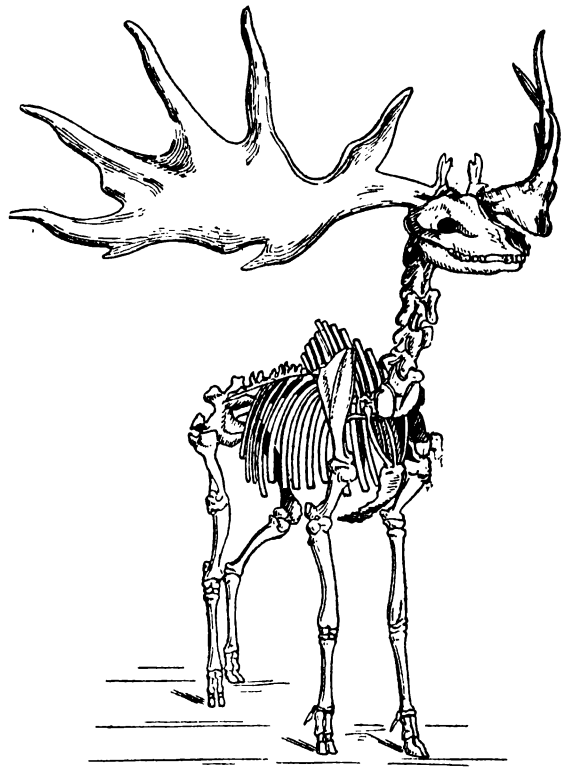


Рис. 183. Ирландский олень Megaceros с исключительным развитием рогов.

По мере возрастания величины тела иногда непропорционально разрастаются различные кожные образования — рога, кожный скелет. Так возрастали рога и кожные окостенения цератопсид, по мере увеличения размеров их тела, и достигли максимального развития у известного Triceratops — огромного динозавра из верхнего мела. Точно так же непомерно разрастались кожные окостенения, образовавшие гребень вдоль спины у стегозавров (рис. 184). Эти явления непропорционального разрастания кожных образований обусловлены сохранением закономерностей онтогенетического развития (с его системой корреляций) в быстрых филогенетических преобразованиях. Мы знаем, что как раз поздно закладывающиеся кожные образования растут обычно с большой скоростью. Продление инди-

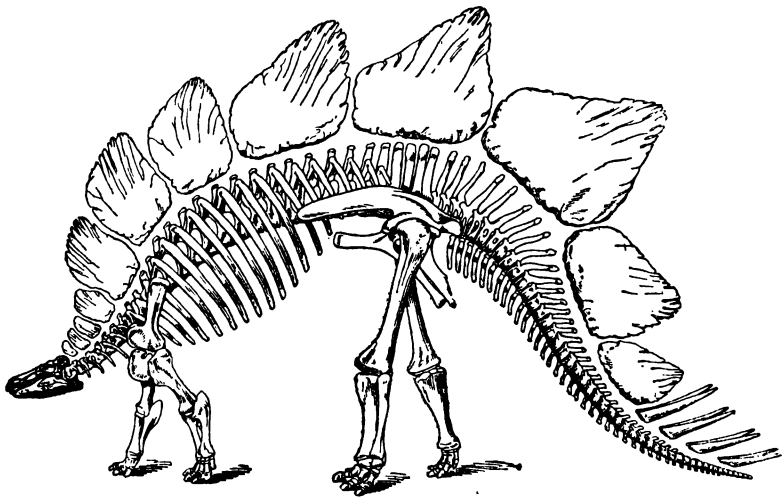


Рис. 184. Стегозавр. Крайнее развитие защитных образований.

видуального роста за прежние пределы приводит поэтому к возрастанию относительных размеров этих частей. Закономерности непропорционального роста хорошо изучены (они определяются формулой $w = vp^q$, в которой w и v означают размеры сравниваемых частей). Возрастание величины рогов в ряду представителей ископаемых титанотериев подчиняется и в самом деле этой закономерности. Это показывает, что у титанотериев, а вероятно и у многих других животных, быстрое увеличение размеров тела в филогенетическом ряду представляет результат все большего продления индивидуального роста, с сохранением его закономерностей, т. е. с сохранением той системы корреляций, которая определяет относительный рост частей у исходных форм.

Возможно, что то же самое объяснение непропорциональным ростом частей может быть приложено и к таким процессам, как возрастание величины бивней у слонов, величины клыков у саблезубой

кошки и у бабируссы и величины рогов у оленей. И здесь эти явления сопутствуют общему возрастанию величины тела и только выделяются своей особенно яркой непропорциональностью.

Однако в этих случаях можно думать и об иных факторах. Дело в том, что рога оленей, клыки бабируссы и бивни слонов представляют вторичнополовые признаки, развивающиеся частично под влиянием половых гормонов. Поэтому эти признаки могли развиться в результате полового отбора, в особенности у полигамов. При переходе стадного животного к полигамии, у самцов, очевидно, прогрессивно развивались половые железы и их внутрисекреторная функция. Это в свою очередь могло привести к усиленному развитию зависимых вторично-половых признаков. Конечно и это предполагает сохранение существующих между ними корреляций.

Не совсем ясно, почему развивалась сама полигамия. Никаких преимуществ она как-будто не дает. Однако возможно, что она имеет известное значение в обеспечении жизни вида достаточным потомством. При большой смертности молоди, естественный отбор на плодовитость мог пойти по мужской линии. Больше шансов выжить имели хотя бы единичные потомки более плодовитых самцов, оплодотворявших большее число самок. Увеличение же плодовитости самих самок, при живородности и высоком уровне развития новорожденных, очевидно создавало для них уже чрезмерную нагрузку. В этом случае развитие полигамии является также формой гиперморфоза. Как и другие случаи гиперморфоза, она является показателем значительной истребляемости молоди.

В гиперморфозе мы не имеем особенно распространенного направления эволюционного процесса. Явления переразвития представляют лишь частное выражение случаев очень быстрой эволюции, идущей по пути одностороннего преобразования в направлении, диктуемом своеобразными условиями борьбы за существование. Только при такой быстрой эволюции возможно сохранение неизменными части прежних корреляций, определяющих относительный рост органов. Сохранение же прежних корреляций в условиях измененного организма неизбежно означает нарушение координаций частей между собой и с внешней средой. Быстрая эволюция бывает поэтому в некоторых отношениях инадаптивной.

Общая организация в целом изменяется, как и всегда, приспособительно, и при данных условиях организму, быть может, ничто еще не угрожает, но сама быстрота одностороннего изменения указывает на быстрое изменение жизненных условий (в особенности также на увеличение истребляемости молоди). В таком случае специализированному организму всегда угрожает опасность отстать от темпов изменения среды.

Мы рассматриваем явления гиперморфоза, т. е. переразвития, не как причину вымирания, а как симптом, как показатель того, что организм в своих изменениях не поспевает за темпами изменения жизненных условий, что эти последние начинают складываться для него неблагоприятно. Хотя явления гигантизма и эксцессивного

роста некоторых кожных образований и объясняются сохранением существующих корреляций, т. е. внутренними факторами, все же эволюция всего организма определяется его конкретными соотношениями с внешней средой. Нельзя видеть в гиперморфозе доказательства направляющей роли внутренних факторов в процессе эволюции. Наоборот, внутренние, т. е. наследственные факторы (в том числе система корреляций) оказываются и здесь в роли тормоза, помехи, ограничивающей свободу эволюционного процесса, руководимого конкретными взаимозависимостями между организмом и средой и осуществляемого через естественный отбор наиболее приспособленных особей.

Д. Катаморфоз

Катаморфоз означает регрессивные изменения организма, связанные с переходом к более простым взаимоотношениям со средой и с общим понижением жизнедеятельности.

Конечно, в процессе эволюции по пути катаморфоза организм также получает известные преимущества в борьбе за существование, но эти преимущества ограничиваются пределами очень скромных, очень простых условий данной внешней среды. Целый ряд органов (и в первую очередь эктосоматических) становится излишним и редуцируется. С ними вместе исчезают и все функционально с ними связанные части. Этому процессу редукции сопутствует процесс распада соответствующих корреляций, определявших развитие этих частей. Процесс дегенерации, т. е. катаморфоза, есть процесс последовательного распада, дезинтеграции, при котором имеющиеся зависимости прекращают свое существование. Конечно, дегенерация не может быть вполне всеобщей и организм остается целостным, хотя и простым организмом, связанным с определенной, хотя и очень простой средой.

Мы знаем, что мутации, характеризуемые проявлениями недоразвития, в высшей степени распространены, и если они в процессе эволюции беспрепятственно накапливаются, то насыщение ими всей популяции, а вместе с тем и дальнейшее их накопление в благоприятствуемом направлении будет итти с огромной скоростью. Это дает генетическую базу для регрессивных изменений, которые могут очень быстро привести не только к редукции отдельных органов, но и к заметной дегенерации всего организма.

При катаморфозе дегенеративные явления, быть может, не столь глубоки, как в случае теломорфоза некоторых очень узко специализированных животных, но, с другой стороны, они шире охватывают всю организацию. Упрощение среды при катаморфозе не означает обязательно объективного ограничения этой среды узкими пределами, как при специализации, а главным образом лишь упрощение соотношений между организмом и средой. Такое упрощение соотношений можно обозначить даже, наоборот, как д е с п е ц и а л и з а ц и ю. В данном случае деспециализация связана с особыми

условиями борьбы за существование, при которых частные приспособления теряют свою значимость, когда элиминация (главным образом хищниками и паразитами) теряет избирательный характер, вследствие возрастающей беспомощности организма, отвечающего на истребляемость лишь увеличением плодовитости.

Примерами катаморфоза могут служить все явления перехода от более активной жизни к менее активной, от активного питания к пассивному, от жизни в открытых пространствах к скрытой, защищенной жизни (в грунте, в растительных тканях), от самостоятельного движения к сидячей жизни и т.п. Можно указать не только отдельных представителей животного царства, но и целые группы, происшедшие путем катаморфоза от выше стоящих форм. Из червей таковы бесспорно динофилиды (Dinophilidae), вероятно, эхиуриды (Echiurida с известным представителем Bonellia), коловратки (Rotatoria), мшанки (Bryozoa), из раков, очевидно, ветвистоусые (Cladocera), усоногие (Cirripedia), из паукообразных — клещи (Acarina), тихоходки (Tardigrada), из насекомых — бескрылые (Apterygota, рис. 185), из полухордовых — птеробранхии (Pterobranchia), из хордовых — оболочники (Tunicata, рис. 20), частью быть может ланцетник, а также современные амфибии, в особенности постоянножаберные.

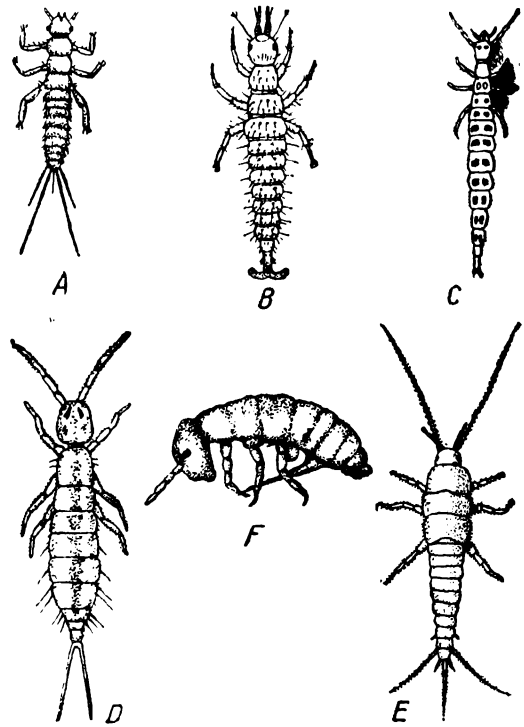


Рис. 185.

A — камподеовидная первая личинка (триунгулин) жука-майки Meloe proscarabaeus × 30; *B*, *C* — личинки сетчатокрылых, верблюдки Osmylus chrysops и мантиспы Mantispa; *D* — взрослое бескрылое насекомое — вилохвостка Isotoma viridis × 15; *E* — чешуйница сахарная Lepisma saccharina × 5; *F* — взрослое бескрылое насекомое Podura aquatica × 35. Примеры катаморфоза (гипоморфоза), связанного с измельчанием бескрылых насекомых (Apterygota).

В большинстве случаев, в основе регрессивной эволюции, приведшей к образованию целых групп катаморфных организмов, лежит переход к сидячей или к малоподвижной жизни. Нередко непосредственным поводом для катаморфных изменений послужило общее измельчание организмов данной группы, дававшее воз-

можность вести более скрытый образ жизни (коловратки, динофилиды, ветвистоусые, особенно клещи, бескрылые насекомые, рис.185). Уменьшение общих размеров тела определяется здесь биологическими условиями. Однако, оно само ведет к неполноте дифференцировки, вследствие выпадения некоторых условий для ее осуществления. Недоразвитие определяется здесь непосредственно внутренними условиями развития организма. Весьма вероятно, что в таких случаях, при быстрой эволюции, иногда настолько нарушаются нормальные соотношения со средой, а также и частей внутри организма, что такие организмы пойдут по пути вымирания, сопровождаемого постепенным «дегенеративным» измельчанием или «вырождением».

Е. Гипоморфоз

В других случаях еще ярче выступает именно общее недоразвитие всего организма. Это в особенности происходило при выпадении той смены среды, которая была характерна для полного развития и созревания родоначальных форм. Организм, переходивший во время последних фаз онтогенеза в другую среду, начинает преждевременно созревать уже в той среде, в которой раньше развивалась только личинка. Это означает установление постоянной неотении. Повидимому, такая форма катаморфоза, выражающаяся в типичном недоразвитии, имела довольно большое значение в процессе эволюции. Ее можно выделить под названием гипоморфоза.

Определяется такое направление эволюционного процесса, конечно, тем, что при меняющейся обстановке личинка оказалась в условиях более обеспеченной жизни, чем взрослое животное (в его среде). Из позвоночных примеры такого рода известны для хвостатых амфибий, причем в некоторых случаях этот процесс разыгрывается на наших, так сказать, глазах. У обыкновенного аксолотля (Amblystoma mexicanum s. tigrinum) личинка нормально становится половозрелой. Животное в этом случае не метаморфозирует, а остается на всю жизнь водным животным с наружными жабрами, плавательным хвостом и другими приспособлениями к водной среде. Взрослая фаза сухопутного животного, однако, еще не вполне утеряна. Иногда метаморфоз наступает еще вследствие внутренних причин и, во всяком случае, его можно вызвать экспериментально при введении препаратов щитовидной железы. Способность к метаморфозу, следовательно, еще сохранилась. Нормально, однако, выход на сушу не осуществляется, и животное сохраняет все свои личиночные органы, связанные с жизнью в воде. В этом случае теряются органы взрослого, т. е. наземного животного. Не развивается характерная для наземного животного пигментация, вальковатая форма тела, недоразвиваются легкие, органы кровообращения, зубная система, скелет, мускулатура и другие органы. У так называемых постоянножаберных амфибий, к каковым относятся известный пещерный протей (Proteus anguineus), менобранх (Menobranchus lateralis), слепой титон (Typhlomolge rathbuni), сирена (Siren lacertina) и др., спо-

собность к метаморфозу полностью утрачена (рис. 186). Постоянножаберные амфибии представляют собой половозрелые личинки, т. е. недоразвитые животные, которые уже не могут превращаться в наземное животное. Неотения, как явление случайное у многих амфибий и обычное у аксолотля, становится постоянной, наследственной особенностью.

Так как вообще личиночные формы обычно построены проще, чем взрослые, то в результате гипоморфоза (постоянной неотении) имеется вторичное упрощение организации, как бы частичное обращение процесса эволюции. В особенности важно, что при гипоморфозе происходит недоразвитие тех признаков организации, которые развиваются позже всего, т. е. обычно наиболее специальных. Следовательно, гипоморфоз связан с утерей многих признаков специализации. Здесь можно говорить о деспециализации.

Современные постоянножаберные амфибии различного происхождения: их предками были разнообразные специализированные наземные формы. В результате недоразвития признаков специализации этих наземных форм получились вновь более обобщенные формы, которые в силу их сходства объединялись (неправильно) систематиками в одну группу. Целый ряд признаков взрослых предков у них выпал. Организация упростилась за счет выпадения последних стадий онтогенеза.

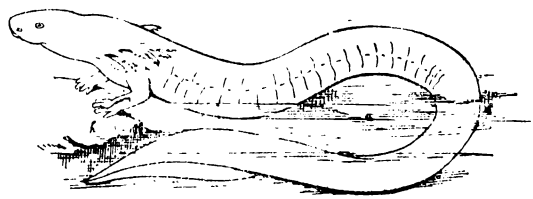


Рис. 186. Постоянножаберная амфибия — сирена (Siren lacertina).

Пример гипоморфоза, связанного с возвращением в водную среду, в которой нормально живут личинки амфибий.

Катаморфоз в большей или меньшей степени характерен для всех современных амфибий и связан, очевидно, с частичным возвращением к жизни в воде. В некоторых случаях произошел полный возврат в водную среду и тогда явления недоразвития получили свое полное выражение в виде типичного гипоморфоза. Личиночная форма нормально живет в воде и достаточно приспособлена к некоторым специфическим условиям водной среды (к жизни в небольших безрыбных водоемах). Если взрослая форма оказывается на суше в менее благоприятных условиях, т. е. сильнее истребляется чем в воде, то всякая ее более длительная задержка в воде, по крайней мере до первого размножения (которое все равно происходит в воде), дает ей известные преимущества в борьбе за существование. Задержка в воде может, однако, лишь в том случае дать заметные преимущества, если организм сохраняет при этом свои специальные личиночные приспособления к жизни в воде (хвостовой плавник, жабры, личиночное кровообращение, органы захватывания пищи в воде). Отсюда проистекает естественный отбор индивидуальных уклонений с остановкой некоторых органов на личиночной стадии развития и

в особенности особей с задержанным метаморфозом (неотенией). В результате либо происходит недоразвитие некоторых органов, либо устанавливается общая неотения.

У амфибий гипоморфоз означает, следовательно, сохранение личиночных признаков в связи с возвращением животного к жизни в нормальной для личинки водной среде. В других случаях гипоморфоз также бывает связан с сохранением личиночного образа жизни. Так, аппендикулярии представляют собой по происхождению личиночные формы асцидий, которые стали достигать половозрелости в личиночном состоянии и утратили способность к метаморфозу.

—

Регресс сильно специализированных органов приводит к известной деспециализации. Он дает новые возможности смены среды для данного организма, так как последний освобождается от тесной связи с прежней весьма ограниченной средой.

При быстрых изменениях среды только дегенерация может, повидимому, иногда спасти организм от вымирания. Так, например, от мезозойских многобугорчатых млекопитающих (Multituberculata), обладавших крайне специализированной зубной системой, в современной фауне сохранились лишь их измененные потомки — однопроходные (ехидны и утконос), совершенно лишенные зубов. Возможно, что именно редукция крайне специализированной зубной системы дала возможность предкам современных однопроходных пережить резкую смену обстановки, связанную с расцветом высших млекопитающих в конце мелового и начале третичного периода, и перейти на новые способы питания.

Еще интереснее, однако, то, что в некоторых случаях явления недоразвития создают подходящую базу для прогрессивного развития данной системы или других органов без всяких явлений замещения. Так, прогрессивное развитие системы кровообращения у наземных позвоночных было возможно только при условии редукции одной из дуг аорты. Долгое незарастание лобного шва на черепе человека дает необходимые условия для продления роста головного мозга, т. е. для его дальнейшего прогрессирования. Некоторые авторы (Больк и др.) считают, что такие явления недоразвития (обозначаемые как фетализация), играли большую роль в процессе становления человека.

Другие авторы идут еще дальше и полагают, что процессы общего недоразвития (гипоморфоза) специализированного организма, устраняя его признаки специализации, создают необходимую основу для нового прогресса в любом ином направлении.

Аппендикулярии являются не просто гипоморфными формами асцидий. Они не остановились на личиночной стадии развития своих предков, а пошли вновь по пути прогрессивной эволюции, но в совершенно новом направлении свободноплавающего организма, защищенного своеобразным домиком.

Гарстанг и де-Бер развили на основании подобных фактов свою теорию происхождения больших групп животного царства путем «педоморфоза».

Дело в том, что с явлениями гипоморфоза связана интересная особенность. Так как гипоморфоз покоится на выпадении последних стадий развития, то у животных, происшедших путем гипоморфоза, полностью исчезают признаки взрослых предков, а вместе с тем и многие процессы более позднего онтогенеза, которые могли бы дать указания на происхождение этих животных. Кроме того, в этом случае нет и промежуточных взрослых форм (так как взрослая фаза внезапно оборвалась). Поэтому ни эмбриологические, ни сравнительно-анатомические, ни даже палеонтологические данные не могут дать надежных указаний на происхождение гипоморфных животных (некоторые указания общего характера могли бы дать только сравнительно-эмбриологические исследования). Если бы мы знали, например, только взрослых амблистом и взрослых аксолотлей, то не могли бы судить об их принадлежности к одному виду. Мы бы даже не подозревали об их близком родстве. Сравнительная анатомия оказалась бы здесь беспомощной. История развития аксолотля также не дала бы нам указаний на его происхождение. Не помогла бы и палеонтология, так как между аксолотлями и амблистомами всегда остался бы разрыв.

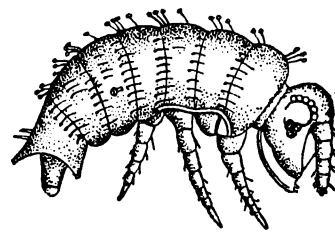


Рис. 187. Зародыш многоножки Polydesmus с тремя парами конечностей (по Лигнау).

Предполагается, что насекомые могли произойти от многоножек путем «педоморфоза» (см. текст).

Таким образом Гарстанг и де-Бер пытаются объяснить отсутствие переходных форм между типами животного царства. В частности предполагается, что, например, насекомые произошли путем «педоморфоза» от личинок многоножек. Действительно, у личинок многоножек (Diplopoda) сначала развиваются лишь три пары ног (рис. 187) и в таком виде они весьма напоминают бескрылых насекомых — аптеригот (рис. 185).

Гарстанг идет и дальше. Он полагает, что хордовые животные произошли путем «педоморфоза» от личинок иглокожих, которые достигали половозрелого состояния до метаморфоза.

Вряд ли у нас есть основание настолько расширять значение процессов катаморфоза и в частности гипоморфоза, как это делают Гарстанг и де-Бер. Их гипотезы происхождения хордовых и даже насекомых мало обоснованы. Однако мы не будем полностью отрицать возможности частичного обращения развития или «омоложения» специализированного организма. Представлению о необратимости эволюции это ни в какой мере не противоречит, так как никакого возврата к прежнему положению здесь, конечно, не имеется и неотеничная форма ни в коем случае не идентична с какой-либо предковой формой. На самом деле имеется лишь вторичное упрощение

строения, основанное на остановке в индивидуальном развитии. Этим, конечно, не достигается возврат к исходным примитивным формам. Современные постоянножаберные амфибии сильно упрощены вследствие гипоморфоза. Они этим, однако, нисколько не приблизились по своему строению ни к стегоцефалам, ни к кистеперым рыбам, ни к каким-либо иным предковым формам (даже близким). И даже наоборот, — они еще более от них удалились. К личинкам далеких предков они, конечно, стали ближе, чем исходная взрослая форма. Но все же они еще ближе по своей организации к личинкам своих ближайших предков.

Если мы примем возможность катаморфоза и гипоморфоза с последующей затем прогрессивной эволюцией даже в значительно более ограниченном масштабе, чем это делают указанные авторы, то все же за этими явлениями остается довольно большое поле в процессе смены органических форм. Очевидно, некоторые группы животного царства действительно образовались в результате процессов катаморфоза (эхиуриды, коловратки, мшанки, клещи, аптериготы, птеробранхии, оболочники). Вопрос остается лишь в том, насколько такие группы способны к новому возрождению по пути дальнейшей прогрессивной эволюции. Факты, повидимому, говорят против такой возможности. Общая деградация никогда еще не выводила организма на путь нового морфофизиологического прогресса.

Если же говорить лишь о *некоторых* признаках специализации, то возможность их утраты может иметь очень большое значение именно для прогрессивной эволюции организмов. В результате катаморфоза не слишком специализированные организмы действительно могут утратить те черты специализации, которые их слишком прочно связывали с частными условиями внешней среды. Если они при этом приобретают известные преимущества в результате одновременно идущих процессов прогрессивного развития, то перед такими деспециализированными организмами открывается возможность расширения своего местообитания за пределы прежней среды. В этом может сказаться дальнейшее положительное значение процессов недоразвития. Процессы катаморфоза устраняют, следовательно, связанность организма с узкими условиями среды (если они касаются признаков специализации), они создают возможность развития более совершенных органов на месте прежних. На основе деспециализированной организации возможно развитие совершенно новых диференцировок, позволяющих организму завоевать новые места в природе.

Вопрос о роли неспециализированных организмов в прогрессивной эволюции выступает в новом свете. Неспециализация не является обязательно результатом сохранения исходных индиферентных состояний, но может и вторично возникнуть в результате утери признаков специализации при явлениях катаморфоза.

4. ФАКТОРЫ, ОПРЕДЕЛЯЮЩИЕ РАЗЛИЧНЫЕ НАПРАВЛЕНИЯ ЭВОЛЮЦИИ

Мы знаем, что творческим фактором эволюции, его основной движущей силой, является естественный отбор, т. е. переживание наиболее приспособленных особей. Направление естественного отбора, а следовательно, и направление эволюционного процесса, определяются конкретными формами взаимодействия между организмом и внешней средой, теми сложными соотношениями, которые Дарвин назвал борьбой за существование. Каковы же те конкретные формы борьбы за существование (элиминации и соревнования), которые ответственны за рассмотренные нами основные направления эволюции.

А. Если жизненные условия в местах обитания известного организма весьма разнообразны, т. е. организм активно меняет свое местопребывание и входит в столкновение с многочисленными физическими и биотическими факторами при полной обеспеченности жизненными средствами (т. е. борьба за существование имеет характер прямой индивидуальной элиминации), то в процессе естественного отбора будут сохраняться для размножения особи наиболее жизнеспособные именно в этих разнообразных условиях существования. Наибольшее значение приобретает не приспособленность к частным внешним условиям (поскольку они изменчивы), а адаптации широкого значения и в особенности внутренняя слаженность частей организма, приспособленного к очень широким условиям разнообразной жизненной обстановки.

Обеспеченность жизненными средствами и отсутствие острой конкуренции поддерживают индивидуальную изменчивость на довольно высоком уровне. Организм приобретает в процессе накопления мутаций высокую пластичность (мобильность). При большой прямой истребляемости идет и отбор на повышение плодовитости. Таким образом имеются налицо все условия для быстрой прогрессивной эволюции: большая изменчивость, интенсивный отбор и быстрая смена поколений. Если отбор идет по линии повышения жизнеспособности в разнообразных условиях среды, то возможно повышение организации с приобретением более широких адаптаций. Эволюция может приобрести характер ароморфоза, т. е. привести к расширению среды обитания с использованием совершенно новых возможностей.

Само собой разумеется, что это направление эволюции касается организма на всех этапах его развития, т. е. целых онтогенезов. Оно может привести также к усовершенствованию эмбрионального (например, живородность) или личиночного развития, которое дает организму новые возможности.

Примером этого направления эволюции по пути ароморфоза могут служить мезозойские млекопитающие. Очень небольшие и очевидно очень плодовитые животные, вполне обеспеченные пищевым материалом (насекомыми и яйцами рептилий), они сильно истреблялись

во всех возрастах как климатическими факторами, при вероятном отсутствии живородности и достаточной заботы о потомстве, так и врагами (хищными динозаврами). В жестокой борьбе за существование, но без принижающей конкуренции, они быстро повышали свою организацию. В особенности развивался головной мозг, органы чувств, органы дыхания и кровообращения; увеличилась общая активность животного. Позднее развилось живорождение и забота о потомстве (кормление молоком). Млекопитающие поднялись на высшую ступень эволюции.

Когда, таким образом, при повышении их организации, уменьшилась истребляемость, численность млекопитающих стала возрастать. Этому увеличению численности способствовало и улучшение общих условий жизни и питания в начале третичного периода. Распространение высших растений, а через это и многочисленных насекомых, способствовало значительному возрастанию пищевых ресурсов. Борьба продолжала итти под знаком прямой элиминации, поддерживавшей высокие темпы эволюции и высокую пластичность примитивных млекопитающих. С возрастанием численности началась затем дифференциация и приспособление к частным условиям существования (алломорфоз). Это устраняло остроту начинающейся взаимной конкуренции. Однако по мере дальнейшего размножения все же вновь возрастала и косвенная элиминация (активная конкуренция), со всеми ее последствиями (теломорфоз).

Во всех тех случаях, когда нарождается действительно новая форма, она не обладает еще преимуществами имеющихся уже специалистов и неизбежно сильно истребляется. Однако, именно благодаря отсутствию специализации она может занять новое место в природе, еще не занятое другими организмами или освобожденное вследствие вымирания специализированных форм при быстрых изменениях жизненных условий. Если организм попадает в этом новом месте в благоприятные условия питания, то он может очень быстро пойти по указанному пути прогрессивной эволюции, характеризующему ароморфоз.

Б. Если жизненные условия обладают известной устойчивостью для данного организма, то преимущества в борьбе за существование получают особи лучше приспособленные к данным частным условиям существования — более стойкие по отношению к физическим факторам среды, более защищенные против определенных хищников и паразитов. В случае интенсивной прямой индивидуальной элиминации не будет происходить увеличения численности особей и жизненные средства при отсутствии заметной конкуренции будут достаточно доступными. Это будет поддерживать изменчивость и, следовательно, видовую пластичность на достаточно высоком уровне. Таким образом и в этом случае имеются предпосылки для достаточно быстрой эволюции по пути приспособления организма к данной среде. Это будет путь а л л о м о р ф о з а.

Приспособление к данной среде может выражаться в развитии средств для добычи пропитания и в развитии средств защиты как

активной, так и пассивной, от неблагоприятных физических факторов и от врагов. Отбор на защищенность от физических факторов может привести к развитию таких, например, образований как роговые чешуи рептилий (защита от высыхания), как волосы млекопитающих (защита от холода) или их живородность (защита зародыша, частью и от холода). Отбор на защищенность от биотических факторов приводит к развитию средств активной защиты (бег млекопитающих, орудия защиты, как, например, рога, бивни) или средств пассивной защиты (панцыри, покровительственная окраска, рисунок и форма).

Конечно, и здесь, на пути алломорфоза, преобразовывается весь организм в целом и все его стадии развития, т. е. весь онтогенез. Значительная общая элиминация ранних стадий развития приведет к отбору в направлении продления жизни особи в зрелом состоянии. Если эта элиминация имеет избирательный характер, то возможен отбор особей более стойких, более защищенных на этих стадиях развития. В этом смысле может иметь значение более мощное развитие системы яйцевых и зародышевых оболочек, окраска яйца, скорость развития, стойкость эмбриона против температурных и других уклонений в физических условиях развития. Таким образом, при индивидуальной элиминации зародышей, отбор на бо́льшую их стойкость, приспособленность их к специальным условиям существования, приведет к развитию эмбриоадаптаций, или ценогенезов.

Если в большой степени элиминируется уже вылупившаяся из яйца молодь, то положительное значение может приобрести увеличение запаса желтка в яйце (или продление внутриутробного развития при живорождении), поскольку оно ведет к бо́льшей величине и более высокой диференцировке, а следовательно, и к увеличению жизненной стойкости молоди. Увеличение размеров яиц или продление внутриутробной жизни и увеличение размеров детенышей частично будет связано и с увеличением размеров взрослого животного. К тому же результату приводит и общая истребляемость молоди при продлении жизни у форм с длительным ростом. Отсюда наклонность к увеличению общих размеров тела в филогенетических ветвях. Еще резче, однако, эта наклонность выражается при специализации, связанной с отбором на экономичность обмена (теломорфоз).

При большой истребляемости личиночной стадии развития индивидуальная элиминация ведет к увеличению приспособленности личиночной формы к ее специфическим условиям существования. В результате развиваются личиночные адаптации, как частные выражения алломорфоза. Общая элиминация молоди ведет также к ускорению развития и сокращению данных стадий.

В. Если борьба за существование происходит в условиях острой конкуренции (активного соревнования), т. е. при косвенной элиминации (голодом), то естественный отбор приобретает своеобразное направление к достижению максимальной экономии в использовании жизненных средств.

Это — путь теломорфоза.

Если прямая элиминация физическими и биотическими факторами не велика, то наступает быстрое увеличение численности популяции вплоть до максимально возможного насыщения данной среды обитания. При этом неизбежно сказывается нехватка жизненных средств и начинается жизнь впроголодь (хотя бы только периодическая, т. е. зимнее голодание), которое особенно тяжело сказывается на молоди. При индивидуальных различиях в успешности добывания пищи и в совершенстве ее использования будет происходить косвенная элиминация особей, менее приспособленных к этим условиям полуголодного существования. Решающую роль приобретает именно форма добывания и использования пищи. Элиминация не будет полной — различие между особями выразится главным образом в их большей или меньшей истощенности. При этом, однако, неизбежно увеличится смертность более истощенных особей от других причин (врагов, паразитов, болезней, зимней голодовки), а кроме того резко снизится их плодовитость (численность единовременно производимого потомства). Возможности добывания пищи возрастают по мере специализации на одном роде пищи, в котором данная форма не имеет конкурентов. Поэтому косвенная элиминация (т. е. активная конкуренция) ведет прежде всего к резкой дифференциации и расхождению признаков по принципу специализации в отношении жизненных средств. В дальнейшем отбор может итти только в направлении максимальной экономичности использования данного пищевого материала. Организм окончательно связывается с данными весьма узкими условиями среды, к которым он максимально приспособлен, и далее уже не может выйти за ее пределы. Косвенная элиминация продолжает устранять все особи не вполне приспособленные, т. е. уклоняющиеся от «нормы» (при данных устойчивых условиях среды). Индивидуальная изменчивость падает поэтому до минимума. Вместе с тем, как упомянуто, преимущества во внутривидовой конкуренции получат и особи, менее истощенные процессами половой продукции, т. е. особи менее плодовитые. Естественный отбор пойдет на снижение плодовитости в смысле уменьшения величины кладок (пометов).

Однако, от голодовки будет особенно страдать молодой, еще растущий организм. Возрастет смертность молоди. Это приведет к дальнейшим процессам, характеризующим теломорфоз.

Если взрослые животные и молодь живут в одних условиях и питаются одинаковой пищей, то пищевая конкуренция между ними может привести к расхождению признаков и специализации личинок в одном направлении и взрослых животных — в ином.

В других случаях возможна эволюция эмбриональных приспособлений в виде увеличения запаса желтка, развития живородности и эволюция форм заботы о потомстве. В процессе естественного отбора будут выживать более развитые молодые особи, развившиеся из более крупных яиц и под более эффективной охраной материнской особи. Увеличение размеров яиц возможно, однако, лишь за счет

дальнейшего сокращения их числа. Падение плодовитости может быть компенсировано только продлением жизни взрослых животных и введением многократности их размножения. Увеличение размеров яиц связывается и с увеличением размеров тела. К тому же приводит и продление внутриутробной жизни. Наконец, к этому же результату приведет и отбор на экономичность обмена.

Поэтому увеличение размеров тела является довольно обычным выражением т е л о м о р ф о з а, переходящего здесь иногда в гиперморфоз. Последнее, конечно, не есть обязательный финал теломорфоза.

При введении более совершенных форм заботы о потомстве, при быстром росте и ограничении периода развития молоди одним сезоном, возможно достижение взрослого состояния и накопление известных резервов до наступления зимы. В этом случае окончательные размеры тела ограничиваются обычно сравнительно небольшими размерами, несмотря на значительную специализацию данных форм (многие птицы и мелкие млекопитающие).

Г. Если, однако, косвенная элиминация с отбором на максимальную экономичность обмена падает на взрослую фазу онтогенеза, а молодь подвержена большой прямой элиминации (врагами, паразитами, климатом), то в результате совместного действия обоих факторов произойдет крайняя специализация, сокращение числа единовременно выводимых детенышей, продление жизни в половозрелом состоянии, многократность размножения и увеличение размеров взрослого животного. Здесь телеморфоз может при большой истребляемости молоди перейти в г и п е р м о р ф о з, связанный с гигантизмом и чрезмерным развитием некоторых частей. Таков был, между прочим, путь эволюции многих динозавров.

Д. Если организм попадает в такие условия, в которых его истребляемость очень велика и не имеет избирательного характера, т. е. в случае большой о б щ е й э л и м и н а ц и и факторами случайного характера (стихийные явления физической природы, враги подавляющей силы, против которых у организма нет никаких средств защиты), то его эволюция все же получает определенное направление. Прежде всего будет происходить естественный отбор на максимальную п л о д о в и т о с т ь, так как лишь особо плодовитые особи будут иметь шансы оставить после себя хотя бы немногочисленное потомство, достигающее зрелого состояния. Кроме того, как мы знаем (см. V, 1, Общая элиминация), общая элиминация может иметь возрастный характер и ведет тогда к изменению соотношений между различными фазами онтогенеза. При большой истребляемости молоди она ведет к продлению жизни, к многократности размножения и нередко к увеличению размеров взрослого животного. При большой и с т р е б л я е м о с т и в з р о с л ы х она ведет к продлению личиночной жизни и сокращению фазы зрелости. В результате обычно достигается однократное размножение и возможно раннее созревание (многие насекомые). Раннее созревание может сопровождаться сокращением общих размеров тела и недо-

развитием. Эволюция идет по пути катаморфоза и гипоморфоза.

Во всех случаях интенсивной общей элиминации взрослых животных численность данной формы животных оказывается небольшой. Между тем условия его питания, в силу отсутствия внутривидовой конкуренции, могут оказаться весьма благоприятными. В таком случае, при наличии лишь общей элиминации случайного характера, чрезвычайно снижается эффективность естественного отбора (элиминация в основном не имеет избирательного характера). В популяции будет итти непрерывное накопление мутаций. Изменчивость будет возрастать. Беспорядочное накопление мутаций приведет к значительной дезорганизации и явлениям недоразвития. Путь дегенеративных изменений и есть путь катаморфоза, который при резком выражении общего недоразвития обозначается нами как гипоморфоз. По этому пути пошли, очевидно, коловратки, ветвистоусые раки, клещи, бескрылые насекомые (аптериготы), тли и др. Искусственный отбор на скороспелость связан также, повидимому, с отбором на некоторое недоразвитие, признаки которого имеются, например, у скороспелых пород свиней.

X. ЗАКОНОМЕРНОСТИ ЭВОЛЮЦИИ

1. ТИПИЧНАЯ СМЕНА ФАЗ В ЭВОЛЮЦИИ ОТДЕЛЬНЫХ ФИЛОГЕНЕТИЧЕСКИХ ВЕТВЕЙ

> «Может потребоваться длинный ряд веков для приспособления организма к некоторым новым и своеобразным условиям жизни, например, к летанию по воздуху, и ..., следовательно, переходные формы часто должны были на долгое время ограничиваться в своем распространении какой-нибудь одной областью; но раз такое приспособление совершилось, и немногие виды приобрели, таким образом, большое преимущество над другими организмами, достаточно уже сравнительно короткого времени для возникновения многих расходящихся форм, которые быстро и широко распространяются по всему миру».
>
> Ч. Дарвин

Конкретные пути эволюционного процесса в течение долгих геологических периодов могут быть весьма различными, и, однако, при ближайшем анализе этих путей можно вскрыть известные закономерности в их течении и в их смене. Выделенные нами типичные направления эволюции, характеризуемые разными формами приспособления организма к меняющейся среде, представляют результат известного обобщения. В конкретной эволюции они устанавливаются не всегда с такой определенностью. Борьба за существование столь сложна, что мы всегда видим совместное действие различных ее форм. Вопрос лишь о доминировании одной какой-либо формы борьбы, а следовательно, и определенного направления естественного отбора. Однако нужно считаться и с существованием вполне реальных переходов одних форм эволюции в другие. Такие переходы означают смену направлений эволюционного процесса. Интересно отметить, что в этой смене наблюдаются некоторые типичные закономерности, которые частью и были уже нами отмечены.

В силу процесса естественного отбора наиболее приспособленных особей, нормальный путь эволюции есть путь приспособления, а при учете непрерывных изменений в факторах внешней среды — путь смены приспособлений. Эта смена приспособлений может быть с успехом реализована лишь при определенных темпах эволюции организма. Организм должен в своих изменениях по меньшей мере поспевать за изменениями среды для того, чтобы сохранить известный уровень приспособленности. Только при этом условии соотно-

шения между организмом и средой приобретают в своих изменениях характер до известной степени устойчивого движения.

Вид, изменяющийся слишком медленно, отстающий в своей эволюции от изменений среды, теряет свою приспособленность, попадает во все более худшие условия существования, его смертность увеличивается, его численность и ареал распространения сокращаются. Чем более падает численность вида, чем более ограничивается его распространение, тем более замирает темп эволюции, тем быстрее идет данный вид по пути вымирания.

В реальных условиях меняющейся среды одни виды идут по пути биологического прогресса или процветания, определяемого относительно высокими темпами эволюции, при которых приспособленность организма возрастает. Это не означает обязательного усложнения организации. Наоборот, организация может и упрощаться. Все дело лишь в соотношениях между темпами изменений организма и среды, а не в направлении этих изменений. Объективным показателем биологического прогресса является увеличение численности, ведущее к расселению и расширению ареала распространения.

Другие виды идут по пути биологической стабилизации, определяемой согласованностью темпов эволюции и изменения среды, при которых приспособленность организма к изменяющейся среде поддерживается на известном уровне. Объективным показателем стабильности является сохранение некоторой средней численности, сохранение области распространения с возможными миграциями, но без значительного расселения. Стабилизация ни в коем случае не означает прекращения эволюции; наоборот, она означает максимальную согласованность изменений организма с изменениями среды.

Наконец, третьи виды идут по пути биологического регресса, или вымирания, определяемого отставанием темпа эволюции данной формы от темпа изменений окружающей ее обстановки. Уровень приспособленности организма непрерывно снижается, хотя это и не означает упрощения организации (наоборот, она может и усложняться). Объективным показателем биологического регресса является уменьшение численности. Сокращение ареала распространения приводит к перерывам в распространении, сохранению на некоторое время реликтов в благоприятной обстановке, но кончается все же вымиранием.

Естественно, что наиболее яркое выражение получают различные направления эволюционного процесса именно при биологическом прогрессе, так как только здесь организм выдвигается вперед и перед ним раскрываются новые области и новые возможности дальнейшей эволюции. Эти возможности особенно велики, если организм вступает вместе с тем на путь ярко выраженного морфофизиологического прогресса, который мы выделяем (вслед за Северцовым) под названием ароморфоза. Поэтому нам следует остановиться на анализе биологических предпосылок ароморфоза.

Уже Э. Коп отметил, что все новые филогенетические ветви начинаются от «неспециализированных» форм. Неспециализированный организм не значит «неприспособленный», а означает лишь приспособленность к более широким условиям существования — известный универсализм организации. Такие формы выносят довольно широкие климатические различия, в питании они мало разборчивы, в размножении они также не требуют особо регламентированных условий и относительно успешно избегают различных врагов. Такие неспециализированные организмы находятся вообще в худших условиях существования по сравнению со специализированными. Цифра их гибели как от физических, так и от биотических факторов может быть заметно выше. Однако эти недостатки вполне компенсируются значительной плодовитостью. Их численность может поэтому быть довольно высокой. Короткая жизнь и большая плодовитость определяют быструю смену поколений. Это обеспечивает высокую изменчивость и пластичность в процессе эволюции.

Существование неспециализированных организмов с широким распространением (и малой диференциацией) показывает, что эволюция не всегда идет по пути прогрессивной диференциации и специализации. Часть организмов изменяется вместе с изменениями среды без особой диференциации, сохраняет тенденцию распространить область обитания, поддерживает известную гомогенность путем постоянных миграций и борется с чрезмерной истребляемостью не столько выработкой специальных средств защиты, сколько значительной плодовитостью.

Однако возможно, что не все неспециализированные организмы являются таковыми в силу сохранения этих отношений со средой в течение всей цепи исторических изменений среды и организмов. Весьма вероятно, что, в то время как при прогрессивной диференциации жизни подавляющая часть организмов шла по пути специализации, другие сохраняли в общем мало специализированное строение; третьи, пусть немногие, шли в направлении утраты признаков специализации. Деспециализация, несомненно, возможна лишь в отношении не слишком специализированных форм. Когда при довольно быстрых изменениях среды значительно обостряется борьба за существование, увеличивается и цифра гибели. При этом всякое появление новых элиминирующих факторов, к которым организм еще не был приспособлен (новый хищник или паразит), ведет к неизбирательной истребляемости. Однако усиление общей элиминации приводит к повышению плодовитости, к сокращению жизни, к недоразвитию и к увеличению изменчивости. Эволюция идет тогда по пути к а т а м о р ф о з а. Если общая элиминация в особенности захватывает взрослое животное, то отбор пойдет по пути раннего размножения за счет общего недоразвития, т. е. по пути г и п о м о р ф о з а. Такой деспециализированный организм будет обладать не меньшей пластичностью, чем неспециализированный.

Если в течение дальнейшей эволюции неспециализированной формы в числе новых признаков приспособления окажется такое

приобретение, которое может иметь положительное значение и за пределами той среды, в которой оно развилось, то эволюция организма может пойти по совершенно новому пути. Такое приобретение может дать организму очень большие преимущества в борьбе за существование в разных условиях среды. Приобретением адаптаций широкого значения характеризуется путь ароморфоза, в результате которого организм размножается и расселяется, т. е. вступает в фазу интенсивного биологического прогресса. Так, например, приобретение волосяного покрова млекопитающими дало им возможность не только проникнуть дальше в более холодные страны, но и позволило поднять температуру тела и установить ее на оптимальном уровне. Это означало, однако, поднятие интенсивности обмена веществ, а, следовательно, и общее повышение жизнедеятельности животного. Большая активность животного, как в добывании пищи, так и в защите от врагов, давала ему огромные преимущества в борьбе за существование. Она значительно снизила цифру гибели (элиминацию) и привела к увеличению численности вида. Элиминация потеряла свое общее неизбирательное значение, какое она имела при подавляющей для организма силе элиминирующих факторов. Организм стал уже в состоянии бороться, и это обусловило избирательную форму — элиминации физическими и биотическими факторами. В результате — прогрессирующее приспособление к весьма разнообразным условиям существования, т. е. быстрая эволюция по пути приобретения новых широких адаптаций и дальнейшее повышение организации — типичный ароморфоз.

Это повышение организации приводит к дальнейшему снижению истребляемости. Животное увеличивает свою численность и расселяется все шире. Широкое расселение ставит организм в различные местные условия борьбы за существование и это обусловливает быстрое расхождение признаков и диференциацию на местные формы. Местные условия вызывают к жизни и появление частных приспособлений к этим условиям (алломорфоз) для форм, приобретающих известную оседлость.

Таким образом ароморфоз защищенной и потому процветающей формы вполне закономерно завершается алломорфозом.

С увеличением численности животное, однако, рано или поздно сталкивается с ограниченностью средств к жизни и вступает на путь косвенной борьбы, т. е. активной конкуренции с себе подобными. Это ускоряло расхождение признаков, т. е. процесс диференциации. Всякая новая диференциация и расхождение признаков означают временное снятие остроты внутривидовой конкуренции. Вслед за этим размножение новой формы ведет к новому увеличению плотности населения и к дальнейшему обострению конкуренции. Этот процесс последовательной диференциации имеет, однако, свой предел, диктуемый малой численностью и, следовательно, малой пластичностью дробных систематических группировок,

При достижении этого предела, т. е. максимально возможной дифференцировки и максимальной плотности населения, обострение индивидуальной конкуренции с ее косвенной элиминацией ведет процесс эволюции во все более ограниченное русло. Организм, приспособленный к известной частной среде, может при условии острой пищевой конкуренции итти лишь по пути дальнейшей диференциации и специализации. Конкуренция (нередко лишь периодическая, например, при зимней голодовке) приводит к отбору на наиболее экономное использование пищевых средств. Отсюда все бо́льшая специализация, сокращение плодовитости, продление жизни и иногда увеличение размеров яиц, молоди, а также возрастание величины взрослого животного. Вместе с тем жесткая и строго индивидуальная элиминация ведет к сокращению изменчивости. Эволюция идет путем теломорфоза и приводит к утере пластичности, т. е. к снижению темпов дальнейшей эволюции. Специализированный организм может стабилизироваться и существовать затем неограниченно долго при относительно постоянных условиях существования. Всякое же быстрое изменение физических или, еще важнее биологических факторов оказывается для организма гибельным. Не будучи в состоянии изменить с достаточной скоростью свою организацию, он неизбежно идет по пути биологического регресса, т. е. вымирания.

Таким образом, алломорфоз вполне закономерно переходит в теломорфоз, т. е. специализацию, связанную с утерей пластичности и постепенным замиранием эволюции. Показателем того, что организм не поспевает за изменениями среды, служат иногда явления переразвития или гиперморфоз.

Теломорфоз сам по себе еще не означает обязательного вымирания. Однако такой путь эволюции ставит организм перед опасностью вымирания при всяком слишком быстром изменении внешней среды (особенно ее биологических факторов). Последним выражением таких процессов и является иногда гиперморфоз.

Наиболее ярко выражалась такая типичная смена фаз эволюционного процесса при образовании всех больших групп животного царства. Образование каждой такой группы означало известное новоприобретение крупного значения (ароморфоз), ставившее организм в совершенно новые, гораздо более выгодные условия борьбы за существование. Это и обусловило размножение и расселение новых форм, лежащее в основе их диференциации и специализации. Так как эти последние процессы определяются в значительной мере преобладанием косвенной формы элиминации (результат внутривидовой конкуренции), то наиболее типично описанная смена фаз (от ароморфоза к алломорфозу и теломорфозу) протекала у форм наиболее защищенных от прямых врагов. Таким образом, например, мы видим в палеозое распространение, процветание и диференциацию, а затем и вымирание брахиопод (большинства), трилобитов и наутилид. В мезозое такова же судьба аммонитов. Из позвоночных интересны расцвет и

вымирание палеозойских щитковых, а также различных панцырных и ганоидных рыб. На суше очень типична подобная же последовательность смены фаз в эволюции вообще всех высших представителей данной эпохи (в которой они не имели прямых врагов!). Такова судьба стегоцефалов еще в палеозое, таков же путь эволюции рептилий в мезозое и по тому же пути пошли птицы и млекопитающие в конце мела и начале третичного периода.

Эта типичная смена направлений эволюционного процесса от ароморфоза, при непрерывной диференциации и расхождении признаков (адаптивной радиации) процветающих форм, к алломорфозу и затем — теломорфозу — не есть, однако, единственный и неизбежный путь эволюции в целом.

Эволюция не слишком процветающих организмов, которые всегда остаются в условиях довольно острой борьбы за существование с климатическими факторами и прямыми врагами (прямая элиминация) и не вступают на путь интенсивной конкуренции с себе подобными, может неограниченно долго продолжаться по пути алломорфоза, причем организм непрерывно переходит из одной среды в другую (не в смысле обязательной миграции, но и в смысле изменения самого организма, окружающей его среды и взаимоотношений между организмом и средой).

Временами, при условии обострения борьбы, организм, при неизбирательной элиминации и отборе на плодовитость и раннее созревание, может повернуть на путь катаморфоза. Однако и этот путь не всегда спасает организм от вымирания вследствие возрастания истребляемости. Но он же, увеличивая пластичность организма, может его вывести и на новые пути прогрессивной эволюции.

Всякое новое приобретение, дающее организму известное преимущество общего значения, позволяющее ему расширить свое местообитание и перенести сферу своей деятельности на новые места, может послужить началом периода интенсивной прогрессивной эволюции, т. е. ароморфоза. Однако всякое ослабление прямого истребления, связанное с увеличением численности («расцветом») и возникновением внутривидовой конкуренции, не только ведет к прогрессивной диференциации, но, при известной остроте этой конкуренции таит в себе опасности чрезмерной специализации и утери пластичности (теломорфоз, гиперморфоз). Процветание известной формы в геологическом прошлом нередко бывало предвозвестником скорого ее вымирания.

2. ТУПИКИ ЭВОЛЮЦИИ И ПРОБЛЕМА ВЫМИРАНИЯ

«По теории естественного отбора вымирание старых форм и появление новых и усовершенствованных форм тесно связаны одно с другим».
Ч. Дарвин

Указанная нами типичная смена фаз в эволюции отдельных филогенетических ветвей от ароморфоза, лежащего в основе возникновения данной ветви, через алломорфоз к теломорфозу, и иногда к гиперморфозу, идет все время под знаком биологического прогресса, ведущего к распространению и процветанию, а затем, через все более разнообразную диференцировку и все более узкую специализацию к известной стабильности. Последняя может при быстром изменении среды привести к биологическому регрессу, связанному с не менее быстрым вымиранием.

Эта типичная смена фаз не есть, однако, единственно возможная последовательность эволюционных преобразований. Мы уже указывали, что, оставаясь на пути алломорфоза, организм может неопределенно долго следовать за изменениями среды и переходить от одних условий существования к другим, биологически равноценным. В некоторых условиях борьбы за существование возможен и регресс, уничтожение приспособительных изменений, известная деспециализация, недоразвитие и даже общая дегенерация (катаморфоз, гипоморфоз). Явления деспециализации могут облегчить переход в совершенно иную среду, а увеличение пластичности может послужить отправной точкой для новых прогрессивных изменений организации. Таким образом, пути конкретной эволюции не ограничены строгими рамками и, как правило, лишь очень специализированные организмы не могут выйти снова на более широкую арену.

В типичной смене фаз исторического развития отдельных филогенетических ветвей нередко видят эволюцию, строго направленную по одному определенному руслу, по которому организм движется к известному конечному состоянию, как бы к определенной цели. Такой путь «ортогенетического» развития представляет обычно результат поспешного построения филогенетических линий на слишком скудном материале. Привлечение более значительных палеонтологических данных показало, что представление о крайней ограниченности путей эволюции является неправильным (см. IX, 1). Оно неверно даже для животных, идущих по пути теломорфоза (история лошади), хотя в этом случае сама специализация и ограничивает возможные направления эволюции лишь немногими путями, идущими по руслу дальнейшей специализации. Действительно наблюдаемые закономерности в эволюции отдельных филогенетических ветвей находят совершенно непринужденное объяснение с точки зрения дарвиновской теории естественного отбора и расхождения признаков и не нуждаются ни в каких дополнительных гипотезах вроде теории ортогенеза и родственных им представлений.

Особо стоит все же другой вопрос: ведет ли эволюция отдельных филогенетических ветвей, вступивших уже на путь теломорфоза,

т. е. прогрессирующей специализации, с неизбежностью к вымиранию? Не есть ли тогда вымирание все же естественный финал в типической смене фаз эволюционного процесса?

Прежде всего отметим, что о полном вымирании известной группы можно говорить только тогда, когда она не оставила после себя никаких, хотя бы даже измененных потомков.

Так, например, неправильно считать стегоцефалов полностью вымершей группой только потому, что в современной фауне нет организмов с характерными признаками стегоцефалов. Стегоцефалы оказались исключительно жизненными — они дали начало всем наземным позвоночным. Следовательно, они живут в своих потомках, но только эти потомки сильно изменились. Однако огромное число ветвей стегоцефалов, и именно наиболее специализированные ветви (например, все лабиринтодонты) действительно полностью вымерли. Лишь одна ветвь (по некоторым авторам 2—3 ветви) дала начало современным амфибиям, а другая — рептилиям (котилозаврам), и через них всем прочим наземным позвоночным. В качестве примеров совершенно вымерших групп можно назвать динозавров или птерозавров, которые действительно не оставили после себя никаких потомков. Из млекопитающих можно назвать амблипод или титанотериев.

Проблема вымирания животных заключает в себе, собственно, целый ряд вопросов, которые должны быть здесь освещены с точки зрения теории Дарвина.

Прежде всего она включает вопрос о вытеснении одних видов другими, близкими. И здесь имеет место настоящее вымирание, если вытеснение окажется повсеместным. Однако, этот частный вопрос достаточно ясен, так как такое вытеснение совершается нередко почти прямо у нас на глазах. Это явный результат борьбы за существование, в которой постоянно происходит процесс замещения одних форм другими, более приспособленными к данным условиям существования. Такое замещение происходит в особенности часто при изменении среды, когда формы, до того вполне приспособленные, быстро теряют свои преимущества в борьбе за существование. Известные примеры вытеснения черной крысы — серой, западного рака — восточным, черного таракана — пруссаком представляют собой начальные фазы такого процесса. Важнейшим фактором, меняющим в настоящее время среду обитания для животных и растительных организмов, является деятельность человека, которая и ведет поэтому к вымиранию одних форм и распространению других.

Такое вытеснение представляет иногда результат активной межгрупповой конкуренции, иногда следствие пассивного соревнования, т. е. преобладающего уничтожения одного из двух близких видов хищниками, паразитами и неблагоприятными физическими факторами.

Преимущество формы, побеждающей в борьбе за существование, конечно, не в ее меньшей специализации. В этих случаях специали-

вация ни в какой мере не может рассматриваться как причина вымирания.

Палеонтолог О. Марш обратил, однако, внимание на значение не самой специализации, а *скорости специализации*. Это обстоятельство дает известные указания и на причины вымирания в этих случаях. Ветви, быстро расцветающие и быстро специализирующиеся, так же быстро идут навстречу вымиранию. В качестве примеров, иллюстрирующих это положение, можно было бы привести быструю специализацию вымерших паразухий и более медленную специализацию им параллельной ветви, ведущей к современным крокодилам; быструю специализацию большинства давно вымерших териодонтов и значительно более медленную специализацию родственных им млекопитающих. Можно было бы указать на быструю специализацию давно вымерших литоптерн в Ю. Америке и гораздо более медленное развитие настоящей лошади в С. Америке. О том же говорит быстрая специализация очень многих других ветвей копытных, как амблиподы, титанотерии, своеобразные халикотерии и др. Быстрая специализация ископаемых креодонтов и медленная специализация настоящих хищников или быстрая специализация саблезубых кошек (махайродонтид) и более медленная специализация параллельной им ветви настоящих кошек могли бы послужить дальнейшими примерами того, что именно быстрый расцвет и связанная с ним быстрая специализация чаще всего кончаются вымиранием. Исключительно ценными для рассматриваемой проблемы оказались также результаты исследований нашего выдающегося палеонтолога В. Ковалевского. Они в некоторых отношениях очень близко сходятся с данными О. Марша, но представляют результат еще гораздо более глубокого анализа.



Рис. 188. В. О. Ковалевский (1842—1883).

Крупнейший русский палеонтолог, основатель палеобиологии.

В. Ковалевский (рис. 188) ввел в науку понятие *дезадаптивной специализации*, под которой он разумеет как бы неудачный путь специализации — ошибочный путь разрешения задачи приспособления организма к известным условиям. В эволюции копытных это выразилось в удержании рядового расположения костей запястья и предплюсны, которые не перестроились соответственно новым задачам при прогрессивном развитии средних пальцев и редукции крайних. Это можно рассматривать как результат быстрой специализации, при которой система морфогенетических корреляций между элементами скелета не успела в достаточной мере перестроиться (мы ведь знаем, что консерватизм организации по-

жоится именно на устойчивости сложных корреляционных связей). Другим примером инадаптивной эволюции может послужить строение зубной системы первичных хищников — креодонтов (рис. 189). Первоначально специализация шла в направлении преобразования последнего коренного зуба в «плотоядный» режущий зуб (m_3 и m^2). Такой зуб имел, по своему положению, максимальную силу (ближе к точке опоры рычага). Однако он не имел пространства для прогрессивного увеличения. Обладая в начале известными преимуществами, этот тип быстро специализировался. Но в дальнейшей эволюции выявились преимущества другого типа, который раньше был на заднем плане. Формы, у которых сильнее развивался первый коренной зуб (в нижней челюсти, а в верхней — последний ложнокоренной), получили преимущества, вследствие возможности разрастания плотоядного зуба назад за счет редукции последних коренных зубов. Поэтому, по мере более поздней и медленной специализации настоящих хищников, креодонты были вытеснены и вымерли. Приведенные примеры представляют собой настоящие тупики эволюции, из которых действительно не было выхода, вследствие неправильно взятого направления специализации.

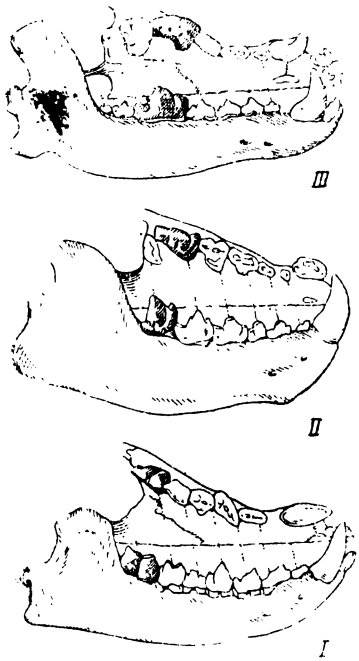


Рис. 189. Развитие плотоядного зуба у креодонтов (*I* и *II*) и у современных хищников (*III*).

I — Hyaenodon; *II* — Oxyaena; *III* — Canis lupus (волк). Плотоядный зуб выделен штриховкой. Пример инадаптивной специализации у креодонтов.

Таким образом мы ясно видим картину постоянного замещения старых форм новыми, более совершенными. При этом быстрая специализация часто ведет к образованию «инадаптивных» негармоничных форм, т. е. заводит в тупики, а более медленная специализация оказывается более совершенной. Очевидно это связано с тем, что система морфогенетических корреляций, обладая известной устойчивостью, не всегда поспевает в своей перестройке за требованиями изменяющейся среды.

Однако наряду с этим встречается вымирание многих форм и даже целых групп без их замещения какими-либо близкими формами.

Вопрос о вымирании отдельных форм (и целых групп организмов) без их непосредственного вытеснения близко родственными, но более приспособленными формами должен быть выделен и рассмотрен отдельно.

В историческое время вымерло очень большое число форм. Вымирание это продолжается и на наших глазах. Многие формы уни-

чтожаются непосредственно человеком (см. IV, 1), большинство же гибнет вследствие тех изменений, которые человек вносит в условия их существования. Однако и независимо от деятельности человека такое вымирание имеет место. Оно происходило также постоянно и в прежние геологические эпохи.

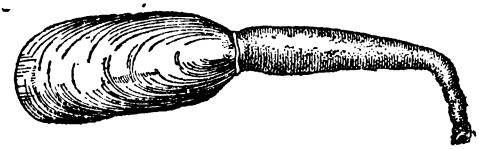


Рис. 190. Lingula. Одна из брахиопод, доживших почти без изменений с кембрия до современной эпохи.

Непосредственные причины этого вымирания могут быть весьма различными, но в основном они лежат, конечно, также в изменениях соотношений организма с внешней средой при изменениях в факторах этой среды. При этом имеют известное значение физические факторы (климат), но гораздо важнее изменения в биологической обстановке. Организм гибнет в борьбе за существование. Это, однако. лишь непосредственные причины. Ведь при наличии одних и тех же изменений одни организмы вымирают, а другие начинают получать преобладание и выходят на путь биологического прогресса. Корни всех этих явлений лежат гораздо глубже, и неудивительно, что большинство авторов ищет причины вымирания не во внешней среде, а в самих организмах, полагая, что внутренние причины направляют эволюцию к какому-то фатальному концу. Однако это тоже неверное решение вопроса.

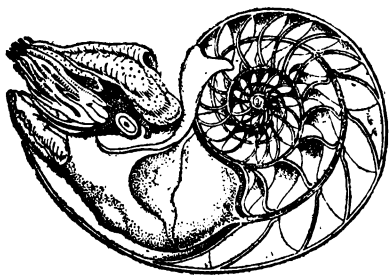


Рис. 191. Nautilus pompilius. Четырехжаберный головоногий моллюск—«кораблик».

Единственный современный представитель большой группы организмов, весьма распространенной в прошлые геологические эпохи, особенно в палеозое, начиная с кембрия. Род Nautilus известен уже в силуре.

Представления об ограниченности эволюционного процесса пользуются большим распространением среди зарубежных биологов и особенно палеонтологов. Ограниченность существования филогенетических ветвей во времени связывают обычно с их прогрессивной специализацией (Э. Коп, Л. Долло, Ш. Депере и др.). По Д. Роза эволюция вообще ведет к «редукции изменчивости», утере пластичности и вымиранию. Согласно этой точке зрения собственно вся жизнь идет по пути к вымиранию, но только в разных ее ветвях с разной скоростью. На самом деле это, конечно, неверно, но вместе с тем не подлежит никакому сомнению, что большинство филогенетических ветвей имеет всегда ограниченное существование. Это, однако, еще ничего не говорит о причинах их вымирания.

Чрезвычайно различная судьба близких форм, из которых одни развивались и вымирали с исключительной скоростью, а другие,

наоборот, отличались поразительной жизненностью в течение длительного геологического времени (рис. 190, 191, 192), говорит против решающего значения внутренних факторов. Большинство плеченогих вымерло еще в палеозое, однако, некоторые формы процветают и в настоящее время (рис. 190). Все наутилиды вымерли еще в палеозое, но известный «кораблик» Nautilus (рис. 191) сохранился до настоящего времени. Из растений вполне аналогична судьба гинкговых (рис. 192). Специализация и в этом случае не может рассматриваться, как прямая причина вымирания. Индивидуальная изменчивость также вовсе не всегда снижается. Некоторые авторы считают даже, наоборот, увеличение изменчивости признаком дегенерации, ведущей к вымиранию (О. Абель, К. Бойрлен). Мы считаем, что несомненный факт значительной изменчивости некоторых вымирающих форм указывает как раз на наличие в данном случае внутренних предпосылок для прогрессивной эволюции и, если такие организмы все же вымирают, то на это должны быть иные причины. При рассмотрении общих причин вымирания мы должны учитывать как внешние условия быстро изменяющейся среды, что ведет к усилению истребляемости, так и внутренние причины разного порядка.



Рис. 192. Ginkgo biloba.

Единственный современный представитель примитивнейших голосемянных растений порядка Ginkgoales, представители которого были широко распространены в прошлые геологические эпохи, начиная уже с девона.

Прежде всего нужно отметить, что историческое существование специализированного организма естественно ограничено временем наличия тех жизненных условий, т. е. той среды, к которой он приспособлен, а также, конечно, соответствием темпа его эволюции с темпом изменения этой среды.

Ясно, что вымирание хозяина ведет и к вымиранию его строго специализированных паразитов. Размыв и завал пещер ведут к гибели той специальной жизни, которая в них развилась и которая ограничена лишь данными пещерами. При строго специализированном питании существование животного зависит от наличия именно этого кормового материала, и полное уничтожение последнего ведет к вымиранию. При замене леса степью (или наоборот) все специализированные лесные (или степные) животные также осуждены на вымирание, если только эта замена идет с такой скоростью, что данные специализированные организмы не могут за это время переспециализироваться (и если исключена возможность миграции на иную территорию). Вопрос о темпе эволюции имеет вообще очень большое значение. Однако для специализированного организма он

не всегда решает его судьбу. При замене леса степью речь идет не о преобразовании леса, соответственно которому и лесные животные могли бы преобразоваться путем алломорфоза. Речь идет об отступании, сокращении лесных массивов и их замене степью. При этом происходит просто сокращение области, пригодной для жизни лесных животных, вплоть до ее уничтожения вместе с ее населением. Если такой процесс захватывает большую территорию со своей специфической фауной вполне лесных организмов, то последние вымрут. Чем более ограничены территориально и по своим специфическим условиям существования известные организмы, т. е. чем более они специализированы, тем больше возможности гибели этих организмов вследствие утраты территорий и условий, пригодных для их жизни.

Это — внешние условия, которые именно по своей ограниченности ставят специализированный организм перед опасностью вымирания. Здесь следует отметить, что более стойкие физические условия жизни в море и более благоприятные условия расселения значительно уменьшают эту опасность для морских животных. В таких условиях решающее значение имеет лишь соотношение скорости изменения факторов внешней среды и темпа эволюции специализированного организма.

Однако специализированные организмы находятся в неблагоприятном положении еще и потому, что возможные направления их эволюции весьма ограничены. Для специалистов, именно в силу их специальной организации, обычно оказываются закрытыми все пути эволюции за исключением лишь путей дальнейшей специализации. Даже такой признак специализации, как крупная величина тела, ограничивает возможность приспособления к иным формам существования. Мы не можем представить себе преобразование крупного четвероногого позвоночного в животное роющее, лазающее, скачущее или летающее.

Таким образом, эволюции специализированных организмов ставятся известные пределы, которые ограничиваются тем более, чем более узкой становится сама специализация. Если же возможность эволюции специализированного организма ограничена, то легкая изменчивость частных, ограниченных условий существования, их кратковременность, нередко ставит организм перед угрозой вымирания. Наконец, за частое вымирание специализированных организмов ответственны еще и некоторые другие факторы.

Специализированные организмы вымирают иногда целыми большими группами непосредственно (в геологическом масштабе) после, казалось бы, блестящего расцвета. Сильное размножение организма, попадающего в благоприятные условия существования, ведет к расселению, захвату новых мест, к усилению внутривидовой конкуренции и к дифференциации на новые экологические и географические формы. Далеко идущая дифференциация связана с уменьшением абсолютной численности отдельных популяций. Такое дробление на малые обособленные популяции получает особое значение у мало подвижных оседлых животных. Малая численность популя-

ций и, следовательно, абсолютное уменьшение числа мутаций и их комбинаций, естественно ведут к замедлению темпа эволюции. К тому же ведет и единообразность условий существования специализированных организмов, ограниченных территориально, по роду пищи и по другим физическим и биотическим факторам. Если эти организмы сильно элиминируются, в особенности вследствие жестокой конкуренции, то интенсивный естественный отбор поведет их по пути все более глубокой специализации. Интенсивный естественный отбор специализированных организмов приведет также ко все более значительной их стабилизации. Все уклонения от специализированной нормы будут устраняться в борьбе за существование. Поэтому индивидуальная изменчивость организма будет непрерывно снижаться. Специализированный организм теряет свою пластичность. При изменении условий среды эта пластичность может восстановиться. Вопрос однако в темпах этого восстановления. А это зависит еще и от быстроты размножения. Между тем, наблюдаемое нередко продление жизни и увеличение размеров специализированных животных в отдельных филогенетических ветвях ведет также к уменьшению пластичности через снижение темпов размножения. Более длительное развитие, более позднее половое созревание, и, наконец, обычное уменьшение плодовитости ведут к тому, что поколения отделяются друг от друга все более значительными промежутками времени и, кроме того, абсолютная численность особей с увеличением

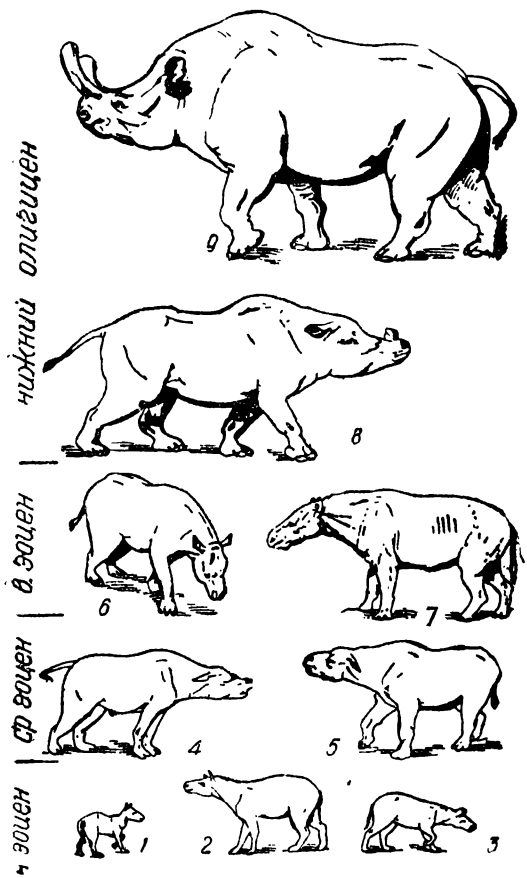


Рис. 193. Палеонтологический ряд титанотериев. Увеличение общих размеров тела сопровождается непропорциональным увеличением рогообразных выростов на голове.

1 — Lambdotherium popoagiana; *2* — Eotitanops princeps; *3* — E. gregoryi; *4* — Mesatirhinus petersoni; *5* — Palaeosyops leidyi; *6* — Manteoceras manteoceras; *7* — Dolichorhinus hyognatus; *8* — Brontotherium leidyi; *9* — B. platyceras.

размеров тела также снижается. Эти обстоятельства также ведут к замедлению темпа эволюции. Прекрасным примером специализации, сопровождающейся возрастанием размеров животного, являются многочисленные формы ископаемых титанотериев (рис. 193). То же самое касается, однако, многих копытных вообще, а также и других млекопитающих. Не менее убедительны и примеры многих вымерших рептилий и амфибий.

Все сказанное подчеркивает значение как внешних, так и внутренних факторов в процессах *теломорфоза*, так часто завершающихся вымиранием. Односторонняя специализация связана действительно с вполне реальной опасностью вымирания. Это не значит, что специализация ведет к вымиранию с внутренней неизбежностью. Мы видели, что ни внешние, ни внутренние факторы сами по себе не ответственны за это вымирание.

Конечно, всякое резкое изменение внешних факторов может привести к непосредственной гибели множества организмов, которые попали в сферу влияния неблагоприятных условий. Однако это не означает вымирания для широко распространенной формы. Именно *ограниченность территорий и условий существования специализированных организмов* усиливают опасность вымирания. Кроме того, однако, эта опасность возрастает еще во много раз вследствие *утери пластичности* специализированными организмами. Тем не менее специализированный организм может при отсутствии резких изменений среды существовать неопределенно долго (иногда от кембрия доныне!).

Вопрос о жизни или вымирании филогенетических ветвей, идущих по пути специализации, зависит от конкретных темпов изменения данной среды и скорости соответствующего изменения строения конкретных организмов. Таким образом, вопрос решается в каждом отдельном случае в зависимости от реальных соотношений в темпах изменений организма и среды. Эти соотношения складываются в общем неблагоприятно для более специализированных животных, вследствие ограниченности условий существования и утери пластичности самого организма. Отставая в скорости эволюции от изменений среды, организм теряет свою приспособленность и вымирает. Это обычный тип *депрессивного вымирания* специализированных форм.

В случае большой смертности молоди нередко вымиранию предшествуют продление роста и увеличение размеров тела, приводящие к нарушению пропорций и одностороннему развитию отдельных частей, выростов и т. п. Явление такого переразвития (гиперморфоза) мы, однако, также не будем считать внутренней причиной вымирания. Она служит лишь *показателем* возросшей истребляемости и недостаточных темпов изменений организма (недостаточно быстрая перестройка системы корреляций, регулирующих относительный рост частей).

Совершенно иное произойдет в случае резкого увеличения прямой

истребляемости взрослых животных. Эволюция пойдет тогда в направлении раннего созревания и сокращения жизни, а также по пути более или менее широкого недоразвития органов взрослого животного, т. е. по пути прогрессивной дегенерации (катаморфоз).

И эти дегенеративные явления нельзя рассматривать как причину вымирания, а лишь как показатель возросшей истребляемости (при обеспеченном питании) и выражение недостаточных темпов приспособительной перестройки организации. Организм теряет прежнюю приспособленность и не успевает приобрести новой. Это путь дегенеративного вымирания (развернутые формы наутилид и аммонитов, пещерный медведь и др.).

Такая же дегенерация может начаться, очевидно, и у мало специализированного организма, и она также может закончиться вымиранием. Однако при большой пластичности мало специализированных организмов это не единственный возможный исход. При достаточной плодовитости и возможном ее повышении неспециализированный организм может с гораздо большей скоростью перестроиться согласно новым требованиям среды.

Во всех этих случаях мы рассматриваем вымирание как выражение непосредственного поражения в борьбе за существование с новыми конкурентами (вытеснение) или с новыми уничтожающими факторами (истребление).

Специализация сама по себе не есть причина вымирания, но она дает для этого благоприятные предпосылки. Хотя специализация дает организму крупные преимущества, но это есть преимущества настоящего момента. Та же специализация ведет в дальнейшем к известной отсталости. Явления переразвития и эксцессивного развития органов, а также недоразвития и дегенерации тоже не являются причиной вымирания; они служат лишь показателями неблагоприятно складывающихся соотношений между организмом и средой вследствие расхождения между темпами их изменений.

Вымирание не есть неизбежный результат эволюции. К нему ведет лишь совершенно определенное расхождение между темпами эволюции и скоростью изменения среды. К специализации и утере пластичности, являющимся основными предпосылками вымирания, ведет лишь острая конкуренция. Другие формы борьбы за существование, более прямая, активная борьба с врагами и климатом, уменьшая до известного предела численность данной формы, снижают конкуренцию, а вместе с тем и ее последствия — прогрессивную специализацию. Становятся возможными алломорфозы и даже новые ароморфозы с их перспективами дальнейшей прогрессивной эволюции.

Эволюция в целом безгранична, но эта неограниченность достигается ценой постоянного ее ограничения лишь немногими биологически прогрессивными видами, дающими начало новым филогенетическим ветвям организмов.

И вместе с тем отмирание всего старого, менее совершенного, всего отстающего в своем развитии от остальной природы (и в первую очередь от ближайших других организмов) есть основное условие возникновения и распространения новых, более высоких форм жизни, заступающих место старых, уже отживших.

3. НЕОБРАТИМОСТЬ ЭВОЛЮЦИИ

> «Нетрудно понять, почему вид, раз исчезнувший, никогда не может появиться снова, если бы даже снова повторились совершенно тождественные условия жизни — органические и неорганические. Если бы потомок какого-нибудь вида и мог (что, без сомнения, и случалось весьма нередко) приспособиться таким образом, чтобы занять в экономии природы место, занимаемое другим видом, и, таким образом, заместить его, все же обе формы — старая и новая — не были бы вполне тождественны, потому что обе они почти несомненно унаследовали бы от своих различных прародителей различные признаки, а организмы, уже различные, будут и изменяться различным образом» ... «Группа, однажды исчезнувшая, никогда не появляется вновь».
>
> Ч. Дарвин

Как видно из приведенного эпиграфа, закон необратимости эволюции был уже совершенно ясно сформулирован Ч. Дарвином в «Происхождении видов». Еще важнее то, что Ч. Дарвин дал вместе с тем безупречное и исчерпывающее объяснение явлений необратимости, объяснение, которого мы напрасно стали бы искать у позднейших теоретиков. Однако закон необратимости эволюции получил известность только благодаря бельгийскому палеонтологу Л. Долло, который иллюстрировал его палеонтологическими данными, дал ему краткую формулировку и, главное, дал наименование «закона». Его правильность затем многократно подтверждалась, так что его нередко именуют просто законом Долло. Впрочем, он не всегда бывал правильно понят и вызывал иногда не вполне обоснованные возражения. По Л. Долло, «организм не может вернуться, даже частично, к прежнему состоянию, уже осуществленному в ряду его предков». «Организм никогда не возвращается точно к прежнему состоянию даже в том случае, если он оказывается в условиях существования тождественных тем, через которые он прошел. Но вследствие неразрушимости прошлого он всегда сохраняет какой-нибудь след промежуточных этапов, которые были им пройдены». О. Абель дает следующую, более пространную формулировку закона необратимости:

1. «Орган, редуцированный в течение исторического развития, никогда не достигает вновь своего прежнего уровня; вполне исчезнувший орган никогда не восстанавливается».

2. «Если приспособление к новому образу жизни (например, при переходе от хождения к лазанию) сопровождается утратой ор-

ганов, которые имели большое функциональное значение при прежнем образе жизни, то при возвращении к старому образу жизни эти органы никогда не возникают вновь; вместо них создается замена иными органами».

Всё эти формулировки в общем вполне безупречны, в особенности в применении к организму как целому. Однако все же закон необратимости эволюции недопустимо расширять за пределы его применимости и делать на этом основании филогенетические выводы (нередко говорят, что более крупная форма не может быть предком более мелкой или более простая структура не может произойти от специализированной и т. п.).

Наземные позвоночные произошли от рыб, и пятипалая конечность есть результат преобразования парного плавника рыбы. Наземное позвоночное может вернуться к жизни в воде, и пятипалая конечность при этом приобретает вновь общую форму плавника. Внутреннее строение плавникообразной конечности — ласта сохраняет однако основные признаки пятипалой конечности и не может, очевидно, возвратиться к исходному строению рыбьего плавника. Амфибии дышат во взрослом состоянии легкими. Жаберное дыхание своих предков они утратили. Некоторые амфибии вернулись к постоянной жизни в воде и вновь приобрели жаберное дыхание. Их жабры представляют, однако, личиночные наружные жабры амфибий. Внутренние жабры рыбьего типа исчезли безвозвратно. Птицы приспособились к передвижению в воздушной среде. Некоторые птицы вторично утратили способность летать и передвигаются путем бега на задних конечностях. Они однако остаются птицами и вряд ли напоминают в чем-либо своих бегавших предков — псевдозухий. Некоторые птицы перешли даже к водной жизни и употребляют свои крылья для плавания. В связи с этим у пингвинов крылья преобразованы в ласты, а перья на них редуцированы и вторично приобрели чешуеобразную форму, ни в коем случае, однако, не идентичную с чешуей рептилий. У лазающих по деревьям обезьян первый палец до известной степени редуцируется. У человека, происшедшего от лазающих приматов, первый палец нижних (задних) конечностей подвергся вновь значительному прогрессивному развитию (в связи с переходом к хождению на двух ногах), но не возвратился к некоторому исходному состоянию, а приобрел совершенно своеобразную форму, положение и развитие. Между тем неправильное истолкование необратимости эволюции приводило многих авторов (Осборн и др.), не допускавших возможности нового усиления первого пальца, к отрицанию происхождения человека от обезьян и к утверждению, что человек произошел лишь от общих с ними предков. Таким же образом, слишком широкое понимание того же закона заставляет многих филогенетиков отрицать происхождение любой современной группы организмов от каких-либо известных ископаемых форм. Родоначальниками оказываются, по их мнению, лишь более отдаленные общие предки, которые наделяются всевозможными обобщенными признаками организации. Реальные исходные

формы замещаются искусственными, совершенно не жизненными схемами. Правильное понимание необратимости эволюции ставит этому закону вполне определенные грани. Смена направлений эволюции происходит в самом деле довольно свободно. Возможно и известное обращение процесса в виде регресса, следующего за прогрессом, или наоборот. Невозможно, однако, движение вспять по прежнему пути и полное возвращение прежних структур.

В качестве типичных иллюстраций закона необратимости эволюции можно привести следующие факты. У раков-отшельников (Paguridae) брюшко сделалось мягким и асимметричным в связи с своеобразным инстинктом, заставляющим животное прятать свое брюшко в пустую раковину моллюска. Рак Lithodes развивается еще как типичный отшельник (Eupagurus), но затем освобождается от раковины и приобретает вновь симметричное строение брюшка, которое, однако, подгибается, как у крабов. Подобным же образом произошел сухопутный рак — «пальмовый вор» Birgus (рис. 194) с подгибающимся брюшком от наземного отшельника (близкого к Coenobita). Восстановление свободной жизни вне раковины не привело к восстановлению прежнего строения, а к совершенно своеобразной форме, напоминающей по внешности краба.

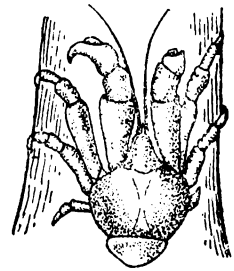


Рис. 194. Рак отшельник — «пальмовый вор» Birgus latro — взбирающийся на кокосовую пальму за орехами.

Рак этот, вторично утративший инстинкт скрывания в раковине моллюсков, приобрел вновь почти симметричное строение брюшка, которое, однако, подгибается как у крабов. Пример необратимости эволюции.

Морские кожистые черепахи (Sphargis s. Dermochelys) произошли от сухопутных, которые вторично перешли к жизни в воде. Во время юрского периода их предки перешли к жизни в открытом море, причем их костный панцырь постепенно редуцировался. В спинном панцыре образовались промежутки — фонтанели, сначала у наружного края; оттуда они затем разрастались по направлению к позвоночным (невральным) пластинкам, раздвигая по пути реберные пластинки. У Protosphargis (рис. 195) из верхнего мела имелись лишь рудиментарные спинной и брюшной щиты. Потомки этих черепах от жизни в открытом море стали возвращаться в прибрежную зону прибоя. Это вызвало вновь развитие панцыря, дававшего в условиях морского прибоя хорошую механическую защиту организму. Однако, вместо возможного, казалось бы, разрастания рудиментов старого панцыря, поверх последнего образовался совершенно новый панцырь, состоящий из мозаики многоугольных кожных окостенений. Таким образом нижнетретичная черепаха Cosmochelys (рис. 196) обладала рудиментарным первичным панцырем и поверх него — хорошо развитым вторичным панцырем из многочисленных костных пластинок. Потомки этих черепах перешли затем вновь к жизни в открытом море, и вторичный панцырь у них также

редуцировался. У современной кожистой черепахи (Dermochelys coriacea) закладывается мозаика кожных костей вторичного панцыря, но последний далее не развивается, и у взрослого животного имеется два рудиментарных панцыря — первичный (в виде реберных и краевых пластинок на спине и рудиментарных костей на брюхе) и вторичный, в виде рассеянных небольших звездчатых окостенений в коже.

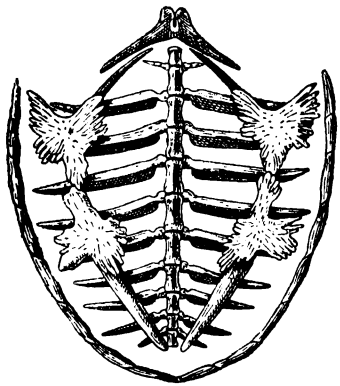


Рис. 195. Скелет щитов ископаемой морской черепахи Protosphargis (мел) с частью редуцированным панцырем.

Предки глубоководной рыбы Cyema atrum утратили хвостовой плавник, служащий у других рыб основным органом движения. При переходе к хищному образу жизни развился новый «хвостовой» плавник за счет спинного и заднепроходного плавников. При развитии высокой дискообразной формы тела (это наблюдается у многих рифовых рыб) у палеозойских рыб непарные плавники разрастались в задней половине тела, брюшные плавники нередко исчезали, а ганоидные чешуи вытягивались по бокам тела в высокие прямоугольники (например, Cheirodus из каменноугольных отложений). У Pholidopleurus (Pholidophoridae) также нет брюшных плавников, спинной плавник сдвинут назад, чешуи по бокам тела вытянуты в высокие прямоугольники. Однако эта рыба имеет веретенообразную форму тела, которая, очевидно, развилась вторично из дискообразной. Расположение плавников, форма чешуй, брюшные плавники при переходе к жизни в открытом море не восстановились в прежнем виде.



Рис. 196. Вторичный кожный панцырь у прибрежной формы морских черепах — Cosmochelys (эоцен).

Подобный панцырь закладывается и у молодых современных кожистых черепах Sphargis (Dermochelys).

Предки современных птиц утратили зубы. У третичной птицы Odontopteryx вновь развились «зубы», не имеющие, однако, ничего общего с прежними зубами: это зубцы на роговом клюве (рис. 197).

Древнейшие сумчатые были древесными животными. В связи с этим у них первый палец противополагался остальным, а второй и третий пальцы соединились вместе (синдактилия). От этих форм произошли наземные прыгающие кенгуру (Macropodidae), у которых первый палец совсем редуцировался. Некоторые из скачущих Macropodidae перешли затем

вновь к лазанию на деревьях. Однако у вторично древесных кенгуру (Dendrolagus) первый палец не восстановился.

Ластоногие произошли от близких к медведям хищников с редуцированным хвостом. При переходе к водной жизни хвост не восстановился и не преобразовался в плавательный орган (как у китов и сирен). Его место заняли обращенные назад задние конечности.

Гораздо чаще восстанавливаются структуры, напоминающие прежние, при редукции органов. Здесь явления недоразвития, т. е. упрощения строения, нередко приводят к состоянию до известной степени сходному с примитивным исходным строением (деспециализация). Однако и в этом случае пути редукции не являются обращенным повторением прежнего прогресса органа, и рудимент органа никогда не повторяет начальных фаз его возникновения. Хотя при редукции дифференцированной (гетеродонтной) зубной системы у млекопитающих и восстанавливается иногда простая коническая форма зубов и число зубов иногда увеличивается, однако, вместе с тем теряется обычно покров из эмали, а смена зубов не только не усиливается (соответственно многократной смене недифференцированных зубов предков млекопитающих), а, наоборот, окончательно теряется (неполнозубые, китообразные).

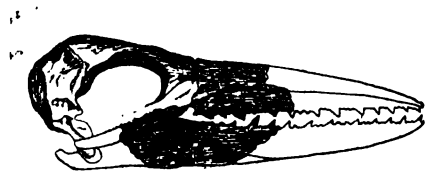


Рис. 197. Череп третичной птицы Odontopteryx с роговыми зубами. Дальнейший пример необратимости эволюции.

Несмотря на эти совершенно ясные факты, ряд палеонтологов отвергает общую значимость закона необратимости эволюции и говорит об «обратимости» и о «цикличности» эволюционного процесса. Исходными являются при этом весьма поверхностные аналогии между историческим развитием отдельных филогенетических ветвей и циклом индивидуальной жизни (см. X, 1).

Возможность обращения эволюции обосновывается собственно только отсутствием переходных форм между более крупными подразделениями — типами, классами, и иногда отрядами животного царства. На самом деле это лишь заставляет думать, что процессы обособления групп происходили с большой скоростью, но никак не может служить доказательством того, что они происходили путем обратного развития от специализированных предков. У нас имеются все основания предполагать, что ароморфные преобразования, следовавшие за приобретением какого-либо существенного преимущества в борьбе за существование, должны были итти с исключительной быстротой. Этого взгляда держался и Ч. Дарвин (см. эпиграф к гл. X, 4). Гораздо больше данных мы имеем поэтому в пользу высказанного Копом взгляда о значении неспециализированных форм для дальнейшего возникновения новых групп. Вместе с тем мы, однако, считаем некоторую деспециализацию вполне возможной. Процессы недоразвития (катаморфоз) могли играть

известную роль и как основа для дальнейшей прогрессивной эволюции. Это ни в какой мере не противоречит общему положению о необратимости эволюции в его правильном понимании.

Приведенные факты необратимости эволюции, почерпнутые из данных палеонтологии, имеют огромное значение для понимания закономерностей эволюционного процесса. Они доказывают с полной убедительностью значение исторически сложившейся структуры организма, т. е. наследственной основы или внутренних факторов, для его дальнейшей эволюции. Организм, возвращающийся как-будто в прежнюю среду, реагирует на эту среду уже иначе, чем реагировали его предки. Прошедшая за это время история организма в новой среде (например, история жизни Protosphargis в открытом море) не прошла бесследно, и при возвращении в прежнюю среду это уже не прежний организм, который когда-то выходил в эту среду (например, предки Protosphargis — в открытое море). Между тем два разные организма никогда не находятся в одинаковом положении, в одинаковых взаимоотношениях с факторами внешней среды (даже если эти факторы одинаковы), а поэтому и «реагируют» поразному на одинаковые факторы. Материалом для естественного отбора неизбежно будут различные индивидуальные уклонения (разные мутации и разные их комбинации, дополненные разными модификациями). Кроме того, в силу различных взаимоотношений с факторами среды, и формы борьбы за существование и направления естественного отбора будут различными. Наконец, и это быть может главное, историческая база, исходная организация различна, а всякая новая надстройка должна быть полностью согласована с основами существующей уже организации. Она строится на ее базе и должна вместе с нею образовать одно новое вполне жизнеспособное целое.

Факт необратимости эволюции доказывает с неопровержимой убедительностью значение внутренних факторов (т. е. исторически сложившейся организации) для эволюции. С другой стороны, явления замены исчезнувших структур новыми, до известной степени сходными или по крайней мере функционально их вполне заменяющими, при возвращении организма в прежнюю жизненную обстановку, доказывают с такой же отчетливостью и значение среды, как фактора, определяющего направление эволюционного процесса. Взаимодействие внутренних и внешних факторов, т. е. исторически сложившейся организации с условиями жизненной обстановки, осуществляется при этом, очевидно, в процессе естественного отбора особей, наиболее приспособленных к данным условиям среды. Только конкретные соотношения, устанавливающиеся между средой и организмом, в его жизненных процессах и размножении, решают вопрос о направлении эволюции. Ни организм, ни среда сами по себе не ответственны за это направление. Закон необратимости эволюции является одним из лучших доказательств этого положения. Он означает фактическую неповторимость сложного исторического процесса развития органических форм.

4. НАПРАВЛЕННЫЕ ПРОЦЕССЫ ЭВОЛЮЦИИ ОРГАНИЧЕСКОГО МИРА В ЦЕЛОМ

«Это усовершенствование неизбежно ведет к постепенному повышению организации большей части живых существ во всем мире».

Ч. Дарвин

Эволюция органического мира в целом имеет прогрессивный характер — она неуклонно ведет к усложнению организации, к созданию все высших форм жизни. Это показывает вся сумма наших знаний и об этом вполне убедительно свидетельствует палеонтология. Прогрессивная диференцировка организмов сопровождается, конечно, и усложнением всей их жизненной обстановки. С эволюцией организмов изменяется и среда их обитания.

В процессе эволюции известного организма, состоящей в приобретении какого-либо нового приспособления, внешняя среда сама изменяется и притом так, что организм вынужден изменяться далее в том же направлении прогрессивного совершенствования или специализации.

Представим себе возникновение примитивного органа зрения в виде скопления чувствующих клеток или глазного пятна. Это преимущество отдельных особей имеет большое значение в жизненной конкуренции с другими особями данной популяции. Однако при скрещивании этих особей с другими и дальнейших процессах размножения и отбора новый признак распространяется на всю популяцию. Этим самым для данного организма (особи) изменяется и окружающая его среда. Преимущества отдельных особей теряются, так как они превратились в общее достояние. В активном соревновании за пищу и в пассивном соревновании в борьбе с вредными влияниями и общими врагами отдельные особи могут получить преимущества лишь в дальнейшем совершенствовании органа зрения. Однако особи, приобревшие хотя бы незначительное дальнейшее преимущество, передадут более совершенное строение органа зрения своему потомству, которое быстро, через процесс скрещивания и размножения, при содействии естественного отбора распространится на всю популяцию. Это означает, однако, для каждой отдельной особи изменение ее жизненной среды. Каждая особь вынуждена теперь конкурировать с одинаково вооруженными особями того же вида, и только приобретение дальнейших усовершенствований в строении органа зрения может дать отдельным особям новое преимущество в борьбе за существование. Этот процесс должен продолжаться непрерывно вплоть до достижения максимально возможного для данного организма уровня диференцировки, соответственно его условиям существования. То же рассуждение применимо к любому, вновь возникающему, органу или приспособлению. Оно будет в силу постоянного внутригруппового соревнования «ортогенетически» развиваться и совершенствоваться до максимально достижимых пределов.

Это касается, конечно, и эволюции всего организма в целом. Мы уже неоднократно подчеркивали, что при эволюции определенного организма в известной органической среде она, как правило, вводится в русло все большей специализации в одном определенном направлении. Для специализированного организма обычно открыт лишь один путь эволюций в направлении дальнейшей специализации.

Специализация, однако, ограничивает процесс эволюции довольно узкими пределами. Для нас интереснее отметить, что и в приобретениях общего характера, поднимающих организацию на высшую ступень, наблюдается та же самая закономерность. И здесь происходит прогрессивное развитие данного приобретения в определенном направлении дальнейшего совершенствования (как это было показано на примере эволюции органа зрения).

Еще важнее, однако, то обстоятельство, что в процессе эволюции органического мира в ц е л о м происходит именно не специализация (конкретная специализация является всегда лишь временным эпизодом в этом процессе), а общее совершенствование — усложнение организации, развитие высших форм жизни.

В исторических преобразованиях организмов большинство приспособлений имеет лишь кратковременное существование — они возникают и исчезают соответственно преходящему значению тех или иных факторов окружающей среды. Изменяется пища и способ питания, исчезают одни враги и появляются другие, меняются средства защиты, возникают новые конкуренты и меняется образ жизни. Некоторые приспособления имеют, однако, более общий характер — они сохраняют свое значение на широких пространствах и в разных экологических условиях. Такие более широкие адаптации сохраняются дольше. Некоторые приспособления имеют почти универсальное значение. Тогда они входят прочно в состав организационных признаков данной группы и всех ее потомков, т. е. становятся характеристикой известной филогенетической ветви. Так, например, жабры, как приспособление к дыханию в водной среде, более совершенное, чем простое кожное дыхание, приобретают длительное значение, так как они оказываются полезными для водных животных, живущих в самых различных условиях (как морских, так и пресноводных, как донных, так и пелагических, для планктонных и нектонных и т. д.).

То же самое касается и органов воздушного дыхания — легких. Такие органы, будучи раз приобретены, длительно сохраняются у потомков — до тех пор, пока они вообще живут в воде (жабры) или в воздушной среде (легкие). Еще более универсальное значение имеют органы чувств. Однажды возникнув, как приспособления, позволяющие животному ориентироваться в пространстве, органы чувств сохраняют при всех сменах среды навсегда свое значение (за исключением регресса, стоящего в связи с утратой активности животного). Известные органы чувств позвоночных животных — парные органы зрения, слуха, равновесия, обоняния, и вкуса — воз-

никли еще у их предков, живших в воде. Они развивались прогрессивно у бесчелюстных позвоночных, достигли еще большего совершенства у рыб, однако, не потеряли своего значения и при переходе водного животного к жизни на суше. Наоборот, наземная жизнь предъявила еще бо́льшие требования к животному, органы чувств приобрели еще большее значение и достигли наибольшей сложности строения и наибольшего совершенства у высших позвоночных, именно — у млекопитающих. Органы чувств, приобретаемые в одной среде, хотя бы и весьма ограниченной, не теряют своего значения и в почти любых иных средах — они становятся постоянными элементами организации. Конечно, это не исключает возможности регресса. Но мы здесь говорим лишь об общей линии исторического развития, которая идет, как мы видели, под знаком прогрессивного усложнения организации. Универсальное значение приобрели кишечник, кровеносная и выделительная системы с самого начала их возникновения. То же самое можно сказать и о конечностях, как органах движения, и о многих других органах.

Другие органы и приспособления — чешуи покровов, различные кожные выросты защитного характера, приспособления конечностей к различным специальным способам передвижения, окраска животного имеют весьма ограниченное значение в масштабе общей прогрессивной эволюции. При смене условий обитания они быстро исчезают и заменяются другими подобными образованиями.

Органы, имеющие более универсальное значение, удерживаются, однако, организмом надолго или навсегда, так как оказываются полезными во всяких условиях внешней среды.

В процессе эволюции происходит поэтому постоянное накопление приспособительных признаков широкого значения. Это приводит не только к прогрессивному усложнению строения животного, но и к постепенной выработке общих основ организации, которая остается характеристикой для всей восходящей филогенетической ветви. Вырабатывается то, что называют «типом» организации.

Такое накопление приспособлений широкого значения означает, конечно, и накопление соответствующих функциональных соотношений между системами и органами (органы чувств — нервная система — мышечная и т. п.). Так как сказанное касается всех стадий онтогенеза, да и все черты организации возникают и оформляются лишь в онтогенезе, то, следовательно, и у зародыша происходит накопление признаков, реакционных систем и корреляционных механизмов, определяющих развитие организационных признаков, т. е. приспособлений широкого значения. В онтогенезе происходит поэтому накопление реагирующих механизмов, определяющих реализацию формообразовательных реакций широкого приспособительного характера. Вместе с тем организм освобождается в своем развитии от случайных колебаний в факторах внешней среды. Онтогенез приобретает более автономный характер и организм становится более устойчивым. В результате всех этих процессов происходит не только прогрессивное усложнение организации со всеми

ее функциями, но и нарастание известного универсализма организации. Возникает не только более сложная, но и заметно более совершенная, более устойчивая, но вместе с тем и более пластичная организация.

Все большее значение приобретают различные регуляторные механизмы. Система морфогенетических и эргонтических корреляций усложняется и дополняется многочисленными физиологическими корреляциями, контролирующими течение всех жизненных функций.

В этом процессе действительного усовершенствования организации, сопровождающегося нарастанием известного универсализма, совершенно особую роль играет прогрессивное развитие центральной нервной системы.

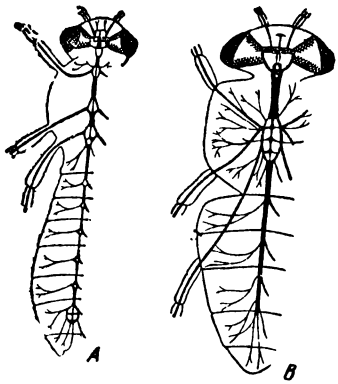


Рис. 198. Концентрация нервной системы у членистоногих.

A — нервная цепочка ракообразного—водяного ослика Asellus aquaticus; *B* — концентрированная нервная система майского жука Melolontha vulgaris. Пример направленных процессов в эволюции.

Быстрая и возможно полная ориентировка в пространстве и точная координация движений имеют исключительно большое значение в жизни животного как для нахождения пищи, так и при защите от врагов. Поэтому прогрессивное развитие органов чувств и мышечной системы не только связано с развитием соответствующих нервных центров и отделов мозга, но и, независимо от этого, центральная нервная система испытывает прогрессивную диференцировку и в ней развиваются особые координационные центры и, наконец, области, ведающие высшими формами нервной деятельности.

Прогрессивная концентрация нервной системы может быть установлена в эволюции всех активных форм беспозвоночных животных (рис. 198). В особенности значительного развития и высшей степени концентрации достигает центральная нервная система паукообразных и насекомых, а также головоногих моллюсков, как наиболее активных беспозвоночных. Тот же процесс неуклонной прогрессивной эволюции центральной нервной системы характерен и для позвоночных животных. В любой ветви позвоночных можно установить наличие прогрессивной эволюции головного мозга не только на основании сравнительно-анатомических данных, но и по прямым свидетельствам палеонтологии. Головной мозг панцырных хрящевых рыб — ископаемых Arthrodira (Macropetalichthys), которые были вообще исключительно близки к современным акулам, был построен по тому же типу, как и мозг акуловых рыб. Однако он был неизмеримо более примитивным и в особенности передний мозг был гораздо менее развит. В настоящее время изучен объем и форма мозга очень многих ископаемых позвоночных (см. сводку Т. Эдингер) и во всех

филогенетических ветвях видно прогрессивное увеличение головного мозга в особенности высших его отделов. Это ясно из сравнения различных рептилий, но еще яснее видно на птицах и особенно на млекопитающих. При сопоставлении отлива мозговой полости черепа меловой ископаемой птицы (Ichthyornis) и современной крачки (Sterna), обладающих одинаковой величиной тела и сходной формой черепа, видна огромная разница объемов, в особенности полушарий переднего мозга, в пользу современной формы (рис. 199). При таком же сопоставлении головного мозга ископаемых и совре-

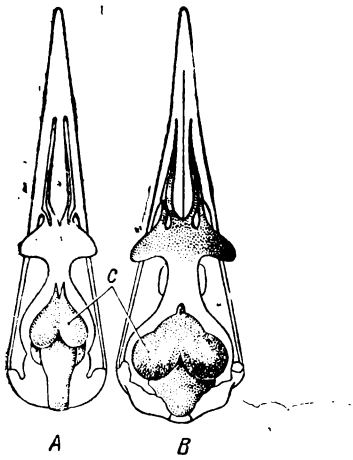


Рис. 199 Головной мозг меловой птицы (Ichthyornis) — *A* и современной крачки (Sterna)—*B*, сходных по величине тела и по образу жизни. *C* — полушария большого мозга.

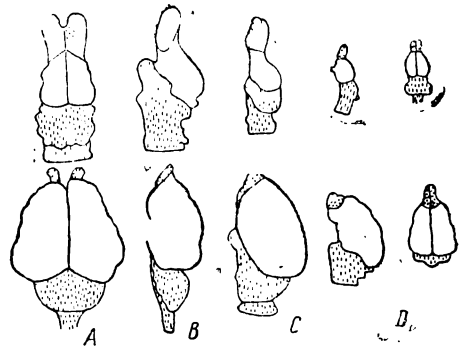


Рис. 200. Головной мозг ископаемых (сверху) и современных представителей млекопитающих одного и того же отряда и одинаковой величины.

Точками обозначены обонятельные доли мозга; полушария переднего мозга оставлены белыми. *A* — мозг креодонта Arctocyon и собаки (Canis), вид со спинной стороны; *B* — мозг первичного копытного (Phenacodus) и свиньи Sus), вид сбоку; *C* — мозг непарнокопытного амблипода (Coryphodon) и носорога (Rhinoceros) вид сбоку; *D* — мозг амблипода Uintatherium и гиппопотама (Hippopotamus), вид сбоку и со спинной стороны. По Осборну. Полушария переднего мозга у всех современных форм значительно крупнее чем у ископаемых представителей той же группы. Примеры определенно направленных процессов в эволюции.

менных копытных одинаковой величины можно установить еще более поразительные различия. Прогрессивное развитие головного мозга оказывается общей характеристикой эволюции всех позвоночных животных, устанавливаемой во всех филогенетических ветвях. Особенно высокие темпы эволюции головного мозга характеризуют историю птиц и млекопитающих. В эволюции млекопитающих прогрессивное развитие головного мозга имеет прямо доминирующее значение (рис. 200). В особенности это было при эволюции хищных, различных копытных и еще в большей мере при развитии приматов.

Приобретение высших отделов головного мозга позвоночных мы можем рассматривать как приспособление совершенно универсального характера, прогрессивное развитие которого имеет огромное

значение в любых условиях существования. Поэтому процесс эволюции мозга идет неуклонно в одном только направлении общего прогресса (что не исключает расхождения в специальной дифференцировке мозга и не устраняет возможности застоя, а в исключительных случаях даже регресса).

Эволюция в целом идет, следовательно, все же в определенных направлениях прогрессивной диференциации, ведущей к общему усложнению и усовершенствованию всей организации. Причиной этого является не существование какой-то внутренней направленности процесса эволюции, а усложнение жизненных условий, наступающее в результате самой эволюции. Наряду с постоянной специализацией большинства конкретных организмов, имеющей лишь преходящее значение, в процессе эволюции животных происходит постоянное и неуклонное нарастание известного универсализма организации. Значительную роль играет при этом диференциация и концентрация нервной системы.

В эволюции позвоночных прогрессивное развитие центральной нервной системы начинает играть явно руководящую роль, и высшие их формы определяются уровнем развития полушарий головного мозга.

5. ЭВОЛЮЦИЯ КАК ДИАЛЕКТИЧЕСКОЕ РАЗВИТИЕ

Теория Дарвина ввела в биологию действительно научное чисто материалистическое понимание эволюции, т. е. исторического развития органического мира, как особо сложной формы движения. Как всякая правильная теория, вполне объективно отражающая реальные явления природы, она содержит в себе элементы подлинной диалектики (см. III, 4).

Материализм теории Дарвина выражается прежде всего в том, что она построена на существовании одних только материальных факторов. С материалистической позиции разрешается важнейшая проблема относительной целесообразности, проявляющейся во взаимоотношениях между организмом и окружающей его средой. Все понимание организма, его развития, строения, реакций и его положения в природе проникнуто в теории Дарвина глубоким историзмом. Закономерный процесс эволюции органического мира от простейших форм жизни до высших представителей животного царства покоится на объективно случайных явлениях, вводимых в определенное русло сложным биологическим процессом борьбы за существование. В последней находят свое выражение различные формы взаимодействия между организмом и средой, определяемые в основном безграничным «стремлением» организма к сохранению своей жизни и размножению и «давлением» факторов среды, ведущим к уничтожению этой жизни и ограничению этого размножения. Единство наследственности и изменчивости в процессе воспроизведения, единство и взаимодействие внешнего и внутреннего в про-

цессе эволюции и, наконец, признание непрерывности эволюции, органически связанной с прерывистостью органических форм, представляют элементы этой диалектики. Наиболее глубоко диалектично, однако, в теории Дарвина понимание движущих сил эволюционного процесса.

Известно ленинское определение развития: «Развитие есть «борьба» противоположностей. Две основные (или две возможные? или две в истории наблюдающиеся?) концепции развития (эволюции) суть: развитие как уменьшение и увеличение, как повторение, и развитие как единство противоположностей (раздвоение единого на взаимоисключающие противоположности и взаимоотношение между ними).

При первой концепции движения остается в тени *само* движение, его *двигательная* сила, его источник, его мотив (или сей источник переносится *во вне* — бог, субъект etc.). При второй концепции главное внимание устремляется именно на познание *источника «само»* — движения.

Первая концепция мертва, бледна, суха. Вторая — жизненна. Только вторая дает ключ к «самодвижению» всего сущего; только она дает ключ к «скачкам», к «перерыву постепенности», к «превращению в противоположность», к уничтожению старого и возникновению нового» (Ленин).[1]

И в процессе эволюции, как одной из наиболее интересных и сложных форм движения, мы не можем видеть лишь рост и повторение, хотя они и входят в понятие эволюции как необходимые ее элементы. Основным является образование новых качеств организма — новых форм жизни. Эти высшие проявления исторического развития организмов являются результатом борьбы противоположностей — организма и среды, как неразделимых частей единой природы.

В борьбе этих противоположностей, представляемых организмом и средой, во всей сложности их противоречий, исторически развивается, эволюирует вся окружающая нас природа. В этой борьбе наиболее активны, конечно, сами организмы, и в их противоречиях мы видим движущие силы всей органической природы.

В эволюции мы имеем, однако, всегда дело не с отдельными особями, а с популяциями, т. е. с группами спаривающихся между собой особей. Движущие силы этой эволюции содержатся внутри системы и, в частности, для вида, для популяции, внутри этого вида, внутри популяции. В противоречиях, возникающих между отдельными особями внутри группы и выражающихся во внутригрупповом соревновании, мы видим движущие силы, определяющие эволюцию данной группы — популяции или вида в целом. Поскольку именно эти внутригрупповые противоречия особенно ярки. Дарвин всегда подчеркивал остроту внутривидовой конкуренции. Противоречия эти имеют основное значение в процессе эволюции, определяя пре-

---

[1] В. И. Ленин, т. XIII, К вопросу о диалектике, 2-е изд., стр. 301—302. М.—Л., 1931.

образования организма, как члена популяции и как представителя данного вида.

Каждый организм, каждая особь, выступают, однако, в борьбе за существование не только как член популяции, но и как член семьи или член колонии и это приводит к эволюции форм размножения, организации семьи, колонии. Каждый организм является не только представителем вида, но и представителем рода, семейства, отряда и т. д., с остальными членами которых его связывают общие черты организации, а поэтому возникают и противоречия в общих потребностях. Это определяет эволюцию всей группы в целом. Можно отметить некоторые общие черты эволюции даже для таких больших групп как классы позвоночных. В частности, для млекопитающих мы отмечали, как характерный процесс, прогрессивное развитие конечностей, зубной системы и в особенности головного мозга и высших форм нервной деятельности.

Поскольку фактически организмы сталкиваются между собой главным образом в характерных для них биоценозах, эти противоречия ведут и к эволюции целых биоценозов, их состава и их жизненных форм. Каждая особь выступает в сложных условиях борьбы не только как представитель своего вида, но и как элемент биоценоза, как представитель известной фауны и как активный член мира организмов и всей природы. В процессе эволюции преобразуются поэтому отдельные популяции и виды, систематические группы, биоценозы, целые флоры и фауны, весь мир организмов, а следовательно, и вся природа в целом.

Будучи неотъемлемой частью самой природы, организм при своем возникновении обособился и противопоставил себя остальной природе как внешней среде. В непрерывном взаимодействии с факторами среды он все более выявлял себя своей а к т и в н о с т ь ю в непрерывной борьбе, вырывая из этой среды все необходимое для своего собственного существования. За счет внешней среды организм строит самого себя и, со своей стороны, вносит в эту среду продукты своей деятельности.

Первоначально простые соотношения все больше дифференцировались, все сильнее обострялась борьба, а вместе с тем глубже связывался организм с окружающей средой, образуя с ней более тесное единство. В процессе исторических преобразований соотношения между организмом и средой непрерывно менялись, и эти изменения обусловливались как изменениями внешней среды (включающей другие организмы), так и изменениями, т. е. эволюцией самого организма.

Движущей силой последней является борьба противоположностей, борьба организма и среды, т. е. то, что Ч. Дарвин называл борьбой за существование (понимая эту борьбу в самом широком смысле, включающем и разные формы коллективной борьбы и формы взаимопомощи). В этой борьбе находят свое выражение сложнейшие противоречия между организмом и средой (со всеми ее физическими и биологическими факторами), которые непрерывно на-

растают по мере усложнения среды (в особенности биотической обстановки) и разрешаются путем дифференциации, т. е. усложнения строения самого организма.

В своей исторической борьбе за существование организм пользуется всеми доступными ему средствами для более полного извлечения из окружающей его среды необходимых жизненных средств. Однако эта борьба ведется не в одиночку, а всей массой спаривающихся между собой особей одного вида, причем одним из основных средств этой борьбы является размножаемость организма. С другой стороны, противодействие среды выражается уничтожением множества особей. Противоречие между размножаемостью организма и его истребляемостью факторами среды является основной движущей силой эволюции, так как при этом гибнут более слабые особи, а выживают наиболее стойкие и вооруженные. Это поднимает организм (данной популяции, данного вида) на более высокий уровень, вызывает, однако, и ответное изменение в окружающей среде (главным образом — биологической), непрерывно усиливающей свое противодействие возрастающему натиску организма. Историческое развитие организма состоит в непрерывном образовании новых форм, и каждая новая форма противопоставляет себя старой и вступает с нею в борьбу за существование. В этой борьбе происходит непрерывное уничтожение старого и выдвижение новых форм жизни. В течение эволюции происходит также непрерывный процесс разделения единого вида (дифференциация) на противостоящие друг другу противоположности (экотипы, разновидности), и в их борьбе (в межгрупповом соревновании) лежит основа одного из важнейших положений теории Ч. Дарвина — принципа расхождения признаков и дальнейшей дивергенции форм.

Борьба за существование становится все более сложной и все более напряженной. Усложнение борьбы неизбежно ведет к новому усилению естественного отбора и в результате этого — к новому усложнению строения организма. Однако, организм не только противостоит среде, он также связан с нею необходимостью добывания в нем всех средств и условий собственного существования и размножения. По мере усложнения состава среды (главным образом — биотической) и усложнения строения организма, и связи организма со средой становятся все более сложными и глубокими.

Так, поднимаясь все выше, организм в своем историческом развитии достигает все более дифференцированных форм (которые образуют все более точно согласованное целое, т. е. процессы дифференциации всегда сопровождаются интеграцией). Это движение вперед не совершается по прямой и не является равномерным. Оно сопровождается частичными возвратами (регресс), частичными повторениями (конвергенция, «итеративы»). Бурные, временами, темпы развития сменяются периодами почти полного застоя. В этой непрерывной эволюции заслуживают особого внимания более значительные качественные преобразования (скачки), ставящие организм в новое положение, оказывающееся исходным в широком наступле-

нии на окружающую среду. Это — ароморфозы, знаменующие значительный подъем — установление высших форм организации с новыми органами и, следовательно, с новыми связями организма со средой. Вслед за ароморфозами повторяется расхождение признаков и адаптивная радиация форм на более высокой основе.

При этом в сходной среде развиваются многие экологические формы, напоминающие прежние (конвергенция и параллелизмы). Эволюция в целом идет не по прямой линии непрерывного прогресса, а как бы по спирали, с частичными возвратами и повторениями, происходящими каждый раз на новом уровне (необратимость эволюции). В смене соотношений между изменяющимися организмом и средой (алломорфоз) борьба может принять весьма различные формы, и нередко организм переходит, так сказать, от наступления к защите и укрывается от открытой и разнообразной борьбы, ограничивая ее более узкими рамками борьбы в специальных жизненных условиях. В этом случае устанавливается, однако, более тесная зависимость организма от этих специальных условий существования (теломорфоз). Специализированный организм теряет свою пластичность, а наступающее нередко быстрое изменение условий внешней среды легко приводит организм к гибели (вымирание).

Вымирание не есть, однако, неизбежное следствие самого эволюционного процесса подобно тому как смерть есть результат процесса индивидуального развития. Это лишь показатель недостаточных темпов эволюции организма, отстающего в своих преобразованиях от изменений в окружающей среде. И вместе с тем отмирание всего старого, менее совершенного, всего отстающего в развитии от остальной природы (и в первую очередь от других организмов) есть основное условие возникновения и распространения новых, более высоких форм жизни, заступающих место старых, уже отживших.

Эволюция в целом безгранична, но это достигается ценой постоянного ее ограничения немногими биологически прогрессивными формами, дающими начало новым видам, и немногими видами, дающими начало новым филогенетическим ветвям организмов.

«Развитие, как бы повторяющее пройденные уже ступени, но повторяющее их иначе, на более высокой базе («отрицание отрицания»), развитие, так сказать, по спирали, а не по прямой линии; — развитие скачкообразное, катастрофическое, революционное; — «перерывы постепенности»; превращение количества в качество; — внутренние импульсы к развитию, даваемые противоречием, столкновением различных сил и тенденций, действующих на данное тело или в пределах данного явления или внутри данного общества; — взаимозависимость и теснейшая, неразрывная связь *всех* сторон каждого явления (причем история открывает все новые и новые стороны), связь, дающая единый, закономерный мировой процесс движения, — таковы некоторые черты диалектики, как более содержательного (чем обычное) учения о развитии». (Ленин, Соч., т. XVIII, стр. 11—12).

ОГЛАВЛЕНИЕ

стр.

Предисловие 3

I. Введение. Эволюционная теория и дарвинизм 5

Часть первая

ОСНОВЫ ДАРВИНИЗМА

II. Происхождение мира организмов 12

1. История эволюционного учения 13

Предпосылки дарвинизма 17
Основные даты деятельности Ч. Дарвина 23

2. Учение Ч. Дарвина 26

Происхождение домашних животных и культивируемых растений . 28
Изменчивость в природных условиях и теория естественного отбора 36
Расхождение признаков 44

3. Доказательства существования эволюции 46

А. Единство мира организмов основано на общности их происхождения 47

Б. Отражение истории организмов на их строении и на процессах зародышевого развития 65

В. Географическое распространение организмов как выражение исторических процессов 71

Г. Данные палеонтологии как непосредственные исторические документы 80

4. Борьба за существование и доказательства реальности естественного отбора 90

А. Косвенные доказательства эффективности естественного отбора 97
Б. Прямые доказательства естественного отбора 117
В. Половой отбор как особая форма естественного отбора . . . 117

5. Проблема органической целесообразности 128

А. История проблемы 128
Б. Относительная приспособленность организмов по Дарвину . . 132
В. Организация и приспособление 144

6. Оценка теории Дарвина в свете диалектического материализма . . 147

Ошибочные высказывания Дарвина 155

стр.

7. Борьба за дарвинизм 156
Разбор основных возражений против теории Дарвина 160
Борьба за дарвинизм в России и в СССР 166
Влияние дарвинизма на развитие биологии 169

8. Достижения советской селекции на основе учения Дарвина 172

III. Элементарные основы эволюции 177

1. История вопроса о факторах эволюции 177
Мутационизм 200
Генетика 202

2. Внутривидовая изменчивость и ее формы 208
Изменчивость и наследственность 208
Изменчивость онтогенетическая и филогенетическая 211

А. Мутации 212
Материальные основы мутаций 214
Источники наследственных изменений 220
Коррелятивная изменчивость 221

Б. Значение мутаций как основного материала эволюции 222
Мобилизационный резерв изменчивости 227
Частота мутирования 228

В. Модификации и их происхождение 230
Адаптивные модификации 230
Условная адаптивность модификации 231
Элементарные модификации 233
Значение адаптивных модификаций 234
Значение адаптивных реакций на разных стадиях развития 235

3. Проблема овладения изменчивостью 238

IV. Движущие факторы эволюции 243

1. Борьба за существование и ее формы 243
Формы элиминации 251
А. Общая элиминация 251
Б. Индивидуальная элиминация 252
В. Семейная элиминация 254
Г. Групповая элиминация 255

Формы соревнования 255
А. Внутригрупповое соревнование 256
Б. Межсемейное соревнование 258
В. Межгрупповое соревнование 258
Заключение 259
Вмешательство человека в борьбу за существование 260

2. Естественный отбор 261
А. Доказательства эффективности естественного отбора в природных условиях 263
Б. Мутирование и отбор 267
В. Стабилизирующий отбор 270
Г. Творческая роль естественного отбора 279

3. Искусственный отбор и его взаимодействие с естественным. . . 280

стр

V. Проблема органического многообразия 283

1. История взглядов на иерархию живых существ и значение видов . 283
2. Видообразование и расхождение признаков по современным данным 292

Значение географической изоляции 293
Непрерывная внутривидовая изменяемость 296
Прерывистая изменяемость форм внутри вида 299
Экологическая изоляция 300
Половая или физиологическая изоляция 302
Роль изоляции в процессе эволюции 303
Генетические основы видообразования 304

А. Случайные явления (генетико-автоматические процессы) . . . 304
Б. Направленные процессы (естественный отбор в популяциях) . 305

Расхождение признаков 308
Длительность расхождения признаков 310
Примеры расхождения признаков 312
Формы родства и таксономическое распределение организмов . 315
Сетчатое родство особей 317

Заключение 319

Часть вторая

ПРОБЛЕМЫ ЭВОЛЮЦИОННОЙ МОРФОЛОГИИ

VI. Проблема корреляций в развитии организмов 321

1. История вопроса о целостности организма в процессе эволюции . . 321
2. Диференциация и интеграция 327
3. Организм как целое в процессе индивидуального развития . . . 331

Типы корреляций 335
Значение корреляций в индивидуальном развитии 340
Развитие системы корреляций в процессе эволюции 341

4. Значение корреляций в эволюции 346

Взаимное приспособление органов 349

5. Интегрирующие факторы эволюции 351

6. Координация изменений частей организма в процессе эволюции . 355
7. Координации и корреляции 362

Заключение 363

VII. Проблема соотношений между индивидуальным и историческим развитием 364

1. Учение о параллелизме и биогенетический закон 364
2. Эволюция онтогенеза 374

Зародышевые и личиночные приспособления 378
Филэмбриогенезы 380
Автономизация онтогенеза 385

3. Зародышевое сходство и эмбриональная дивергенция 390
4. Рекапитуляции 393

Зародышевое сходство и рекапитуляция у растений 398

5. Редукция органов 400
6. Атавизм 409

стр.

VIII. Проблема внешних и внутренних факторов в развитии организма . 412

1. История вопроса 412
2. Организм и среда в индивидуальном развитии 415
3. Организм и среда в процессе эволюции 417
4. Принцип смены функций 421
5. Смена адаптивных норм 425
6. Дивергенция, конвергенция и параллелизм 428

Параллелизм и конвергенция 432
Примеры конвергенции 436
Примеры параллелизма 440
Монофилия и полифилия 444

IX. Направления эволюционного процесса 446

1. Теории направленной эволюции 446
2. Прогресс и регресс в эволюции 454

Пути биологического прогресса по А. Н. Северцову 458

3. Основные пути эволюции 458

А. Ароморфоз 460
Б. Алломорфоз 466
В. Теломорфоз 471
Г. Гиперморфоз 475
Д. Катаморфоз 480
Е. Гипоморфоз 482

4. Факторы, определяющие различные направления эволюции 487

X. Закономерности эволюции 493

1. Типичная смена фаз в эволюции филогенетических ветвей 493
2. Тупики эволюции и проблема вымирания 499
3. Необратимость эволюции 509
4. Направленные процессы эволюции органического мира в целом . . 515
5. Эволюция как диалектическое развитие 520

966

Зоологический инст
АН СССР

Замеченные опечатки

Страница	Строка	Напечатано	Должно быть
86	Подпись под рис. 51	Сверху снизу	Снизу сверху
309	9 сверху	В виду	В виде
397	Рис. 157. В буквенной схеме, 6 снизу	$b\ b^1\ b^2\ b^3$	$f\ f^1\ f^2\ f^3$