Л.С.БЕРГ

ТРУДЫ ПО ТЕОРИИ ЭВОЛЮЦИИ

Л. С. БЕРГ • ТРУДЫ ПО ТЕОРИИ ЭВОЛЮЦИИ

АКАДЕМИЯ НАУК СССР
ОТДЕЛЕНИЕ ОБЩЕЙ БИОЛОГИИ

Л. С. БЕРГ

ТРУДЫ ПО ТЕОРИИ ЭВОЛЮЦИИ

1922—1930

ИЗДАТЕЛЬСТВО «НАУКА»
ЛЕНИНГРАДСКОЕ ОТДЕЛЕНИЕ
Ленинград 1977

Ответственные редакторы
Г. У. ЛИНДБЕРГ и П. М. ЖУКОВСКИЙ

Книгу подготовил к печати
Д. Д. КВАСОВ



Лев Семенович Берг в 1920 году.

Б 21001-536 / 055 (02)-77 425-76

© Издательство «Наука», 1977

ОТ РЕДАКЦИИ

Основным трудом Л. С. Берга, в котором излагается содержание его эволюционной теории, является книга «Номогенез, или Эволюция на основе закономерностей» (Труды Географического института, т. 1. Петербург, 1922). Эта книга была издана на английском языке в 1926 году. В английское издание (Berg L. S. Nomogenesis or evolution determined by law) автором был внесен целый ряд существенных дополнений. Все они включены в настоящее издание и выделены квадратными скобками — [ ]. Их русский текст дается по рукописи Л. С. Берга, хранящейся в Ленинградском отделении Архива Академии наук СССР (фонд 804, опись 1, ед. хран. 155); цифры, помещенные в круглых скобках после квадратных скобок, означают номер листа архивного дела — [ ] (586). Значительная часть дополнений к «Номогенезу» вошла в статью «Закономерности в образовании органических форм». В тех случаях, когда в архиве не удалось разыскать рукопись, в текст «Номогенеза» включены фрагменты из этой статьи, соответствующие английскому тексту. Они обозначены — [ ] (Ф—67); цифра означает номер страницы первого издания статьи. Отдельные фрагменты, для которых не найдено русского эквивалента, даны в обратном переводе с английского, выполненном Л. Н. Смирновой. Иллюстрации воспроизведены из английского издания.

Помимо дополнений, в английском издании «Номогенеза» были сделаны также некоторые сокращения. Производя их, Л. С. Берг, вероятно, руководствовался желанием сделать изложение более стройным и не приводить материалы, устаревшие к 1926 году. Исключенные по этим причинам части текста не включены в настоящее издание. Другая группа сокращений касается положений, интересных для русского, но не представляющих интереса для английского читателя. Эти части текста сохранены и выделены фигурными скобками — { }.

Большая часть другой книги Л. С. Берга — «Теории эволюции» (изд. «Academia», Петербург, 1922) по своему содержанию и структуре представляет собой историческое введение к «Номогенезу», а заключительный раздел — его краткую аннотацию. Поэтому «Теории эволюции» помещены в начале настоящего издания. Текст воспроизведен без изменений.

Статья «Закономерности в образовании органических форм», опубликованная в «Трудах по прикладной ботанике и селекции» (т. 14, вып. 5, 1925, с. 19—68), содержит, как указывалось выше, дополнения к «Номогенезу», включенные Л. С. Бергом в английское издание и воспроизведенные в настоящем издании. Параллельный текст из статьи изъят. В ней приведены номера страниц «Номогенеза» (в наст. изд.), на которых находятся соответствующие части текста.

В сборник включены также статья «Эмбриональные черты в строении человека», опубликованная в журнале «Природа» (№ 10, 1929, с. 901—904), и доклад «Воздействие географического ландшафта на культурные

растения и [домашних] животных», сделанный на Всесоюзном съезде по генетике, селекции, семеноводству и племенному животноводству (Ленинград, 10—16 января 1929 г.) и опубликованный в Трудах съезда (т. 2, Генетика, Ленинград, 1930, с. 107—112). Эти работы, в особенности вторая из них, дают возможность проследить развитие взглядов Л. С. Берга.

Ко всему сборнику составлен общий список литературы, в который включены работы, содержащиеся в списках литературы к отдельным книгам и статьям, а также работы, на которые имеются ссылки в тексте. Все ссылки на литературу проверены и приведены в соответствие с современными библиографическими правилами. Несколько ссылок, сделанных Л. С. Бергом, расшифровать не удалось. Фамилии иностранных авторов в переводе на русский язык даны в современной транскрипции.

Цитаты из работ Ч. Дарвина проверены по современным изданиям, которые включены в список литературы. Наряду со ссылками Л. С. Берга на годы выхода в свет и номера страниц старых изданий этих работ сделаны также ссылки на годы и номера страниц новых изданий; в тексте они набраны курсивом.

В работах Л. С. Берга имеются цитаты на английском, немецком, французском и латинском языках. Все переводы цитат сделаны при подготовке настоящего издания. В отдельных случаях, когда научные работы, из которых взяты цитаты, выпущены на русском языке до 1922 года, иностранный текст заменен соответствующим русским текстом.

В сборник включены по существу все работы Л. С. Берга, специально посвященные эволюционной теории. В него не вошла только книга «Борьба за существование и взаимная помощь» (изд. «Время», Петроград, 1922), содержание которой выходит за рамки биологии. Две статьи (Из истории эволюционных идей. — Научн. изв., сб. 4, 1922; Взгляды Дидро на эволюцию. — Природа, № 1—2, 1922) содержат те же вопросы, что и отдельные разделы книги «Теории эволюции». В нескольких небольших статьях рассматриваются проблемы, более подробно освещаемые в «Номогенезе» и в «Закономерностях в образовании органических форм». Их также было нецелесообразно включать в настоящее издание.

Публикации трудов Л. С. Берга предшествует вступительная статья доктора биологических наук, профессора К. М. Завадского и кандидата биологических наук А. Б. Георгиевского, содержащая критический анализ эволюционных взглядов Л. С. Берга и показывающая позитивные стороны его учения.

Сборник подготовлен к печати доктором географических наук Д. Д. Квасовым, внуком и воспитанником Льва Семеновича Берга. Им же составлен список цитированной литературы и расширены указатели ко всем помещенным в сборнике трудам Л. С. Берга.

Г. У. Линдберг

ЛЕВ СЕМЕНОВИЧ БЕРГ
(1876—1950)

Лев Семенович Берг оставил огромное научное наследие. За годы своей научной деятельности, которая продолжалась более полувека, он внес очень большой вклад в развитие ряда наук — физической географии, ихтиологии, озероведения, зоогеографии, геоморфологии, климатологии, истории географических знаний. Классические работы Л. С. Берга «Географические зоны СССР» и «Природа СССР» являются основополагающими трудами по физической географии нашей страны. Такую же роль в области как советской, так и мировой ихтиологии играют монографии «Рыбы пресных вод СССР и сопредельных стран» и «Система рыбообразных и рыб», а в области озероведения — монография «Аральское море». Л. С. Берг обладал огромной эрудицией во всех областях естествознания. Это позволяло ему разрешать самые различные вопросы — в числе его трудов есть работы о происхождении бокситов и железных руд, о почвообразовании на докембрийских материках, о происхождении наземных растений. Особое место занимают труды Л. С. Берга по теории эволюции. Критический анализ этих работ дан в помещенной в настоящем сборнике статье К. М. Завадского и А. Б. Георгиевского «К оценке эволюционных взглядов Л. С. Берга».

Л. С. Берг родился 14 (2) марта 1876 года в маленьком городке Бендеры в Бессарабской губернии в семье нотариуса. В гимназии ему пришлось учиться далеко от дома — в городе Кишиневе. Только золотая медаль, полученная в гимназии, позволила Л. С. Бергу поступить в Московский университет, который он блестяще закончил в 1898 году. Уже в университете он выполнил несколько научных работ. Но несмотря на это, молодой талантливый ученый не смог устроиться на работу ни в одно научное учреждение и вынужден был стать смотрителем рыбных промыслов на Аральском море и Сырдарье в захолустном тогда городе Казалинске.

Пребывание на Аральском море было использовано Л. С. Бергом для всестороннего изучения этого интереснейшего водного бассейна. Результатом явилась первая в русской и вторая в мировой литературе лимнологическая монография. Были изучены также озера Балхаш и Иссык-Куль. Итоги работ в Средней Азии позволили опровергнуть широко распространенную тогда гипотезу о «прогрессирующем усыхании пустынь». В 1909 году за работу об Арале, представленную в качестве магистерской диссертации, Л. С. Бергу была присуждена сразу ученая степень доктора. Но и после этого ему долго не давали возможности преподавать в университетах. Только в 1916 году он стал профессором Петроградского университета. В эти годы Л. С. Берг выполнил целый ряд интереснейших научных работ — о происхождении фауны Байкала (1910), о фауне рыб России (1912, 1914, 1916), о происхождении лёсса (1916), об изменении климата в историческую эпоху (1911), о разделении азиатской России

на ландшафтные и морфологические области (1913) и целый ряд других.

В годы революции и гражданской войны, несмотря на материальные трудности, Лев Семенович продолжал интенсивно работать. Рухнул наконец вековой гнет, сдерживавший развитие русской науки, и перед ней раскрылись огромные возможности — ставить и решать самые сложные проблемы. В особенности это относилось к проблеме эволюционного развития. Первыми крупными работами Л. С. Берга, вышедшими после революции, были книги «Номогенез» и «Теории эволюции» (1922). Эти работы он написал сидя в нетопленной комнате в пальто, подогревая замерзающие чернила на огне «коптилки».

В последующие годы Л. С. Берг вновь вернулся к вопросам географии и ихтиологии. Появляются книги «Население Бессарабии» (1923), «Открытие Камчатки...» (1924), «Основы климатологии» (1927), «Очерки истории русской географической науки» (1929), «Ландшафтно-географические зоны СССР» (1931), «Природа СССР» (1937), «Система рыбообразных и рыб» (1940), «Всесоюзное географическое общество за сто лет» (1946). К концу жизни к Льву Семеновичу пришло заслуженное признание — в 1940 году он был избран президентом Всесоюзного географического общества, в 1946 году — действительным членом Академии наук СССР. В 1951 году ему посмертно была присуждена Государственная премия I степени. Л. С. Берг умер 24 декабря 1950 года — смерть застала его с книгой в руках.

В ленинградской квартире Л. С. Берга, где он провел последние 28 лет жизни, до сих пор сохраняется его рабочий кабинет. В нем находится только самое необходимое — главным образом книги и рукописи. Для Льва Семеновича не существовало понятия свободного времени. Он работал от зари до зари в буквальном смысле этих слов. Лев Семенович вел очень скромную жизнь — он был вегетарианцем, никогда не курил, на работу ходил пешком.

Понятен интерес Л. С. Берга — выдающегося естествоиспытателя, энциклопедиста — к эволюционной теории. Вопрос о развитии органического мира и о тех закономерностях, которые им управляют, привлекал внимание всех крупных биологов. В эволюционных трудах Л. С. Берга поражает огромная эрудиция автора, свободно оперирующего фактами из самых различных разделов зоологии, ботаники, палеонтологии, общей биологии, сравнительной анатомии, эмбриологии, истории науки и даже языкознания. Этот богатый фактический материал, с учетом критического анализа, данного в статье К. М. Завадского и А. Б. Георгиевского, может иметь большую ценность при дальнейшей разработке эволюционной теории.

Д. Д. Квасов

К. М. Завадский, А. Б. Георгиевский

К ОЦЕНКЕ ЭВОЛЮЦИОННЫХ ВЗГЛЯДОВ Л. С. БЕРГА

ВВЕДЕНИЕ

Примерно полвека отделяет нас от того времени, когда были изданы работы академика Л. С. Берга по теории эволюции. В течение всего лишь пяти лет — первая половина 20-х гг. — Берг опубликовал на эту тему две книги, две брошюры и несколько статей. Центральной по своему значению была книга «Номогенез, или эволюция на основе закономерностей».[1]

В трудах Берга по теории эволюции можно выделить три направления. Первое из них содержит критику основных эволюционных учений и в первую очередь — дарвинизма. Второе — представляет собой разработку собственной гипотезы о причинах эволюции, основанную на признании изначальной целесообразности и «автономического ортогенеза» как главного закона эволюции, действующего центростремительно и независимо от внешней среды. Третье направление включает собранные Бергом материалы и обобщения по закономерностям макроэволюции, таким как необратимость, повышение уровня организации, длительное продолжение эволюции в одном и том же направлении, т. е. «ортогенез» в понимании М. С. Гилярова,[2] полифилия, филогенетические параллелизмы, конвергенция и др.

Позиция, занятая Бергом в оценке эволюционных учений, и его взгляды на причины и закономерности эволюции явились продуктом крайне противоречивой и сложной обстановки, возникшей в эволюционной теории на протяжении первой четверти XX века. Это был период кризиса эволюционной теории, без анализа которого невозможно понять своеобразие эволюционных взглядов Берга. Поэтому в начале нашей статьи специальные разделы отведены рассмотрению состояния эволюционной теории в указанный период, а также краткой характеристике мировоззрения Берга.

Эволюционные идеи Берга за их идеалистическую направленность сразу же были подвергнуты резкой и справедливой критике со стороны многих отечественных ученых. Эта критика столь поучительна, что заслуживает подробного рассмотрения, и поэтому ниже мы остановимся на ней в отдельном разделе. Здесь же отметим лишь главные ее итоги. Была доказана несостоятельность критики Бергом теории эволюции на основе естественного отбора. Однако только сейчас становится ясным, что вы-

---

[1] Книга эта трижды переиздавалась за границей: L. S. Berg. Nomogenesis or evolution determined by law. London, 1926; Ibid., London, 1969; Ibid., New York, 1971.

[2] М. С. Гиляров. Закономерности и направления филогенеза. Журн. общ. биологии, т. XXXI, № 6, 1970 : 179—188.

ступление Берга против учения о борьбе за существование как причине отбора и о творческой роли отбора содержало ряд положений, в которых были уловлены слабости дарвинизма того времени. Этим самым Берг стимулировал экспериментальные исследования, способствовавшие выходу эволюционной теории из кризиса. Критиками Берга было убедительно показано, что его представления о причинах эволюции ошибочны, что их основа покоится на принципах автогенеза и телеологии. Раскритикованы и отвергнуты были также взгляды Берга на закономерности макроэволюции, но ныне мы можем констатировать, что критика этих его взглядов была бесспорно правильной лишь частично (например, критика «закона предварения признаков»). Уровень развития дарвинизма и филогенетических исследований в те времена не позволил вполне объективно оценить его представления о направленности эволюции, полифилии, параллелизмах и конвергенции. Критики Берга связывали теорию естественного отбора с необходимостью признания только и исключительно дивергентного пути эволюции на основе строгой монофилии. Современный дарвинизм подходит к решению вопроса о связи между причинами эволюции и закономерностями филогенеза с гораздо более широких позиций. В частности, закономерности полифилии, параллелизмов, конвергенции не только не отвергаются, но признаются в качестве весьма существенных проблем теории эволюции. Более того, поскольку эти закономерности еще до недавнего времени дарвинистскими исследованиями не охватывались и поэтому еще мало изучены, их познание выступает актуальной научной задачей. Очень важно поэтому вычленение всего ценного в обобщениях по названным выше вопросам, хотя они сделаны главным образом в трудах антидарвинистского направления. И среди этих трудов на одно из первых мест надо поставить работы Берга по закономерностям макроэволюции.

Для дарвинистов того времени несостоятельность всех трех направлений разработки концепции «номогенеза» была очевидной, но все положительное в ней скрывалось в огне критики. Хорошо доказанная критиками Берга ошибочность его взглядов на факторы и причины эволюции и несостоятельность общей позиции, с которой он критиковал дарвинизм, привели к тому, что большинство биологов сочло концепцию «номогенеза» не научной в целом, и на протяжении десятилетий она воспринималась как совокупность одних только заблуждений.

Поэтому у читателей может возникнуть вопрос о целесообразности публикации в наши дни работ Берга по теории эволюции. Ниже приводятся мотивы в доказательство того, что их публикация, безусловно, полезна. Эти труды Берга являются ценным историческим документом, позволяющим понять особенности развития теории эволюции в первой четверти XX века, связанные с ее кризисом и вызреванием условий для нового подъема дарвинизма. Уже одно это обстоятельство делает весьма желательным их переиздание.

Однако главный аргумент в пользу такого переиздания состоит не в этом. Известно, что научное познание противоречиво и идет зигзагами. То, что для критиков Берга в его работах 30—50 лет назад казалось второстепенным и малозначащим, ныне привлекает пристальное внимание и становится актуальным. В последние годы все больше и больше биологов, занимающихся эволюционными проблемами, обращает внимание на рациональные моменты в постановке Бергом вопросов о закономерностях макроэволюции. При этом некоторые из этих ученых недостаточно четко расчленяют выделенные нами выше направления в трудах Берга, пытаясь найти рациональное не только в разработке проблемы макроэволюции, но и в его трактовке движущих сил эволюции. Совокупность таких попыток гальванизировать ошибочные положения Берга названа нами «неономогенезом» и критически обсуждается в одном из разделов данной статьи.

Другим аргументом в пользу публикации трудов Берга является острая постановка им проблем направленности эволюции и роли внутренних факторов в филогенезе, полифилии, конвергенций и параллелизмов. Объективный интерес к взглядам Берга объясняется тем, что проблемы эти до сих пор не только окончательно не решены, но и ускользали от внимания ученых, экспериментально исследовавших лишь механизмы микроэволюции. Современный дарвинизм, или синтетическая теория эволюции, успешно справился с исследованием факторов и причин микроэволюции. Попытка же объяснить фундаментальные филогенетические закономерности путем механического переноса результатов исследования микроэволюции хотя и заманчива, но упрощает решение задачи и ошибочна по существу. Невозможность применения экспериментальных методик к исследованию закономерностей макроэволюции заставляет прибегать к обобщениям, основанным на косвенных данных из разных областей эволюционной биологии. Именно такими данными и богаты публикуемые в этой книге работы Берга.

Особо следует подчеркнуть важность для теории эволюции разработки вопроса о роли внутренних факторов в эволюционном процессе. Современное состояние этого вопроса кратко освещено в отдельном разделе данной статьи. Здесь же уместно остановиться на причинах того, почему в настоящее время у многих биологов-эволюционистов усилился интерес к представлениям Берга о роли внутренних факторов в эволюции, несмотря на то что эти представления были тесно связаны с автогенезом и идеализмом. Эволюционный процесс управляется сложным взаимодействием внутренних и внешних факторов. В общей форме это взаимодействие было вскрыто Дарвином в теории естественного отбора. Однако даже в первой четверти XX века изучение отдельных факторов эволюции находилось в зачаточном состоянии. Это давало возможность многим ученым выдвигать на первый план значение внешних факторов, которое казалось более очевидным. Тем самым искажалось учение Дарвина о взаимодействии внешних и внутренних факторов как причине эволюции. Распространение механоламаркистских и жоффруистских, т. е. эктогенетических, учений об эволюции знаменовало собой развитие механистических тенденций в эволюционной теории. У ученых, глубоко задумывающихся над причинами эволюции, естественной была реакция на эти вульгаризаторские тенденции, вызванные преувеличением роли внешних факторов в эволюции. Поэтому стремление Берга подчеркнуть значение внутренних факторов вполне объяснимо. Однако он абсолютизировал их роль в качестве причины эволюции, и эта ошибка с неизбежностью привела его к автогенетическим построениям.

Современный дарвинизм стоит перед необходимостью углубить представление о взаимодействии внешних и внутренних факторов в эволюции. И для этой цели в первую очередь надо более глубоко разрабатывать вопрос о роли внутренних факторов в причинных механизмах эволюции. Вот почему важно переосмыслить материалы, представленные Бергом по данному вопросу, и вычленить в них все рациональное.

Состояние эволюционной теории в первой четверти XX века

Основные положения концепции номогенеза были разработаны Бергом еще до 20-х гг., но они не могли быть изданы, по словам самого автора, из-за трудностей публикации в условиях военного времени. В эволюционной теории это был период ее глубокого кризиса, обусловленного рядом объективных причин. Он был вызван прежде всего неправильным обобщением крупных открытий в области генетики (установление закономерностей расщепления, корпускулярной природы наследственности, открытие гена и создание хромосомной теории наслед-

ственности, обнаружение мутационного процесса, разработка метода гибридологического анализа). Возникновение и быстрый прогресс генетики как самостоятельной науки в начале века послужили толчком к оппозиции всем ранее предложенным эволюционным концепциям. Абсолютизируя данные экспериментальных исследований, ранние генетики (Г. де Фриз, У. Бэтсон, В. Иоганнсен и др.) резко противопоставили генетику как науку точную, основанную на экспериментальном методе, дарвинизму как якобы спекулятивному учению, опиравшемуся на «устаревший» исторический метод.

Это привело некоторых генетиков даже к отрицанию самой идеи эволюции, столь прочно утвердившейся в прошлом веке. Причиной такой крайности стало метафизическое истолкование данных по разложению гетерозигот на гомозиготные, далее нерасщепляющиеся константные линии; по обнаружению гибридологическим анализом высокой устойчивости генов. Ранние генетики требовали, чтобы генетические исследования проводились вне зависимости от эволюционного подхода. Например, один из ярких представителей генетики того времени У. Бэтсон выдвигал тезис о ненужности любых эволюционно-генетических принципов: «...мы не нуждаемся более в общих идеях об эволюции».[1]

Близкой к взглядам Бэтсона была выдвинутая Дж. Лотси идея гибридогенеза, в которой утверждалось положение о возникновении новых видов лишь путем перекомбинации неизменных генов при скрещиваниях.

Существенной причиной столкновения менделистской генетики с дарвинизмом послужили выводы В. Иоганнсена (1903) из опытов с отбором фасоли на вес и размеры семян в течение 6—7 поколений в смешанных популяциях и чистых линиях. Иоганнсен показал, что в пределах генетически однородного материала отбор не способен создать что-либо новое, а может лишь выделить гомогенные линии из смешанной популяции. Выводы Иоганнсена были в то время серьезным возражением селекционизму, так как они были направлены против основы основ дарвинизма — положения о накапливающей функции естественного отбора.

Естественно, что вслед за опытами со столь ответственными выводами были проведены десятки проверочных экспериментов. На инфузориях данные Иоганнсена подтвердил Г. Дженнингс (работы 1908—1910 гг.), другие авторы — на бактериях, гидре, тлях, ракообразных, а также на многих растениях (работы К. Фрувирта, Ф. Вильморена, исследования Свалефской станции в Швеции).

Вместе с тем другими генетиками в экспериментах на животных, размножающихся половым путем, и на перекрестноопыляющихся растениях была показана способность отбора вызывать постепенное изменение селектируемых признаков, например увеличение яйценоскости у кур (Перль, 1915),* числа щетинок у дрозофилы (Мак Доуэлл, 1915), изменение окраски у капюшоновидных крыс (Кастл и Филлипс, 1914—1916). Однако сами авторы этих опытов истолковали их результаты в духе выводов Иоганнсена (т. е. как следствие генетической разнородности исходного материала). Кроме того, и данные этих опытов показывали эффективность отбора только в нескольких поколениях (например, исследования Мак Доуэлла).

Воздействие работ Иоганнсена на умы его современников было столь сильным, что и в 20-х гг. на них опирались как на безусловные доказательства несостоятельности дарвинизма. Так, Т. Г. Морган был убежден, что Иоганнсен «своими замечательными опытами разъяснил ошибку,

[1] W. Bateson. Mendelism and evolution. Adress of the Austral. meet. of the Brit. Assoc. Adv. Sci. Nature (Engl.), 93, 2338, 1914, p. 635 (пер. авторов).

* Библиографические данные о работах, которые не упоминаются в подстрочных примечаниях, смотри: К. М. Завадский. Развитие эволюционной теории после Дарвина. Л., 1973.

в которую впадали эволюционисты с 1859 по 1903 год».[2] При этом Морган ссылался, кроме работ Дженнингса и Мак Доуэлла, на более поздние эксперименты Иста с отбором внутри клонов картофеля на содержание азота в клубнях, на опыты Эвинга с безрезультатными попытками отбора на длину тела и длину антенн в 63 поколениях овсяных тлей. Мнение Моргана полностью разделял Ю. А. Филипченко: «...вопрос о роли подбора был решен окончательно и бесповоротно еще в 1903 г., когда появилось классическое исследование Иоганнсена».[3]

Однако выводы Иоганнсена и его последователей не учитывали двух важных моментов: во-первых, существования в природных амфимиктических популяциях огромного генетического разнообразия, включающего гигантский фонд рецессивных аллелей, во-вторых, величины постоянного давления процессов мутационной изменчивости и рекомбинаций. Начиная со второй половины 20-х гг. стал накапливаться материал, показавший, что природные популяции включают разнообразный спектр депонированных и текущих мутаций и что он вполне достаточен для функционирования статистических механизмов эволюции, открытых Дарвином.

Естественно поэтому, что после работ Иоганнсена теория отбора могла развиваться далее только на основе более глубокого изучения мутационного процесса в природных популяциях и их генофонда. Одним из первых эти исследования начал проводить Э. Баур (1913—1924) на львином зеве и других растениях. Он обнаружил множество «малых мутаций», затрагивающих преимущественно физиологические признаки, со слабым фенотипическим проявлением. Их регистрация была более трудным делом, чем выявление хорошо выраженных морфологических изменений. Возможно, и по этой причине более сильным было воздействие на умы биологов данных де Фриза о мутациях у энотеры, которые имели характер крупных морфологических изменений. Если эксперименты других генетиков как будто прямо свидетельствовали против творческой роли отбора, то казалось, что и опыты де Фриза делали дарвинизм излишней гипотезой, так как этот генетик сводил видообразование к простому механизму мутационной изменчивости.

Многие исследователи, воззрения которых были основаны на данных Иоганнсена и де Фриза, единодушно отвергали отбор как причину эволюции и отводили ему роль второстепенного фактора, только уничтожающего нежизнеспособные особи и сохраняющего норму за счет элиминации всех отклонений от нее. Разбирая вопрос о состоянии дарвинизма на рубеже XIX—XX веков, Л. Кено прямо писал, что роль естественного отбора должна быть предельно сужена, так как отбор есть «процесс консервативный, а не созидательный».[4]

Итак, идеи, выросшие в начале века из недр менделистской генетики, составили фундамент новых доктрин эволюции, направленных своим главным острием против дарвинизма. Совокупность этих идей правильнее всего будет определить как генетический антидарвинизм, который включал в себя много различных направлений (мутационизм, гибридогенез, преадаптационизм, неожорданизм, гипотеза «присутствия—отсутствия» и др.).[5]

В действительности, как это стало ясно спустя четверть века, противопоставление генетики дарвинизму было искусственным. Открытие мутационной изменчивости, дискретности и устойчивости единиц наследственности было крайне необходимо для упрочения и развития теории

[2] Т. Г. Морган. Структурные основы наследственности. М.—Л., 1924, стр. 196.

[3] Ю. А. Филипченко. Эволюционная идея в биологии. М., 1926, стр. 223.

[4] L. Cuénot. L'evolution des theories transformistes. Rev. gén. Sc., t. 12, 1901, p. 269.

[5] Подробнее см.: К. М. Завадский. Развитие эволюционной теории после Дарвина. Л., 1973.

естественного отбора. В начале же века этого не понимали или понимали не до конца и сами дарвинисты, среди них известные биологи (А. Уоллес, К. А. Тимирязев, М. А. Мензбир, Р. Гессе, Л. Плате и др.). Приверженность к классическим представлениям, увлеченность разработкой филогенетического и экологического направлений в развитии дарвинизма не позволили им увидеть, какие перспективы открывает генетика для прогресса учения Дарвина. Определенную роль сыграл здесь и протест против резких выпадов ранних генетиков, критиковавших будто бы умозрительные построения дарвинистов.

Столкновение генетиков-менделистов с дарвинизмом происходило также на почве непоследовательности некоторых дарвинистов, связанной с признанием наследования приобретенных признаков. Критикуя классический дарвинизм за уступки ламаркизму, генетики были убеждены, что ламаркистские включения присущи ему органически. Следовательно, и дарвинисты того времени, признающие ламаркистские принципы в качестве подчиненных теории отбора, и ранние генетики до конца не сумели разобраться в вопросе о подлинном значении генетики для развития учения Дарвина. Внутренняя же логика этого учения, согласно которой принцип селекционизма требовал неопределенного характера изменчивости и дискретного характера материальных основ наследственности, не только не противоречила мутационной теории и менделизму, а, напротив, нуждалась в них в качестве важнейшей опоры; она полностью исключала ламаркистские принципы как совершенно чужеродные ей элементы.

Таким образом, преувеличение ранними генетиками роли отдельно взятых элементарных факторов эволюции привело не только к ошибочному представлению о ее причинах и механизмах и к частичному или полному отрицанию творческой роли отбора, но в известной мере и к пессимизму в отношении самой идеи эволюции (антиэволюционизму).

Неправильные истолкования генетиками вопроса о движущих силах эволюции были связаны с ошибками в трактовке ими понятия вида. Экспериментальное разложение вида на множество гомозиготных форм показало сложный генетический состав вида. Вывод о виде как сложной системе пришел в столкновение с утвердившимися представлениями о виде как относительно простом образовании. Исходя же из идеи о виде как однородном образовании, некоторые генетики назвали «истинным видом» генетически неразложимые далее, мелкие элементы природного вида. Разрушение старых взглядов на вид отождествлялось многими с крахом учения о виде вообще, что выразилось в реставрации разных субъективистских представлений о нем.[6]

В условиях кризиса ожили и многие старые идеалистические гипотезы эволюции под новыми названиями (теория «творческой эволюции» А. Бергсона, «ологенез» Д. Роза, «тетракинетическая теория эволюции» Г. Осборна и другие финалистские и телеологические учения).

Широкое распространение в начале века получают автогенетические и телеологические взгляды в палеонтологии. Именно в этой области эволюционной биологии возник наиболее сильный оплот идеализма в эволюционной теории. Например, О. Иекель (1902, 1903) приложил к палеонтологии ортогенетические идеи Т. Эймера, заменив в них влияние внешней среды как причины направленной эволюции на автономную силу активности самих организмов. Именно этим путем осуществляются, по его мнению, выработка адаптаций и видообразование. Возникновение же крупных таксонов в основном идет на основе имманентного живому закона, аналогичного «принципу совершенствования». Г. Штейнманн (1908) выступил с попытками модернизировать основные положения учения Ламарка (признание крайнего полифилетизма и параллелизмов, однонаправленной массовой изменчивости особей в пределах больших ареалов). Ламаркистскую идею двух причин эволюции — путем «активного самоприспособления» и под прямым влиянием внешней среды — поддерживал Э. Кокен (1902). Многие палеонтологи склонялись к признанию филогеронтических идей, т. е. представлений о внутренней запрограммированности срока существования филумов, подобно ограниченности срока существования индивидов. Считалось, например, что у аммонитов закрученная в спираль раковина есть признак молодости и расцвета группы, а полное раскручивание раковины принималось за признак дряхления группы и предвестник вымирания. Из подобных взглядов вытекало отождествление многими авторами законов онтогенеза и филогенеза.

[6] См.: К. М. Завадский. Вид и видообразование. Л., 1968.

Таким образом, кризис эволюционной теории особенно отчетливо проявлялся в распространении новых и в развитии старых направлений антидарвинизма. Оценивая состояние эволюционной теории и судьбу учения Дарвина в середине 20-х гг., Э. Норденшельд подвел следующий итог: «Историю биологии можно было закончить описанием уничтожения дарвинизма»,[7] а Ж. Тейсье распространил этот неутешительный вывод на эволюционную теорию в целом — эта «некогда богатая область ... стала пустыней».[8]

Однако столь скептические заключения не основывались на анализе фактов, накопляемых в пользу теории естественного отбора, а учитывали лишь те данные, которые якобы противоречили ей. Вместе с тем теория естественного отбора, несмотря на трудности, все же продолжала развиваться. В последарвиновский период длительное время концепция селекционизма опиралась на аналогии с искусственным отбором, на косвенные доказательства, связанные с исследованиями не самого действия отбора, а лишь его результатов. Доказательства функции отбора, построенные на принципе «от следствия к причине», не могли, конечно, служить достаточно убедительным аргументом — требовалось изучить сам механизм отбора. Вот почему экспериментальное исследование естественного отбора в природе и в модельных опытах положило начало новому этапу в развитии дарвинизма. Оно позволило перевести все учение об отборе, его формах и многообразной роли в эволюции с уровня вероятной гипотезы на уровень точно установленных фактов.

Первые экспериментальные данные по изучению естественного отбора были получены лишь в самом конце прошлого века. Широко известная работа В. Уэлдона (1898) по исследованию эволюции головогрудного щита у крабов положила начало изучению отбора комбинированным экспериментально-биометрическим методом с помощью сравнительных исследований природных популяций и модельных опытов в лаборатории. В опытах с моделированием отбора на бабочке-крапивнице Е. Паультон и С. Сандерс (1899) наблюдали избирательную элиминацию насекомых, помещенных на субстраты различного цвета, показав тем самым возможность селективного происхождения покровительственной окраски.

В начале века были продолжены модельные эксперименты по изучению отбора как причины эволюции окрасок. Классическими признаны опыты А. Чеснолы (1904), показавшие избирательную элиминацию птицами богомолов в зависимости от окраски их тела и фона среды. Аналогичные результаты получил К. Суиннертон (1916), проведя массовый сбор материала по уничтожению птицами насекомых (в опытах было использовано до 20 000 насекомых). Подтверждалось, что птицы являются мощным фактором отбора на выработку не только покровительственных, но и предостерегающих окрасок. Несколько ранее А. Вейсман (1902) разрабатывал вопрос о значении отпугивающих окрасок и разъ-

[7] E. Nordenskiöld. Die Geschichte der Biologie. Jena, 1926.
[8] G. Teissier. Transformisme d'aujourd'hui. Ann. biol., 1, 7—8, 1962, p. 362—363.

яснил, что адаптивное значение окрасок не абсолютно, но что преимущество их несомненно и возникать они могут только селективным путем.

Наряду с такими модельными опытами проводились работы и в других направлениях исследования творческой роли естественного отбора. Изучая смертность шелкопряда на стадии куколки, Н. Крэмптон (1905) показал ее избирательный характер. Паультон (1908) обнаружил, что такой важный адаптивный признак, как прозрачность крыльев у бабочек, достигается различными морфо-физиологическими процессами: у одних — уменьшением размеров чешуек, у других — редукцией их, у третьих — исчезновением пигмента, у четвертых — снижением пигментации и уменьшением числа чешуек. Достижение одного и того же адаптивного фенотипического эффекта разными способами свидетельствовало в пользу селективного происхождения этого признака. Л. Плате (1913) построил ряд, состоящий из бабочек, по форме и рисунку крыла постепенно приближающихся к знаменитой каллиме, сложенные крылья которой имеют сходство с листом. Этот ряд дал возможность сделать важный вывод, что имитация под лист возникает не внезапно, одной мутацией, а путем накопления отбором в одном направлении соответствующих вариаций признака.

Обширные исследования по действию естественного отбора в образовании рас у растений были выполнены Н. В. Цингером (1909, 1913) на основе комбинированного метода, включавшего полевые наблюдения и изучение экспериментальных воздействий на посевы в питомниках. Работы Цингера доказывали, что отбор выступает единым фактором выработки адаптаций и видообразования и что действует он, накапливая наследственные изменения. Этим доказывалось единство адаптациогенеза и филогенеза, которые многими антидарвинистами рассматривались в качестве самостоятельных, изолированных процессов. Исследования Цингера по праву были признаны классическими в доказательстве творческой роли естественного отбора (Тимирязев, 1922).

В начальный период экспериментального изучения естественного отбора важно было сделать из исследований генетиков (Иоганнсена и др.) и из только что упомянутых работ правильный вывод о существовании нескольких форм отбора. Например, в работах В. Уэлдона (1901), А. Чеснолы (1907), Е. Томпсона с соавторами (1911) были получены данные о существовании поддерживающего, т. е. сохраняющего среднюю норму, отбора. Томпсон, в частности, установил, что весенняя популяция ос имеет меньшую изменчивость, чем осенняя, в результате преимущественной гибели крайних вариантов в зимний период, т. е. в этом случае была зафиксирована консервативная сторона действия отбора. Однако подобные факты использовались критиками дарвинизма как доказательство неспособности отбора создать новое. Казалось, что данные о поддерживающем отборе усиливали позицию Иоганнсена и других генетиков, отрицающих творческую роль отбора, хотя в действительности они были вкладом в разработку проблемы в целом.

Важное значение в развитии теории естественного отбора имели более широкие обобщения накопленного фактического материала и дальнейшая его теоретическая разработка. Замечательной в этом отношении явилась книга Дж. Гулика (1905), в которой была сделана попытка выделить и обосновать различные формы естественного отбора. В основу этой работы положены многолетние исследования автора по микросистематике наземных моллюсков рода Achatinella на Гавайских островах. Большой полиморфизм этой группы, часто имевший явно адаптивный характер, и широкая ее дифференциация на множество изолированных микропопуляций дали Гулику отличный материал для размышлений об относительной роли в эволюции различных форм отбора и изоляции. Гулик первым попытался разобраться в сложной структуре селективного

процесса. Нет сомнения, что его работа была одним из убедительных доводов против утверждений о гибели дарвинизма.

Несмотря на наличие некоторых экспериментальных доказательств творческого характера естественного отбора, полученных уже в начале века, дарвинисты не смогли противостоять другим эволюционным доктринам в такой мере, чтобы предотвратить кризис. Его возникновению во многом способствовало игнорирование этих экспериментальных данных. Кроме того, на его развитие повлияла недостаточная разработанность таких первостепенных вопросов, как источники наследственной изменчивости, как селективная ценность начальных шагов возникновения сложных признаков, существовала также неудовлетворенность широко распространенными гипотезами неоламаркизма. Развитие любой науки сопряжено с кризисными состояниями, которые, как писал В. И Ленин, есть своего рода «болезнь роста, вызванная больше всего *крутой ломкой* старых установившихся понятий».[9] Приведенные слова В. И. Ленина относились, в частности, к характеристике кризиса в физике, но они имеют и общеметодологическое значение. В эволюционной теории кризис проявлялся не только в негативных процессах и попятных движениях мысли, но и способствовал быстрому накоплению данных для разработки теории естественного отбора и обострил критику антидарвинистских учений. Поэтому ошибочно рассматривать этот кризис как показатель депрессии науки. Естественным выходом из кризиса было осознание ошибочности противопоставления генетики дарвинизму. Кризис продолжался лишь до тех пор, пока новые факты не позволили сделать ряд важнейших обобщений, которые вывели эволюционную теорию на путь синтеза дарвинизма с генетикой, экспериментальной микросистематикой и экологией. Уже в 20-х гг. начинает закладываться фундамент органического объединения этих наук (работы Э. Баура, С. С. Четверикова, Р. Фишера, Н. И. Вавилова, Г. Меллера, Г. Д. Карпеченко, Г. Турессона и др.).

Такова вкратце была обстановка в эволюционной теории первой четверти XX века. Выступление Берга с гипотезой «номогенеза» было одним из наиболее ярких проявлений кризиса эволюционной теории с присущими ему глубоко противоречивыми тенденциями.

К характеристике мировоззрения Л. С. Берга

Берг был ученым-естествоиспытателем и поэтому стремился придать своим аргументам форму строго эмпирических построений. Но на самом деле его эволюционные идеи находятся в теснейшей зависимости от общефилософских взглядов и толкований некоторых основных понятий.

В брошюре «Наука, ее содержание, смысл и классификация» (1921) Берг проводит мысль, что функция науки сводится лишь к классификации вещей, но не к исследованию их сущности, т. е. не к познанию глубоких законов природы. Автор «Номогенеза» был склонен к рассуждениям о непознаваемости сущности явлений, в частности таких фундаментальных, как жизнь, причины ее эволюции, органическая целесообразность. Отсюда следует, что кантианский агностицизм был очень близок воззрениям Берга. В нескольких местах Берг прямо ссылается на Канта, например на его утверждение, что целесообразное реагирование «ускользает от причинного объяснения». В то же время он писал: «Выяснить механизм образования приспособлений и есть задача теории эволюции» (стр. 99), но сводил решение этой задачи к постулату об изначальной целесообразности.

Уместно сравнить здесь в качестве примера противоположных точек зрения на возможности научного познания позицию Берга с высказыванием Д. И. Менделеева о трудностях объяснения закономерности в Пе-

[9] В. И. Ленин. Полн. собр. соч., т. 18, с. 323.

риодической системе элементов. В 70-х гг. прошлого века Менделеев писал: «Периодическая изменяемость простых и сложных тел подчиняется некоторому высшему закону, природу которого, а тем более причину, *ныне нет еще средства охватить*. По всей вероятности, она кроется в основных началах внутренней механики атомов и частиц...».[10] Это объяснение пришло спустя почти полстолетия с развитием атомной физики (Э. Резерфорд, Н. Бор). Как видно, существенное различие позиции Менделеева от мыслей автора «Номогенеза» состояло в том, что Берг в принципе не признавал возможным объяснить сущность этих законов. Судя по этому, к началу 20-х гг. мировоззрение Берга не отличалось от распространенных в то время агностических идей. Такова была философская почва, взрастившая принципы номогенеза.

Концепция Берга — это пример исследования, в основу которого положен прием «раздувания» и обособленного рассмотрения отдельных черт реальных закономерностей эволюции, таких как влияние внутренних и внешних факторов на филогенетическое развитие, соотношение случайности и необходимости, направленности эволюции и многие другие. Гносеологические корни номогенеза, как и вообще всех идеалистических построений, заключались в мысленном конструировании общих принципов (изначальная целесообразность, развитие как развертывание заранее данных зачатков, автономический ортогенез, хорономические причины и пр.) и произвольном толковании их в качестве законов эволюции. Ценность своей концепции Берг видел в ее фактическом обосновании. Но вопреки своему намерению он создал весьма абстрактную, далекую от реальности гипотезу. А действительно большой фактический материал, собранный Бергом, иллюстрировал лишь некоторые толкования следствий, принятых автором принципов номогенеза. Сами же эти принципы не только не выводились из фактических данных, но даже не подкреплялись ими, а устанавливались одним «росчерком пера», т. е. постулировались. Они и не могли подкрепляться фактами именно в силу императивного и субъективного приема построения системы основных принципов номогенеза.

Критика Л. С. Бергом эволюционных учений

Прежде чем развернуть систему собственных воззрений на причины эволюции, Берг критически обсудил предложенные ранее учения. С этой целью он издает книгу «Теории эволюции», где ставит перед собой две основные задачи: проследить историю селекционизма, раскритиковать эту концепцию и сформулировать собственную теорию эволюции.

Вопреки намерению подробно рассмотреть историю селекционизма, около половины книги Берг отвел высказываниям философов от Эмпедокла до Дидро и Канта, не имеющим отношения к истории селекционизма как биологической концепции. Известно, что высказывания древних философов, которым Берг уделил так много места (в особенности размышлениям Аристотеля), были еще очень далеки от эволюционизма и содержали в себе идеи, которые с натяжкой можно принять лишь за отдельные его элементы. Однако интерес Берга к Аристотелю и вообще к сторонникам телеологических взглядов был продиктован особой его симпатией к идеалистической телеологии, о чем подробно будет сказано ниже. Давно показано, что ошибочно считать античных мыслителей (Эмпедокла, Демокрита, Лукреция Кара) первыми предшественниками Дарвина.[1] Наивные размышления философов древности о творчестве природы в создании органических форм и некоторые догадки, в частности Дидро и Канта, о борьбе за существование не могут серьезно рассматриваться в качестве подготовки дарвинизма. Берг же смело заявлял: «Возможность дарвиновского объяснения эволюции путем естественного отбора была совершенно очевидна уже свыше двух тысяч лет тому назад» (стр. 67).[2] Несомненно, эти слова были направлены против того непреложного факта, что учение Дарвина совершило великую революцию в биологии и в мировоззрении естествоиспытателей.

В главе «Новейшие эволюционные теории» Берг показывает несостоятельность ламаркизма, мутационизма, теорий гибридогенеза и симбиогенеза. Трудно, на первый взгляд, понять, почему он выбрал для критики только эти четыре концепции. Сделать это помогает сам Берг, когда утверждает, что все они выросли на почве дарвинизма, так как объясняют эволюцию, признавая в какой-то мере значение борьбы за существование и естественного отбора. Поэтому, заключает автор, все они вместе с селекционизмом попадают под критику и должны быть отброшены (стр. 79).

Учение Ламарка и неоламаркизм Берг сводит к принципам упражнения-неупражнения органов и прямого формообразующего влияния климата. При этом он оставляет в стороне ядро ламаркизма — положение о внутренне заложенном в организмах стремлении к прогрессу (принцип градации) и, пройдя, как увидим далее, мимо капитального сходства своей концепции с этим принципом, делает следующее заключение: «Неоламаркизм ничего не объясняет, если в основу его не положить принимаемый нами принцип *изначальной целесообразности всего живого*» (стр. 73, курсив автора). Слабость ламаркизма в объяснении происхождения и эволюции адаптаций Берг удачно фиксирует одной фразой — «...каждый целесообразный акт сам требует объяснения...» (стр. 73), но не видит при этом тесного родства ламаркистской трактовки со своим собственным пониманием целесообразности как изначального свойства живого. Далее Берг справедливо критикует уступки ламаркизму, которые были допущены классическим дарвинизмом (признание принципов упражнения-неупражнения органов и наследования приобретенных признаков): «...привлечение принципов ламаркизма для поддержания учения Дарвина есть предприятие совершенно безнадежное. Если дарвинизму для защиты своих позиций приходится обращаться за помощью к ламаркизму, то, очевидно, дело дарвинизма проиграно» (стр. 74). Признание указанных ламаркистских принципов многими дарвинистами прошлого, как уже отмечалось, было продиктовано необходимостью объяснить причины наследственной изменчивости в условиях, когда еще не существовало генетики. На новом этапе своего развития дарвинизм полностью преодолел эти слабости.

Взгляды де Фриза Берг критикует за переоценку роли отбора в сохранении новых видов, но в то же время подчеркивает, что этот автор правильно трактует образование видов на основе скачкообразной изменчивости. В книге же «Номогенез» Берг критикует де Фриза за представление о том, что источником видообразования служат единичные мутанты: «Очевидно, это не тот способ, каким образуются новые наследственные формы в природе, где процессу видообразования подвергается сразу громадное количество особей» (стр. 297). Принимая гипотезу мутационного видообразования, Берг истолковывает ее затем не в экспериментально-генетическом плане, а исключительно в понимании Ваагена, т. е. палеостратиграфически: «Здесь нас интересуют мутации лишь с точки зрения количества, в каком они появляются в природе» (стр. 299). Мутационную теорию де Фриза поэтому, продолжает он, следует заменить мутационной теорией Ваагена, так как именно последняя объясняет ряд загадочных явлений — полифилетизм, причиной кото-

[10] Цит. по: Г. Смирнов. Менделеев. М., 1974, стр. 118 (курс. наш).

[1] См., например: С. Лурье. Предшественники Дарвина в античности. Архив истории науки и техники, сер. I, вып. 9, 1936; А. О. Маковельский. Древнегреческие атомисты. Баку, 1946.

[2] Здесь и далее цитирование работ Берга дано по настоящему изданию.

рого является массовая перечеканка форм, внезапное возникновение видов сразу по всему ареалу, отсутствие переходов между видами.

Учение Лотси о гибридогенезе как основном факторе эволюции вначале Берг отвергает, но в книге «Номогенез» использует его при построении своей концепции. Точка зрения Лотси, считает он, ошибочна потому, что допускает комбинации генов только в пределах одного и того же вида, в то время как этот фактор действует в гораздо более широких пределах. Ошибается Лотси, полагал Берг, и потому, что придает слишком большое значение отбору.

Критика теории симбиогенеза ведется принципиально с тех же позиций. В статье «Физиологические параллели между животными и растениями» Берг возвращается к критике теории симбиогенеза за слишком широкое истолкование его роли в эволюции (Козо-Полянский), а тем более за попытки представить эту теорию в качестве объяснения всей эволюции (Фаминцын).

Хотя все эти теории, заключает Берг, не могут служить объяснением эволюции, но в них есть рациональное зерно: мутационизм утверждает идею о скачкообразном видообразовании, теории гибридогенеза и симбиогенеза противостоят крайностям современного эволюционизма (т. е. дарвинизма).

Критике же селекционизма, объявленной главной задачей книги «Теории эволюции», отведено всего 3.5 страницы. В самом начале Берг утверждает, что в основе теории естественного отбора лежит скрытое признание изначальной целесообразности, так как в качестве исходных она принимает далее не объясняемые начала: изменчивость, наследственность, борьбу за существование. В логике селекционизма Берг усматривает порочный круг: борьба за существование объясняется исходя из трех принципов (изменчивости, наследственности, целесообразного реагирования), а эти принципы в свою очередь выводятся из борьбы за существование. Не считаясь с подлинным содержанием дарвинизма, Берг приписывает ему постулат об изначальной целесообразности, т. е. то положение, опровержение которого было как раз одной из крупнейших заслуг дарвинизма. Несправедливо и утверждение Берга, что один из недостатков учения Дарвина состоял в слабой изученности причин изменчивости и наследственности. Как показал анализ этого вопроса еще Ф. Энгельсом,[3] успех Дарвина в создании им научной теории эволюции был обусловлен именно тем, что он отвлекся от выяснения причин наследственной изменчивости, сосредоточив главное внимание на решении вопроса, каким образом мелкие индивидуальные изменения постепенно становятся признаками расы, разновидности или вида.

Рассматривая методы построения теории естественного отбора, Берг отмечает, что к взгляду на селективное значение борьбы за существование Дарвин пришел не опытным путем, не посредством наблюдения и эксперимента, а чисто спекулятивно. В одном был здесь Берг прав, а именно в том, что во времена Дарвина биология не располагала еще экспериментальными данными о борьбе за существование как факторе эволюции и как исходном механизме естественного отбора. В дарвинизме сложилась и сохранялась вплоть до 20-х гг. довольно своеобразная ситуация: принципиально были установлены факторы эволюции, но отсутствовала еще объективная возможность сколько-нибудь эффективного их экспериментального изучения. Основная причина такого положения заключалась в недостаточном знании законов наследственной изменчивости, в неизученности генетико-экологической структуры популяций, в отсутствии конкретной методики микроэволюционных исследований. Отсюда понятно, почему продолжали на деле сохранять свою силу (хотя

[3] К. Маркс и Ф. Энгельс. Сочинения, т. 20, стр. 70.

они и были ошибочными по существу) такие выдвинутые против дарвинизма аргументы, как невозможность доказать теорией отбора первоисточник наследственной изменчивости, селективную ценность самых начальных этапов формирования новых, в особенности сложных органов, «индифферентный» характер видовых различий. В работах Берга представлена весьма полная коллекция подобных возражений дарвинизму, и в их сборе состоит одна из заслуг автора.

Если учитывать состояние теории естественного отбора в те годы, то Берг в целом правильно замечает: «Над действием естественного отбора пока произведено немного наблюдений» (стр. 82). Но все известное относительно характера действия отбора, продолжает он, свидетельствует о том, что вопреки мнению дарвинистов отбор является фактором не творческим, а консервативным, так как он «*не в состоянии сместить норму*» (стр. 84, курсив авт.). Здесь ясно видно влияние на позицию Берга экспериментальных данных генетиков того времени, о которых упоминалось выше. По поводу высказывания Вейсмана о теории отбора как единственно возможном причинном объяснении главных эволюционных явлений Берг справедливо замечает: «Мы принимаем научные гипотезы за истины дотоле, доколе они *сообразуются с фактами*, а вовсе не считаем их истинными только на том основании, что других объяснений пока не найдено» (стр. 93, курс. авт.). Но при этом Берг умалчивает о накопленных к тому времени экспериментальных данных, доказывающих подлинную роль отбора в создании эволюционных новшеств. Напротив, он крайне избирательно подходит к привлечению фактической аргументации: приводит те данные, которые иллюстрируют только поддерживающую форму отбора.

Более развернутую аргументацию против учения Дарвина по данному пункту Берг дает в книге «Номогенез», поэтому подробнее об односторонности этой критики речь пойдет ниже.

Развенчав существующие эволюционные концепции в книге «Теории эволюции», Берг писал: «Раз отбор ... вовсе не отбирает „наиболее приспособленные формы“, то и мутационная теория, и теория гибридизации, и теория симбиогенеза — все они отпадают! Раз не отбор определяет, чему выжить и чему погибнуть, ... все вышеупомянутые построения не могут претендовать на значение теорий *эволюции*. Эволюция идет поверх их» (стр. 79). Итоговым в этой книге было заключение: ни одно из эволюционных учений до сих пор не разъяснило ни одной из основных проблем, и это впервые делает гипотеза номогенеза.

«Номогенез» начинается с утверждения о том, что дарвинизм является тормозом для развития эволюционной теории, которое возможно только при условии, «... если мы отбросим ложное предположение о борьбе за существование и естественном отборе как факторах прогресса» (стр. 96). Весь текст этой книги насыщен полемикой с учением Дарвина. Обсуждая любой вопрос теории эволюции, Берг считает необходимым привести и раскритиковать соответствующую точку зрения дарвинизма. Этот факт говорит о том, что Берг видел в дарвинизме главного противника своей концепции, отмечая в то же время гениальность Дарвина как ученого и мыслителя.

Критику дарвинизма Берг начинает с утверждения, что теория отбора неспособна объяснить, каким образом случайные ненаследственные вариации преобразуются в направленные процессы эволюции, и особенно — как возникают высокодифференцированные органы. Берг не согласен с тем, что отбор случайных мутаций может определять направленное течение процессов филогенеза и существование закономерных эволюционных тенденций. Эти утверждения и послужили ему главными аргументами для выдвижения концепции номогенеза в противоположность дарвинизму, который был назван Бергом теорией «тихогенеза» — эволюцией на основе случайностей.

По мнению Берга, Дарвин прежде всего заблуждался в основных характеристиках наследственной изменчивости. Она не неопределенна, а определенно направлена и поэтому не может служить материалом для отбора. Кроме того, число мутаций не столь уж значительно, чтобы можно было серьезно говорить о них как о материале для эволюции. И наконец, значение для эволюции имеют массовые изменения видов путем крупных мутаций, в то время как дарвинисты верят в существование процессов суммации мельчайших изменений.

Современные данные о процессах мутационной изменчивости в природных популяциях, о депонировании мутантных аллелей в состоянии рецессивов и вообще все, что в настоящее время известно о генетике популяций, не оставляет камня на камне от представлений Берга о наследственной изменчивости и ее отношениях с отбором. В этом вопросе будущее оказалось целиком за идеями Дарвина.

В книге «Номогенез», а также в брошюре «Борьба за существование и взаимная помощь» главный удар по дарвинизму наносится утверждением, что борьба за существование и естественный отбор ведут к переживанию не крайних вариаций, а, напротив, среднего типа, т. е. не являются причинами эволюции. Они поддерживают постоянство типа и способны лишь распределять формы по соответствующим местообитаниям. В подтверждение этого Берг ссылается на опыты Крэмптона с куколками шелкопряда, Харриса с семенами фасоли (прорастают чаще всего семена среднего веса, а более мелкие и более крупные гибнут), Пирсона — над плодовитостью мака в зависимости от размеров головок, на известные опыты Бампуса, Иоганнсена, Дженнингса.

Таким образом, Берг признавал существование лишь поддерживающего отбора. Это форма отбора, наблюдаемая во всех тех условиях, когда наиболее выживающим типом являются представители «адаптивной нормы». Именно эту форму отбора и принимали за единственно существующую все критики дарвинизма. Поддерживающий отбор действительно не может создать эволюционных новшеств, но, охраняя адаптивную норму, он обеспечивает возможность и поле деятельности для стабилизирующего отбора. Он является наиболее простой и потому наиболее очевидной формой проявления естественного отбора. Никто из дарвинистов не отрицал консервативную функцию отбора, но и не сводил к ней одной действие отбора в природе.

Изучение закономерностей действия отбора на основе эколого-генетических исследований, данных микросистематики и других наук позволило сделать вывод о многообразии форм его проявления. Среди многих форм отбора в качестве наиболее важных выделяются движущая, стабилизирующая, поддерживающая, балансированная, дизруптивная. Здесь нет необходимости останавливаться на доказательствах творческой роли отбора в его движущей форме, в общих чертах известной со времен классического дарвинизма. После 20-х гг. накоплена масса фактов в пользу ведущего значения движущей формы отбора в эволюционном процессе. Была дана и глубоко обоснованная интерпретация творческой роли стабилизирующего отбора (работы И. И. Шмальгаузена, К. Уоддингтона, Дж. Симпсона и др.). Обнаружена и исследована балансированная форма отбора, направленная на поддержание внутривидового генетического полиморфизма — сложно интегрированной структуры популяций. Важно подчеркнуть, что балансированный отбор выступает интегрирующим фактором, поддерживающим целостность полиморфной популяции. Внутреннее разнообразие полиморфной популяции определяется движущим отбором, а ее целостность поддерживается балансированным отбором. Иногда небольшие изменения в соотношениях селективных сил превращают отбор на поддержание сложившегося полиморфизма популяции в отбор разрывающий (дизруптивный), который обособляет формы друг от друга.

Современные данные дают право утверждать, что отбор имеет дело не только с генотипом как целым, не только преобразует и закрепляет адаптивно ценные генотипы (движущая и стабилизирующая формы отбора), но и обеспечивает также адаптивность генетической структуры всей популяции как системы.

Открытие того факта, что существует много форм естественного отбора, составляет одно из достижений синтетической теории эволюции, которых, естественно, Берг не мог знать. Но его критика основы основ дарвинизма — учения о накапливающей и интегрирующей роли отбора — оказалась совершенно несостоятельной.

Кроме поддерживающей Берг признавал также распределяющую функцию естественного отбора (распределение видов в географических ландшафтах). На ограниченное понимание Бергом естественного отбора как исключительно консервативного фактора, только распределяющего виды по лику Земли, обращал внимание И. И. Шмальгаузен.[4]

Утверждение Берга о том, что борьба за существование и естественный отбор не преобразуют, а лишь поддерживают норму, непосредственно стимулировало экспериментальные исследования этого вопроса, предпринятые начиная с середины 20-х гг. ботаниками (В. Н. Сукачев, А. П. Шенников, В. Б. Сочава, Л. И. Успенская и др.).[5] Методически тщательно проведенные опыты этих исследователей показали селективную неравноценность форм в смешанных популяциях, влияние плотности популяций и интенсивности борьбы за существование на изменение направлений отбора, а в итоге — доказывали, что происходит закономерное адаптивное преобразование структуры модельных популяций. Результаты этих опытов позволили более широко и глубоко понять творческое значение селективных процессов.

Критиковал Берг дарвинизм также за слабость в объяснении прогрессивной эволюции. Надо сказать, что в этом вопросе возражения Берга имели под собой известные основания. Хотя сам Дарвин и показал, что механизмом естественного отбора можно объяснить не только видообразование и происхождение адаптаций, но и усложнение организации, включая возникновение новых органов, последний вопрос остался в учении Дарвина совсем мало разработанным. В то время вполне логично было прежде всего исследовать вопрос о видообразовании и происхождении адаптаций. Но уже начиная с 70-х гг. прошлого века возникают многочисленные гипотезы эволюции, пытающиеся заполнить этот объективно существовавший в теории эволюции вакуум, и изучение проблем эволюционного прогресса на долгое время оказалось почти исключительно монополией антидарвинистских концепций (неоламаркизм, макросальтационизм). Лишь начиная с середины 20-х гг. работами А. Н. Северцова и его школы оформляется дарвинистское направление в этом вопросе.[6] И в настоящее время теория прогресса еще далека от той глубины обоснования, какая была достигнута в теории микроэволюции уже лет 30 назад.

Современные данные позволяют утверждать, что движущие силы микро- и макроэволюции (в том числе и эволюционного прогресса) принципиально одни и те же. Как известно, в число хорошо изученных факторов микроэволюции входят онтогенетическая изменчивость, генетический состав популяций (количественное и качественное соотношение генотипов), их экологическая структура (полиморфизм) и экологические

---

[4] И. И. Шмальгаузен. Факторы эволюции. М., 2-е изд., 1968, стр. 9.

[5] В 1946 году В. Н. Сукачев и А. П. Шенников сказали в беседе с одним из авторов данной статьи (К. М. Завадским), что побудительным мотивом для постановки этих экспериментов явилась именно критика Бергом дарвиновского положения о значении борьбы за существование.

[6] См.: К. М. Завадский. К пониманию прогресса в органической природе. В сб.: Проблемы развития в природе и обществе. М.—Л., 1958.

характеристики (ареал, численность и ее колебания), генетический дрейф, изоляция, миграция, различные формы борьбы за существование. Особенности действия отбора, приводящие к прогрессивному усложнению организации, заключаются только в изменении интенсивности и длительности действия элементарных факторов микроэволюции, а также в специфике их взаимоотношений. Как показано на математических и экспериментальных моделях, изменение именно этих условий определяет резкие изменения скорости отбора.[7]

В заключение надо сказать, что хотя Берг и подметил слабости дарвинизма в проблеме прогресса, сам он ставил эту проблему неправильно, как это будет показано в следующем разделе.

Итак, собрав выдвинутые ранее возражения дарвинизму и опираясь на данные современной ему экспериментальной генетики, Берг пытается доказать, что борьба за существование и естественный отбор не играют в эволюции никакой созидающей роли. Берг рассуждал примерно так: раз взгляды Дарвина не соответствуют данным экспериментальной биологии, вопрос о причинах эволюции оказывается открытым и создается необходимость ответить на него.

Далее будет показано, что критика Бергом других эволюционных учений была далеко не последовательной, так как при создании собственной концепции эволюции он не раз вставал на позиции, им же отвергнутые.

Основное содержание концепции номогенеза

Все эволюционные работы Берга объединены общим стержнем — концепцией номогенеза и подчинены одному замыслу — доказать право этой концепции на замещение всех выдвинутых ранее учений.

Собранные Бергом критические аргументы и собственные идеи не всегда упорядочены в систему, зачастую разбросаны по тексту его работ, неоднократно повторяются и переплетаются. Но в конце книги «Номогенез» (стр. 311) приводится сравнительная характеристика дарвинизма и номогенеза, которая сразу дает ясную картину о сущности эволюционной доктрины Берга.

Казалось бы, что, раскритиковав теорию Дарвина в начале книги «Номогенез», Берг должен был бы подробно остановиться на доказательствах в пользу своих взглядов на причины и механизмы эволюционного процесса. Вместо этого он начинает с рассмотрения их следствий. Так в самой структуре труда Берга проявилась главная особенность его системы взглядов: в основу всей концепции номогенеза положено несколько умозрительных постулатов. С их рассмотрения и следует начать изложение содержания этой концепции.

Берг считал ненаучными любые попытки как-то объяснить явление органической целесообразности. Отвергал он и дарвинистское объяснение ее объективности и относительности как следствий эволюции путем естественного отбора. Взамен этого Берг выдвигает положение об изначальной целесообразности. В системе его взглядов изначальная целесообразность принималась именно как постулат, т. е. в доказательство ее существования не приводилось никаких фактов. Встречаем лишь одну фразу, что внутренне присущая живому способность целесообразно реагировать заключена «в стереохимических свойствах белков протоплазмы» (стр. 309). Таким образом, одним росчерком пера реальная и важнейшая биологическая проблема была обойдена и заменена надуманным тезисом об изначальной целесообразности. Постулированием этого принципа, естественно, закрывался путь к научному решению проблемы.

[7] Подробнее о современных представлениях по проблеме прогресса см., например: Закономерности прогрессивной эволюции. Сб. статей, Л., 1972.

В свете новейших знаний о свойствах предбиологических и раннебиологических систем и роли стохастических процессов в преобразованиях на макромолекулярном уровне, о зарождении и развитии способности к самоорганизации и ауторепродукции[1] можно сделать заключение, что известная степень целесообразности уже существовала на ранних стадиях биопоэза. Органическая целесообразность нами понимается как способность поддерживать в динамически заданных границах такую организацию, при которой возможна жизнедеятельность (коадаптация), соответствие со средой (адаптация) и конкурентоспособность. Количественно степень целесообразности может быть выражена надежностью и средней выживаемостью организмов. В ходе прогрессивной эволюции оба эти показателя возросли на много порядков величин. Отсюда следует, что смысл, вложенный Бергом в выражение «изначальная целесообразность», ошибочен. На заре жизни не были предетерминированы ее последующие состояния на всем протяжении эволюции. В системе первичных самовоспроизводящихся нуклеопротеидных макромолекул была лишь задана возможность через стохастические процессы шаг за шагом приобретать новые признаки, позволяющие осуществлять экологическую экспансию. Эволюция, таким образом, есть цепь новообразований или изобретений, проявляющихся на фенотипическом, но возникающих на генотипическом (молекулярном) уровне. Именно грандиозное увеличение объема информации, хранящейся в генотипах, и служит наиболее яркой характеристикой эволюции. Поэтому представление Берга, что целесообразность — это какой-то неизменный, вместе с жизнью заданный параметр, не выдерживает критики.

Не менее важным исходным положением номогенеза было признание того, что эволюция, как правило, есть развертывание уже существующих задатков. Иначе говоря, Берг распространял на филогенез представление о преформированности развития, которым ранее пользовались некоторые эмбриологи для характеристики онтогенеза. В подтверждение этого постулата Берг использовал данные современной ему генетики о наличии фонда рецессивных аллелей и возможности его «распаковывания». Истолкование главного содержания развития не как возникновения качественно нового, а как проявления уже предсуществующих задатков следует расценивать как крупную методологическую ошибку.

Следующим исходным пунктом номогенеза было утверждение возможности и необходимости экстраполяции на филогенез факта программированности онтогенеза. Это положение основывалось на не раз уже высказываемом до Берга мнении о тождестве законов онтогенеза и филогенеза: «... развитие, как индивидуальное, так и филогенетическое, идет по законам, и именно — по тем же самым законам. И там, и здесь мы видим пред собою *номогенез*» (стр. 309).

Опираясь на постулат об изначальной целесообразности и отвергнув мысль, что наследственная изменчивость не носит приспособительного характера и в этом смысле объективно случайна и ненаправленна, Берг выдвинул новый постулат о закономерном и направленном характере наследственной изменчивости. Тем самым он полностью оторвал необходимое от случайного и полагал, что в природе необходимость существует, так сказать, в чистом виде.

Постулатом было и утверждение о видообразовании путем однократных резких скачков — «пароксизмов». Утверждая, что видообразование совершается макромутациями, Берг обошел уже накопленные эволюционной биологией многочисленные материалы о постепенном характере географического и экологического видообразования, данные палеонтологии о рядах переходных форм от одного вида к другому (морские ежи, аммониты и другие объекты) и подкрепил свои суждения ссылками на

[1] М. Руттен. Происхождение жизни. М., 1973; М. Эйген. Самоорганизация материи и эволюция биологических макромолекул. М., 1973.

факты из работ де Фриза, но главным образом — на «мутации Ваагена», т. е. на пробелы в геологической летописи.

Последним постулатом номогенеза, как мы полагаем, было утверждение о полифилетическом происхождении таксонов как об одном из основных законов эволюции. В противоположность Дарвину, показавшему, что причиной образования многообразия групп является дивергентный характер эволюции, Берг выдвинул тезис о первичности и изначальности этого многообразия, о параллелизме как основной характеристике эволюции. Чтобы образнее представить идею крайнего полифилетизма, Берг сравнивает свою схему эволюции с дарвиновской, как ржаное поле с ветвистым деревом. Положение о том, что многообразие первично и что большинство из современных форм имеют совершенно независимые от всех других корни в археозое, что даже самые большие степени сходства не объясняются кровным родством, не было Бергом доказано и тем более не имеет доказательств в наши дни. Полученные в последние десятилетия материалы в пользу большего значения явлений параллельной эволюции, чем это признавалось в классическом дарвинизме, а также расчленение ряда крупных таксонов растений и животных, ранее считавшихся монофилетическими, ни в коей мере не могут служить подтверждением постулата Берга о полифилии и параллелизмах как всеобщем и первичном законе эволюции, названном им «законом конвергенции».

Опираясь на эти постулаты, Берг пришел к выводу, что основным законом эволюции выступает «автономический ортогенез» — внутренне присущая живому сила неизвестной природы, действующая независимо от внешней среды и целенаправленная в сторону усложнения морфофизиологической организации.

Казалось бы, если речь идет об основном законе, то его существование и механизм действия должны стоять в центре доказательств всей концепции. Естественно было бы ожидать, что наибольшая часть фактического материала будет приведена автором в доказательство существования в природе и особенностей действия изучаемого закона. В действительности же ничего похожего в книге «Номогенез» мы не находим. Берг не приводит никаких доказательств ни о существовании в природе закона автономического ортогенеза, ни какой-либо аргументации о механизме действия этого закона. Особенность автономического ортогенеза Берг характеризует лишь тем, что он не может быть признан силой, творящей новое, так как осуществляемая им эволюция представляет собою всего лишь реализацию изначально заданных программ, «развертывание предсуществующих задатков».

Закон автономического ортогенеза, как и все рассмотренные выше постулаты Берга, вводился, таким образом, в качестве ничем не доказанного принципа, т. е. опять-таки постулировался. На фоне уже имевшихся убедительных данных в пользу теории естественного отбора видно, насколько неправомерной была попытка противопоставить дарвинизму такой надуманный принцип.

Место концепции Л. С. Берга среди эволюционных учений

Обсудим вначале вопрос о месте выдвинутого Бергом основного закона эволюции среди подобных законов, предложенных другими авторами.

Понятие автономического ортогенеза представляло собой лишь замену новым словом выдвинутых ранее принципов «целестремительности» (К. Бэр), «стремления к совершенствованию» (К. Негели) и других однотипных объяснений причин эволюции с идеалистическо-телеологических позиций. Уместно напомнить здесь, что предтечей таких идей в эволюционизме был именно Ламарк, пытавшийся объяснить причину совершенствования организации изначально заложенным в живом стремлении

к морфо-физиологическому прогрессу как к цели эволюции. Причины прогрессивной эволюции Ламарк усматривал не во взаимодействии организмов со средой, а в независимых от этого взаимодействия «автономных факторах». Идеалистическая сущность ламарковской теории прогресса не нуждается в разъяснениях, так как он сам прямо писал, что порядок, в котором протекает градация форм, т. е. прогрессивная эволюция, и ее законы «насаждены верховным творцом всего сущего».[1] Правда, как было отмечено выше, Берг отвергал учение Ламарка. Но вместе с тем он справедливо считал, что принцип автономического ортогенеза «...в скрытом виде заключен как в системе Ламарка, так и в учениях его новейших последователей» (стр. 73).

Телеогенез как направление в эволюционизме сложился в 70—80-е гг. прошлого века, и лидером его следует считать К. Бэра. Вводя понятие о «целестремительности» эволюции, Бэр думал, что «общая закономерность в мире исходит от единого духовного начала».[2] Он признавал, что существует изначальное стремление живого к достижению биологической цели. Ею «является вся совокупность жизненных процессов организма, и прежде всего — сохранение вида»,[3] а поскольку эволюция в высшей степени целенаправленна, следовательно, результат ее предопределен. Телеологическая установка в понимании причин эволюции неминуемо приводила Бэра к агностицизму: «...причины возникновения... нельзя распознать, а цели заметны».[4] Идеи автономического телеогенеза, авторитетно заявленные Бэром, были подхвачены за рубежом К. Негели, Э. Копом, Э. Гартманом и многими другими. В России они были окрашены в клерикальную форму Н. Я. Данилевским и Н. Н. Страховым. Как уже отмечалось, широкое признание нашли они и в период кризиса эволюционной теории в первой четверти XX века.

В статье, специально посвященной истории телеологических взглядов в отечественной биологии,[5] Берг характеризует Бэра как своего прямого предшественника. Таким образом, принцип автономического ортогенеза — это окончание идеалистическо-телеологической линии в отечественном эволюционизме, идущей от Бэра к Данилевскому и к Бергу.

Вводя понятие автономического ортогенеза как основного закона эволюции, а также постулат о том, что в историческом развитии происходит лишь мобилизация старого и не возникает по существу ничего нового, Берг тем самым ошибочно трактовал сущность развития, а в скрытой форме вообще отрицал эволюцию в общепринятом значении этого понятия. Но тут в логическую последовательность постулатов «Номогенеза» врывался существенный диссонанс. С одной стороны, номогенез основан на «филогенетическом преформизме», а с другой, — Берг не мог обойти вопрос об эволюции как о настоящем развитии, т. е. процессе, характеризующемся прежде всего образованием качественно нового. Нарушая основную логику номогенеза, Берг писал, что эволюция есть «создание нового в процессе истории», причем это новое «должно включать в себя элемент творчества, т. е. новизны, а не являться лишь одной перекомбинацией старого» (стр. 44).

Трудно точно сказать, какие именно влияния явились причиной этого явного противоречия, ворвавшегося в логику построений «Номогенеза». Не один раз Берг ссылался на идеи А. Бергсона. Возможно, что здесь мы наблюдаем влияние модных в то время в некоторых кругах естествоиспытателей идей этого философа, изложенных в его учении о «творческой эволюции». Напомним, что эволюция, по Бергсону, есть процесс создания

[1] Ж.-Б. Ламарк. Философия зоологии, т. I, М., 1935, стр. 98.
[2] K. Baer. Zum Streit über den Darwinismus, St.-Petersburg. Zeitung, 19, 1873, S. 119.
[3] K. Baer. Deden gehalten in wissenschaftlichen Versammlungen und kleinere Aufsatze. Bd. 2. St.-Petersburg, 1876, S. 222.
[4] Там же, стр. 233.
[5] Л. С. Берг. Из истории эволюционных идей. Научн. известия, 4, 1922.

совершенно нового, в противоположность старым утверждениям о предетерминированности развития, преобладании в нем процессов развертывания чего-то заранее предопределенного. К устаревшим концепциям должны быть отнесены, по мнению Бергсона, не только дарвинизм, но и все телеологические гипотезы эволюции. Однако и сам Бергсон впадал по существу в телеологию и объективный идеализм, когда утверждал, что у первоистоков творческой эволюции лежит «изначальный порыв» (активность бога). Но не исключено также, что Берг был вынужден дополнить свое основное толкование эволюции как развертывания предсуществующих задатков идеей развития как суммирования новообразований, считаясь с ее широким распространением среди биологов-эволюционистов.

Отмеченное выше противоречие в трактовке номогенеза привело Берга к выводу, что понятие эволюции необходимо сузить до одного ее направления — прогресса. «Если под эволюцией понимать не вообще процессы трансформизма живого, а лишь случаи истинного новообразования, то под понятие эволюции в строгом смысле этого слова не подойдет ни нейтральная (комбинативная) эволюция, ни регрессивная эволюция. Однако во избежание недоразумений мы будем пользоваться термином „прогрессивная эволюция“» (стр. 315). При таком понимании эволюции, т. е. только как прогресса, Берг вынужден был игнорировать огромный материал по регрессивной эволюции и специализации, что расходилось с его методологической установкой — охватить концепцией номогенеза весь объем накопленных фактов, не объясненных другими эволюционными учениями.

Рассмотрим теперь ту аргументацию, которая приводилась Бергом в обоснование его концепции.

Если существование и особенности действия автономического ортогенеза Берг просто постулировал, то для обоснования «законов», которые он рассматривал в качестве следствий проявления автономического ортогенеза, старался собрать обширный и разносторонний фактический материал. Речь идет о «законе филогенетического ускорения», или «законе предварения признаков», о конвергенции и параллелизмах, наконец, о полифилии. Данные, свидетельствующие в пользу этих «законов», призваны, по мысли Берга, послужить убедительными аргументами в пользу принципа автономического ортогенеза.

Особенно много места уделяется обоснованию идеи филогенетического ускорения, высказанной еще ранее (Г. Осборн, Д. Н. Соболев). Многочисленные черты организации, подчеркивал Берг, формируются при иных условиях, чем те, при которых они обнаруживают свою адаптивную ценность у вышестоящих групп. Поэтому он считал, что «предварение признаков» есть, пожалуй, самое яркое и фундаментальное доказательство осуществления эволюции на основе внутренних причин. В «законе предварения признаков» идея филогенетического ускорения была представлена в расширенной редакции: не только онтогения может предварять филогению, но филогения одной группы может предварять филогению другой, даже не родственной с ней группы.

Все собранные в доказательство этого положения факты, отмечал Берг, плохо мирятся с принципом селекционизма, а свидетельствуют о «развертывании уже существующих задатков» (стр. 88). Однако в «предварении признаков», продолжал он, было бы неправильно видеть какое-то мистическое начало. Во избежание недоразумений это выражение следует принимать в качестве метафоры, так как в действительности нет никакого таинственного «предварения будущего», а имеется лишь развитие на основе закономерностей.

Большим количеством данных из сравнительной морфологии, палеонтологии, систематики пытался Берг обосновать проявление автономического ортогенеза в процессах конвергенции и параллелизмов. Конвергенция, полагал Берг, захватывает не только наружные признаки, она распространяется и на внутреннюю организацию. По его мнению, конвергенции и параллелизмы есть лучшее доказательство того, что «организмы развиваются согласно внутренним, заложенным в них силам» (стр. 192). Любопытно, что, обсуждая причины конвергенции, Берг под давлением фактов иногда забывал о своих постулатах, об автономическом ортогенезе как целенаправленном факторе прогресса, и писал, что «примеров конвергенции *на основе приспособления к одинаковому образу жизни* можно было бы привести очень много» (стр. 262, *курс. наш*).

Когда речь заходила о фактах адаптации к среде, нарушающих стройность проявления автономического ортогенеза (например, факты специализации, регрессивной эволюции), к основному постулату своей концепции Берг пристраивал дополнительные положения. Попытка Берга ввести в качестве дополнительного фактора «закон хорономических причин» представляет собою не менее яркий пример таких пристроек. Движимый необходимостью объяснить явно противоречащий основам концепции большой фактический материал, он вводит допущение о влиянии на видообразование внешней среды. И концепция номогенеза становится внутренне не монолитной, более того — мозаичной. «Но кроме такого развертывания уже существующих задатков, — писал Берг, — происходит еще *новообразование* признаков, которое совершается под воздействием географического ландшафта, тоже преобразующего формы в определенном направлении. Эти воздействия мы называем хорономическими, или географическими» (стр. 309). При этом видообразование осуществляется внезапно, мутационно (в смысле Ваагена), т. е. масса исходных форм сразу перечеканивается в новый вид. Путем же мутаций (в смысле де Фриза), гибридизации и отбора происходит лишь разложение сборного вида на составные элементы (расы, биотипы), но не возникают какие-либо новые внутривидовые формы, не говоря уже о новых видах. По вопросу о самом механизме видообразования Берг ограничивался неясными фразами, например писал: «Понятно, он (географический ландшафт, — *К. З., А. Г.*) действует не непосредственно: внешняя среда может творить формы только на основе и при посредстве физиологической конституции организма» (стр. 307). Отсюда вывод — «географический ландшафт есть один из номогенетических факторов» (там же).

Как полагал Берг, одним из лучших доказательств внутренней запрограммированности эволюции и «закона параллелизма» может служить закон гомологических рядов наследственной изменчивости, открытый Н. И. Вавиловым. Если основные доводы в пользу номогенеза Берг черпал из палеонтологии и сравнительной морфологии, то этот закон он расценивал в качестве генетической находки: «Своими наблюдениями и опытами Вавилов проводит идею номогенеза более успешно, чем это делаю я в настоящей работе» (стр. 224). Сущность этого закона Берг интерпретировал так: «Все признаки видов и родов уже имелись у „примитивной“ формы, и, стало быть, проявление их есть не дело случая, а результат развертывания готового комплекса» (Берг, 1925б : 25). Исходя из своей трактовки закона гомологических рядов, Берг выдвигает понятие «нейтральной эволюции», или разложения сборного вида (линнеона) на его составные части — элементарные виды (жорданоны). Если следовать рассуждениям Берга, сборный вид имелся, по-видимому, изначально: «При процессе нейтральной (комбинативной) эволюции в сущности не происходит образования никаких новых признаков; „новые“ признаки существовали и раньше, но не проявлялись» (стр. 314).

В номогенетическую трактовку закона гомологической изменчивости, писал Берг, полностью укладываются и данные Э. Баура по исследованию мутационной изменчивости в популяциях львиного зева. Однако, уточнял он, нет никакого основания говорить здесь о «мутациях» в трактовке самого Баура, т. е. как о разнонаправленных наследственных изме-

нениях, а скорее следует иметь в виду «хорошо нам известный процесс дисперсии, или нейтральной эволюции» (стр. 317). Таким образом, не только закон Вавилова, но и факты ненаправленной мутационной изменчивости Берг пытался истолковать в пользу номогенеза. И в наши дни изредка можно услышать, что закон гомологических рядов свидетельствует в пользу номогенеза. Поэтому мы напомним характеристику, которую через десятилетие после выхода книги Берга дал своему закону Н. И. Вавилов.

Основные положения концепции номогенеза, писал Вавилов, содержат многое от витализма. Недоказанными современной биологией являются и утверждения Берга о массовом видообразовании под действием ландшафта. Особенно важным было замечание Вавилова относительно заблуждения Берга в трактовке закона гомологических рядов, который не опровергает, а «по существу... подтверждает и развивает дарвинизм».[6] Не считаясь с такой оценкой значения закона гомологических рядов наследственной изменчивости самим Вавиловым, иногда используют его в качестве будто бы доказательства программированности эволюции. Например, П. Г. Светлов пишет: «Но как это ни удивительно, теория номогенеза вплотную примыкает к закону гомологических рядов Вавилова и является как бы его непосредственным продолжением и дальнейшим развитием».[7]

Трактовка конвергенции и параллелизмов как главных закономерностей филогенеза позволила Бергу чисто логически вывести мысль о полифилетическом происхождении по крайней мере большинства групп: «Итак, принцип полифилетизма ведет нас к следующему заключению, на первый взгляд парадоксальному: сходство в организации двух форм может представлять собою нечто вторичное, благоприобретенное, новое, различия же — нечто первичное, унаследованное, старое. Этот закон есть антипод Дарвинова закона *дивергенции*. Я не хочу отрицать последнего. Но наряду с ним и даже господствуя над ним стоит закон *конвергенции*» (стр. 280).

Отрицая какое-либо значение борьбы за существование и естественного отбора в выработке адаптаций, Берг неминуемо должен был присоединиться (если он хотел быть последовательным в объяснении этого вопроса) к одной из двух других противоположных концепций — преадаптационизму или механоламаркизму. Однако «Номогенез» сочетает в себе положения обеих этих концепций: в нем признаются как идея эволюции адаптаций на основе предварительной приспособленности, так и прямое адаптациогенное действие внешней среды (ландшафта). Например, галофиты, считал Берг, поселились на засоленных почвах потому, что уже ранее обладали соответствующими приспособлениями. «Такая точка зрения, — писал он, — не является абсолютно чуждой нашим взглядам; во многих случаях мы сами склонны поддерживать ее... Мы знаем множество примеров прямого, активного приспособления растений к среде» (стр. 253). Приняв «теорию преадаптации» Л. Кено, Берг вместе с тем распространил понятие преадаптации и на характеристику запрограммированности адаптивного развития целых филогенетических линий. В этом смысле его можно считать основателем направления, названного «номогенетическим преадаптационизмом».[8] Однако Берг не был до конца последовательным «преадаптационистом», поскольку включал в свою концепцию и элементы механоламаркизма, против которых резко выступали Кено и его сторонники.[9]

[6] Н. И. Вавилов. Роль Дарвина в развитии биологических наук. В кн.: Учение Дарвина и марксизм-ленинизм. М., 1932, стр. 67.

[7] П. Г. Светлов. Параллелизм как принцип эволюционной морфологии. В сб.: Наука и техника. Вопросы истории и теории. Л., 1972, стр. 85.

[8] А. Б. Георгиевский. Проблема преадаптации. Л., 1974.

[9] И. И. Шмальгаузен. Факторы эволюции. М., 1946, изд. 2-е, М., 1968;

Таким образом, мы видим, что в систему логических построений «Номогенеза» то тут, то там врываются, так сказать, совершенно чужеродные элементы. Одним из них было то, что Берг не мог пройти мимо фактов воздействия условий географической среды на эволюционный процесс. Но, приняв автогенетическую, телеологическую и преформистскую доктрины за основу концепции, нельзя было органически включить в нее принцип хорономических причин эволюции. Отказавшись от дарвинизма, Берг не смог показать истинного значения внешней среды в органической эволюции. То он вовсе игнорирует ее, то признает действие среды, но в рамках примитивного представления о «прямом влиянии ландшафта».

Интересны приводимые Бергом материалы о существовании нейтральных признаков и возможности их использования в эволюции (преадаптации). Хотя в трактовке этого вопроса, как уже отмечалось, Берг присоединялся к антидарвинистам, это не умаляет значения собранных им данных для обсуждения проблемы преадаптации как объективного эволюционного явления. Так, он писал: «Мы знаем теперь много случаев, когда целесообразности обнаруживаются организмом при таких условиях, каких ему, в истории его вида, заведомо никогда не приходилось переживать» (стр. 118). В подтверждение сказанного можно привести пример с брюхоногими моллюсками, у водных форм которых раковина возникла как защитный орган от хищников, а у сухопутных их потомков послужила еще и прекрасной защитой тела от высыхания. Вторая функция оказалась, конечно, случайной адаптацией, если ее соотносить с формированием раковины в водных условиях под действием отбора. В последнее время понятие преадаптации не только критикуют как якобы идеалистическое, но, напротив, выясняют его рациональный смысл. Некоторые особенности индивидуальной и популяционно-видовой организации, первоначально нейтральные или даже слабо вредные, но сохраняющиеся в силу плейотропии и других корреляций, из-за преимущества гетерозигот и т. п. при благоприятном изменении условий среды могут быть использованы сразу в готовом виде. Со стороны дарвинистов интерес к явлению преадаптации вполне оправдан, поскольку его изучение поможет в известной мере устранить такое существенное затруднение, как вопрос о путях адаптации к резко изменяющимся и необычным условиям среды.

Дарвинизм опирается на понимание причин эволюции как совокупного действия многих факторов, каждый из которых в настоящее время экспериментально изучен, объединен в логически стройную систему. «Номогенез» же Берга представляет собой смесь различных постулатов. Занимаясь критикой, Берг в решительной форме отвергал другие теории эволюции, но при построении концепции номогенеза многие отвергнутые представления были введены им в состав этой концепции.

Методологической основой ошибок Берга было и то, что решение вопроса о причинах эволюции он искал среди данных таких отдельных наук, как палеонтология, эволюционная морфология и эмбриология, которые в принципе не в состоянии самостоятельно на него ответить, и, как это показало дальнейшее развитие эволюционной биологии, сами должны искать опоры в экспериментальных материалах комплексных генетико-экологических работ по микроэволюции. Что же касается использования Бергом данных генетики, то они послужили ему плохим пособием, так как страдали тогда большой односторонностью и, как казалось, обосновывали антидарвиновские выводы.

Много места в работах Берга отведено доказательствам устойчивости как существенного свойства живого. Характерное для антидарвинистов противопоставление устойчивости живых форм их изменяемости в процессе эволюции диктовало необходимость еще более глубокого решения вопроса об устойчивости как моменте развития.[10] Причиной, определяющей соотношение изменяемости и устойчивости индивидов и видов, выступает отбор в единстве действия движущей, поддерживающей и стабилизирующей его форм. Устойчивость индивидов проявляется на всех стадиях онтогенеза — устойчивость генотипа в передаче наследственной информации, устойчивость морфогенеза и всех возрастных стадий фе-

[10] П. А. Водопьянов. Устойчивость в развитии живой природы. Минск, 1974.

нотипа. Устойчивость надындивидуальных систем покоится на внутрипопуляционных отношениях (репродуктивные связи, групповые адаптации к добыче пищи, в защите потомства и т. д.). Основным механизмом поддержания устойчивости живых форм и одновременно фактором их эволюционных изменений является саморегуляция, в конечном итоге осуществляемая борьбой за существование и естественным отбором.

Интересны суждения Берга по поводу специфического свойства живого преодолевать рост энтропии. В последние десятилетия эта тема оживленно разрабатывается, в том числе и в плане исследований прогрессивной эволюции. Рост негэнтропии признается в качестве критерия эволюционного прогресса (например, Г. Кастлер).[11] Этот критерий, можно сказать, сам собою напрашивается из фактов повышения уровня морфофизиологической организации, повышения степени целесообразности. По-видимому, он также приложим и к характеристике повышения организации вида, который к тому же, будучи носителем эволюции, может существовать неограниченно долго во времени.

Определить точное место концепции номогенеза в общей системе эволюционных учений трудно, поскольку она включала в себя многие положения разных эволюционных доктрин. Тем не менее, применив показатели, которыми необходимо, с нашей точки зрения, пользоваться при классификации эволюционных теорий,[12] номогенез можно классифицировать следующим образом. Во-первых, не вызывает сомнения, что в понимании наименьшей единицы (элементарного носителя) эволюционного процесса это течение относится к числу организмоцентрических концепций. Во-вторых, в трактовке вопроса об отношении процесса наследственной изменчивости к процессу приспособления (адаптациогенезу) это учение стоит в одном ряду со всеми формами ламаркизма и телеогенеза. В-третьих, в трактовке органической целесообразности номогенез стоит в ряду телеологических гипотез эволюции, финализма и всех форм ламаркизма. В-четвертых, трактовка в номогенезе проблемы общего направления эволюции заставляет отнести его в разряд идеалистической телеологии. В-пятых, признание Бергом параллелизмов и конвергенции в качестве первичных закономерностей, доминирующих над дивергенцией, также позволяет отнести его учение к числу телеологических и финалистских концепций. В-шестых, трактовка вопроса о видообразовании дает полное основание считать номогенез выражением макросальтационизма, с включением элементов механоламаркизма (принцип хорономических причин). Наконец, концепция Берга относится к полифакториальным учениям, так как признает значение нескольких мнимых (изначальная целесообразность, автономический ортогенез и др.) и реально действующих (мутации, гибридизация, прямое действие условий внешней среды) факторов.

Итак, концепция номогенеза в сущности представляла собой сводку многих положений недарвиновских учений прошлого века и положений генетического антидарвинизма с талантливо оформленной их композицией. Появление «Номогенеза» свидетельствовало о затянувшемся кризисе эволюционной теории.

Критика концепции номогенеза в 20—40-е годы

Такая концепция, как номогенез, естественно, должна была вызвать дискуссию.

Д. Н. Соболев писал, что изложенные им ранее (1913) близкие номогенезу идеи встретили далеко не радушный прием среди соотечественников.[1] Подлинная причина этого, по свидетельству Соболева, заключалась в том, что проводимые им идеи были глубоко чужды взглядам большинства русских биологов. Но после выступления Берга, как он считал, положение вещей значительно переменилось.

Появление «Номогенеза» было сразу же охарактеризовано В. М. Шимкевичем (1923) как «новая фаза в развитии российского антидарвинизма». Однако, как уже отмечалось, принципиально нового в ней не содержалось. Поэтому, вопреки мнению Соболева, влияние концепции Берга не оказалось столь значительным, чтобы в действительности приостановить развитие эволюционной теории или даже повернуть ее на какое-то время вспять. Лагерь сторонников и продолжателей «Номогенеза» в нашей стране оказался немногочисленным. Кроме Соболева, в защиту Берга против «отжившего» дарвинизма в те годы выступили А. А. Любищев с концепцией «филогенетического преформизма»,[2] из философов — В. Сарабьянов[3] и некоторые другие.

Что касается влияния концепции номогенеза на зарубежных эволюционистов, то этот вопрос мало освещен в литературе и подлежит специальному исследованию. В качестве примера распространения номогенетических идей за рубежом можно сослаться на работы палеонтологов Г. Осборна и О. Шиндевольфа. Истолкование целесообразности в телеологическом духе, воплощенное Бергом в «законе предварения признаков», нашло выражение в «законе филогенетической акцеллерации» Осборна.[4] Согласно последнему, формирование прогрессивных признаков в одних филогенетических рядах опережает возникновение аналогичных признаков в других рядах без участия отбора, а под действием «внутренних причин». В соответствии с такой точкой зрения эволюция рассматривалась как уже запрограммированный процесс, полностью предустановленный на будущее. Несомненное влияние идеи Берга оказали на формулировку Шиндевольфом гипотезы «протерогенеза» (1925—1936 гг.), в основе которой лежал все тот же принцип филогенетического ускорения. Шиндевольф пользовался известностью, и идеи Берга, на которые он благожелательно ссылался, получали и таким путем распространение за границей. Определенное значение имело и то, что изобретенный Бергом термин «номогенез» оказался броским и легко запоминающимся.

С критикой концепции номогенеза сразу же после ее появления выступили многие отечественные биологи.[5] Принципиальная несостоятельность этой концепции была ясна дарвинистам 20-х гг., позиции которых в отечественной биологии были достаточно сильны.

Первые оппоненты Берга прежде всего обнаружили, что «Номогенез» состоит из комбинации положений, заимствованных у Ламарка, Бэра, Ваагена и других эволюционистов прошлого, хотя сам автор и настаивал на оригинальности своих идей. По этому поводу В. И. Талиев, например, писал: «По существу такой же метафизический, или просто-напросто ви-

---

[11] Г. Кастлер. Метод теории информации в биологии. В кн.: Теория информации в биологии. М., 1960.

[12] См.: К. М. Завадский. Развитие эволюционной теории после Дарвина. Л., 1973, стр. 42—44.

[1] Д. Н. Соболев. Начала исторической биогенетики. Симферополь, 1924.

[2] А. А. Любищев. Понятие эволюции и кризис эволюционизма. Изв. Биол. ин-та Пермского ун-та, 4, 4, 1925.

[3] В. Сарабьянов. Назревший вопрос. Спутник коммуниста, 20, 1923.

[4] H. F. Osborn. The Titanotheres of ancient Wyoming, Dacota, and Nebraska. Geol. Surv. Monograph., 55, vol. 2, Washington, 1929.

[5] Н. А. Иванцов. Факторы эволюции. М.—Пгр., 1923; Б. М. Козо-Полянский. Последнее слово антидарвинизма. Критика номогенеза. Краснодар, 1923; А. М. Никольский. Номогенез Л. С. Берга. Уч. записки Наркомпроса Укр. ССР. Харьков, 1923, стр. 229—256; В. М. Шимкевич. Новая фаза в развитии российского антидарвинизма. Экскурсионное дело, 4—6, 1923; А. А. Коршиков. Эволюционная теория в историческом изложении. Харьков, 1924; А. А. Сухов. Идея эволюции и революции в естествознании. Одесса, 1924; В. И. Талиев. Организм, среда и приспособление. М.—Л., 1926; Теория номогенеза. Сб. статей (под ред. Б. М. Козо-Полянского). М., 1927. Краткий разбор этих выступлений можно найти в книге К. М. Завадского Развитие эволюционной теории после Дарвина. Л., 1973.

талистический, характер носят объяснения эволюции заложенным в организмах стремлением к прогрессу и совершенствованию. В конце концов взгляды, скажем, Рейнке, Вольфа, Берга, Негели, Коржинского так близко родственны по духу, что попытки разграничить их приводят к почти неуловимым тонкостям».[6] В основе всей концепции номогенеза, отмечал В. М. Шимкевич, лежит все тот же давно отвергнутый принцип «целестремительности».

Настолько же очевидной была и ошибочность утверждений Берга об изначальной целесообразности, по существу содержавших отказ от решения этой проблемы. Против принципа изначальной целесообразности восстал даже и единомышленник Берга. В предисловии к своей книге «Начала исторической биогенетики» Соболев писал, что не склонен усматривать в «законе предварения признаков» доказательство принципа изначальной целесообразности, как это делает Берг. Разбирая основные положения «Номогенеза», Н. А. Иванцов замечает: «Объяснять целесообразность организмов тем, что целесообразность составляет изначальное свойство всего живого, значит не давать явлениям приспособления никакого научного объяснения».[7]

Много возражений и особенно острую критику вызвала попытка Берга обосновать «закон предварения признаков» в качестве одного из главных доказательств номогенеза. Как отмечал Шимкевич, описанное А. П. Павловым появление провизорных признаков у молодых особей некоторых моллюсков (так называемые «профетические», или «пророческие» фазы) имеет большой интерес, однако у Берга оно получило искаженное теоретическое освещение. Кроме того, по его мнению, Берг допустил много морфологических ошибок, аргументируя в пользу «закона предварения признаков». Если эволюция, писал в этой же связи А. М. Никольский, протекает так, как считает Берг, то совершенно непонятно, «по какой причине номогенез в некоторых случаях так сильно забегает вперед, т. е. создает орган, который в данный момент бесполезен, а пригодится только в отдаленном будущем...» [8]

Уже упомянутые авторы убедительно показали, каким образом попытка Берга отстоять идею строго запрограммированной эволюции оказалась неудачной, так как включала противоречия, приводящие к путанице понятий, например к смешению конвергенций с параллелизмами, и к насилию над фактами в угоду номогенезу.

Общий подход Берга к созданию своей концепции хорошо выразил Шимкевич, отметивший, что учение о номогенезе построено «по образцу многих теорий последарвиновского периода: исследователь берет тот способ видообразования, который им лично ближе изучен, и, отметая вовсе или подчиняя ему все прочие, доказывает его исключительное или доминирующее значение. Так возникли теории ортогенеза, миграции, изоляции и т. п. Так возникла и теория номогенеза».[9] Приведенное высказывание следовало бы уточнить в одном пункте, так как предлагаемый Бергом способ видообразования в виде массовой перечеканки форм под действием ландшафта и макросальтаций им не столько изучался, сколько постулировался исходя из описания палеонтологических данных.

Наиболее обстоятельный анализ концепции Берга был дан в книге Иванцова «Факторы эволюции». Кроме приведенных выше возражений, Иванцов обнаруживает в работе Берга много фактических ошибок и логических противоречий. Так, утверждение Берга об идеальной приспособленности логично вытекает из принципа изначальной целесообразности, но разбивается о факты вытеснения одной формы другой в смешанных посевах пшеницы, вытеснения пасюком — черной крысы, пруссаком — черного таракана и о многие другие примеры экологической несовместимости, основанной на борьбе за существование. Если целесообразность — имманентное свойство живого, то почему же нередко возникают признаваемые Бергом нецелесообразные признаки: «Это остается у Берга совершенно не объясненным».[10] Далее, ортогенез в понимании Берга есть прямое следствие его телеологических представлений, но в ряде случаев трактовка им ортогенеза не согласуется с последними. Допустим, писал Иванцов, ортогенез определяется изначальной целесообразностью, но сам Берг приводит много примеров, когда эволюция ведет организмы к гибели. Иванцов правильно подметил здесь непоследовательность Берга. С одной стороны, Берг предполагает способности белков варьировать в разных направлениях, что, по Иванцову, действительно доказывается их способностью давать многочисленные изомеры и полимеры, с другой — он настаивает на строгой направленности эволюции (например, в массовых преобразованиях видов под прямым действием ландшафта).

Иванцов критикует и другие положения концепции номогенеза, но вместе с тем он не склонен, как это иногда бывает в полемике, фиксировать лишь ее негативные моменты. Так, он считал, что, оставаясь на почве дарвинизма, нет оснований отвергать возможность эволюции в сторону известной конвергенции у неродственных групп. Иванцов согласен с Бергом в том, что отбор способен сохранять норму за счет устранения уклоняющихся от нее вариаций — это как раз тот случай, который описывали многие исследователи: норма сохраняется отбором до тех пор, пока она остается «наиболее соответствующей данным условиям». Но отбор на поддержание нормы совершенно не исключает главного результата его действия — закономерного преобразования нормы соответственно изменяющимся условиям среды.

Замечательным был общий вывод Иванцова, что во всех чертах номогенез Берга есть телеогенез, а если говорить о подлинном номогенезе как эволюции на основе закономерностей, то таковым является эволюция, осуществляемая естественным отбором. «Можно быть уверенным, — писал он в заключение, — что наука пойдет тем же путем, каким пошел Дарвин в отличие от своих предшественников Ламарка и Бэра, подобно Бергу выставлявших телеологический принцип в эволюции, т. е. пойдет путем опыта и наблюдений».[11] Этим пророческим словам о будущем теории естественного отбора суждено было сбыться уже в ближайшие годы.

Несостоятельность концепции номогенеза была глубоко показана в книге И. И. Агола.[12] Он правильно подчеркивал важную роль теоретического метода познания, поскольку логические выводы бывают не менее достоверны, чем эмпирические. С другой стороны, Агол доказывал, что использование одних лишь описательных методов без экспериментального исследования легко может привести к совершенно искаженным представлениям. С этой точки зрения, продолжал Агол, невозможно, например, вскрыть причинные механизмы эволюции, опираясь на данные палеонтологии, как это делает Берг.

Далее Агол обсуждает вопрос о направленности эволюционного процесса и справедливо критикует позицию Берга, отмечая, что направленность эволюции «определяется не изменчивостью, а отбором, хотя отбор обязательно предполагает изменчивость».[13]

---

[6] В. И. Талиев. Организм, среда и приспособление, стр. 100.
[7] Н. А. Иванцов. Факторы эволюции, стр. 29.
[8] А. М. Никольский. Номогенез Л. С. Берга, стр. 245.
[9] В. М. Шимкевич. Новая фаза в развитии российского антидарвинизма, стр. 24.
[10] Н. А. Иванцов. Факторы эволюции, стр. 35.
[11] Там же, стр. 79.
[12] И. И. Агол. Диалектический метод и эволюционная теория. М., 1930.
[13] Там же, стр. 36.

Факты, писал Агол, безоговорочно опрокидывают такое философское кредо номогенеза, как принцип изначальной целесообразности. Познавательное же его значение, по Аголу, равно нулю: «Да и методологически телеология Берга не выдерживает никакой критики. Стоило профессору Бергу сказать, что целесообразность есть основное свойство живого, как непонятное сразу стало „понятным“ и „простым“ и всякая проблема исчезла».[14] Затем Агол высказывает ту правильную мысль, что целесообразность есть проблема не *строения* организмов, а «проблема *отношения*» их к окружающей среде. И «только путем распутывания клубка сложнейших взаимоотношений и взаимозависимостей между изучаемой органической структурой и окружающей обстановкой мы можем понять целесообразность данной структуры».[15]

Разбирая трактовку Бергом соотношения случайности и закономерности, Агол замечает, что если многие антидарвинисты противопоставляли эти две категории, то Берг видит в целесообразности просто проявление необходимости, потребности приспособления, т. е. вообще исключает случайность. Эволюция, по Бергу, — не закономерный, в естественнонаучном значении этого слова, а фатально идущий процесс. Именно поэтому Берг и игнорирует объективную случайность наследственных изменений и абсолютизирует роль необходимости в эволюции. Итог дискуссии с Бергом Агол подводит следующими словами: «*Случайные* изменения представляют единственный материал, из которого естественный отбор творит *закономерный* процесс эволюции. В дарвинизме случайность и закономерность увязываются в диалектическом единстве».[16]

В заключение Агол имел основания констатировать: «Дарвинизм, столько раз „окончательно и бесповоротно сокрушенный“, благодаря генетике поднят на дальнейшую, более высокую ступень. Он еще никогда так серьезно и солидно не был обоснован и не был подтвержден таким обилием многочисленных и разносторонних данных, как в настоящее время».[17] Это действительно было время, когда закладывались основы синтеза дарвинизма и генетики, позволившие преодолеть четвертьвековой кризис в эволюционной теории и дать толчок к новому ее развитию.

Критика философских основ концепции номогенеза содержалась также в выступлениях А. М. Деборина, Б. М. Завадовского и других. По словам Деборина, ряд философов (например, В. Сарабьянов) оказались под влиянием идей Берга. Увлекшись модной концепцией, они проявили «легкомысленное отношение к берговской критике дарвинизма», которая «велась с точки зрения метафизической и телеологической».[18] Завадовский подчеркнул, что отечественные ламаркисты 20-х гг. XX века в сущности приходят к утверждению Берга об изначальной целесообразности, которое выглядит не более как признание «мистической способности организмов к адекватному адаптивному реагированию».[19]

Итак, уже в 20-х гг. образовался широкий фронт критиков «номогенеза» из числа биологов разных специальностей и философов, понимавших глубокое прогрессивное значение эволюционной теории Дарвина. Почти единодушное выступление отечественных ученых против «Номогенеза» послужило одной из причин того, что эта концепция не получила распространения в нашей стране.

[14] Там же, стр. 38.
[15] Там же, стр. 39.
[16] Там же, стр. 44 (курс. автора).
[17] Там же, стр. 141.
[18] А. М. Деборин. Современные проблемы философии марксизма. Доклад, прения по докладу и заключительное слово. Изд. 2-е, М., 1929, стр. 9.
[19] Б. М. Завадовский. В кн.: О. Ю. Шмидт. Задачи марксистов в области естествознания. Доклад, прения по докладу и заключительное слово. Изд. 2-е, М., 1930, стр. 96.

С годами критика номогенеза углублялась и на базе тех отраслей биологии (палеонтологии, эволюционной морфологии и эмбриологии), фактический материал которых широко использовался Бергом. Явление, названное «филогенетическим ускорением», И. И. Шмальгаузен,[20] например, объяснял тем, что в сходных условиях среды одни из родственных линий опережают развитие других, в результате чего возникают формы, которые в параллельных линиях появятся позднее. Отсюда и создается впечатление о «предварении стадий» в филогенезе. На самом деле закономерность этого явления детерминируется неодинаковым темпом эволюции родственных линий, а вовсе не какой-то силой «закона предварения признаков». Детально изучив соотношение онтогенеза и филогенеза в эволюции моллюсков Kepplerites и Cosmoceras, А. Н. Иванов объяснил подлинный смысл понятия о «профетических фазах» явлением брадигении, т. е. задержкой развития в онтогенезе, когда потомки во взрослом состоянии сохраняют некоторые стадии онтогенеза молодых особей предков. Данное явление может иметь рекапитуляционное или ценогенетическое происхождение, вполне объяснимое теорией отбора: «Любая преходящая фаза онтогенеза может в случае выгодности сохранения ее до взрослого состояния стать признаком взрослого индивидуума. Значит, любая онтогенетическая фаза может быть „пророчествующей“».[21]

В конце 30-х годов А. С. Серебровский отметил идейную близость ряда концепций, которые породил «скрыто или открыто идеалистический соблазн увидеть в организме заложенную в *нем* самом внутреннюю силу совершенствования («принцип градации» Ламарка, стремление к совершенствованию, «автогенез», «номогенез» и т. п., что почти все равно)... К каким неоправданным, ненаучным взглядам может привести признание автогенетического, прямоидущего характера эволюции, показывает пример Л. С. Берга».[22] В заключение Серебровский отмечал, что отказ Берга от научного объяснения причин прогрессивной эволюции, например увеличения размеров тела у динозавров, позволяет (хотя и не заставляет) искать ответ в «совершенно фантастическом» представлении, что эти причины заложены в химическом строении протоплазмы. «Ни малейших научных оснований для этого нет», — заключал Серебровский.

Заслуживает внимания критика того раздела «Номогенеза», в котором доказывалось широкое действие «хорономических причин» и обобщались данные по вопросам групповой модификационной изменчивости и географическому видообразованию. Дело в том, что в 20-х гг. и позднее эти данные использовались некоторыми эволюционистами для защиты механоламаркистских принципов (П. В. Серебровский, В. В. Станчинский, О. Клейншмидт). В книге Е. И. Лукина была показана ошибочность механоламаркистских трактовок этих вопросов, в том числе и воззрений Берга на хорономические причины эволюции. Лукин отметил, что в «Номогенезе» игнорировались многочисленные данные об индивидуальной изменчивости, остались недоказанными утверждения о том, что индивидуальная изменчивость не включает новых признаков. При чтении тех мест работ Берга, где говорится об эволюции как развертывании предшествующих задатков, создается впечатление, что ее автор «вообще отрицал в замаскированной форме эволюционное развитие».[23]

[20] И. И. Шмальгаузен. Организм как целое в индивидуальном и историческом развитии. М.—Л., 1938; Дарвинизм и теории направленной эволюции. Зоол. журн., 18, 4, 1939.
[21] А. Н. Иванов. К вопросу о так называемой «профетической фазе» в эволюции. Бюлл. МОИП, отд. геол., 20, 1—2, 1945, стр. 22.
[22] А. С. Серебровский. Некоторые проблемы органической эволюции. М., 1973 (1939), стр. 126.
[23] Е. И. Лукин. Дарвинизм и географические закономерности в изменении организмов. М.—Л., 1940, стр. 53.

Критика номогенеза и сходных с ним концепций (например, «протерогенеза» О. Шиндевольфа) была продолжена в работах других авторов.[24]

В дальнейшем, когда в биологии прочно утвердилась идея о статистическом характере действия отбора как фактора, определяющего закономерный процесс эволюции, ошибочность концепции номогенеза для большинства стала очевидной. В этой связи один из создателей синтетической теории эволюции Дж. Гексли пишет: «Утверждение Дарвина, что биологическая эволюция представляет собой процесс, осуществляемый естественным отбором, стало широко признанным; все же другие теории эволюции, которые для объяснения ее причин нуждаются в сверхъестественной или виталистической силе («творческая эволюция» Бергсона, все автогенетические теории: номогенез Берга, аристогенез Осборна и ортогенез в строгом смысле слова, все ламаркистские теории), стали окончательно несостоятельными».[25] Достигнутые в последние десятилетия успехи в изучении факторов и закономерностей эволюции снизили значение номогенеза до уровня концепции, имеющей в целом лишь историческое значение.

Вместе с тем нельзя сказать, что идеи «Номогенеза» полностью забыты. Как в зарубежной, так и в отечественной литературе встречаются работы, авторы которых либо поддерживают идеи Берга, либо, не упоминая его имени, проводят положения, близкие концепции номогенеза.

Попытки возрождения номогенетических идей

Начиная с 50-х гг. такие попытки делаются нечасто. Но они достаточно своеобразны, и поэтому эволюционные идеи номогенетического типа, предложенные в последнее двадцатилетие, удобнее именовать неономогенезом.[1] Этим термином мы объединяем антиселекционистские представления об эволюции как о предетерминированном процессе, идущем по заранее заданным программам, так же как онтогенез. Как и у Берга, к этой основной доктрине неономогенеза делаются пристройки. Одни авторы включают представления о макромутациях, другие — о прямом приспособлении и наследовании приобретаемых признаков и т. п.

В основе попыток возрождения номогенетических идей лежит несколько причин. Одна из них связана с желанием преодолеть еще существующие, т. е. объективные, теоретические трудности решения таких проблем, как направленность и телеономичность эволюции. «Главное возражение, которое выдвигается против синтетической теории эволюции, — пишет Э. Майр, — заключается в ее неспособности будто бы объяснить некоторые эволюционные явления, прежде всего направленную эволюцию, параллелизмы и эволюционные тенденции».[2] Надо согласиться с Майром,[3] что, обсуждая эти проблемы и не совсем точно расставляя акценты, нетрудно придать трактовке эволюции телеологическую окраску.

Другая причина связана с научными традициями, такими, например, как приверженность некоторых французских биологов к доктрине «антислучайности». «В мире царит порядок, а не хаос, — пишет А. Вандель, — и если бы случай и произвел что-либо хорошее, другой случай тут же бы это и разрушил».[4] Отвергнув статистическую концепцию механизма эволюции, такие авторы пытаются создать какой-то новый вариант старой концепции заранее детерминированной эволюции.

Третья причина связана с попытками оценить эволюционные учения с позиции таких наук, как кибернетика и биофизика. Занимаясь системами управления концернов, Ст. Бир и в управлении органической эволюцией видит те же системы предетерминированности и планирования. Он полагает, что на основе случайностей эволюция протекала бы «слишком медленно и слишком ненадежно, чтобы с их помощью можно было объяснить, как происходит какая бы то ни было адаптация».[5] И Бир приписывает дарвинизму мысль, что организованность живого есть следствие «действия хаоса в среде нуклеопротеинов хромосом» и что «порядок достигается благодаря беспощадной и грубой процедуре запрета».[6] Мысль об эволюции на основе отбора он признает несерьезной и неприемлемой для «любого кибернетика». И это несмотря на то, что такие ученые как Н. Винер и Р. Эшби полностью разделяют взгляды современного дарвинизма. Дарвинизму здесь приписывается мысль, на самом деле глубоко ему чуждая. Известно, что каждый шаг эволюции строится не по схеме: хаос—порядок—хаос. Уже предбиологические молекулярные системы были высокоупорядоченными, и, как показано модельными экспериментами С. Спигелмана (1970), доклеточная эволюция в сторону оптимизации взаимодействия между нуклеиновыми кислотами и белками вполне могла осуществляться отбором, использующим разнообразие по мельчайшим различиям отдельных молекул РНК. Материалом для отбора служат флюктуации значений любого признака (в том числе и флюктуации всех элементов кодирующей системы). Единственным, но капитальным ограничением этого утверждения должно служить то, что фактически отбору подвергаются не изолированные признаки, в том числе не отдельно взятые элементы генетических систем. Элементарной единицей отбора является фенотип, т. е. сверхсложно организованная дискретная единица жизни. Давление селективных сил как стохастический процесс популяционного уровня непосредственно направлено на элиминацию нежизнеспособного, а при нормальной избыточности ансамблей — и на элиминацию менее ценных фенотипов. Простейшим следствием отбора будет поддержание ранее сложившейся адаптивной нормы, т. е. сохранение уже имевшейся упорядоченности. Общее следствие отбора — направленное вдоль «экологического желоба» преобразование, ведущее к повышению ценности фенотипов в данных условиях существования. При этом важнейшим частным случаем действия отбора будет накопление таких эволюционных новшеств, которые сохраняют свою ценность при захвате популяциями множества новых экологических ниш и даже новых экологических зон. Удержание и накопление изобретений, которые доказывают свою эффективность при их проверке на пригодность в разнообразных условиях, ведет к коренным усовершенствованиям организации и к ее усложнению за счет приобретения универсально пригодных адаптивных систем.

Далее остановимся кратко на некоторых высказываниях неономогенетического типа.

Из числа современных зарубежных авторов, поддерживающих концепцию Берга, можно назвать английского биолога Ф. Вуда Джонса. Этот автор солидарен с Бергом, что эволюция есть «целенаправленный процесс, основанный на способности живого непосредственно создавать

[24] См., например: А. Н. Северцов. Морфологические закономерности эволюции. М.—Л., 1939; И. И. Ежиков. «Протерогенез Шиндевольфа». Усп. совр. биол., 13, I, 1939; И. М. Поляков. Современный антидарвинизм. Усп. совр. биол., 13, I, 1939.
Анализу концепции номогенеза недавно было посвящено специальное заседание симпозиума «Состояние эволюционной теории в СССР в 1922—1926 гг.», организованного сектором эволюционного учения Ленинградского отделения Института истории естествознания и техники АН СССР. Материалы симпозиума отражены в сб.: Наука и техника. Вопросы истории и теории. Л., 1972.

[25] J. Haxley. Evolution. The modern synthesis. London, 1963, p. 14.

[1] К. М. Завадский, М. Т. Ермоленко. К критике неономогенеза. В сб.: Философские проблемы современной биологии. М.—Л., 1966.

[2] E. Mayr. Selektion und die gerichtete Evolution. Naturwiss., 52, 8, 1965, S. 174.

[3] E. Mayr. Teleological and teleonomic. A new analysis. In: Boston Studies in the Philosophy of Science, XIV, 1974.

[4] A. Vandel. L'Homme et evolutions. Paris, 1958, p. 126.

[5] Ст. Бир. Кибернетика и управление производством. М., 1965, стр. 228.

[6] Там же, стр. 287.

новые наследуемые структурные адаптации».[7] Полемизируя с генетиками-дарвинистами, в частности с К. Уоддингтоном, и используя принципиально те же аргументы, которые выдвигал Берг против учения Дарвина, Г. Кеннон Грэхем исходит из того, что способность протоплазмы адекватно реагировать на изменения внешней среды — это основное свойство живой материи. Оно «ответственно за функциональные адаптации и за направленность эволюции, по Вуду Джонсу, или за номогенез Берга, и ламарковское наследование в его истинном смысле».[8] Подход Грэхема к постановке таких сложных проблем, как, например, способы реализации наследственных программ в онтогенезе или ранние этапы эволюции генетических систем, очень напоминает методологические приемы Берга: в основу своих построений он кладет не факты или обобщения, опирающиеся на факты, а недоказуемые постулаты. Так, игнорируя твердо установленные положения о локализации наследственного аппарата, он отстаивает отброшенный наукой принцип «наследования всем организмом» и на этой шаткой основе строит номогенетические трактовки причин эволюции.

В качестве примера проведения идей номогенеза на термодинамической и кибернетической основе можно привести работы К. С. Тринчера и Н. А. Бернштейна. Например, Тринчер пишет: «Мы, конечно, не считаем, что в живой природе существует сознательное стремление к совершенству, однако мы выражаем мысль о том, что в живой системе существует физическая тенденция усложнять свои функции и структуры».[9] Во вступительной статье к цитированной выше книге Бернштейн проводит мысль, что «факторы чистой случайности прочно закреплены в эволюции факторами *активного программирования* и борьбы за выдерживание этой программы».[10] Последователи Дарвина, полагает он, допустили ошибку, когда исключили из внимания вопрос «для чего» осуществляется эволюция и, занявшись вопросом «как» она осуществляется, пытались решить последний через механизм «выживания наиболее приспособленных» как единственной причины эволюции. Но этот механизм, по Бернштейну, «не был ни единственным, ни даже важнейшим». Выживание лучше приспособленных не является «задачей или активно преследуемой целью», а потому и не может быть фактором эволюции. Вместо этого ведущим фактором им признается жесткая программированность эволюционного процесса, которая не изначальна, как считали ранее, а осуществляется в ходе филогенетического развития.

Мысль о программировании в ходе эволюции бесспорно существенно отличается от идеи о наличии готовых программ на старте развития. Если существование программ филогенеза у истоков жизни ничем не доказывается (кроме аналогии с онтогенезом), то совокупность ограничений возможностей эволюции в процессе филогенеза действительно все время увеличивается, особенно нарастая в процессах узкой специализации. По своему внешнему проявлению эволюция специализированных филумов, а также отчетливо канализованные преобразования отдельных органов очень напоминают процесс, идущий на основе развертывания программ. В самом деле, в этих случаях практически сохраняется возможность развития лишь в одном направлении. Однако сходство с заранее программированным развитием здесь лишь внешнее, так как в действительности оно осуществляется давлением селективных сил.

За последнее время молекулярная генетика достигла огромных успехов, но дает ли это право считать, как делает, например, С. Оно, что на

[7] F. Wood Jones. Trends of Life. London. 1953, p. 155.
[8] H. Cannon Graham. An essay on evolution and modern genetics. Journ. Linn. Soc. Zool., 43, 1956, p. 16.
[9] К. С. Тринчер. Биология и информация. Элементы биологической термодинамики. М., 1965, стр. 43.
[10] Там же, стр. 12 (курс. автора).

их основе можно принципиально решать вопросы о механизмах и закономерностях эволюции? По его словам, «строго говоря, ничто в эволюции не появляется de novo»,[11] а если уж говорить об эволюционных новшествах, то механизмы их возникновения следует целиком относить к преобразованиям на генетическом уровне. Естественный отбор, по его мнению, всего лишь консервативный фактор, охраняющий и стабилизирующий наследственные изменения, а генные дупликации «выступают как основная движущая сила эволюционного процесса».[12] Сведение эволюции на чисто генетическую основу в известной мере напоминает представления Берга о ее субстрате, заключенном будто бы в стереохимических свойствах белков протоплазмы. В решении проблемы прогресса Оно, как и Берг, придерживается макросальтационистских взглядов. Причем крупные эволюционные скачки, по его мнению, осуществлялись примитивными предками, и этот парадокс снимается, если вместо слова «примитивный» употребить слова «незавершенный и неспециализированный», а вместо «совершенный» — слова «завершенный и специализированный». Из сравнения амфибий и рептилий у Оно получается, что вторые в целом были более специализированными, т. е. менее ароморфными. Не говоря уже о том, что Оно сводит понимание прогресса к специализации, в приведенной выше чисто словесной операции проглядывает трактовка эволюции как закономерного движения к специализации, т. е. к завершенности. И разве возникновение мощных ароморфных стволов птиц и млекопитающих и таких высокотолерантных современных групп, как ящерицы и змеи, не свидетельствует о высоких эволюционных потенциях рептилий?

Нельзя не упомянуть о предложениях синтезировать дарвинизм с номогенезом. Так, С. В. Мейен полагает, что прошло время резкого противопоставления номогенеза селекционизму, как это делали некоторые авторы (например, Любищев). Следует искать компромисс между этими учениями, в одинаковой степени нуждающимися во взаимодополнениях: теория номогенеза показала нам все значение статики в эволюции (структурный аспект), селекционизм же вскрыл ее динамику (исторический аспект). В то же время он пишет: «Как мне представляется, это противопоставление номогенеза и селектогенеза (т. е. синтетической теории эволюции) связано, по крайней мере частично, с путаницей понятий, так как в обеих доктринах динамические и структурные законы и феномены недостаточно разделены».[13] В качестве примера существования особых законов структуры и законов развития и функционирования (адаптации) Мейен рассматривает правильности сегментации листа и жилкования. Эти законы не могут быть сведены друг к другу. Он не отрицает, что адаптации вырабатываются в конкретной исторической среде, но утверждает, что глубокое понимание биологических явлений невозможно без некоторых высших универсальных принципов Морфологии (с большой буквы). «Но все эти исторические, функциональные и адаптивные потребности, — пишет Мейен, — не могут быть объединены в форму вне специфических структурных законов живых существ. Чтобы открыть эти законы, мы должны изучить физическую структуру органических форм, их математическое описание, свойства биологического пространства (т. е. симметрию живых тел) и законы структурных преобразований, каждое из которых на основе универсальных принципов отвечает за полиморфизм и изоморфизм в мире как целом».[14]

[11] С. Оно. Генетические механизмы прогрессивной эволюции. М., 1973, стр. 118.— Критика эволюционных взглядов Оно дана в работе В. С. Кирпичникова «Биохимический полиморфизм и проблема так называемой недарвиновской эволюции». Усп. совр. биол., 1972, 74, 2 (5).
[12] С. Оно. Генетические механизмы прогрессивной эволюции, стр. 100.
[13] S. V. Meyen. Plant morphology in its nomogenetical aspects. The Botanical Review, vol. 39, 3, 1973, p. 254.
[14] Там же, с. 254.

Нельзя согласиться с утверждением Мейена о том, что рациональными моментами номогенеза являются разработка законов статики живого, структурных основ жизни. На самом деле Берг ставил и решал задачи объяснения причинных зависимостей в истории органической природы, а функциональные (структурные) отношения в номогенезе он просто не обсуждал. Если Мейен под общими законами морфологии имеет в виду начала, которые господствуют над процессом адаптивной эволюции, с этим трудно согласиться. Но если речь идет о внутренних структурных ограничениях процессов выработки адаптаций, это вопрос важный, заслуживающий дальнейшей разработки.

В заключение надо сказать, что, по-видимому, термин «номогенез» уже прочно занят и служит для опознавания определенного типа эволюционных концепций. Употреблять же этот термин для обозначения общих законов морфологии, как это предлагает делать Мейен, видимо, не следует из-за возникающей путаницы понятий.

Возврат к старым и ранее отвергнутым гипотезам закономерен, если к этому вынуждают новые данные. Однако в работах сторонников неономогенеза каких-либо новых фактов, опровергающих теорию отбора и говорящих в пользу номогенеза, не приводится.

К вопросу о значении внутренних факторов эволюции

С нашей точки зрения, главным из положительных моментов концепции Берга является концентрация внимания на вопросе о значении внутренних факторов эволюции.

Во вступительной статье мы не собираемся излагать состояние проблемы значения внутренних факторов эволюции. Эта проблема давно стоит перед биологами и может быть подразделена на более частные вопросы, каждый из которых сам по себе представляется широким. К их числу в первую очередь относятся вопросы о направленности, ограничениях и потенциях развития отдельных филогенетических групп в эволюции как целостном процессе.

Вопросы направленности и ограничений эволюции должны изучаться на основе нескольких предпосылок. Одной из них должны служить исследования влияний предшествующих состояний эволюирующей группы на ее последующее развитие. Не менее важен вопрос о потенциальном многообразии путей эволюции и реализации их в нескольких или даже в одном направлении филогенеза. Требуют разработки также вопросы о запретах, ограничивающих эту реализацию, заключенных во внутренней организации генома индивида и популяции и во внешней среде — биогеоценозе.

Проблема значения внутренних факторов эволюции не может быть сведена к ее направленности. Дело в том, что сама направленность эволюции есть результат взаимодействия многих факторов, в числе которых определенную роль играют и внешние факторы.

Прежде всего требует объяснения само понятие направленности. В последнее время палеонтология достигла больших успехов в деле выяснения родословных многих групп, эволюция которых, например семейства лошадиных, ранее считалась парадным примером строгого ортогенеза. При более детальном изучении было показано, что эволюция лошадиных не определяется какой-то одной внутренней тенденцией, а характеризуется многократным ветвлением древа (дивергенцией), параллельной эволюцией многих линий, неравномерностью темпов их развития и тупиками (вымиранием) большинства линий. И на этом примере хорошо видно, что целенаправленной эволюции не существует, а феномен направленной эволюции целиком объясняется действием дарвиновских факторов. Сами по себе мутационная и рекомбинационная изменчивости, поскольку

они случайны по отношению к своей адаптивной ценности, не могут служить факторами, непосредственно определяющими направление эволюции. Они поставляют лишь сырой материал, который перерабатывается отбором соответственно требованиям среды, и тем самым процесс эволюции вводится в русло, т. е. становится направленным.

Направленность эволюции, таким образом, есть результат противоречивых взаимодействий живого с живым и с абиотической средой. Для понимания направленности необходимо учитывать эволюционное прошлое каждой филогенетической группы. Решение же данной задачи тесно смыкается с выяснением вопроса о природе и механизмах ограничений (запретов) эволюции, во многом определяющих направление развития той или иной группы.[1]

В синтезе биополимеров, как известно, аминокислоты связываются строго последовательно, согласно генетической программе, заложенной в нуклеиновых кислотах. Нарушение последовательности нуклеотидов приводит к мутациям, при этом большая часть из них оказываются «запрещенными»,[2] т. е. такими, которые не могут участвовать в эволюции в силу их летального эффекта. Именно вследствие того, что запрещенные мутации устраняются отбором, последовательность оснований в цистронах, синтезирующих, например, т-РНК, остается мало измененной на протяжении сотен миллионов лет. Немаловажными являются и ограничения, обусловленные функционированием генов-модификаторов мутабильности — специфических и неспецифических генов-супрессоров, подавляющих в первом случае один неаллельный ген, во втором — несколько таких генов. Накапливаются данные о репарации (восстановлении) генетических повреждений самой клеткой, что также, по-видимому, ведет к снижению частоты мутаций.

Весьма существенны генетические запреты, связанные с зарегулированностью генных корреляций (плейотропия, полигения) и системой генов-регуляторов. Выяснены некоторые механизмы ограничения рекомбинационной изменчивости (изменение количества гетерохроматина в хромосомах, ограничение кроссинговера полом индивида, возникновение гетерозигот по инверсиям).[3] По-видимому, генетическими запретами можно объяснить и проявление определенных тенденций в эволюции, например того, что у всех представителей семейства грызунов отсутствует предрасположенность к образованию рогов.

Важное значение имеют запреты, обусловленные целостностью процессов онтогенеза, морфо-генетическими и эргонтическими корреляциями и т. п. Учение о стабилизирующем отборе дает представление о том, каким образом автономизация онтогенеза ограничивает возможность эволюции.

Особенности внутренней организации надындивидуальных систем (популяций), а также их связи в биогеоценозе накладывают существенные ограничения на эволюционные потенции. Внутренняя структура популяции зарегулирована (хотя и менее жестко, чем индивида) исторически сложившимися системами скрещиваний, различными типами изоляции (от генетической до этологической), консерватизмом морфофизиологических и поведенческих адаптаций ее особей, специализацией питания.

Таким образом, реализованное направление эволюции есть равнодействующая между потенциально широкими, но все же ограниченными возможностями онтогенетической и генотипической изменчивости, огра-

---

[1] См.: К. М. Завадский, Т. Я. Сутт. К вопросу о природе ограничений эволюционного процесса. В сб.: История и теория эволюционного учения. Л., 1973, вып. I.

[2] С. Оно. Генетические механизмы прогрессивной эволюции. М., 1973.

[3] Л. Меттлер, Т. Грегг. Генетика популяций и эволюция. М., 1972.

ничениями, накладываемыми консервативной организацией корреляционных систем фенотипа, и направленным действием таких факторов, как борьба за существование и естественный отбор, которое в каждый данный момент диктуется положением популяции в биогеоценозе. Эволюционные преобразования подчиняются принципу, согласно которому каждый новый этап эволюции детерминирован как влияниями предшествующего состояния организации группы, так и текущими воздействиями экологических факторов. Поэтому-то и происходят не только нарушения строгой направленности развития филума и «ветвление» родословного древа, но даже и смены одного направления эволюции на ряд коренным образом измененных направлений.

Итак, основу дарвинизма составляет положение, что направление эволюции определяется не прямым влиянием внешних условий, а сложными противоречиями, разрешающимися в процессе естественного отбора, т. е. взаимодействиями между особями внутри популяции, между популяциями, а также с абиотическими условиями. Многие, если не большинство дарвинистов классического периода по этому важнейшему вопросу занимали не строгую позицию, упрощали его решение, односторонне подчеркивая ведущую роль внешних условий в эволюции. Значение же таких внутренних факторов эволюции, как генетически закрепленная морфо-физиологическая организация особи, включая особенности ее поведения, а также консервативная система основных внутривидовых отношений, недооценивалось или даже игнорировалось. Поэтому для дальнейшего развития эволюционной теории важно было обратить внимание и в заостренной форме напомнить о необходимости учета значения внутренних факторов эволюции.

Берг был одним из биологов, который подчеркнул роль именно этих факторов в качестве ведущих в эволюции. Правда, ему не удалось рассмотреть эволюционный процесс как результат противоречивого взаимодействия внутренних и внешних факторов. Напомним, что в законе автономического ортогенеза роль внутренних факторов не только преувеличена, но и мистифицирована, хорономические же причины рассматривались, во-первых, в отрыве от автономических, во-вторых, только в качестве второстепенных.

Из всего многообразия эволюционных учений, включая и номогенез, лишь теория естественного отбора всецело сохранила свое научное значение, продолжает разрабатываться далее и в настоящее время большинством ученых признана основой исследования причинных механизмов эволюции. Но развитие теории естественного отбора на всем протяжении истории дарвинизма сопровождалось дискуссиями и выступлениями оппонентов, резко обострявших постановку еще не решенных вопросов. Среди таких биологов — оппонентов дарвинизму — видное место занимал Берг. Предпринятое им выступление против дарвинизма привлекало внимание к не до конца выясненным вопросам и в ряде случаев дало прямой толчок для их более глубокого научного исследования. Кроме того, многие собранные Бергом факты, в особенности относящиеся к области макроэволюции, имеющие научную ценность сами по себе, еще ждут своих исследователей, и несомненно, что более глубокое их изучение приведет к новым интересным теоретическим открытиям.

ТЕОРИИ ЭВОЛЮЦИИ

Нельзя развязать узел,
не зная, как он завязан.
Аристотель.

Rerum natura sacra sua
non simul tradit.
Seneca, Quest. nat., VI.

(Природа не сразу раскрывает свои тайны).

Задача настоящей книжки — проследить историю селекционизма, или учения об эволюции путем борьбы за существование.

В первой главе, служащей введением, выясняется наше понимание терминов «эволюция», «жизнь» и «организм». Во второй главе излагается история селекционизма у древних и отмечается влияние идей Эмпедокла и Эпикура на позднейших авторов. В третьей главе указывается, в какие формы вылилось селекционное учение в последние десятилетия прошлого века и в первые — нынешнего. Наконец, в последней главе даются краткая критика селекционизма и краткий обзор теории эволюции на основе закономерностей, или номогенеза.

Петроград, 4 апреля 1922 г.

Глава I

ЖИЗНЬ И ЭВОЛЮЦИЯ

Жизненные явления имеют свои строго определенные физико-химические условия; но в то же время они подчиняются друг другу и следуют друг за другом в известной связи и по известному закону, наперед определенному; они повторяются вечно в порядке, с правильностью, постоянством и в гармонии между собой, направляясь к одному результату, который есть организация и возникновение индивидуума, животного или растительного (Бернар, 1878 : 40).

Каждой теории эволюции — в начале ли ее рассуждения, или в конце — приходится столкнуться с вопросом, что такое *жизнь*. Иногда вопрос этот как бы обходится молчанием, но то или иное отношение к нему у автора соответствующей теории всегда есть.

Прежде чем изложить наше мнение, нужно условиться относительно термина *эволюция*.

Всякое превращение одних форм в другие — как в мире живого, так и неживого — будем называть *трансмутацией*. Трансмутация организмов есть трансформизм. Если в процессе трансформизма не образуется ничего нового, а дело идет только об иной перегруппировке или перетасовке уже существующего (как, напр., в процессах скрещивания или гибридизации), то мы имеем перед собой явление *комбинаций*.

Если в процессе трансформизма образуется новое, то возможны два случая: 1) новообразование не ведет за собою повышения организации; тогда это — *эволюция*, или же 2) новое оказывается более высокоорганизованным, более усовершенствованным, чем старое; этот тип трансформизма мы назовем *прогрессом*.

Эволюция есть историческое творчество, т. е. создание нового в процессе истории. Это новое не обязательно должно быть лучше, выше старого, но оно должно включать в себя элемент творчества, т. е. новизны, а не являться лишь одной перекомбинацией старого. С нашей точки зрения, заглавие известного труда Бергсона «Творческая эволюция» (1909) заключает в себе плеоназм: всякой эволюции свойственно творчество.

Эволюция плюс улучшение организации есть *прогресс*. Не каждая эволюция, стало быть, прогрессивна. Мы знаем множество примеров, так сказать, нейтрального творчества природы: растения, животные и человек в каждом географическом ландшафте образуют, под воздействием внешней среды, свои особые, новые географические формы; все эти формы одинаково хорошо приспособлены к обстановке, среди них нет ни высших, ни низших, все они стоят приблизительно на одном уровне.

Иногда говорят и об эволюции неорганических тел. Так, в «Британской Энциклопедии» дается следующее определение интересующего нас термина: «Эволюция — это естественная история космоса, включая и организмы, выраженная на языке физики и трактуемая как механический процесс». Однако трансмутация живого настолько отлична от трансмутации неживого, что эти процессы не следовало бы обозначать одним именем. В самом деле, что такое для физики эволюция? Это «история материальной системы, подвергающейся необратимым превращениям». Поясним более детально это определение.

В силу второго принципа термодинамики теплота не может сама собою перейти от холодного тела к теплому. Сама собой она переходит только от теплого тела к холодному. А, как известно, все виды энергии имеют тенденцию перейти в тепловую, тепло же стремится распространиться равномерно, переходя от более теплого тела к менее теплому. Другими словами, в неорганической природе все процессы совершаются в *определенном*, необратимом направлении, именно в направлении физической «смерти»: когда вся энергия распространяется равномерно, когда осуществится состояние всеобщего равновесия, тогда не сможет произойти ничего нового: для того, чтобы что-либо осуществилось, необходимы, по выражению Оствальда, «неуравновешенные различия в интенсивности». В пространстве, где нет различий в температуре, невозможно превратить тепло в работу; чтобы осуществить этот переход, необходимы различия в температурах. Лучшим примером является паровая машина с ее очагом и холодильником. Между тем фатальный закон природы состоит в том, что все процессы идут в направлении сглаживания всех различий: наиболее вероятным состоянием оказывается такое, где нет различия в видах энергии, где все превращено в тепло и где тепло распространено равномерно.

Сделаем оговорку. Мы вовсе не склонны считать второй принцип термодинамики универсальным мировым законом. Быть может, в приложении ко всему космосу он окажется неверным подобно тому, как он неверен и в отношении пространства с небольшим количеством молекул. Но *практически*, для общего хода физических процессов в неорганической природе на земле, постулат Клаузиуса навсегда останется правильным, как практически всегда будет правильна геометрия Эвклида и механика Ньютона, несмотря на гениальные нововведения Лобачевского и Эйнштейна.

Итак, неживая материя неуклонно стремится к вышеописанному «мертвому» состоянию, проходя через стадии все меньшей и меньшей способности производить работу и осуществляя принцип наименьшей траты сил, установленный Мопертюи и Эйлером.

Но как же обстоит дело в мире органическом? Поскольку данный индивидуальный организм представляет собою агрегат неорганической материи, постольку в нем неуклонно осуществляются процессы, приближающие эту «систему» к состоянию равновесия и заканчивающиеся смертью, т. е. торжеством второго принципа термодинамики.

Но это еще не все. Живое обладает в придачу еще и другими свойствами, каких нет у неживой материи. Жизнь двояким образом *стремится* опровергнуть постулат Клаузиуса, во-первых: в процессе индивидуальной эволюции, или онтогенеза, во-вторых — в процессе перехода одних форм в другие, или филогенеза. Тогда как мертвое охотно идет навстречу рассеянию энергии, превращая всякую энергию в тепловую и тем обесценивая ее, живое *борется* с этим космическим процессом: оно действенно, активно, оно идет как бы наперекор постулату Клаузиуса, *стремясь не растратить, а накопить энергию.* Организм задерживает около одной трети энергии тех реакций, которые в нем происходят, представляя собою лучший пример аккумулятора или накопителя химической и лучистой энергии. Организм замедляет превращение энергии в теплоту, препятствует теплоте рассеиваться в мировом пространстве и тем отдаляет то состояние всеобщего равновесия, к которому неуклонно стремится мертвая материя.

Поэтому жизнь есть борьба не только со смертью организма, но и со «смертью» всего мира. Неорганическая материя вышла из хаоса и стремится превратиться снова в то же неупорядоченное, хаотическое состояние, где не было никаких различий в составных частях, где не было ни теплого, ни холодного. Напротив, живое стремится упорядочить хаос, превратить его в космос. В этом коренное различие мертвого от живого. Необходимо вдуматься в это различие, обнявши описанный процесс во всей его совокупности, дабы не дать себя увлечь ложными аналогиями.

Для неорганического мира справедливо положение Больцмана: «Система тел всегда переходит от менее вероятного состояния к более вероятному». Более вероятным же состоянием оказывается наиболее устойчивое, а наиболее устойчивым то, в котором тело как в целом, так и в отдельных составных частях своих (молекулах) производит наименьшую работу. Это и есть известный в механике принцип *наименьшей работы* — единственный, которому Пуанкаре склонен придавать абсолютное, космическое значение: каждое неорганическое тело стремится занять такое положение, при котором ему пришлось бы затрачивать минимум работы, и в каждой системе неуклонно протекают процессы, приближающие систему к такому состоянию. В этом принципе космической лени мы имеем другую формулировку закона, по которому энтропия мира стремится к максимуму.

Каждое отдельное живое существо, поскольку оно представляет совокупность материальных частиц, понятно, подчинено тем же законам: оно идет по линии наименьшего сопротивления. Но этот путь вовсе не характерен для процесса эволюции отдельной особи (т. е. для онтогении) и вида или вообще для *направления эволюции жизни.* В противоположность неорганическому миру в органическом развитие идет в сторону создания таких организмов, которые были бы в состоянии производить не минимум работы, а максимум. Жизнь идет как раз в сторону *наименее вероятного.* И, тем не менее, все, что совершается в организмах, происходит исключительно на основе законов физики и химии. Никогда до сих пор не удавалось, да и, надо думать, не удастся, подметить в живом существе какого-либо противоречия с законами, управляющими течением процессов в неорганическом мире. Подобным образом и всякая машина, телеологичная до мельчайших подробностей, создана исключительно по правилам механики, физики и химии.

Как же примирить с этим «невероятность», о которой мы говорили выше? Дело в том, что второй принцип термодинамики и, вместе с тем, закон рассеяния энергии есть законы статистического характера, справедливые лишь для массовых явлений; в частностях же они могут тер-

петь исключения. Скомбинировав известным образом молекулы и приложив к ним известные физические силы, можно получить такие комбинации материальных частиц, которые совершенно невероятны, и даже немыслимы, в неорганическом мире.

Повторяем еще раз, предыдущим рассуждением мы отнюдь не имеем в виду сказать, что в организме совершается что-либо противное законам физики и химии. Нет! Если организм и стремится идти наперекор постулату Клаузиуса, то в конечном результате это ему не удастся,— ибо он умирает. В том-то и необычайная, непостижимая загадочность живого, что в нем все происходит в точности по тем же законам, что и в неорганической природе. Или, говоря словами Лейбница, «в теле (человека) все детали явлений происходят так, как если бы справедливо было скверное учение тех, кто, вместе с Эпикуром и Гоббсом, считает душу за нечто материальное; иначе говоря, — как если бы человек был только телом или автоматом, который бесконечно превосходит искусственные автоматы... Он — машина вплоть до своих мельчайших частей». Животный организм есть автомат, — можем мы повторить вместе с Декартом.

Но что такое машина?

Вся материя в природе представлена в трех формах: в виде агрегатов, систем и машин.

Агрегат есть беспорядочное скопление материи, где расположение одних элементов в отношении других подчинено закону случайностей. Так, гранит есть агрегат кварца, полевого шпата, слюды. Снег есть агрегат снежинок. Бегущая от неприятеля толпа солдат есть агрегат людей.

Система есть агрегат, приведенный в *порядок*. В каждой системе можно наблюдать известное закономерное отношение одних элементов к другим. Лучшим примером системы является кристалл, в котором атомы располагаются не как попало, а закономерно друг по отношению к другу и по отношению к ребрам кристалла (Брегг). Другой пример — солнечная система.

Наконец, *машина* есть такая система тел, в которой отдельные элементы образуют единое целое, т. е. являются органами, служащими для выполнения известной цели. Одним из видов машин является *организм*.

В неорганической природе нет машин: машина всегда есть произведение организма, и именно самой высшей ступени организмов, т. е. человека. Подобно тому как организм никогда не возникает из мертвой материи, а только от организма, точно так же и машина никогда не может возникнуть в природе помимо участия организма. Машина есть родовое понятие, организм — видовое. Организм есть машина плюс еще нечто такое, чего нет у машины и что называется жизнью. Но сама машина всегда есть продукт живого.

Что машин в неорганической природе нет и не может быть, это ясно из определения понятия машины, какое дает механика. Общепризнанный авторитет в этом вопросе, берлинский профессор механики Рёло (Reuleaux, 1876) определяет машину таким образом: машина есть искусственное сооружение из способных к сопротивлению тел, служащее для того, чтобы заставить силы природы работать для нас вполне определенным образом, совершая движения, заранее точно определенные и обусловленные исключительно устройством самой машины, но совершенно не зависящие от передаваемых машиной сил. Машина есть один из видов механизма, именно такой механизм, который приспособлен для передачи работы (есть механизмы, которые никакой полезной работы не производят, напр., часы, манометры, счетчики и пр.). Из предыдущего ясно, что ни машин, ни механизмов в природе нет, помимо 1) организмов и 2) устройств, созданных организмами.

Отсюда ясно, что сравнение организма с механизмом или машиной нам ничего нового не дает. Это все равно, что сравнивать дуб с деревом или лягушку с позвоночным.

Теперь перейдем к другой стороне живого. Процессы, совершающиеся в мертвой природе, необратимы; они идут в одном определенном направлении: в сторону рассеяния, т. е. обесценения энергии или, как говорят, увеличения энтропии. Между тем организмы, как мы видели, есть приспособления для собирания энергии; мало того, процессы, совершающиеся в организме, потенциально обратимы и повторяемы, ибо прежде чем умереть и подчиниться постулату Клаузиуса, каждый организм стремится «обойти» природу другим способом: он, как правило, *размножается, давая начало новым организмам*, которые снова принимаются за ту же борьбу с рассеянием энергии, т. е. за борьбу с мертвой природой.

Мало того, в процессе эволюции живого природа производит все лучшие и лучшие конденсаторы энергии: растения могут перевести в энергию всего 0.3% поглощаемого тепла, т. е. столько же, сколько первые, несовершенные паровые машины, а млекопитающие превращают в энергию свыше 30% (лошадь — около 35%) тепла, какое они получают в виде пищи, т. е. столько же, сколько двигатели внутреннего сгорания Дизеля, у которых коэффициент полезного действия 33—35%, тогда как у наиболее совершенных паровых машин этот процент не превосходит 18%.[1]

Итак, различие организма от агрегата и системы заключается в том, что организм *борется* с рассеянием энергии, а агрегат и система *пассивно* идут навстречу этому процессу.

Но как в первом, так и во вторых используются одни и те же силы природы, и — только они одни.

Из предыдущего мы видим, что выражение «живая материя» неточно: нет живой материи, а есть живые организмы. Живая материя мыслима только как организм. Комочек белков не может быть живым, он *не в состоянии целесообразно реагировать на раздражения*; для того чтобы сделаться живым, он должен предварительно превратиться, как это ни парадоксально звучит на первый взгляд, — в машину, т. е. получить соответственную организацию. Поэтому наивны мечты тех химиков, которые думали, что, произведя в колбе синтез белка, они получат «живое вещество». Живого вещества вообще нет, есть живые организмы. Материя как таковая, есть агрегат или, в лучшем случае, система, и потому не в состоянии реагировать на воздействия внешнего мира таким образом, чтобы при этом процессе возможно полнее происходило превращение тепла в работу; напротив, в материи идут процессы обратного типа.

Возвращаясь к определению понятия эволюции, мы видим теперь, что об эволюции можно говорить только тогда, когда вопрос идет о машине. Трансмутацию же агрегатов и систем следует трактовать как явление комбинаций или пользоваться в отношении их неопределенным термином «развитие».

Эволюция организмов включает в себя, понятно, и эволюцию продуктов их материальной и духовной деятельности. Есть эволюция орудий, машин, построек, языка, сообществ, вообще — быта и культуры.

Если взять процесс эволюции *в целом*, то для него характерно постепенное усовершенствование организации, или *прогресс*. Если сравнить

[1] Благодаря усовершенствованиям Уатта коэффициент полезного действия паровых машин с 0.3% поднялся до 3%, в машинах 1860 года он равнялся уже 6%, 1890 г. — 15%, а 1911 г. — 16%; в локомобилях с перегретым паром коэффициент достигает 18%. Дальнейшее усовершенствование паровых машин в этом отношении невозможно; теоретически мыслимый предел полезного действия их не выше 21%. В двигателях внутреннего сгорания он повышается до 26—28%, а у дизелей до 33—35 и даже до 41%.

современный органический мир с миром хотя бы кембрийского периода, то мы видим громадную разницу в высоте организации: теперь на суше видную роль играют птицы, млекопитающие, цветковые растения. Ничего этого в кембрийское время не было.

Мы не имеем в настоящее время никакой возможности указать причину прогресса органических форм. Мы знаем только, что этот процесс идет на основе закономерностей (см. гл. IV). Естественный отбор, который раньше принимали за фактор, способствующий прогрессу, на самом деле есть, как мы выясним ниже, деятель консервативный: он отсекает уклонения как в сторону прогресса, так и в сторону регресса, охраняя *норму*.

Таким образом, пока нам остается удовлетвориться лишь констатированием факта, что создание все более и более совершенных форм есть имманентное свойство живой природы.

Те, кто, как мы, придерживается взгляда на живое как на организм, должны признать, что жизнь есть *внутреннее* начало, лежащее в самих организмах, а не привносимое путем соединения частей и воздействий внешнего мира. Обычный ход мыслей человека именно таков — жизнь лежит внутри организма. Но продуманное до конца агрегатное мировоззрение приводит к другому выводу. Вот как рассуждает — со своей точки зрения логично — известный физик Н. А. Умов (1916 : 346) в статье под заглавием «Эволюция мировоззрений в связи с учением Дарвина».

«К числу властвующих над нашей мыслью самообманов принадлежит и мнение, что источник жизни внутри нас, между тем как он *вне нас*. Организованная материя обладает только приспособлениями отбора: это не источник жизни, а необходимое условие для существования явления, называемого жизнью. Жизнь существует только мгновение... Для понуждения к жизни природа пользуется двумя средствами: непосредственным воздействием той среды, в которую погружено живое, и сигналами, тревожащими его отовсюду... Живое — это часы с очень короткой пружиной, требующие непрерывного завода; механизм, по существу устроенный в расчете на постороннюю помощь, заботу, понуждение. Предоставленный самому себе, он не только не может исполнять тех функций, для которых устроен, но тотчас же начинает разрушаться».

Мы имеем здесь перед собою яркий пример агрегатного мировоззрения, согласно которому организм есть конгломерат тел, слепо повинующийся внешним воздействиям. Но разрушить это построение не стоит труда. Отсылая к отделу о ламаркизме, где будет показано, что только живое может целесообразно реагировать на раздражения, здесь мы отметим, что в предыдущем рассуждении Умова заключается противоречие, уничтожающее весь ход его мыслей. В самом деле, он говорит о механизме, которому предстоит исполнение «*тех функций, для которых он устроен*». Но где же в природе имеются агрегаты, устроенные таким образом? И кто их устраивает? Это или сами организмы, или машины, построенные человеком. Если это организмы, то их способность реагировать целесообразно требует объяснения; если это машины, то они устраиваются только организмами, т. е. человеком. Таким образом, здесь получается заколдованный круг.

Далее, совершенно неправильна идея, будто организмы, предоставленные самим себе, тотчас начинают разрушаться. Напротив, организм есть нечто устойчивое; для жизни как раз характерно то, что она хранит и поддерживает самое себя среди всеобщего распада. Мертвая материя, говорит Бергсон (1909), есть реальность распадающаяся, основа жизни есть реальность творящаяся. Живое, скажем мы, это как бы часы с необычайно длинным, быть может, вечным заводом: будучи раз заведены, на заре истории жизни, эти часы продолжают сохранять запас энергии, передавая его от поколения к поколению.

Итак, живое можно определить как *машину, самостоятельно поддерживающую существование своего вида*. Этим подчеркивается, что 1) живое есть организм, т. е. совокупность, в которой части есть *органы* целого, что 2) живое может целесообразно реагировать на раздражение (ибо оно *самостоятельно* поддерживает свое существование), что 3) живое путем *размножения* поддерживает непрерывность жизни, что 4) жизнь есть *внутренний* процесс (следствие 2 и 3 пунктов).

Из вышеприведенного определения видно, чем организм сходствует с машиной и чем он отличается от машины, системы и агрегата.

Глава II

ИЗ ИСТОРИИ СЕЛЕКЦИОНИЗМА

Следует думать, что не раз, не два, а бесчисленное множество раз у нас возникали одни и те же мнения.

Аристотель, De coelo, 270b, 19.

Wer kann was Dummes, wer was Kluges denken,
das nicht die Vorwelt schon gedacht.

Goethe, Faust.[1]

Эволюционные теории можно разбить на две группы. Одни рассматривают тела живой природы как агрегаты. Сюда относятся «механические», как их неправильно называют, теории Эмпедокла, Эпикура и Дарвина, а также их видоизменения. Другие, напротив, признают растения и животных за организмы, или за машины, по нашей терминологии. Ко второй категории относятся Аристотель, Бэр и многие другие.

Попытаемся проследить исторически ход мыслей у сторонников того и другого взгляда. При этом мы будем рассматривать не историю эволюционной идеи, а историю селекционизма, т. е. развитие взглядов на происхождение организмов путем естественного отбора. Предварительно дадим краткую схему селекционизма, пользуясь формулировкой самого Дарвина (1909а : 4—5; *1951 : 102—103*).

Все организмы стремятся размножиться в таком количестве, что вся поверхность земли не могла бы вместить потомства одной пары. Неизбежным результатом этого является вечная борьба за существование. «Вся природа ведет войну; сильнейший, в конце концов, берет верх, слабейший терпит поражение». Все организмы хотя в слабой степени изменчивы, благодаря ли переменам в окружающих условиях или вследствие иных причин. «Далее, если в длинном ряде веков вообще могут возникать наследуемые изменения, чем-либо выгодные для данного существа при его чрезвычайно сложных и изменчивых жизненных отношениях — а было бы странно, если бы никогда не возникали полезные уклонения, ввиду обилия уклонений, которые использовал человек для своей пользы и удовольствия — если, следовательно, эти случайности имеют место (а я не вижу, как можно было бы сомневаться в вероятии их), то жестокая и часто возобновляющаяся борьба за существование определит: тем изменениям, которые благоприятны, хотя и незначительны, быть сохраненными или отобранными, а неблагоприятным быть уничтоженными. Это сохранение в борьбе за жизнь тех разновидностей, которые обладают каким-либо преимуществом в строении, физиологических свойствах или инстинкте, я назвал естественным отбором. Герберт

[1] Что б стало с важностью твоей бахвальской,
Когда б ты знал: нет мысли мало-мальской,
Которой бы не знали до тебя.

Гёте. Фауст.
Перевод Б. Л. Пастернака.
М., 1957, стр. 349.

Спенсер хорошо выразил ту же мысль словами «переживание наиболее приспособленного».

Таков принцип естественного отбора, опубликованный Дарвином впервые в 1858 году. Идея эта произвела такое впечатление на современников, что в свое время Гексли (Huxley) воскликнул: «Как глупо человечество, которое до сих пор не додумалось до этого». Вслед за ним и Август Вейсман (Weismann, 1909 : 18) повторяет, что принцип селекции был до Дарвина совершенно неизвестен.

На самом деле человечество не так глупо, как казалось Гексли; и о борьбе за существование и об естественном отборе как о факторе эволюции говорилось уже за две с лишним тысячи лет до Дарвина, — чем, впрочем, нисколько не умаляются заслуги великого естествоиспытателя.

1. Гераклит и принцип борьбы

Впервые выдвинул *борьбу* в качестве мирового начала Гераклит Эфесский (род. в 544—540 г.), автор известного изречения «все течет». «Должно знать, говорит он, что война всеобща, что правда есть раздор и что все возникает через борьбу и по необходимости». Как строй вселенной, так и строй человеческого общества берут начало в борьбе: «война отец всего, царь всего». Гераклит восстает против пожелания Гомера: «да исчезнет раздор из среды богов и людей»; Гомер не понимает, что он молит о разрушении мира, ибо если бы молитва его была услышана, все вещи уничтожились бы, всякие различия исчезли бы.[2]

Вопросов эволюции живых существ Гераклит не касается, но, как отмечает С. Трубецкой, краеугольным камнем его философии является всеобщность движения, постоянный круговорот вселенной; он мыслит сущее как движение, изменение, процесс.

Другой великий мыслитель, Кант, высказывает в одном произведении мысли, довольно близкие к гераклитовским. Я имею в виду сравнительно мало известное сочинение Канта («Idee zu einer allgemeinen Geschichte in weltbürgerlicher Absicht»), напечатанное в 1784 году в Готе.[3] Его, между прочим, высоко ставил Конт. Кенигсбергский философ ставит здесь вопрос, нельзя ли найти какой-нибудь смысл смене событий на сцене мировой истории, где проблески мудрости тонут среди моря глупости, тщеславия, зла и страсти к разрушению. Нельзя ли позади бессистемных поступков людей подметить какой-либо план природы (Naturabsicht)? Ведь привели же Кеплер и Ньютон в систему движения планет. Кант не берется разрешить эту задачу, но выставляет девять положений, которые могли бы способствовать разрешению ее.

В 4-м положении говорится следующее. Средство, которым пользуется природа, чтобы достичь развития всех природных зачатков у человека, есть *антагонизм* этих зачатков в общественной среде. «В конце концов антагонизм есть причина закономерного порядка общества». Это положение с первого взгляда кажется нам столь же «темным», как грекам афоризмы Гераклита. Но Кант поясняет: человек есть существо общественное, однако в нем имеются и противообщественные тенденции, которые грозят разрушением обществу; стремясь сделать все по-своему, он встречает противодействие со стороны других людей. Это противодействие заставляет его напрягать все свои силы, чтобы завоевать себе положение среди сограждан. Таким путем развиваются таланты, вкус, вообще культура. Если бы не противодействие (Widerstand), с каким каждый сталкивается при осуществлении своих противообщественных стремлений, то люди вели бы аркадский образ жизни, при котором господствовали бы, как среди овечек, мир, довольство и взаимная любовь, но здесь не было бы места развитию талантов. Люди не возвысились бы над состоянием домашнего скота. Хвала поэтому природе за человеческую неуживчивость, тщеславие, любостяжание, властолюбие! Без них природные прекрасные задатки человека дремали бы втуне. *«Человек желает согласия (Eintracht), но природа знает лучше, что хорошо для человеческого рода; она хочет раздора (Zwietracht)».* Природа не дает человеку досуга для приятного безделья, она заставляет страдать и работать для устранения страданий.

Вот какую интерпретацию идей Гераклита мы находим у Канта. И тот, и другой говорят: vis est vita,[4] но — раздор и борьба начало порядка.

Но творец «Критики чистого разума» идет далее. Наилучшим гражданским обществом является такое, в котором максимум свободы, т. е. возможность неограниченного антагонизма, сочетается с точным ограничением свободы при посредстве законов. В это состояние принуждения заставляют человека вступить его же дурные наклонности, его необузданное стремление к свободе. Так из зла проистекает благо. Подобно этому, говорит Кант, высказывая (5-е положение) своим тяжеловесным и запутанным стилем необычайно глубокую мысль, провозвестницу идеи борьбы за существование, «подобно этому и деревья в лесу, стремясь отнять одно у другого воздух и солнце, именно этим вынуждают друг друга искать и воздуха и света над собой и благодаря этому приобретают красивый и прямой рост; между тем как, произрастая на свободе поодиночке, они распространяют свои ветви как им угодно и растут коряво, вкривь и вкось. Вся культура и искусство, украшающее человечество, прекраснейший общественный порядок, есть плоды необщительности (Ungeselligkeit), которая бывает вынуждена дисциплинировать самое себя и этим вымученным путем развить до совершенства зачатки природы».

Любопытно отметить, что мысль о борьбе растений между собой пришла в голову одновременно и Эразму Дарвину (1731—1802), деду знаменитого ученого. Вот как говорит он об этом в своей поэме «Храм природы» (1803), великолепно переведенной Н. А. Холодковским (Э. Дарвин, 1911 : 55):

И меж растений царствует война.
Деревья, травы — вверх растут задорно,
За свет и воздух борются упорно,
А корни их, в земле неся свой труд,
За почву и за влажность спор ведут.
По вязу хитрым плющ ползет извивом,
Душа его в своем объятье льстивом.

Свои выводы о пользе антагонизма и борьбы Кант распространяет и на внешние отношения государств: войны, с точки зрения природы, есть не что иное, как опыты, имеющие целью создать новые комбинации государственных тел; из этих тел удерживаются только те, которые способны существовать сами по себе или рядом друг с другом, прочие же распадаются. Описанным путем получается государственный порядок, имеющий возможность поддерживать самого себя *автоматически* (7-е положение; курсив Канта). Было бы, однако, ошибочно думать, что Кант здесь проводит чисто механическую («эпикуровскую») точку зрения:

[2] См. подробное изложение учения Гераклита в превосходном Курсе истории древней философии С. Н. Трубецкого, ч. I, М. 1912: 110 (Собр. соч., т. V и VI). Также Th. Gomperz, 1903: 49. Тексты у А. Маковельского (1914).

[3] Оно перепечатано в IV т. сочинений Канта, изд. Hartenstein, а также целиком в книжке Fritz Schultze. Kant und Darwin. Ein Beitrag zur Geschichte der Entwicklungslehre. Jena, 1875: 87—106, представляющей полный сборник выборок из писаний Канта по вопросам, имеющим отношение к эволюции. По-русски переведено под заглавием «Идея всеобщей истории» в издании «Родоначальники позитивизма». Вып. I. СПб., 1910: 3—14.

[4] сила есть жизнь.

рассуждая телеологически, он видит в войне «все-таки глубоко скрытое, может быть, преднамеренное постановление высшей мудрости»: «она — еще одно побуждение к тому, чтобы до высшей степени развивать все таланты, которые служат культуре».[5]

Словом, Кант развивает здесь мысль, что борьба в конечном результате ведет к добру, что зло есть одна из форм проявления блага. То же выразил Поп в Essay on Man (1733) своими знаменитыми стихами:

All discord — harmony not understood:
All partial evil — universal good.

«Всякий раздор есть непонятая гармония. Всякое отдельное зло есть благо для вселенной».

Один из наших поэтов (Минский) ту же идею облек в такую форму:

Нет двух путей добра и зла,
Есть два пути добра.

Правильны ли или нет, с нашей точки зрения, взгляды Гераклита и Канта, этого вопроса мы пока не касаемся. Но, понятно, мнение о благотворности раздора, борьбы и войны не могло не натолкнуться на сильные возражения, на множество возражений. Отметим только одно, принадлежащее Н. Г. Чернышевскому (1888). В статье, озаглавленной «Происхождение теории благотворности борьбы за жизнь», он рассуждает так: борьба есть зло. Зло в применении к понятию организации означает понижение организации, деградацию. Поэтому сказать, что в результате борьбы может получиться благо, значит думать, что вредное полезно. Подобные же соображения о гибельности борьбы есть и у Н. К. Михайловского и П. А. Кропоткина.

2. Эмпедокл и принцип случайности

Впервые определенные представления о превращениях органического мира мы встречаем у сицилийского философа, поэта и врача Эмпедокла из Агригента (492—432).[6] В мире господствуют две силы, учит он, это — Вражда и Любовь. Первая расчленяет первоначальные единства, вторая соединяет разрозненные элементы. Существуют четыре стихии: огонь, воздух, вода и земля, путем соединения коих образуются все вещи и организмы. Некогда земля находилась в состоянии тины и согревалась внутренним огнем. Стремясь вверх, огонь подымал пузыри из тинистой массы, придавая ей всевозможные формы. Так произошли растения. Затем, таким же способом, возникли животные или, лучше сказать, отдельные органы: головы без шей, глаза без голов, руки без туловищ. Затем, под влиянием Любви, эти части стали соединяться, что с чем попало. Получались фантастические формы, полулюди, полузвери: Вражда, все время боровшаяся с Любовью, легко разрушала эти случайные чудовищные образования, неспособные к жизни. Но Любовь продолжала свою работу, и с течением времени получились формы, приспособленные к среде и способные к размножению. Теперь животные возникают уже не из тины, а путем полового размножения.

[5] Крит. способн. суждения, § 83. Ср. подобные же соображения в статье Канта «Muthmasslicher Anfang der Menschengeschichte», 1786.

[6] Можно упомянуть еще об Анаксимандре (род. в 610 г. до н. э.), который учил, что человек произошел из рыбы или из рыбообразного существа (Маковельский, 1914 : 39, 46). Обстоятельное изложение учений Эмпедокла см. у С. Трубецкого, l. c. : 142—152. Перевод текстов Эмпедокла на русский язык у Маковельского (1915 : 175—241).

Таков мифологический дарвинизм нашего философа, говорит С. Трубецкой, заканчивая изложение учения Эмпедокла.[7]

Приведем наиболее важное место из Эмпедокла в изложении Симплиция, автора VI века (Маковельский, 1915 : 200): «Во время господства Любви сперва возникли, как попало, части животных, как, напр. головы, руки и ноги, затем они сошлись — „рожденный быком с головой человека, и наоборот", — очевидно люди с бычачьей передней частью, то есть (смесь) быка и человека. *И все то, что соединилось друг с другом так, что было в состоянии сохраниться, стало животными и выжило* вследствие взаимного восполнения того, что недоставало другому (а именно), так как зубы разделяют и раздробляют пищу, желудок переваривает (ее), печень же обращает ее в кровь. И голова человека, соединившись с человеческим телом, сохраняет все (тело), соединение же ее с телом быка не образует соответствия и (все) совершенно погибает. И действительно, *все, что не сошлось по соответственному соотношению, погибло*».

У Платона (Leges, X, 889 B) космогония Эмпедокла и его последователей излагается так: «...огонь, вода, земля и воздух существуют по природе и по (воле) случая. Искусство в образовании их не участвует. Следующие за сим тела, как-то: земля, солнце, луна и звезды, с тем, что их окружает, произошли от этих, совершенно бездушных стихий. Случайно носилась каждая стихия своею силой; случайно все сложилось по некоему сродству, теплое с холодным, сухое с влажным и мягкое с грубым. И так как все произошло по необходимости, случайно из смешения противных, равным образом произошли и небеса и все, что на небе; и когда благодаря этому возникли времена года, то затем явились животные и растения: не по уму, не от какого-либо бога и не искусством, но, как мы сказали, природою и случаем».

В этом отрывке нам представляется на первый взгляд нелогичным, что необходимость и случайность не противополагаются одна другой, а как бы приравниваются. В дальнейшем будет дано объяснение этой кажущейся несообразности.

Ибервег в своей «Истории философии» справедливо замечает, что учение Эмпедокла можно было бы сравнить с теорией Дарвина, но тогда как Дарвин кладет в основу принцип расхождения (дивергенции), т. е. образование несходных форм из единого основного материала, у Эмпедокла видим обратное — соединение разнородных форм воедино. Ниже мы увидим, что новейшие видоизменения дарвинизма еще более приближаются к Эмпедоклу.

Как бы то ни было, у сицилийского философа намечена замечательная мысль, что целесообразные организации возникают из комбинации *случайностей*, что выжить могли только существа, приспособленные к питанию и размножению, что все нецелесообразное погибает. Совершенно ясно эти смутные идеи формулированы Аристотелем, но более подробно развиты Лукрецием.

Учение Эмпедокла основано, как видим, на принципе агрегата.

3. Эпикур и Лукреций

Тит Лукреций Кар, знаменитейший из римских поэтов, родившийся в 99 и умерший в 55 г. до н. э., написал бессмертную дидактическую поэму «О природе вещей». В ней он излагает преимущественно философию Эпикура (341—270). Поэма Лукреция пользовалась во все времена необычайным успехом, о чем свидетельствует громадное количество пе-

[7] Ф. Ланге в своей истории материализма (пер. Н. Страхова, 2-е изд. СПб., 1899 : 22) говорит, что Эмпедокл для древности сделал то же, что Дарвин для современности. Но это, конечно, преувеличение. Также Gomperz (1896 : 196) называет Эмпедокла предшественником Дарвина и Гёте.

чатных изданий ее, начиная с 1473 года. Вергилий, Гораций, Овидий, Мильтон и Гёте[8] черпали из Лукреция; под его влиянием находились даже такие умы, как Кант.[9] Пользуясь словами одной из од Горация (I, 12), можно сказать: micat inter omnes Lucretii sidus velut inter ignes luna minores.[10] На русский язык поэма переведена недавно И. Рачинским.[11] Вместе с Демократом и Эпикуром Лукреций считает, что все вещи состоят из первичных телец или атомов. Мировой порядок не есть дело творческого акта разумной силы, а получился в результате *случайных* движений и столкновений первичных телец. Вот относящееся сюда место, почти буквально повторяющееся в двух книгах поэмы (I, 1016—1029 и V, 419—431):

Истинно тельца первичные все при своих сочетаньях
Твердым порядком и ясным сознаньем не руководились,
И не условились раньше, какое кому дать движенье.
Нет, они многообразно, в количестве неисчислимом
И от времен бесконечных повсюду носились, частью
Движимы собственной тяжестью, частью гонимы толчками.
Всячески между собою сходились они, испытуя
Все то, что может возникнуть от тех иль других сочетаний.
Вот и случилось поэтому, что от времен бесконечных,
Пробуя все сочетанья и всякие роды движенья,
Тельца первичные так напоследок сошлись, что нежданно
Сделались многих великих вещей постоянной причиной:
Моря, земли, небосвода и всякого рода животных.[12]

(V, 419—431)

Нельзя более ясно выразить мысль, что устройство вселенной есть результат игры случайностей, давшей начало наиболее устойчивому состоянию. Первичные тельца создали теперешний порядок, «пробуя всякие роды движения и сочетаний (multa modis multis mutata)». Богам в создании мира эпикурейцы не приписывали никакого участия, и вообще телеологические объяснения были им совершенно чужды.

Конечно, подобные взгляды вызвали у многих, особенно у стоиков, сильные возражения. Так, в диалоге Цицерона «Об естестве богов» стоик Бальб говорит следующее: «Не удивительно ли, что находятся люди, убежденные, что известные плотные и неделимые тела, движимые собственным весом, создали, путем случайных столкновений (ex eorum corporum concursione fortuita), этот мир, полный красоты и великолепия. Кто считает это возможным, тот, по-моему, должен также допустить, что если бросить наудачу на землю множество знаков из золота или из чего-нибудь другого, представляющих двадцать одну букву алфавита,

[8] В 1789 году, в письме к Штейну, Гёте говорит: «Я, правда, более или менее держусь учения Лукреция... Однако меня всегда радует и утешает, когда я вижу, что природа-мать дает тонким душам возможность услыхать в колебаниях своих гармоний также и едва уловимые более нежные звуки и гармонии, даря многоразличными путями человеку чувство вечного и бесконечного».

[9] P. Menzer. Kants Lehre von der Entwicklung in Natur und Geschichte. Berlin, 1911 : 16, 83.

[10] Звезда Лукреция сверкает среди всех луне подобно средь светил ничтожных.

[11] Лукреций. О природе вещей. Перевод И. Рачинского. Москва, 1913, XXIII+259 стр. Для сравнения я пользовался оригиналом, изданным A. Brieger'ом (B. Teubner, Лейп., 1909). Хорошее изложение взглядов Лукреция можно найти в брошюре: О. Ф. Базинер. Эпикуреизм и его отношения к новейшим теориям естественных и философских наук. Одесса, 1889, 54 стр., изд. Одесс. унив. Превосходный комментарий (и текст вместе с переводом) дал H. A. J. Munro в книге: T. Lucretii Cari de rerum natura libri sex. 4-е изд. Cambridge, 3 т.; лат. текст и коммент. 1893, перевод 1900.

[12] На это место определенно намекает Кант в седьмом положении своей статьи «Idee etc.», о которой мы упоминали выше. По поводу мысли, выраженной в последних стихах, философ замечает: «Ein Glückszufall, der sich wohl schwerlich jemals zutragen wird!» (Счастливый случай, который едва ли когда-нибудь совершится!)

то из этого могут сложиться в удобочитаемом виде Анналы Энния. Не думаю, чтобы случай мог таким образом составить хотя бы один стих (De natura deorum, lib. II, cap. XXXVII). А между тем каким образом утверждают, что тельца, которые не имеют ни цвета, ни качества, ни чувства, создали мир, сталкиваясь по воле случая?» Далее, подробно описывая красоту звездного неба, Бальб говорит: «могло ли здравомыслящему человеку прийти в голову, что все это распределение звезд, эта великая красота небес созданы тельцами, сталкивающимися здесь и там по воле слепого случая» (II, cap. XLIV).

С этим любопытно сопоставить слова Сенеки:[13] «бесполезно в настоящее время доказывать, что мировая машина не может поддерживаться без некоего стража, что этот правильный бег светил не происходит от случайного толчка, что вещи, приведенные в движение случаем, часто приходят в беспорядок, быстро сталкиваются, что мировой порядок не есть результат случайно движущейся материи и что случайные соединения не могут поддерживать того равновесия, которое делает неподвижной тяжелую массу земли, в то время как небеса обращаются вокруг нее» (De providentis, I).[14]

Как и следовало ожидать от эпикурейца, Лукреций восстает против взгляда, будто в природе все создано для человека. Было бы «крайне безумно» думать,

Что для нужд человеческих создали боги
Всю эту дивную сущность миров.
(V, 157—158)

Далее (V, 195—199; II, 177—181) он выражается еще определеннее:

Хотя б неизвестны мне были первичные тельца,
Я бы посмел утверждать по строению самого неба
И заключать из большого количества прочих явлений,
Что не для нас была призвана к жизни божественной силой
Мира природа, в которой погрешностей столько найдется.

Вот как рисует Лукреций происхождение целесообразных признаков, или приспособлений (V, 823 сл.):

Не полагай, будто созданы светочи глаз с той лишь целью,
Чтоб мы имели возможность смотреть; будто икры и бедра
Утверждены на ногах и при этом способны сгибаться,
Чтобы большими шагами могли мы шагать по дороге.
В теле у нас ничего не родилось для нашей потребы,
Нет. То, что создано раньше, потом примененье находит.
Зрение не появлялось, покуда глаза не возникли;
Так же, как не было речи, покуда язык не был создан.
Нет, языка сотворенье предшествует очень задолго
Речи, и созданы были значительно ранее уши,
Нежели слышались звуки. И все, наконец, наши члены
Раньше, сдается мне, существовали, чем их нашли примененье.
Значит, не могут они вырастать лишь в виду нашей пользы.

Такие же соображения высказывает эпикуреец Веллей в уже упомянутом произведении Цицерона De natura deorum. «Вы утверждаете,— говорит он, обращаясь к стоику Бальбу (I, cap. IX),— что вселенная создана для людей. Но для каких людей? Для мудрых? В таком случае этот громадный труд был предпринят из-за очень немногих. Или, может быть, ради глупых? Но богу не было особой причины оказывать им услуги».

[13] Oeuvres complètes de Sénèque le philosophe, avec la traduction française, sous la direction de M. Nisard, Paris, 1842 : 125.

[14] Рассуждения Сенеки о мировой гармонии не напоминают ли нам соответственные места из «Теодицеи», где Лейбниц весьма красноречиво старается доказать, что мир, в котором мы живем, есть наилучший из возможных?

Напротив, для стоика Бальба все в мире приуготовано на потребу человека (II, cap. LXII). Все органы человека созданы специально для удовлетворения его нужд (cap. LIV): глаза, например, снабжены оболочками тонкими и плотными, но спереди прозрачными, чтобы сквозь них можно было видеть; они подвижны, чтобы направлять взор, куда нужно, и вместе с тем избегать опасностей; они снабжены веками, которые их закрывают; брови защищают глаза от пота и т. д. (cap. LVII).[15]

Далее, Цицерон влагает в уста Бальба такой парадокс: «А к чему, кроме еды, служит свинья? Ей, как говорит Хрисипп, и душа-то дана вместо соли, чтобы не протухла» (II, cap. LXIV). Хотя автор «Естества богов» в конце диалога как бы становится на сторону Бальба, но не следует думать, чтобы он разделял крайности телеологии выведенного им стоика. В фразе с цитатой из Хрисиппа заключена тонкая, цицероновская ирония. Что это так, видно из дальнейшего хода диалога. Бальб высказывает предположение, что некоторые птицы, alites, дававшие предзнаменование полетом, и oscines, предсказывавшие будущее голосом, созданы специально на предмет птицегаданий. А между тем Цицерон, как известно, написал целый трактат против гаданий (De divinatione).[16]

В связи с остроумным парадоксом Хрисиппа может быть уместно будет вспомнить глубокие соображения другого сторонника телеологии, академика Бэра. Истребление низших форм жизни высшими, говорит он, есть не что иное, как один из этапов превращения веществ, ведущих к созданию более высоких форм жизни. «Но если организмы должны принимать пищу, то следует, конечно, назвать экономным такой порядок, когда сама пища оказывается известное время живой и пользуется благами существования» (Бэр, 1876). Не всплывает ли здесь в другой форме аргумент Хрисиппа? Если Хрисипп нашел себе неожиданного союзника в Бэре, то в отрицании всякого значения за понятием конечной цели с Лукрецием сходится не кто иной, как Спиноза. Со времени Лукреция, говорит Зигварт,[17] никто еще так безусловно не отвергал всякую телеологию, как творец «Этики». По взглядам Спинозы, существующие в мире вещи есть проявление единой бесконечной субстанции, которую он называет богом. Эта субстанция со строгой необходимостью производит из себя весь мир, не руководствуясь при этом никакой целью и не обладая свободой выбора. Так точно в геометрии нет места предположениям о целях, а все вытекает из свойств пространства. Мир необходимо существует в силу своих причин.

Следующий отрывок дает представление о взглядах Лукреция на происхождение живых существ (V, 780—797):

> Наша земля поначалу обильно покрыла повсюду
> Яркою зеленью трав разнородных холмы и долины.
> Краской зеленой цветущие всюду луга заблистали.
> Вслед же за этим назначено было различным деревьям
> В воздух открытый расти, состязаясь усердно друг с другом,
> И наподобье как волосы, перья, щетина сначала
> Тело у птиц покрывают и члены у четвероногих,
> Так и земля поначалу кусты возрастила и травы,
> А уж затем разным способом и по различным причинам
> Создала множество смертных существ всевозможной породы
> (Ведь не могли же созданья живые ни с неба свалиться,
> Ни земноводные твари — из моря соленого выйти).[18]
> А потому справедливо земля имя матери носит
> В силу того, что создания все из земли сотворились.
> Множество всяких животных и ныне в земле возникает
> Вследствие влаги дождливой и зноя лучистого солнца;
> Нет, значит, дива и в том, что так много крупнейших животных
> Создано свежими силами нашей земли и эфира.

Из этих слов мы видим, что эволюционистом в современном смысле слова Лукреция назвать нельзя. Он не принимает происхождения одних форм из других, но зато высказывает другой, весьма плодотворный взгляд о последовательном образовании сначала трав, потом деревьев, далее птиц, затем людей и, наконец, других животных (V, 803 сл.) — все произошло путем независимых, но тем не менее закономерных творческих актов из матери-земли. Наконец, «земля перестала рожать, как в годах престарелых женщина» (V, 824—825).[19]

Но, вместе с тем, Лукрецию был довольно близок принцип борьбы за существование и переживания наиболее приспособленного, как видно из следующего места:

> Почва в ту пору создать постаралась немало чудовищ
> Странной наружности с членами, соединенными вместе:
> Гермафродитов, равно на мужей и на жен непохожих.
> Много земля сотворила уродов безногих, безруких,
> Рта совершенно лишенных, подчас со слепой головою,
> Или же с телом, в котором все члены срослись и сцепились.
> Так что они ничего не могли предпринять или с места
> Двинуться с тем, чтоб бежать от беды и достать пропитанье.
> Много диковин и чудищ земля создала в этом роде,
> Но понапрасну. Природа развитие им преградила.
> Сил не хватало у них, чтобы зрелости полной достигнуть,
> Чтобы достать себе корм и сходиться для дела Венеры.
> Много условий сойтись воедино должно, как мы видим,
> Чтобы порода могла свою жизнь продолжать, размножаясь:
> Пища нужна подходящая, нужно затем, чтоб в сосуды
> Самок проникнуть могло детородное семя из членов,
> И чтобы самки с самцами могли сочетаться и были
> Связаны между собой наслаждением страсти взаимной.
>
> (V, 834—851)

Здесь мы видим изложение взглядов Эмпедокла. Переводя на современный язык, мы сказали бы, что целесообразные организации выживают, а нецелесообразные погибают. Сохранились только те существа, которые могли питаться и размножаться. В этих соображениях определенно развивается теория *случайного* происхождения приспособлений. Что мы здесь не навязываем древним свои собственные, современные взгляды, это мы дальше увидим совершенно ясно из слов Аристотеля.

В дальнейшем наш поэт излагает весьма выпукло теорию борьбы за существование (V, 852—874):

> В пору ту многие виды животных должны были сгинуть
> И не могли свою жизнь продолжать, размножая потомство.
> Виды же те, что доныне вдыхают живительный воздух,
> Испокон века от гибели племя свое сохраняют
> Хитростью или отвагой, или же ловким проворством.
> Твари другие, ввиду доставляемой пользы, вверяют
> Жизнь свою нам и находятся под попечением нашим.
> Племя свирепое львов или хищных животных отвагой
> Жизнь сохраняет, лисицы — лукавством, а бегством — олени.

[15] Целесообразность в устройстве человека служит для Бальба доказательством существования богов. Так и Григорий Нисский, христианский богослов IV в., говорит: «из искусства, проявленного во мне, т. е. из того, с какою премудростью устроено мое тело, я познал великого Творца» (см.: А. Мартынов. Учение св. Григория, еп. Нисского, о природе человека. М., 1886 : 76).

[16] Ср. также: De natura deorum, III, cap. VI.

[17] Хр. Зигварт. Борьба против телеологии. СПб., 1907 : 8. Заглавие этой статьи передано переводчиком совершенно неверно: в немецком оригинале (Sigwart. Kleine Schriften, 2. Aufl., 1889) мы читаем: Der Kampf um den Zweck, т. е. борьба за цель.

[18] В оригинале не совсем так: Nec terrestria de salsis exisse lacunis, т. е. ни сухопутные (или наземные) выйти из моря...

[19] Довольно сходную идею об иссякании творческой силы матери-земли развивает и Кант (Критика способности суждения, 1790, § 80, русск. пер. СПб., 1898 : 314) : сначала природа, в генетическом процессе развития, производила все более целесообразные формы, а затем «эта прародительница, оцепенелая и окостенелая, ограничила свои рождения определенными и более уже не меняющимися видами».

Чутко же спящие псы с своим верным и преданным сердцем,
Твари различные, принадлежащие к вьючной породе,
И шерстоносные овцы, и племя рогатой скотины —
Все это, Меммий, должно под защитой людей находиться.
Твари все эти спасенья от хищников ищут и мирной
Жизни хотят, где бы корм получали они безопасно,
А человек им дает это все за услуги в награду.
Но были звери еще, коим не дано было уменья
Жизнь защищать свою собственной силой и не дано свойства
Чем-либо быть нам полезными, ради чего мы б старались
Нашей защитой их племя питать и им дать безопасность.
Звери такие добычей и жертвой других становились
И попадали в оковы злосчастного рока, покуда
Все поколение их, наконец, не исчезло в природе.

В тех местах, где Лукреций говорит о происхождении и развитии человеческой культуры, его взгляды на эволюцию чрезвычайно приближаются к современным (V, 922 сл.). Он знал, что сначала для изготовления орудий служил камень, затем наступил медный век и, наконец, железный. Некогда, говорит Лукреций, люди вели бродячую жизнь, как звери, не зная земледелия и питаясь лесными и полевыми плодами:

Люди тогда не умели еще ни с огнем обращаться,
Ни укрывать свое тело звериною шкурой и мехом;
Но проживали в лесах они, в горных пещерах и рощах.
(V, 950—953)

Люди на диких животных охотились в дебрях лесистых
С помощью брошенных камней и грузной, огромной дубины.
(V, 964—965)

Тогда не было ни морали, ни законов, ни брака. Каждый брал то, что ему заблагорассудится. Следующую стадию развития человеческого общества Лукреций рисует так:

Люди затем изготовили шкуры, жилища, добыли
Силу огня, и слились тогда муж и жена воедино.
(V, 1008—1009)

Установление брака смягчило нравы. Дети, от родительской ласки, приобрели более мягкий характер. Завязались сношения с соседями, и тем было положено начало общественной жизни. «Голосованием жен и детей оградили защитой» (V, 1019). Хотя не между всеми еще установилось согласие, но все же «лучшая часть договоры хранила». Сначала общение между членами общины велось при посредстве мимики, криков и лепета. А затем получил начало и язык. Нелепо было бы думать, чтобы один человек дал названия всем предметам:

Как мог бы один человек обозначить
Вещи все голосом и расчленять языком своим звуки,
А в то же время все прочие делать того не умели?
(V, 1041—1043)

Ведь и звери выражают свои чувства звуками по-разному: молосский пес по-одному рычит в гневе, оскалив зубы, а по-другому, когда играет с щенятами. Ср. об этом же у Ч. Дарвина (1908 : 64). С неподражаемым поэтическим талантом изображает здесь Лукреций повадки животных.[20]

[20] Или, когда языком они нежно щенят своих лижут,
Или, отбросив их лапами, делают вид, что желают
Пастью ужасною их поглотить и кусать их зубами.
(V, 1065—1067)

Огонь был принесен на землю впервые молнией, или же мог образоваться от случайного трения одного дерева о другое. С помощью огня люди научились варить пищу. Затем начали воздвигать города, цари построили крепости; скот и поля были разделены, и установлено право собственности. Но вскоре царская власть была ниспровергнута. Переходя к дальнейшему описанию прогресса материальной культуры, Лукреций указывает на открытие золота, меди и железа и на изобретение искусства плавить и ковать металлы. В употребление сначала вошла медь, а потом железо (V, 1285), ибо медь мягче железа и встречалась чаще:

Медным орудием почва пахалась, и медь приводила
Битву в смятение, тяжкие раны везде рассевая.
Скот и поля похищались при помощи меди.
(V, 1287—1289)

Со временем и оружие, и земледельческие орудия стали изготовлять из железа. Далее Лукреций рисует изобретение тканей, введение плодоводства, развитие искусств: пения, пляски, игры на инструментах, и наконец, распространение роскоши и стяжаний, повлекшее за собою войны:

Неудивительно. Люди конца ведь не знают стяжанью,
Или границ, до которых расти может их наслажденье.
Это и вывело жизнь постепенно в открытое море
И до глубин всколебало войны величавые волны.
(V, 1429—1432)

4. Развитие идей Лукреция у Дидро

Знаменитый французский энциклопедист Дидро (1713—1784) находился под сильным влиянием Эмпедокла и Лукреция. В «Энциклопедии», под словом Pythagorisme, он посвятил несколько страниц жизни и трудам сицилийского философа,[21] а в своих многочисленных произведениях дал блестящее изложение агрегатной теории эволюции.

В «Письме о слепых» (Lettre sur les aveugles à l'usage de ceux qui voient), вышедшем в свет в 1749 году, Дидро влагает в уста слепого профессора Саундерсона следующие мысли (Саундерсон, заметим, есть историческое лицо: лишившись зрения в возрасте нескольких месяцев, он был впоследствии, с 1711 по 1739 год, профессором математики в Кэмбриджском университете). Так вот, в уста этого слепца Дидро влагает такие рассуждения:[22]

«Воображайте, если вам угодно, что порядок (вселенной), который вас так изумляет, существовал от века. Но разрешите мне считать, что это совсем не так и что если бы мы вернулись к зарождению вещей и времен и увидели бы, как материя приходит в движение, а хаос распутывается, то мы, вместо небольшого числа хорошо организованных существ, встретили бы множество бесформенных. Кто сказал вам, Лейбницу, Кларку[23] и Ньютону, что в первые моменты сотворения животных одни не оказались без головы, а другие без ног? Я берусь утверждать, что одни не имели желудка, а другие кишек; что те, у которых желудок, нёбо и зубы, казалось, обещали продолжительное существование, погибли от какого-либо недостатка в сердце или легких; что уроды погибали один за другим; что все неестественные (vicieuses, собственно, порочные) комбинации материи исчезли и что остались только те, у которых в механизме не заключалось никакого существенного недостатка (contradiction) и которые могли поддерживать свое существование и размножаться.

[21] Diderot. Oeuvres complètes, XVI, Paris, 1876 : 513—517.
[22] Diderot. Oeuvres, I, 1875 : 309—310.
[23] Сэмьюел Кларк, английский философ (1675—1729), противник материализма, рационалист.

«Если бы, допуская эти предположения, у первого человека оказалась закрытой гортань, если бы он не нашел подходящей пищи, если бы у него были недостатки в половых органах, если бы он не мог встретить подруги для себя или смешался бы с другим видом, что сталось бы с родом человеческим?

«Порядок не так совершенен, чтобы еще теперь от времени до времени не появлялось уродливых созданий... Я полагаю, что вначале, когда из материи в процессе брожения создавалась вселенная, существа, похожие на меня (т. е. слепые), были очень обыкновенны. Но почему не утверждать о мирах того же, что я думаю о животных? Сколько уродливых неудачных миров быть может поминутно распадалось, потом снова формировалось и опять распадалось в тех отдаленных пространствах, коих я не осязаю, а вы не видите, но где движение продолжает и будет продолжать комбинировать скопления материи до тех пор, пока они не приобретут такого расположения, которое им позволит сохраниться».

Мы видим здесь ясное воспроизведение взглядов Эмпедокла: из первоначально возникших уродливых существ выжили только те, кто мог питаться и размножаться.

Заметим, что подобные идеи приходили в голову и Гёте, который, как мы знаем, хорошо знал Лукреция. В 1809 году великий поэт и натуралист писал: «Представьте себе природу, которая как бы стоит у игорного стола и неустанно выкрикивает: au double!, т. е. *пользуясь уже выигранным,* счастливо, до бесконечности продолжает игру сквозь все области своей деятельности. Камень, животное, растение — все после таких счастливых ходов постоянно снова идет на ставку, и кто знает, не является ли весь человек, в свою очередь, только ставкой на высшую цель»? Однако, в общем, этот ход мыслей не характерен для мировоззрения Гёте.

Но возвращаемся к Дидро.

В своих Pensées sur l'interprétation de la nature (1754), эпиграфом коих поставлено: quae sunt in luce tuemur e tenebris[24] (Лукреций, VI), французский энциклопедист развивает следующее соображение (§ LI). Органическим молекулам свойственна зачаточная чувствительность, «в тысячу раз меньшая, чем та, какою Всемогущий одарил самых неразумных животных, наиболее близких к мертвой материи».[25] Для любой органической молекулы имеется только одно положение, *наиболее удобное*, каковое она беспрерывно и ищет «с беспокойностью автомата», подобно тому как и животным случается метаться во сне, пока они не найдут положения, наиболее подходящего для покоя. Вообще животное может быть определено следующим образом: «это система различных органических молекул, которые, под влиянием ощущения, похожего на смутное и глухое осязание, каким снабдил их создатель материи вообще, комбинировались до тех пор, пока каждая не нашла места, наиболее подходящего для своей формы и своего покоя».

В этой концепции зависимость от Лукреция (V, 419—431) совершенно ясна. Но Дидро договаривает до конца мысль римского поэта: молекулы, в конце концов, успокоились *на наиболее устойчивом* положении. Эволюцией руководит принцип наибольшего покоя, удобства, устойчивости, — мысль, не чуждая современным воззрениям. Так, Оствальд в своей «Философии природы» говорит: «в каждом теле происходят те процессы, которые приближают его к состоянию равновесия; раз оно находится в этом состоянии, то ничего более не присходит».[26]

[24] То, что мы видим освещенным, когда смотрим на это из мрака.

[25] Такого же взгляда держался Гассенди.

[26] Но еще ранее ту же идею высказал А. Н. Бекетов (1896): Если вещество, дающее двум организмам возможность существовать, распределено неравномерно, если один получает света, тепла и т. п. больше, чем другой, то между ними начинается антагонизм, заканчивающийся *равновесием.* «Жизненное состязание есть антагонизм сил, результатом которого является равновесие: это есть *борьба из-за равновесия»* (Бекетов, 1896 : 18). В этой борьбе, продолжает Бекетов, уничтожение одной из особей является моментом второстепенным и даже не необходимым.

Мы уже указывали выше, что та устойчивость, к которой идет органический мир, представляет нечто иное, чем окончательный результат процессов неорганического мира. Мертвая материя стремится к такому положению, в котором она осуществляет минимум работы; онтогенетическое же и филогенетическое развитие живых существ идет в сторону выработки организмов, способных превратить максимум тепла в работу. Вообще, в мире организмов устойчивость и развитие (эволюция) есть два взаимно противоположных начала. Устойчивости до некоторой степени аналогична наследственность, — принцип сохраняющий, консервативный; развитию (эволюции) соответствует изменчивость — начало прогрессивное. Небесполезно прибавить, что принципы устойчивости и развития заключают в себе, как указывает Вундт, телеологическое содержание (Wundt, 1907, II: 66).

Дидро в ходе эволюции организмов выдвигает на первый план элемент *случайной устойчивости*; напротив, для Дарвина главнейшее значение имеет *случайно полезное,* каковое и обнаруживается в процессе изменчивости.

Но насколько вероятно, чтобы мир мог произойти от случайных толчков атомов или молекул? Не с таким ли правом можно ожидать, чтобы путем случайных метаний букв получилась «Илиада» Гомера или «Генриада» Вольтера, спрашивает Дидро (Pensées philosophiques, 1746, § XXI), заимствуя свое сравнение у Цицерона. И тотчас отвечает: количество букв в «Илиаде» ограничено, а число метаний может быть безграничным: «Малая вероятность события компенсируется количеством метаний». Поэтому, раз вещь возможна, она случается. Так и в мире атомов. Материя существует отвечно, движение ей присуще, мир беспределен, наконец, число атомов бесконечно. Поэтому, хотя вероятие породить мир путем случайных столкновений атомов и очень мало, но эта трудность с лихвой уравновешивается многочисленностью столкновений. Было бы весьма удивительным, продолжает Дидро, если бы материя, отвечно движущаяся и испытавшая всевозможные комбинации, случайно не сложилась бы при этом в те поражающие нас сочетания, какие мы видим вокруг себя.

Несомненно, это место имеет в виду Ж.-Ж. Руссо, в 4-й книге «Эмиля», в Profession de foi du vicaire savoyard, где мы читаем следующее:

«Сколько софизмов нужно нагромоздить, чтобы не признавать гармонии существ и удивительного содействия каждой части для сохранения других частей! Пусть говорят мне сколько угодно о сочетаниях и совпадениях... Если органические тела сочетались случайно на тысячи ладов, прежде чем принять постоянные формы, если сперва образовались желудки без ртов, ноги без голов, кисти без рук, словом — всякие несовершенные органы, погибшие по невозможности сохранить себя, то почему ни одна из этих безобразных попыток уж не попадется нам на глаза? Почему природа предписала себе, наконец, законы, которым сначала не была подчинена? Я не должен удивляться тому, что нечто происходит, если это нечто возможно и если трудность события вознаграждается количеством случаев; я с этим согласен. Однако же, если мне скажут, что случайно рассыпавшийся типографский шрифт расположился в Энеиду, то я не сделаю и шагу, чтобы проверить эту ложь. Вы забываете, скажут мне, количество раскидываний. Но сколько же нужно мне предположить таких раскидок, чтобы это сочетание стало вероятным? У меня перед глазами только одна, и я могу поставить в заклад беско-

нечность против единицы, что ее результат не есть действие случайности».[27]

С этими словами полезно сопоставить то, что более чем сто лет спустя говорил великий французский физиолог Клод Бернар: «Я согласен, что жизненные феномены привязаны к проявлениям физико-химических сил. Но вопрос этим, по существу своему, не исчерпывается. Ибо не путем случайного стечения физико-химических явлений формируется организм, а сообразно с неким планом и согласно некоему рисунку. Этот план, этот рисунок предопределены и предусмотрены заранее. Не случайное совпадение физико-химических явлений вызывает ту удивительную соподчиненность и гармонию, какую мы видим в жизненных актах. В одушевленном теле есть организация, есть своего рода порядок, которых нельзя не видеть, ибо это поистине самая бросающаяся в глаза черта живых существ» (Бернар, 1878 : 50).

В упомянутых нами уже «Pensees sur l'interprétation de la nature» (1754, § LVIII) Дидро так рисует эволюцию организмов:

«Подобно тому, как в животном и растительном мире индивид зачинается, растет, существует, приходит в упадок и гибнет, не было ли бы справедливо то же самое и для целых видов», спрашивает он.

Гениальный вопрос, предвосхитивший закон о повторении развитием индивида процессов развития его предков, или, как говорят, о повторении онтогенией филогении! Мало того, в дальнейшем Дидро совершенно определенно развивает идею об эволюции организмов во времени, — мысль, впоследствии столь плодотворно разработанную Ламарком и Дарвином.

Если бы религия не учила нас, что животные вышли из рук создателя такими, какими мы их видим, говорит Дидро, то философ мог бы выдвинуть такую догадку: «Изначала отдельные элементы[28] животного мира существовали в рассеянном виде среди массы материи. Затем этим элементам довелось соединиться, ибо случилась возможность для осуществления этого». Не всплывают ли здесь пред нами опять, в более тонком, очищенном виде, соображения Эмпедокла! Но продолжаем следить за нитью мыслей Дидро.

Образовавшийся из этих элементов зародыш, развиваясь, прошел через бесконечное число устройств (organisations). Последовательно он приобрел способность к движению, ощущению, идеям, к мысли, рассуждению (réflexion), совести, чувствам, страстям, знакам, жестам, звукам, членораздельным звукам, языку, наукам и искусствам. Между каждым из этих превращений (développements) прошли миллионы лет. Возможно, что были и другие превращения. Затем наступило, или еще наступит, стационарное состояние. Далее идет угасание, «во время которого (приобретенные) способности выйдут, как они некогда вошли». И, наконец, существо гибнет.

В Eléments de Physiologie, написанных между 1774—1780 годами,[29] Дидро говорит, что те существа, организация коих не сообразована с остальным миром, устраняются той же природой, которая их и производит. Природа вообще допускает существование только тех существ, которые соответствуют ее общему порядку (: 253). Не следует думать, что животные были всегда и останутся всегда такими, какими мы их видим.

[27] На это К. А. Тимирязев (1905 : 285) более остроумно, чем основательно, возражает так: «Дарвин мог бы ответить Руссо, что его естественный отбор именно и есть тот механизм, который вечно рассыпающийся набор органических форм слагает в ту, гораздо более изумительную, чем Энеида, книгу, которую сам Руссо назвал книгой природы».

[28] Под элементами Дидро (§ LVIII) понимает «различные гетерогенные материи, необходимые для общего произведения явлений природы».

[29] Рукопись этого произведения, хранящаяся в Эрмитаже, впервые опубликована в 1875 г. в Oeuvres complètes de Diderot par J. Assézat, vol. II : 253—429.

Нелепо думать, что на земле есть хотя бы одно животное, которое от века было бы тем же, чем оно представляется сейчас. Стационарное состояние животных есть лишь видимость. Почему не признавать длинную серию животных «за различные развития» одного единственного (: 246—265)? Растительное царство могло бы с успехом быть ныне и прежде первым источником царства животных и могло бы некогда получить начало от царства минерального; а это последнее — проистечь (émaner) от универсальной гетерогенной материи (: 265).

5. Аристотель и принцип телеологии

Теперь перейдем к Аристотелю — представителю органического мировоззрения и, следовательно, — антиподу Эмпедокла.[30]

Краеугольным камнем философии Аристотеля является его представление о бытии возможном, или потенциальном (dynamis), и действительном, или актуальном (energia). При помощи этих двух понятий Аристотель развивает учение о трансформации мира. Материя, служащая субстратом изменений, сама по себе неизменна и бесформенна. В ней лишь заключается *возможность*, *потенция* (dynamis) изменений. Действительный вид материи придает ее *форма*. Осуществление материей формы — «энергия», или энтелехия,[31] — и есть цель развития (генезиса). Форма есть конечная цель, к которой стремится все существующее, и вместе с тем она есть сила, осуществляющая эту цель.

Но материя поддается форме не сразу: она сначала осуществляет низшие формы, а потом высшие, заканчивая человеком.

Процесс перехода потенциального бытия в актуальное Аристотель называет *метаболией*, или изменением, различая четыре вида изменений: 1) субстанциальное, в отношении сущности — возникновение (genesis) и уничтожение, 2) количественное — рост и убыль, 3) качественное — превращение, или переход одного вещества в другое, 4) пространственное — перемещение. Только три последних рода изменений можно назвать движением (kinesis).

По воззрениям Аристотеля, природа действует целесообразно. «Бог и природа ничего не делают понапрасну», «природа всегда стремится к наилучшему», «она всегда производит самое прекрасное» — такие выражения у нашего философа встречаются постоянно.[32] Целесообразность мира видна во всем, особенно же в планомерности, с какой природа посредством известных целей достигает определенных результатов. В качестве примера Аристотель указывает на инстинкты животных, целесообразное строение растений, а также на поступки человека.

[30] Прекрасное изложение учения Аристотеля можно найти у Вл. Карпова, Натурфилософия Аристотеля и ее значение в настоящее время. М., 1911, 172 стр. Кроме того, я пользовался следующими работами: Эд. Целлер. Очерк истории греческой философии. М., 1913 : 157—205. — Fr. Brentano. Aristoteles und seine Weltanschauung. Leipzig, 1911, VIII+153 pp. — Трубецкой, цит. соч., II. — Th. Gomperz. Griechische Denker, III, 1909, VIII + 483 pp. (почти весь третий том этого классического труда посвящен Аристотелю). Занимающие нас взгляды Аристотеля изложены главным образом во 2-й книге Физики. Я пользовался оригиналом, изданным C. Prantl в 1879 г., а также прекрасным переводом с комментариями и пересказом, сделанными J. Barthélemy Saint-Hilaire, Physique d'Aristote. Paris, 1862, I, pp. CLXXII + 496; II, pp. 639. Текст и перевод De partibus animalium (Ueber die Theile der Thiere) издал A. von Franzius (Leipzig, 1853).

[31] *Энтелехия*, слово, встречающееся только у Аристотеля, мыслится им как осуществление, или проявление, потенции, имеющейся в скрытом виде. Постройка дома есть энергия, или энтелехия, а уменье строить — потенция; точно так же в материи заключается потенция, в форме — энтелехия (Метафизика, IX). Из современных естествоиспытателей учение Аристотеля об энтелехии усвоено Г. Дришем (1915), но содержание, какое он вливает в понятие энтелехии, несколько своеобразно.

[32] Цитаты см. у Целлера (1913 : 454).

Аристотелю принадлежит формулировка понятия конечных целей в качестве особого рода причины. Как известно, в Физике (II, 3) и в Метафизике (IV, 2) он принимает четыре рода причин: 1) *материю*, или субстрат (causa materialis средневековых философов), 2) *вид*, форму или сущность (causa formalis), 3) *причину движения* (causa officiens), 4) *цель* и *благо*, ради чего что-либо происходит (causa finalis).

Разыскание конечных целей есть первейшая и самая важная задача исследования природы (Физ., II, 9, 200a, 32). Было бы, однако, ошибочно думать, что природа, работая в направлении конечных целей, действует, подобно человеку, сознательно: так и искусство творит в художнике бессознательно.

Признавая божество за первичного двигателя, Аристотель вместе с тем полагает, что божество активно не вмешивается в распорядок вселенной: все явления объясняются естественными причинами. Целесообразность в природе ведет свое начало не от какой-либо лежащей вне мира причины, но она имманентна вселенной, которая сама в себе заключает принцип движения.

Переходим к взглядам Аристотеля на органический мир.

В Historia animalium, указав на то, что психическая жизнь животных только количественно отличается от психической жизни человека, философ продолжает (Hist. an., VIII, 588b, 40 sq.):

«В природе наблюдается такой постепенный переход от безжизненных вещей к животной жизни, что невозможно определить точную линию разграничения, а также и того, на которой стороне ее (линии) должна лежать промежуточная форма.[33] Так, вслед за безжизненными вещами в восходящей ступени следуют растения, а из растений одно отличается от другого в отношении количества явной жизненности. Одним словом, все растения, будучи лишены жизни по сравнению с животными, снабжены жизнью по сравнению с другими телесными существами.[34] В самом деле, как мы только что заметили, в растениях наблюдается постепенный ряд, восходящий по направлению к животным. Так, в море есть некоторые предметы, относительно которых трудно определить, относятся ли они к животным или растениям».

Душа есть и у растений, но душа «питающая»; она же вызывает и рост. У животных появляется душа чувствующая, а у человека разум (De anima, II, 3, 414a, 12). Обладание даже «питающей» душой делает данный объект живым. Жизнь есть «питание, рост или уменьшение какого-либо предмета через посредство его самого» (De anima).

Таким образом, у Аристотеля мы впервые находим хорошо разработанный взгляд на органический мир и даже на всю природу как на *лестницу* предметов и существ, постепенно повышающихся в своей организации и связанных друг с другом путем постепенных переходов. Эта идея, приуготовившая путь к современным взглядам на эволюцию, была целиком воспринята у Аристотеля Лейбницем (1646—1716),[35] а затем по стопам последнего, деятельно разрабатывалась естествоиспытателем и философом Бонне (Bonnet) в его книге Contemplation de la nature (1764). В одном из своих сочинений Бонне приводит следующие главные ступени лестницы естественных тел:[36] огонь, воздух, вода, земля, сера, полуметаллы, металлы, соли, камни, растения, насекомые, раковины, змеи, рыбы, птицы, четвероногие, человек.

В другом сочинении (Philosophische Palingenesie, перевод Лаватера, I, 1770) Бонне выражается так. Если какое положение космологии

[33] Ср. также: De partibus animalium IV, 5, 681a, 12, пример губки.

[34] Ср.: De anima, 11, 2, 413a, 25.

[35] Em. Radl (1905 : 73) приводит из письма Лейбница отрывок, представляющий почти буквальный перевод вышеприведенного текста Аристотеля, Hist. an., VIII, I.

[36] См. об этом в предисловии В. Карпова к книге: Ламарк, 1911, XXXIX—XLI.

плодотворно и справедливо — это положение о всеобщей связи, которая соединяет друг с другом все части природы. Чем дальше углубляется исследование, тем больше открывают членов, связующих все существа между собой. Из этого следует, что совершенная космология должна заключать в себе необходимый порядок. Поясню, говорит Бонне, сравнением: как в геометрии точка, двигаясь в прямом направлении, дает линию, эта — плоскость, а плоскость — тело; так точно и в природе есть скрытый метод, который ясно проявляет себя перед очами возвышенных душ. Частица света, пылинка, зернышко соли, плесень, полип, раковина, птица, зверь, сам человек есть не что иное, как отдельные элементы того общего плана, какой осуществляют все видоизменения материи на земле. Нет! Это даже не элементы, а отдельные точки сплошной цепи, своими бесконечными извивами обнаруживающей пред изумленными глазами херувима формы, пропорции и соединения всех земных вещей.

Впрочем, еще много ранее аристотелева схема происхождения органического мира была полностью усвоена отцами церкви. Так, Григорий Нисский в своем произведении «Об устроении человека», изложив учение о душе питающей, чувствующей и разумной, говорит, что «последним после растений и животных устроен человек, так что природа каким-то путем последовательно восходила к совершенству».[37]

Следует иметь в виду, что современное представление о ходе эволюции как о процессе выработки высших форм из низших *во времени* было чуждо Аристотелю.[38] Идея об исторической преемственности организмов впервые намечена у французских авторов середины XVIII века. Не чуждая Канту (1790),[39] она ясно формулирована Ламарком и, наконец, подробно разработана Дарвином. Аристотель же, подобно Эмпедоклу, принимал, по-видимому, что процесс создания организмов совершился *однажды* и более не повторялся.

Но относительно способа происхождения живых существ он совершенно расходится с Эмпедоклом: роль случайности как основного деятеля в этом процессе великий Стагирит безусловно отрицает: неверно утверждение Эмпедокла, «будто многое есть у животных потому, что так случайно образовалось при происхождении (их)», например, что позвоночник

[37] Творения Святых Отцов в русском переводе, издав. при Моск. Духов. Акад., XIX, кн. 1, Москва, 1861 : 99. — Ср. также: А. Мартынов : 67—68.

[38] Ср.: Gomperz, III, : 65, 120. Прогресс, развитие Аристотель признает лишь в человеческом мире.

[39] У Канта, в его «Критике способности суждения», 1790, § 80. (СПб., 1898 : 312—314), мы находим удивительные по глубине мысли. Естествоиспытатель, работающий над органическими существами, говорит великий философ, «должен всегда полагать в основу какую-либо первоначальную организацию, которая пользуется этим механизмом, чтобы создавать другие органические формы или развивать свои собственные в новые виды». Указывая на то, что организация многих животных построена на одинаковой основе, на одной общей схеме, он советует поискать, нельзя ли было бы, пользуясь этим, объяснить все великое разнообразие видов исходя из «принципа механизма природы». Это приглашение Канта пока осталось втуне. А в нем предложен единственно правильный путь к познанию закономерностей эволюции. Далее великий философ высказывает мысль, которая пока не оценена по достоинству биологами: «эта аналогия форм, поскольку при всем различии они возникают, по-видимому, на основе общего первообраза, усиливает предположение о действительном сродстве их по происхождению от общей прародительницы *через постепенное приближение одной породы животных к другой*» (курсив мой). С необычайной проницательностью Кант ожидает от палеонтологии, (или, как он ее называет, «археологии природы») воссоздания «всей великой генерации творения». Ископаемые показывают, что «природа первоначально производила творения менее целесообразной формы, а эти в свою очередь рождали других, которые уже формировались в большем соответствии с местом их рождения и взаимными отношениями друг к другу». Наконец, Кант высказывает такую гипотезу: водные животные могли постепенно преобразовываться в болотных, а эти через несколько поколений — в сухопутных. Эта гипотеза на опыте нигде не была подтверждена, но a priori — возможна, заключает философ.

образовался не для некоей цели, а благодаря случайности (De partibus animalium, I, 1, 9, 640a).

Равным образом, неправильно мнение Анаксагора, что человек есть разумнейшее из животных, потому что он имеет руки; напротив, вследствие того, что человек есть самое разумное из животных, у него есть руки, ибо руки есть орган, а природа, подобно разумнейшему человеку, дает каждую вещь тому, кто ею сумеет воспользоваться: флейту надлежит давать флейтисту, а не делать флейтистом того, у кого есть флейта (De part. an., IV, 10, 687a—b). Более подходящим было бы выразиться следующим образом: «так как ему определено быть человеком, то он обладает этим органом, ибо без этого органа он совсем не мог бы существовать» (640b).

Природа, говорит Аристотель в Физике (II, 8, 198b), действует, имея в виду некоторую *цель*. Какую же роль в явлениях природы играет *необходимость?*

«На эту причину (т. е. на необходимость) ссылаются все: раз, например, теплое, холодное, или что-нибудь другое подобное, имеет по природе такие-то свойства, то в силу необходимости существует и возникает такое-то явление; и даже, когда заговорят о другой причине, то, едва коснувшись, забывают о ней; один поступает так с Любовью и Враждой,[40] другой с Разумом.[41] Но тут возникает затруднение, — говорят, что́ мешало бы природе творить не в виду известной цели и не ради лучшего, а поступать подобно Зевсу, который проливает дождь не для взращивания хлеба, а в силу необходимости; поднявшись, испарение должно охладиться, охладившись и сделавшись водой, спуститься вниз: раз это явление произошло, хлеба пользуются этим случаем для роста. Подобным же образом, если хлеб погибает в гумне, дождь льет не для того, чтобы его погубить, но гибель получилась как побочный результат. Поэтому, что же мешает, чтобы таким же образом в природе возникали части живых существ (т. е. органы), чтобы зубы, например, появлялись в силу необходимости: передние — острыми, годными для разрывания, коренные же — плоскими и подходящими для размельчания пищи; *возникли они не для этой цели, но случайно оказались пригодными.* Такое же предположение можно было бы сделать и относительно других частей, в которых, по-видимому, осуществляется цель. *Части, в которых все совпало так, как если бы они образовались в виду известной цели — составившись сами собой*[42] *надлежащим образом — сохранились. Те, в которых этого не произошло, погибли и погибают*, подобно тем быкам с человеческим лицом, о которых говорит Эмпедокл».[43]

Таково одно из возможных объяснений целесообразности в природе, какое формулирует Аристотель, ссылаясь на соображения Эмпедокла о роли случайности,[44] но развивая смутные намеки этого философа сообразно своему более глубокому пониманию вещей.[45]

Ход мыслей у Аристотеля здесь таков. Дождь есть физическое явление, подчиняющееся известной необходимости. Но, вместе с тем, дождь производит побочные, случайные явления, иногда полезные, иногда вредные. Дождь вовсе не идет с тою целью, чтобы взрастить хлеба или, в иных случаях, погубить их, но в силу физических причин: от охлаждения поднявшихся паров. Польза же и вред получаются как побочный результат. Так точно могло бы быть с органами живых существ; они сформированы безотносительно к пользе или вреду, по строгим законам природы, но польза от них есть простая случайность: например, резцы созданы не для резанья пищи, коренные зубы не для жевания, но случай сделал так, что они оказались полезны. Понятно, случай мог дать и обратный результат: могли образоваться и вредные органы. Развивая далее эти удивительные по глубине соображения, Аристотель приходит к совершенно ясной формулировке принципа переживания наиболее приспособленных: *те органы и организмы, у которых все случайно оказалось целесообразным, выжили, а прочие погибли, как неприспособленные.*

Миропонимание, кладущее в основу принцип агрегата, здесь проведено с такой ясностью, больше которой и желать нельзя. Прочитавши это место у Аристотеля, нельзя не воскликнуть: ничто не ново под луной, и нельзя не признать справедливости тех слов великого греческого философа, которые мы поставили в эпиграфе настоящей главы. Возможность дарвиновского объяснения эволюции путем естественного отбора была совершенно очевидна уже свыше двух тысяч лет тому назад.

Любопытно подчеркнутое в изложении Аристотеля сопоставить с тем, что говорит Геккель в своей Natürliche Schöpfungsgeschichte (Haeckel, 1898 : 775): «естественный отбор, действуя по всем направлениям бессистемно (planlos), медленно влечет за собой постепенное усовершенствование; только после многих тщетных попыток он, наконец, попутно и случайно производит целесообразное».

Но Аристотель, представив в необычайно ясном изложении возможность объяснения целесообразности путем игры случайностей, тут же отвергает такую гипотезу.[46] Для него, сторонника телеологии, конечной цели в природе, такое объяснение, понятно, неприемлемо. Невозможно, говорит он (Физика, II, 8, 198b—199a), чтобы дело происходило таким образом (т. е. путем случайностей), «ибо и органы животных, о которых говорено выше, и все в природе *производятся такими или всегда, или по большей части*; а этого не бывает с тем, что произошло случайно или само собой. Ибо не случайно, что дождь чаще всего идет зимою; но это случай, если дождь идет летом.[47] Равным образом не случай, что летом бывает жара, но если жара зимою, это случай. Итак, если явления должны происходить или случайно, или имея в виду некоторую цель, и если невозможно сказать, что эти явления случайны или произвольны, то ясно, что они происходят для известной цели. Но все вышеупомянутые явления повторяются правильно, в чем согласны и те, которые поддерживают критикуемое учение. Итак, есть цель в вещах, которые существуют и производятся природой».

Ход мыслей Аристотеля здесь таков. Органы животных, о которых шла речь, напр. зубы и прочее, а также все в природе производится и существует, как правило, регулярно, закономерно. Так, например, дождь в Греции обычно выпадает зимой, жара бывает летом. Следовательно, о случайности здесь не может быть и речи. Значит, все это производится с известной целью.

Можно было бы сделать другой вывод: раз явления не случайны, следовательно, они необходимы. По крайней мере так рассуждает Геккель; отвергнув в природе случай, цель и свободу воли, он в качестве руководящего начала выставляет необходимость. Между тем Аристотель, вслед

---

[40] Намек на Эмпедокла (см. выше).

[41] Намек на Анаксагора (500—428), считавшего ум, или мировой дух, причиной движения.

[42] Или — автоматически: apo tou automatu.

[43] Физика, II, 8, 168b. Русский перевод частью по Карпову, l. c. : 63. У Маковельского (1915 : 200) последние два предложения переведены так: «Итак, где все (случайно) сошлось так, как если бы оно возникло для какой-нибудь цели, оно уцелело, так как само собой соединилось надлежащим образом. Все же, что (соединилось) не таким образом, погибло и погибает, подобно тому, как быки с человеческой передней частью у Эмпедокла».

[44] Ср. особенно вышеприведенное изложение Симплиция.

[45] Таково же мнение и Целлера (см.: Ed. Zeller. Ueber die griechischen Vorgänger Darwin's. 1878; Vorträge und Abhandlungen, 3. Sammlung, Leipzig, 1884 : 43).

[46] В «Происхождении видов», и именно в «Историческом очерке» (прим. на стр. 1), Дарвин неправильно приписывает Аристотелю опровергаемое греческим философом мнение Эмпедокла. Возражения Аристотеля не были Дарвину известны.

[47] Имеется в виду климат Греции.

за Эмпедоклом, ставит случайность и необходимость на одну доску. В пояснение мысли греческих философов приведем пример из современной физики. Теплота есть беспорядочное движение молекул; и скорость движения молекул, и путь их беспрерывно меняются; вследствие бесчисленных столкновений путь каждой молекулы определяется случайностью. И тем не менее температура тела в общем остается постоянной, подчиняясь закону больших чисел. Таким образом из сочетания случайностей получается необходимость. Но представим себе, что движением молекул руководит некая разумная сила, поставившая себе *целью* осуществить известную температуру. Очевидно, что принцип случайности или, что то же в этом примере, необходимости есть прямая противоположность принципу конечных целей.

Чтобы еще более уяснить точку зрения Аристотеля, сопоставим ее с взглядами другого знаменитого естествоиспытателя, К. М. Бэра, который в понимании органического мира был чрезвычайно близок Стагириту.

Можно было бы сказать, писал Бэр в одном из своих последних произведений, что бессмысленно разлагать органический процесс на бесчисленные случайности, ибо процесс этот основан на необходимости, совершенно исключающей случайность. «Но, — возражает он, — *если вы признаете необходимость без цели, то необходимости в этом случае не связаны друг с другом, и их взаимные действия есть не что иное, как случайности.* В ваших необходимостях, очевидно, скрыты цели, которых вы не желаете признать, но без которых немыслимо ничто живое» (Бэр, 1876: 174—175, 226; см. также: 81).

Один из примеров, приводимых Бэром (1876: 193, 226—227), поразительно напоминает нам вышеприведенное место из Физики. Вот он. Дождь есть результат общих необходимостей, господствующих в природе нашей планеты, и нельзя думать, что дождь идет, чтобы напитать водою растения. Напротив, растения и животные имеют организацию, приноровленную к условиям круговорота влаги и воздуха. Их жизненные процессы приспособлены к этим необходимостям природы. Если мы напомним, что, по Бэру, в основе приспособления лежит стремление к определенной цели, то увидим, что весь ход этого рассуждения совершенно аристотелевский.

Свои телеологические воззрения Аристотель развивает во второй главе Физики (II, 8, 9). Допустим, говорит он, что нужно построить дом; тяжелые камни строитель кладет вниз, а легкие вверх. Было бы неосновательно сказать, что дом существует по необходимости, так как камни располагаются по закону тяжести. Расположением камней руководило намерение, цель; камни же есть материал, употребляемый человеком для осуществления его цели. Правда, без этих материалов дом не мог бы существовать; они *необходимы*, как causa materialis, но не из-за них построен дом: causa finalis есть жилище.

Если бы дом строился не человеком, а осуществлялся природой для известной цели, то он был бы построен в такой же точно форме, как это делает человек.

Конечная цель — есть закон природы. «Если, — говорит Аристотель (Физика, II, 8, 199a), — по закону природы и для известной цели ласточка вьет гнездо, а паук ткет паутину, если деревья из-за плодов производят листы и для питания имеют корни не вверху, а внизу, то ясно, что и во всех явлениях природы должна быть такая же причина (т. е. конечная цель)». Природа имеет как бы две стороны: она есть материя, она же есть и форма. Осуществление материей формы и есть причина вещей и вместе с тем конечная цель природы (199a, 30—32).

Как и человек, природа может иногда ошибаться. Нельзя не видеть, что уроды, каких рисует воображение Эмпедокла, могли осуществляться природой не как правило, а в виде исключения. Природа, движимая неким внутренним принципом, стремится к известной определенной цели.

Результат получается не всегда одинаковый в зависимости от местных условий, но природа, как бы то ни было, стремится к однообразию.

Телеология Аристотеля нисколько не уничтожает силы законов природы. Так и Кант, признавший телеологический принцип в организации живых существ, настаивает на праве и обязанности «все продукты и события природы, даже самые целесообразные, объяснять механически до тех пор, пока только это в нашей возможности» (Критика способности суждения, § 78, рус. пер.: 309). Поэтому Гомперц (Gomperz, 1909. III: 104) неправ, когда говорит, что телеологический принцип выдвигается греческим философом лишь тогда, когда объяснение естественными причинами кажется ему невозможным; при этом Гомперц ссылается на случай с дождем (о чем мы говорили выше), который идет по необходимости, а не для того, чтобы взрастить хлеба. По взгляду Аристотеля, конечные цели достигаются не вопреки законам природы, а при посредстве их.

Что касается органического мира, Кант совершенно согласен с Аристотелем: «органический продукт природы есть то, в чем все цель и вместе с тем все средство. Ничего в нем не бывает понапрасну, бесцельно, и ничего нельзя приписать слепому механизму природы». Изучающие сравнительную анатомию должны неизбежно признать, что в растениях и животных ничего не бывает бесцельно и случайно. Они «точно так же не могут отрешиться от этого телеологического основоположения, как и от всеобщего физического» (Критика способности суждения, § 66). И далее, в § 74 Кант продолжает: «можно сказать с уверенностью, что на основании одних лишь механических принципов природы мы не в состоянии ни основательно изучить, ни тем более объяснить себе организмы и их внутреннюю возможность. Это настолько верно, что можно смело сказать: нелепо человеку даже думать об этом или надеяться, что со временем появится Ньютон, который сможет сделать понятным произведение на свет хотя бы одной былинки по законам природы, не упорядоченным с намерением (die keine Absicht geordnet hat). Нужно безусловно отказать человеку в возможности понимания этих вещей». У Геккеля, в его наивной Natürliche Schöpfungsgeschichte, выдержавшей множество изданий и переведенный на множество языков, мы читаем (1879: 95), что кенигсбергский мудрец оказался плохим пророком: в лице Дарвина явился тот Ньютон, который своей теорией отбора разрешил загадку, казавшуюся Канту абсолютно неразрешимой. Блажен, кто верует...

6. Телеология в новейшее время

Принято считать, что учение Аристотеля об энтелехии и о конечных целях есть для натуралистов нечто совершенно отжившее и несоответствующее духу современного естествознания. Правда, аристотелевы представления об энтелехии воспринял из теперешних зоологов Дриш, но он стоит особняком. Однако забывают про Бэра (1792—1876). Его воззрения на ход явлений в органическом мире удивительным образом совпадают со взглядами греческого философа. Мы говорим — совпадают, ибо Бэр с творениями великого Стагирита вовсе не был знаком.[48] Бэр (1876: 222) тоже отрицал роль случайности в эволюции, полагая, что в живых существах заложено некое *устремление к известной цели* (Zielstrebigkeit, «целестремительность»). Целью этой является вся совокупность жизненных процессов организма и прежде всего — сохранение вида. Каждый организм, будь то растение или животное, осуществляет сам по себе заложенную в нем цель (аристотелева энтелехия). Конеч-

[48] Бэр (1876: 458) говорит, что ему было *указано* на сходство его «целестремления» (Zielstrebigkeit) с энтелехией Аристотеля.

ною же целью всего животного мира является человек. Но было бы ошибочно думать, что организмы не подчиняются законам природы: жизненный процесс не может продолжаться без постоянного воздействия внешней среды, и жизнь растений и животных находится в зависимости от физико-химических процессов, «протекающих согласно их, организмов, собственной норме развития» (1876 : 287). Вообще природа не может осуществлять свои цели иначе, как при помощи законов природы (там же : 228), или необходимостей, т. е. при посредстве материи и сил. Уравновесить же материю и силы так, чтобы произошли определенные результаты, мог, по мнению Бэра (1873), — и в этом он совершенно совпадает с Аристотелем — лишь высший промысел. Оба великих естествоиспытателя, разделенные промежутком времени в две тысячи лет, сходятся в том, что первичный двигатель не вмешивается в распорядок вселенной. Оба они, и по одинаковым основаниям, смотрят на природу телеологически. Вот весьма любопытное место из одной, малоизвестной статьи, написанной Бэром (1873 : 13) незадолго до смерти: «Дарвинисты придают такое большое значение наследственности, а что такое наследственность как не определение будущего? Не телеологична ли она сама в высокой степени? Мало того, вся способность к размножению, разве не имеет она своей задачей приуготовить новый жизненный цикл»?[49]

Как это ни странно на первый взгляд, Бэр, становясь на почву своей телеологии, упрекает Дарвина в том, что он не эволюционист: «вся история живых существ покоится на развитии, а развитие есть подготовление предыдущими стадиями последующих». Между тем Дарвин стоит за «суммирование случайных отклонений» (Бэр, 1876 : 456).

Весьма знаменательно, что в философии за последнее время стали снова раздаваться голоса в пользу того, что причинность (каузальность) и телеология не исключают друг друга. Зигвардт (1907 : 19) в упомянутой выше статье высказывает мнение, что причинная и телеологическая точки зрения есть две стороны одной и той же медали; каузальный, или *синтетический*, метод переходит от оснований к следствиям, телеологический, или *аналитический*, — восходит от результатов к условиям. Один метод говорит: если даны такие-то и такие-то причины, то необходимым следствием является такой-то результат. Другой метод рассуждает так: чтобы наступил такой-то результат, необходима комбинация таких-то причин. Вопреки Спинозе, Зигварт держится мнения, что в мире есть цель: если бы было возможно, говорит он (там же : 35), выразить весь мир в одной механической формуле, изображающей все его движение как вперед, так и назад, то было бы поразительнейшей случайностью, если бы это сплошное совпадение с нашим мышлением не заключалось уже в самом основании мира. Это совпадение должно быть целью и следствием причины.[50]

В сущности соображения Зигвардта обозначают возвращение к точке зрения Канта, который в своей «Критике способности суждения» (§ 82) учит, что противоположность между механическим и телеологическим объяснением природы коренится лишь в свойствах познавательной способности человека: «в сверчувственном принципе природы (как вне нас, так и в нас) вполне может открываться соединимость обоих видов представления возможности природы» (рус. пер. : 325).[51] Геффдинг называет эту мысль самой глубокой, какую только можно найти у Канта.[52]

[49] Ср. по этому поводу: Aristotel, De anima, II, 4; Кант, Критика способности суждения, § 82, рус. пер. : 321—322; также § 64 : 254.

[50] Из современных естествоиспытателей невиталистов точку зрения Зигварта разделяет, напр., известный ботаник Клебс (1905 : 11).

[51] Ср. также § 81 : 317.

[52] Г. Геффдинг, История новейшей философии. Пер. с нем., СПб., 1900 : 90.

Все современное естествознание, не сознавая того, насквозь пропитано телеологией. Мы не говорим о дарвинизме, который представляет собою сплошную телеологию, только вывернутую наизнанку. Но это же справедливо и для физики. В самом деле, основной постулат, с которым естествоиспытатель подходит к пониманию явлений природы — это тот, что в природе вообще есть смысл, что ее можно осмыслить и понять, что *между законами мышления и познания, с одной стороны, и строем природы — с другой, есть некая предустановленная гармония.* Без этого безмолвного допущения невозможно никакое естествознание. Быть может, этот постулат неверен (подобно тому как, быть может, неверен постулат Евклида о параллельных линиях), но он *практически необходим.* Великий физик и мыслитель Гельмгольц в классическом исследовании «О сохранении силы» (1847) совершенно ясно говорит это:

«Здесь не место обсуждать, можно ли свести все перемены в природе к последним неизменным причинам, можно ли, следовательно, всецело понять природу, или же в ней имеются процессы, уклоняющиеся от закона необходимой причинности и, таким образом, относящиеся к области спонтанности, свободы. Во всяком случае наука, цель которой заключается в том, чтобы понять природу, должна исходить *из предположения понятности последней,* делать выводы и производить исследования сообразно этой предпосылке, пока неопровержимые факты не принудят науку признать границы своей компетенции».[53]

У многих философов, как то: Вундта, Цёллнера, А. Ланге, Фехнера, Авенариуса, Лапшина и др., мы встречаем ту же идею, выраженную в виде аксиомы понятности мира, или гипотезы понятности природы, или принципы свободы от противоречия, или принципа всепонятности, или, наконец, принципа исключения случая.

Итак, взгляд на мировой порядок как на механический результат игры случайностей, разработанный философами древности для мертвой природы, был ими же перенесен и на органический мир. Таким образом, от Эмпедокла, Эпикура и Лукреция через Дидро к Дарвину ведет прямой путь. Самый принцип борьбы за существование был совершенно ясен древним, и Аристотель, как нельзя лучше, формулировал его. Но, помимо этого агрегатного учения, существовало у греков и другое, органическое, видевшее в природе вообще и в организмах в частности проявление принципа конечных целей. Эта идея, подробно разработанная Аристотелем, а впоследствии, в средние века и вплоть до Бэкона,[54] пользовавшаяся всеобщим признанием, была вновь, и совершенно независимо, выдвинута Бэром.

И Дарвин, и Бэр, не зная трудов своих греческих предшественников, пришли к тем же выводам относительно происхождения приспособлений в мире организмов. Мы видим здесь пример осуществления своеобразной конвергенции в области идей, какая не раз повторялась в истории науки: вспомним хотя бы одновременное открытие исчисления бесконечно малых Ньютоном и Лейбницем или установление механической теории теплоты Р. Майером и Гельмгольцем. И нам остается лишь повторить замечательные слова Аристотеля, с которых мы начали: «не раз, не два, а бесчисленное множество раз у нас возникали одни и те же мнения».

[53] Цитата из кн.: И. И. Лапшина. Законы мышления и формы познания, СПб., 1906 : 201.

[54] Впрочем, и Бэкон не совсем был чужд телеологии. См.: Зигварт, 1907 : 11.

Глава III

НОВЕЙШИЕ ЭВОЛЮЦИОННЫЕ ТЕОРИИ

Критика теории отбора, или селекционизма, дается в последней главе, при изложении нашей собственной точки зрения. Предварительно мы вкратце сообщим некоторые современные взгляды на эволюцию.

Новейшие эволюционные теории, выросшие на почве дарвинизма, можно разделить на две группы. Одни, именно неоламаркизм и мутационная теория де Фриза, признают наличие наследуемых изменений, другие, гибридизм и симбиогенез, считают, что новые признаки в процессе трансформации не образуются, а что все разнообразие органического мира есть результат тех или иных комбинаций уже существующего. Следует еще отметить, что многие из неоламаркистов совершенно отрицают роль естественного отбора. Рассмотрим критически все вышеупомянутые теории.

1. Неоламаркизм

Несостоятельность дарвинизма прежде всего выясняется в палеонтологии, которая воочию развертывает перед нами историю органического мира. И вот, ранее других, американские палеонтологи (среди них на первом месте стоит выдающийся и разносторонний Коп (Cope)) пришли к мысли искать поправки к дарвинизму в учении Ламарка.

Ламарк (1744—1829) предполагал, что вследствие воздействий климата, образа жизни и упражнения и неупражнения органов виды изменяются. Под влиянием этих причин особи, первоначально принадлежавшие к одному виду, постепенно оказываются превратившимися в другой. При этом внешние влияния воздействуют не непосредственно на организацию животных, а вызывают изменения в их привычках и деятельности. «Новые потребности делают ту или иную часть организма необходимой и обусловливают вследствие прилагаемых усилий появление этой части; затем, вследствие постоянного употребления, часть эта мало-помалу укрепляется, развивается и, в конце концов, значительно увеличивается». Напротив, неупотребление ведет к обратным результатам, т. е. — к регрессу. «Если отсутствие употребления длилось в течение долгого времени, то данный орган может совершенно исчезнуть». Ламарк приводит такие примеры. «Птицы, которые принуждены отыскивать себе пищу в воде у берегов, должны погружать свои ноги в вязкий ил дна, а затем снова вытаскивать; они делают постоянные усилия, чтобы удлинить свои ноги. Вследствие продолжительной привычки постоянно вытягивать и удлинять свои ноги все особи данного вида становятся, в конце концов, такими длинноногими, что производят впечатление ходящих на ходулях». Постоянно стремясь, в поисках за пригодной пищей, вытягивать свою шею, птица постепенно делается длинношеей. Если животное для удовлетворения своих потребностей производит постоянные усилия удлинить свой язык, то этот орган приобретает значительную длину, напр., у муравьеда, у дятла. Напротив, органы не употребляющиеся, подвергаются дегенерации; таковы зачаточные глаза крота, слепыша, протея. Ламарк дает и объяснение вышеприведенным результатам употребления и неупотребления: «когда воля побуждает животное к какому-либо действию, то органы, которые должны производить это действие, побуждаются к тому тотчас же притоком тонкой жидкости (нервной жидкости), которая становится непосредственной причиной движений, требуемых данной деятельностью» (Ламарк, 1911). Новейшие авторы вместо «нервной жидкости» стали говорить о крови.

Вначале Дарвин придавал мало значения непосредственному воздействию внешней среды и влиянию упражнения и неупражнения органов, но с годами он делался все более и более ламаркистом. Так, в 1876 году, в письме к Морицу Вагнеру, великий натуралист писал: «по моему мнению, я сделал одну большую ошибку в том, что не признал достаточного влияния прямого воздействия окружающего, т. е. пищи, климата и пр., независимо от естественного отбора».

Вслед за Дарвином и неоламаркисты, каковы Спенсер, Негели, Коп, Варминг, Рейнке, Веттштейн и др., стали придавать значение употреблению и неупотреблению органов. Но при этом упускают из виду одно обстоятельство. Упражнение и неупражнение органов приводит к усовершенствованию нужных органов и устранению ненужных — стало быть, к явлениям целесообразным, т. е. поддерживающим жизнь особи и вида. А каждый целесообразный акт сам требует объяснения, за каковое нельзя принять предполагаемый усиленный приток крови к органу, чаще используемому, ибо совершенно непонятно, почему усиленное исполнение органом его функции должно повлечь за собою усиленный приток крови. Вообще, употребление какого-либо предмета или инструмента из неживой природы влечет за собою не совершенствование его, а трату и порчу. Всякий инструмент от употребления изнашивается: пила, топор, перо — тупятся; гранит от воздействия воды и воздуха распадается на дресву, а вовсе не делается плотнее и тверже, железо превращается в ржавчину и т. д. Лишь живое обычно усовершенствуется от употребления. Когда организм переходит в стадию старости и постепенно подготовляется к превращению в состояние неживой материи, употребление органов начинает изнашивать их: пример — зубы.

Неоламаркизм ничего не объясняет, если в основу его не положить принимаемый нами принцип *изначальной целесообразности всего живого*. «Живой» и «целесообразно отвечающий на раздражения» есть синонимы. Самые основные свойства живого, каковы раздражимость, сократимость, способность к усвоению, выделению, размножению, — все это акты по существу своему целесообразные. И наш постулат в скрытом виде заключен как в системе Ламарка, так и в учениях его новейших последователей.

Рассмотрение вопроса, *почему* живое отличается свойством реагировать целесообразно на раздражение и *как* такое свойство получило начало, выходит за пределы естествознания и относится уже к области философии природы.

Принцип изначальной целесообразности всего живого играет в биологии такую же роль, как и другие подобные принципы, которыми принуждены пользоваться и прочие науки. Так, все науки о духовной стороне человека молча принимают, что есть чужое «Я», устроенное аналогично моему собственному; в основе всего естествознания и философии лежит постулат понятности мира, о котором мы говорили выше (стр. 71).

Необходимо отметить, что *скрытое признание принципа изначальной целесообразности живого заключается в основе теории естественного отбора*. В самом деле, теория эта опирается на далее не объясняемые начала: 1) изменчивости, 2) наследственности и 3) борьбы за существование. Эти принципы принимаются как данные, как нечто очевидное и само собой понятное. Между тем все эти свойства целесообразны: если бы не было изменчивости, организм не мог бы приспособляться к меняющимся внешним условиям; если бы не было наследственности, невозможно было бы закрепление приобретенных признаков; наконец, борьба за существование предполагает наличность способности к самосохранению.

Таким образом, селекционизм должен признать с самого начала наличие у организма целесообразных свойств в виде наследственности, изменчивости и способности самосохранения. Но можно было бы сказать — все эти свойства возникли в результате борьбы за существование: те организмы, у которых названных свойств не было, не могли

существовать, выжили же лишь те, которые *случайно* оказались обладателями этих признаков.

Но это рассуждение заключает порочный круг, ибо борьбу за существование объясняет, исходя из названных трех принципов, а принципы, в свою очередь, выводит из борьбы за существование. Между тем, существо, которое не обладает свойствами изменчивости, наследственности и самосохранения, вообще не может быть названо организмом. А для того, чтобы получить название такового, оно должно обладать уже изменчивостью, наследственностью и способностью самосохранения, т. е. способностью реагировать целесообразно. Можно даже сказать, что принцип самосохранения включает в себя понятия изменчивости и наследственности, являясь, в сущности, синонимом принципа целесообразности: индивид осуществляет минимум изменчивости и максимум наследственности (т. е. устойчивости), необходимый для самосохранения.

Итак, ламаркизм, если он не хочет впасть в тавтологию, не дает решительно ничего для *объяснения* процесса эволюции. Он только констатирует факт наличия целесообразностей в организмах. Отсюда понятно, что привлечение принципов ламаркизма для поддержания учения Дарвина есть предприятие совершенно безнадежное. Если дарвинизму для защиты своих позиций приходится обращаться за помощью к ламаркизму, то, очевидно, дело дарвинизма проиграно.

2. Теория гетерогенеза (или мутационная)

Уже давно возникли теории, которые изображают эволюцию не как медленный процесс накопления незаметных изменений, а как явление скачкообразного превращения одних форм в другие. Подобного рода взгляд под именем теории гетерогенеза поддерживал известный зоолог Кёлликер (1864). Но впервые основательно, с указанием на многочисленные факты, развил эту теорию наш известный, безвременно скончавшийся ботаник С. Коржинский (1899).

Сущность *гетерогенеза,* говорит Коржинский, заключается в том, что из семян, полученных от нормальных экземпляров какого-либо вида, вырастает, среди сотен или даже тысяч нормальных сеянцев, один какой-нибудь экземпляр, резко отличный от всех прочих одним признаком или целой группой признаков. «Такой экземпляр представляет гетерогенную вариацию, а его отличительные признаки можно назвать гетерогенными» (1899 : 73). Потомство его наследует целиком или отчасти его свойства, давая начало гетерогенной форме.

Приведем один из примеров гетерогенеза. В 1590 году, в саду одного аптекаря в Гейдельберге, из семян нормального чистотела (Chelidonium majus) вырос экземпляр, отличающийся перистораздельными сегментами листьев. В настоящее время в Западной Европе этот новый вид (Ch. laciniatum) местами растет довольно обильно как сорная трава. С самого начала новая форма оказалась вполне постоянной при размножении семенами.

Данные Коржинского подтвердил опытным путем голландский ботаник де Фриз. В течение многих лет он культивировал у себя в ботаническом саду растение Oenothera lamarckiana. И вот ему удалось наблюдать внезапное образование из семян Oe. lamarckiana новых видов. Эти новые виды давали семена, из которых выходило потомство, совершенно повторявшее родителей. Таким образом, с самого начала эти виды оказались постоянными (Vries de, 1903).[1] Так, Oenothera gigas, возникшая в одном экземпляре, сразу же дала семена, из которых развивались растения, вполне похожие на материнское. «Одним скачком произойдя от материнской формы, вид сразу явился во всем своем совершенстве. Здесь не было какой-либо начальной формы, которую естественный отбор должен был бы еще очищать и улучшать, дабы создать жизнеспособную форму: это был такой же вид, как другие, равноправно выступивший на сцену рядом со старшими видами». Подобным же образом рисует себе де Фриз возникновение видов и в природе: виды возникают не постепенно, не вследствие медленного приспособления к окружающей среде, а путем скачка, *мутации,* «независимо от окружающего мира». «Виды это не какие-нибудь произвольные группы, между которыми человек здесь и там проводит границы ради лучшего их обозрения: это резко обозначенные, вполне самостоятельные существа, ограниченные во времени и пространстве». Не следует думать, чтобы новые виды всегда появлялись в одном экземпляре; они образовывались у де Фриза и не единичными особями (но никогда — в больших количествах). Та же новая форма может образоваться, если продолжает действовать вызвавшая ее причина.

Мы указали уже, что в образовании новой формы естественный отбор, согласно де Фризу, не принимает участия. Но раз новый вид получил начало, он вступает в борьбу за существование. Переживают не лучшие особи, а те *типы,* которые случайно оказались наиболее приспособленными к господствующим обстоятельствам.

Итак, по де Фризу, трансмутация в мире живых существ осуществляется толчками или скачками. Известный промежуток времени, скажем — в течение тысячелетий, все находится в покое, а затем созидательная сила пробуждается, и разом возникают новые виды. «Но творческая деятельность вовсе не считается с господствующими жизненными условиями: она творит лишь для того, чтобы образовать нечто новое; она увеличивает богатство форм, но предоставляет им самим справляться с обстоятельствами. Одной из этих форм счастье благоприятствует, другой — нет; судьба решает, что, в конце концов, выживет и, следовательно, будет избрано для продолжения родословного древа».

Эта теория позволяет значительно сократить время, потребное для развития организмов до современного их состояния. На основании исчислений, весьма проблематических, де Фриз приходит к рискованному заключению, что продолжительность времени между мутационными периодами равна в среднем около 4000 лет и что принимаемый Кельвином (1897) возраст земли в 24 миллиона лет, или 6000 мутаций, достаточен для выработки высших из современных растений.[2]

Такова теория де Фриза. Теперь, двадцать лет спустя после ее опубликования, факты, на которые опирался автор, получили совершенно иное освещение. С несомненностью выяснено, что Oenothera lamarckiana есть форма гибридного происхождения. В настоящее время удалось воспроизвести эту форму из ее компонентов: при скрещивании двух видов, Oe. biennis[3] и Oe. lamarckiana, получаются две константные формы, Oe. laeta и Oe. velutina; скрещивая теперь Oe. laeta с Oe. velutina, можно снова получить Oe. lamarckiana. Об истинной природе Oe. lamarckiana пока еще существуют споры. Одни, как Renner (1917) и Müller (1918), признают ее за особый, сложный продукт скрещивания. Напротив, Лотси (Lotsy, 1917a) высказывает предположение, что Oenothera lamarckiana есть нечто аналогичное так называемым прививочным гибридам. Как известно, при прививках подвой и привой хотя и растут совместно, но не

[1] По-русски популярное изложение, сделанное самим де Фризом, см. в кн.: «Теория развития», под ред. В. А. Фаусека. (Библ. самообразования. СПб., 1904, № 3).

[2] В настоящее время, на основании скорости разложения радиоактивных элементов (именно урана), возраст твердой земной коры вычисляют в полтора миллиарда лет.

[3] Этот вид (ослинник), занесенный из Сев. Америки, встречается и у нас в России.

меняют своих свойств, оставаясь при своих первоначальных признаках. Но в некоторых исключительных случаях при прививке получается как бы помесь, — нечто среднее между подвоем и привоем, *химеры*, как назвал эти странные существа Винклер, получивший подобные помеси между томатом и пасленом. При этом слияния клеток не происходит, но опять-таки в исключительных случаях (напр., у «Solanum darwinianum») наблюдалось как будто слияние клеток того и другого организма. Так вот Лотси полагает, что Oenothera lamarckiana есть «химера», у которой произошло — неизвестным пока способом — слияние ядер двух организмов, но не половым путем, а каким-то другим, подобным «прививке». Как бы то ни было, ясно, что Oe. lamarckiana есть организм совсем особенный, не чета прочим, и его «мутации» не могут служить для объяснения эволюции. Сам де Фриз не отрицает, что Oe. lamarckiana есть гетерозиготная форма, т. е. заключающая в себе зачатки разнородного происхождения.

Возможно, хотя пока не доказано, что такого же, гетерозиготного происхождения и те гетерогенные вариации, о которых говорит Коржинский.

Хотя таким образом фундамент теории Коржинского и де Фриза оказался заложенным на непрочном базисе, самые соображения этих авторов о гетерогенном или мутационном характере эволюции остаются в силе, как мы увидим далее.

Прибавим еще, что помимо мутаций типа энотеры, — весьма, как мы видели, своеобразных, — известны в настоящее время и другие типы мутаций, или появления у потомков новых наследственных признаков. К числу таковых относятся, например, мутации львиного зева (Antirrhinum), полученные Бауром, и мутации плодовой мухи Drosophila, изученные школой Моргана. Названные сейчас мутации, как и у энотеры, обнаруживаются у небольшого числа экземпляров, но в отличие от энотеры, при скрещивании с исходной формой, подчиняются правилам Менделя (показывая отличия в *одном* признаке).

3. Теория гибридизации или скрещивания

Еще Линней высказал предположение, что многие виды растений получили начало благодаря скрещиванию. В 1767 году, в 12-м издании Systema naturae, он писал: «В начале было создано столько различных растений, сколько имеется естественных отрядов. Путем смешения, при воспроизведении, из этих отрядов получилось столько растений, сколько теперь родов. Затем природа перемешала эти родовые формы посредством взаимного оплодотворения (per generationes ambigenas) и произвела из них ныне существующие виды». Из новейших авторов взгляд, что виды растений произошли путем скрещивания, защищал Кернер, автор известного сочинения «Жизнь растений» (1901—1902). Наконец, в последнее время в защиту этой теории выступил, во всеоружии всего современного учения о наследственности, известный голландский ботаник Лотси (Lotsy, 1914). Подобно тому, как новые химические соединения получаются из старых путем разложения старых соединений на элементы и нового комбинирования тех же элементов, так точно и новые органические виды образуются из старых в процессе скрещивания, когда старые комбинации *генов,* или носителей признаков, у той и другой особи расщепляются на свои составные элементы и из этих генов образуются новые комбинации. Поскольку эти новые комбинации оказываются гомозиготными (однородными), они дают начало постоянным видам.

Эта теория признает, что внешние воздействия не оказывают никакого наследственного влияния на форму; другими словами, по теории скрещивания выходит, что благоприобретенные индивидом особенности не передаются по наследству потомству. Далее, раз образовавшиеся виды

оказываются постоянными, константными. Никаких внезапных изменений, вроде мутаций, или гетерогенных вариаций, т. е. никакого образования новых генов, не происходит. То, что описывалось под именем мутаций, есть не что иное, как результат разложения гетерозиготных комбинаций. *Все гены, или носители признаков, какие мы встречаем у высших организмов, имелись уже у совокупности примитивных (первичных) организмов.*

Здесь мы видим до некоторой степени возвращение к первоначальному мнению Линнея (1738): species tot sunt, quot diversas formas ab initio produxit infinitum Ens: видов столько, сколько разных форм создало в начале бесконечное существо. Только вместо species, видов, Лотси говорит — генов, т. е. первичных носителей признаков. Но, вместе с тем, Лотси не отказывается и от Дарвина: из образовавшихся многочисленных новых гомозиготных комбинаций естественный отбор оставляет только наиболее приспособленные; все же прочие в процессе борьбы за существование гибнут.

Эта теория развивается Лотси с большим блеском и остроумием. Как ни заманчива она на первый взгляд, нет большого труда показать ее несостоятельность:

1. Скрещивание между видами, как правило, не происходит; а если происходит, то обычно дает бесплодное потомство; а если дает потомство плодовитое, то обычно это потомство не расщепляется по закону Менделя, а образует сразу формы, промежуточные между обоими родителями, и таким образом не производит того разнообразия форм, какое требуется теорией в качестве материала для деятельности естественного отбора.

Скрещивание дает результаты *в пределах* вида, когда скрещиванию подлежат «разновидности», аберрации, по-видимому, также элементарные виды и т. д. Этим путем получается масса новых комбинаций, но все они лежат *в пределах одного и того же вида*, и границы соседних видов оказываются этим путем незатронутыми.

2. Теория эта требует допущения, что естественный отбор выбирает одну наиболее приспособленную комбинацию. На самом деле, как мы увидим, этого нет: отбор охраняет *норму*, а все выходящее за пределы нормы, как в сторону улучшения, так и в сторону ухудшения, уничтожает.

4. Теория симбиогенеза

Как известно, наблюдения двух русских ученых, Фаминцына и Баранецкого (1867), послужили основанием для ныне общепринятого взгляда, что лишайники есть составные организмы, что в лишайнике сожительствуют гриб и зеленая водоросль (или синезеленая дробянка). Гриб заведует доставкой из почвы воды и минеральных веществ, на нем лежит забота о размножении; водоросль же («гонидии») усваивает, при помощи хлорофилла, углерод из углекислоты и строит органические соединения, необходимые и для гриба. Предполагают, что гриб и водоросль находятся в состоянии симбиоза, т. е. сожительства взаимно полезного. Не все держатся такого мнения: А. А. Еленкин,[4] например, полагает, что гриб и водоросль находятся в лишайнике в состоянии подвижного равновесия: они борются друг с другом, причем иногда побеждает гриб, иногда же водоросль. Как бы то ни было, А. С. Фаминцын не только признавал лишайник за симбиотический организм, но склонен был распространить теорию симбиоза на весь органический мир. По его взглядам,[5] сама клетка есть симбиотический комплекс нескольких организ-

[4] А. А. Еленкин. Закон подвижного равновесия в сожительствах и сообществах растений. Изв. Глав. ботан. сада, XX, 1921.

[5] А. С. Фаминцын. О роли симбиоза в эволюции организмов. Зап. Акад. Наук по физ.-мат. отд., XX, № 3, 1907.

мов; хлоропласты, несущие хлорофилловые зерна, он рассматривает как один из компонентов подобного сожительства; возможно, что подобными же самостоятельными единицами являются также ядро и центросома. Далее, Фаминцын обращает внимание на весьма любопытные наблюдения Бернара над сожительством орхидных с грибами. Гриб проникает в зародыш орхидеи (Neottia), развивается по мере ее роста, образуя в клетках орхидеи клубочки из своего мицелия. Ко времени созревания зародышей орхидеи гриб оказывается проникшим и в зародыши. Без гриба семя орхидеи, даже на вполне пригодной почве, не прорастает; если же одновременно поместить рядом кусочек грибного мицелия, то происходит заражение и семя начинает прорастать. (Фаминцын думал, что орхидеи вообще никогда без содействия гриба не прорастают. Но, по новейшим наблюдениям,[6] оказывается, что если доставить семени некоторых орхидей известный сахар, то прорастание происходит безо всякого участия гриба).

В самое последнее время теорию симбиогенеза подробно развил Б. Козо-Полянский (1921). Поддерживая взгляд, что вообще все организмы, как низшие, так и высшие, есть симбиотические системы из низших организмов, он поясняет свою мысль многочисленными примерами. Кроме лишайников, известны следующие факты. Описаны бактерии, внутри которых живут зеленые бактерии или хлоробактерии; получается организм, Chlorochromatium, который есть как бы бактериальный лишай. Когда Chlorochromatium образует споры, то на каждой споре оказывается хлоробактерия: таким образом, этот симбиоз наследствен. Синезеленая дробянка Nostoc живет в стебле и корне цветкового растения Gunnera, а также в надземных корнях саговых пальм, вызывая позеленение их. Есть примеры симбиоза растений и животных. Например, морской червь, турбеллярия Convoluta roscofiensis, обладает зеленой окраской благодаря присутствию одноклеточных зеленых жгутиковых водорослей, которые отдают свой крахмал червю, а от него, вероятно, получают азотистые вещества. Без пищи червь может на свету жить более месяца, в темноте же гибнет очень скоро. Такие же сожительства зеленых и желтых одноклеточных организмов с животными мы наблюдаем среди амеб, солнечников, радиолярий, инфузорий, у гидры, актиний, полипов, медуз, кораллов.

Козо-Полянский признает все растения с хлорофиллом за громадный пример симбиоза. Как известно, хлорофилл в клетке растений (кроме хлоробактерий и синезеленых дробянок) располагается не диффузно, а сконцентрирован в особых образованиях, пластидах. Пластиды не возникают из плазмы клетки, а размножаются друг от друга делением и заново никогда не образуются. Они имеются и в яйцеклетке, и в семенах, иногда даже в живчиках растений и передаются стало быть по наследству. Если пластиды почему-либо исчезают из клетки, она не в состоянии снова произвести их. Пластиды проявляют раздражимость, самостоятельно двигаются, иногда сливаются друг с другом. В отношении питания и дыхания они независимы от клетки. Пластиды предпочитают органический азот, прочая клетка — минеральный азот нитратов. Некоторые яды убивают клетку, но не убивают пластиды. Словом, пластиды, с одной стороны, и прочая клетка — с другой, живут каждая своей самостоятельной жизнью. Еще в 1880 г. Рейнке наблюдал, как на гнилой тыкве хлорофилловые зерна продолжали расти и размножаться. В. Н. Любименко помещал куски листьев пшеницы, гороха, табака в условия, когда могли продолжать жить только пластиды, прочая же клетка разрушалась; и вот, пластиды листьев табака в течение шести месяцев сохраняли свой внешний вид и цвет. Впрочем, говорит Любименко, в его распоряжении нет ни одного неопровержимого доказательства в пользу жизненного

[6] L. Knudson. The Botanical Gazette, 1922, January.

состояния *выделенных* пластид. Косвенные указания можно усмотреть в том сопротивлении, какое они оказывают воздействию гнилостных бактерий.[7] Тем не менее, общая совокупность всех исследований по морфологии и физиологии пластид привела Любименко к выводу, что «пластида является вполне самостоятельной морфологической единицей клетки»; нет никаких оснований думать, чтобы пластиды могли образовываться из протоплазмы клетки. Явления превращения пластид из одной формы в другую и их раздражимость скорее свидетельствуют в пользу того, что пластида есть некоторая самостоятельная биологическая единица, сожительствующая с бесцветной частью клетки. Пластида живет в клетке своей собственной жизнью.[8] Козо-Полянский без колебаний признает пластиды за особые организмы, подобные хлоробактериям и живущие в симбиозе с прочей клеткой. Он считает этот внутриклеточный симбиоз за главнейшее отличие растений от животных. Далее, тот же автор признает клеточное ядро за особый организм; у некоторых растений, например у орхидей, ядро может переползать из одной клетки в другую («в погоне» за микоризой). Симбиоз бактерий с бобовыми общеизвестен. Но, помимо того, теперь открыт симбиоз бактерий с саговниками. У весьма многих орхидей семена не прорастают, если они не заражены особым грибом; у других — без гриба не происходит цветения и обсеменения. Орхидея, как мы видели, есть продукт симбиоза растения с грибом; орхидея не может жить без гриба, гриб — без орхидеи.[9]

Из этих данных Козо-Полянский делает такие выводы. Единственным путем изменчивости растений является симбиоз. В результате сложения элементарных жизненных единиц в единицы все более и более сложного порядка возможно возникновение самых разнообразных наследственных комбинаций. Борьба за существование понуждает к образованию таких симбионтов, а «естественный отбор из всей массы создающихся сочетаний оставляет только жизнеспособные» (1921 : 19). Единственными элементарными организмами, не представляющими из себя сочетаний других организмов, являются синезеленые дробянки и бактерии.[10] «Растительный мир является результатом эволюции микробов путем образования консорциев и колоний, колоний из консорциев, консорциев из колоний, консорциев из консорциев».

Теория симбиогенеза изложена Козо-Полянским весьма увлекательно. Но в сущности она может столь же мало объяснить нам эволюцию, как и всякая другая теория, требующая признания принципа борьбы за существование. Раз отбор, как мы можем теперь утверждать, вовсе не отбирает «наиболее приспособленные формы», то и мутационная теория, и теория гибридизации, и теория симбиогенеза — все они отпадают! Раз не отбор определяет чему выжить и чему погибнуть, раз жизнь вида регулируется закономерностями, все вышеупомянутые построения не могут претендовать на значение теории *эволюции*. Эволюция идет поверх их.

Помимо того, симбиогенез есть лишь одно из видоизменений гибридизма. Обе эти теории предполагают, что организмы есть результат *комбинаций* — по Лотси, «первичных плазм», по Козо-Полянскому, «элементарных организмов». Обе они признают в сущности, что никакого новообразования наследственных факторов не было и что первичных, элементарных органических единиц столько, сколько их было «создано

[7] В. Любименко. К вопросу о физиологической самостоятельности пластид. Журн. Русс. Ботан. Общ., II, 1917.

[8] В. Любименко. О превращениях пигментов пластид в живой ткани растения. Зап. Акад. Наук по физ.-мат. отд., XXXIII, № 12, 1916 : 42, 44.

[9] Сравни, однако, сказанное на стр. 78.

[10] Эти два класса, объединяемые в тип Schizophyta, или дробянок, Козо-Полянский называет «микробами».

в начале», как принимал Линней. Обе эти теории рассматривают составной, «симбиотический» комплекс как агрегат, в котором разнородные составные части «механически» соединены друг с другом, — до некоторой степени как бы согласно с теорией Эмпедокла. Между тем факты, известные нам относительно элементов клетки — ядра, плазмы, центросомы, пластид и пр., — показывают, что все эти элементы, хотя, быть может, и являются самостоятельными, но вместе с тем оказываются на положении *органов* клетки, а сама клетка, хотя, может быть, тоже представляющая самостоятельный организм, вместе с тем есть составная часть целого организма, предназначенная служить общему делу. Словом, вместе с Кантом можно сказать: организм есть естественное целое (Naturganzes), в котором все цель и вместе с тем все средство («Критика способности суждения»).

Отметим, что взгляд на организм как на комплекс других организмов не нов. Еще в 1805 году Окен (Ueber die Zeugung), ссылаясь на то, что в мясном настое появляются инфузории, говорил: «если мясо целиком распадается на инфузорий, то можно сказать, что, обратно, все высшие животные образованы из инфузорий, которые являются их составными частями. Мы называем поэтому инфузорий первичными животными (Urthiere). Относительно их я утверждаю, что они при создании возникли столь же всеобщим и неизменным образом, как земля, воздух и вода. Они составляют основу (Urstoff) не только животных, но и растений».

5. Несколько замечаний по поводу теорий гибридизации и симбиогенеза

Как мы уже упоминали, обе теории — и гибридизации, и симбиогенеза — принимают, что все разнообразие органического мира есть результат тех или иных *комбинаций* некоторых первичных органических элементов (первичных плазм, элементарных организмов). Сами же эти элементы в процессе трансформизма никаким изменениям не подлежат и заново не образуются. Таким образом, процесс трансмутации организмов, как его рисуют обе эти теории, в сущности не подходит под наше определение эволюции (см. стр. 44), требующее образования *нового*. Как гибридизм, так и симбиогенез есть теории трансформизма, но не эволюции.

К названным теориям охотно примкнули бы те философы, которые вообще отрицают эволюцию. К числу таковых относится, например, Шопенгауер. Вместе с элеатами он признает, что в мире нет ни возникновения, ни уничтожения; во все времена существует одно и то же, беспрерывно меняющее свой вид, но в основе неизменное. Неизменная сущность вещей есть *идеи,* которые «существуют сегодня и во веки веков. Глупцы же думают, что сперва должно нечто сделаться и наступить».[11] «История — это калейдоскоп, который при каждом повороте дает новую конфигурацию, хотя, в сущности, перед глазами у нас всегда проходит одно и то же... Вот почему в каждый данный момент сполна находятся налицо все породы животных, от мухи и до слона. Они возобновлялись уже тысячи раз и при этом остались те же». Шопенгауер ссылается на сохраненные Плутархом стихи Эмпедокла: «Глупые и недальновидные, они воображают, будто может существовать что-нибудь такое, чего раньше не было, или будто может погибнуть то, что прежде существовало» (гл. 41). Следующее сравнение показывает, как германский метафизик представлял собе трансмутацию организмов:

«Как брызги и струи бушующего водопада сменяются с молниеносной быстротой, между тем как радуга, которая повисла на них, непоколебимая в своем покое, остается чужда этой беспрерывной смене, так

[11] Мир как воля и представление, II, 1844, гл. 88 (русск. пер. 1903).

и всякая *идея,* т. е. род[12] живущих существ, остается совершенно недоступна для беспрерывной смены его индивидов. А именно в *идее* или роде и лежат настоящие корни воли к жизни; именно, в ней она находит свое выражение, а потому воля действительно заинтересована только в сохранении идеи. Например, львы, которые рождаются и умирают, — это все равно что брызги и струи водопада; *leonitas* же, *идея* или форма льва, подобна непоколебимой радуге над ними. Вот почему Платон только *идеям,* т. е. species, родам[12], приписывал настоящее бытие, индивидам же — лишь беспрестанное возникновение и уничтожение» (Шопенгауер, 1903 : 497—498).

Эти метафизические рассуждения могут для натуралистов показаться странными, однако *идеям* Платона и Шопенгауера в точном смысле соответствуют *первичные плазмы* Лотси и *элементарные организмы* Козо-Полянского.

Подобно Шопенгауеру, и Гегель (1817) отрицает эволюцию организмов. По его взглядам, развитие свойственно только понятиям, но не органическому миру. Правда, природа есть система ступеней, но не следует думать, чтобы одна ступень возникала из другой. «Новая ступень имеет свою причину во внутренней идее, составляющей основу природы».[13] «Совершенно пустое дело представлять себе виды так, как будто они постепенно развивались во времени: разновременность не имеет ровно никакого интереса для мысли. Человек не выработался из животного, ни животное из растения: каждый организм сразу явился тем целым, которое он есть. Поэтому, если земля и была в таком состоянии, что не существовало ничего живого, то все же, как скоро молния жизни ударит в материю, тотчас возникает полный организм, как Минерва возникает во всеоружии из головы Юпитера».[14] Подобным образом Фихте (1806) писал: «Ничего не следует так остерегаться, как неразумных и тщетных попыток, ... имея в распоряжении достаточный ряд тысячелетий, вывести в конце концов родословную Лейбница или Канта от какого-нибудь орангутанга».

Хотя ни гетерогенез, ни гибридизм, ни симбиогенез не могут, по нашему мнению, служить к объяснению процесса эволюции, тем не менее, мы приветствуем все эти искания, так как в каждом из названных учений имеется здоровое зерно. Гетерогенез, как мы увидим далее, правильно принимает скачкообразное образование новых форм. Гибридизм и симбиогенез есть реакция против крайностей современного эволюционизма.

Мы не склонны ни присоединяться к взглядам Лотси или Козо-Полянского, в сущности отрицающих эволюцию, ни поддерживать современную эволюционную догму о монофилетическом родословном древе. По нашему взгляду, первичных форм было очень много, — десятки тысяч, если не более. Эволюция этих форм происходила параллельно, т. е. конвергентно и закономерно: близкие формы проходили через похожие ступени развития. Так, через стадию рыб прошли и разные группы высших рыб, и амфибии, и рептилии, и птицы, и млекопитающие. Каждому из названных классов дала начало своя группа рыб. В свою очередь, и эти рыбы-родоначальники получили начало полифилетически (т. е. из разных корней) от разных других предков. Эмблемой нашей эволюционной теории является не родословное древо, берущее начало из единого корня, а, скажем, ржаное поле, где из множества семян закономерно и конвергентно получается масса форм. Нашу теорию мы называем *номогенезом.* К рассмотрению ее теперь переходим.

[12] Естествоиспытатель сказал бы — вид, species (*Л. Б.*).
[13] H e g e l. Encyklopädie der philos. Wiss., 3. Aufl., 1845, § 249.
[14] Эта и следующая цитата из: И. И. Л а п ш и н. Законы мышления и формы познания. СПб., 1906 : 119, 118.

Глава IV

НОМОГЕНЕЗ, ИЛИ ЭВОЛЮЦИЯ НА ОСНОВЕ ЗАКОНОМЕРНОСТЕЙ

> Нет ничего существеннее попыток установить зооно́мию[1] и проследить те законы, которыми определена жизнь органического существа.
>
> Гёте, 1795.

> Органический мир есть создание некоторых внутренних сил; его формы возникают и развиваются закономерно и целесообразно, а не составляют случайных фигур, образующихся среди хаоса при всевозможных столкновениях его элементов.
>
> Н. Страхов, 1889.

Мы не имеем возможности ни вдаваться здесь в критику селекционного учения, ни подробно излагать наши взгляды. Здесь дается лишь краткое, общедоступное изложение основ номогенеза. За подробностями отсылаем к нашей работе «Номогенез, или эволюция на основе закономерностей», которая, я не теряю надежды, когда-нибудь закончится печатанием.

Дарвин предполагает, что единичное случайное уклонение в случае, если оно окажется полезным для его обладателя и наследственным, подхватывается естественным отбором. Такой благоприятствуемый индивид получает перевес в борьбе за существование и размножается, между тем как его сотоварищи гибнут.

Ниже мы покажем, что роль естественного отбора вовсе не такова и что процесс образования новых форм идет вовсе не вышеописанным путем. Тем самым будет доказана ошибочность селекционизма. Но, помимо того, мы приведем некоторые доводы в защиту *номогенеза,* т. е. учения, что новые признаки образуются закономерно.

1. Роль отбора

К своему взгляду на отбирающую (селективную) роль борьбы за существование Дарвин пришел не опытным путем, не посредством наблюдения и эксперимента, а — чисто спекулятивным, прежде всего под влиянием идей Мальтуса, о чем и упоминается в «Происхождении видов» (гл. III). Вот что говорит Мальтус в своем «Essay on population»:

«Причина, на которую я указываю, есть постоянная тенденция всех животных размножаться сверх количества пищи, приуготованной для них. Неоспоримая истина, что распространению животных и растений предел кладет лишь их скучивание и соперничество (interference) друг с другом из-за средств к существованию... Где предоставляется свобода, там сила размножения обнаруживается, а затем чрезмерные эффекты подавляются недостатком пространства и пищи».

Над действием естественного отбора пока произведено немного наблюдений. Но все известное по этому вопросу говорит за то, что естественный отбор, вопреки мнению Дарвина, вовсе не отбирает счастливые уклонения, обрекая на гибель остальные, а напротив — *сохраняет норму.* Он является деятелем не прогрессивным, а консервативным. Естественный отбор отсекает все уклонения от нормы как в сторону плюса, так и минуса, как счастливые, так и несчастные, закрепляя средний, нормальный образец (standart). Вот некоторые примеры.

Произведенные в Америке тщательные наблюдения над воробьями, погибшими во время одной бури, показали, что, по сравнению с типичными воробьями данной местности, погибли как раз особи с очень длинными или очень короткими крыльями, такими же хвостами, клювами и т. д., выжили же особи с нормальной, средней длиной (Bumpus, 1899). То же оказалось справедливым для куколок одной бабочки-шелкопряда (Crampton, 1904) и для семян фасоли (Harris, 1913): прорастают, как правило, семена среднего веса, самые же крупные, а равно самые мелкие, обычно гибнут. Castle производил долголетние опыты над искусственным отбором и скрещиванием пегих крыс, стараясь получить желательные ему типы окраски. Оказалось, что *отбор уменьшает изменчивость,* следовательно, поддерживает среднее, нормальное состояние вида, ибо если изменчивость становится меньше, то уменьшаются вместе с тем и шансы не только вредных, но и полезных вариаций. Наконец, отметим наблюдения К. Пирсона (известного сторонника селекционизма) над плодовитостью головок мака. Оказалось, что наибольшим количеством семян обладают нормальные головки, уклоняющиеся же от нормы менее плодовиты. Пирсон вынужден признать, что «всякая раса есть в гораздо большей степени продукт своих *нормальных членов*, чем этого можно было бы ожидать, исходя из относительной численности ее отдельных представителей». Наблюдения над плодовитостью мака с еще большей очевидностью подчеркивают консервативный характер отбора: если бы уклоняющиеся особи и оказались сами по себе более устойчивыми в борьбе за существование, то они были бы подавлены численным превосходством потомства нормальных экземпляров. Итак, отбор не только не выбирает крайние уклонения, как полагал Дарвин, но, наоборот, отсекает их, поддерживая вид на известной, раз приобретенной высоте.

Как же в таком случае идет эволюция? Очевидно, для того, чтобы произошли изменения, имеющие эволюционное значение, *необходимо изменить норму.* О том, как изменяется норма, мы и говорим в следующем отделе. Но предварительно нужно указать на одно возможное возражение. А как же быть с искусственным отбором, или подбором, который в области разведения животных дает такие блестящие результаты в смысле усовершенствования пород? На это мы ответим, что отбор естественный и искусственный есть две вещи совершенно различные, не имеющие в сущности ничего общего между собой. В природе нет фактора, который заставлял бы скрещиваться именно особей, обладающих специальными, уклоняющимися признаками. Кроме того, искусственный отбор не в силах создать чего-либо такого, чего раньше не было бы в природе: он работает над готовым материалом, не производя в сущности ничего нового. В подробности мы, к сожалению, не можем вдаваться.

Сошлемся лишь на два примера. Американский зоолог Дженнингс занимался подбором у инфузории Paramaecium. Разводя парамецию в акварии, можно убедиться, что в *потомстве одной особи* наблюдаются особи самой различной длины, ширины и формы. Так, длина может варьировать от 120 до 220 микронов; если теперь взять самую длинную особь, скажем в 220 микронов, и исследовать ее потомство, то теоретически можно было бы ожидать, что потомки окажутся в среднем такой же длины, как и материнская форма, т. е. около 220. На самом деле в потомстве длинных парамеций наблюдается точно такой же процент длинных и коротких, как и у исходной: подбор нисколько не изменил *нормы.* То же самое получится, если разводить самых коротких: в потомстве их будут как короткие, так и длинные, и именно в том же процентном отношении, что и у исходной формы. Иоганнсен исследовал потомство большого количества чистых линий бобов, т. е. бобов, происшедших от одной какой-либо особи, размноженной путем самоопыления. Оказывается, что потомство такого боба сильно варьирует в весе: наиболее часто встречаются бобы весом от 0.55 до 0.75 граммов, пределы же вариаций колеблются от 0.36 до 0.90 граммов. Возьмем ли мы из этой серии самый тяжелый боб или самый легкий, все равно — в потомстве окажутся бобы с пределами вариации от 0.36 до 0.90 граммов и с преобладающим весом

[1] По контексту лучше было бы сказать — биономию.

в 0.55—0.75 граммов: кривая вариации оказывается и здесь не смещенной. Иоганнсен в течение свыше 10 лет высеивал самые крупные из бобов одной чистой линии и в результате нисколько не повысил среднего веса урожая этих бобов. *Подбор не в состоянии сместить норму.*

Но можно было бы возразить, ведь животноводам и растениеводам удается же усовершенствовать породы культурных животных и растений: получены необычайно молочные коровы, яблони с крупными плодами и т. п. Однако это возможно только потому, что исходный материал не был чистой линией: подбор не создает нового, а выделяет из имеющегося уже налицо смешанного материала нужные для культуры формы, а затем уже разводит их в чистом виде. Кроме того, путем скрещивания удавалось получать комбинации, оказывавшиеся более совершенными, и эти комбинации закреплялись путем подбора.

2. Способ образования новых форм

Но, скажут нам, неужели можно отрицать положение, что естественный отбор будет благоприятствовать той особи, у которой случайно окажется полезный признак? А если он ей будет благоприятствовать, то других должен уничтожить.

На это мы ответим следующее. *Таких единичных счастливых наследственных уклонений в природе вовсе не бывает,* или, точнее, они, если и бывают, то столь редко, что практически вероятность их возникновения равна нулю. Случайное счастливое наследственное уклонение у одной особи может приключиться в истории земли один раз, и для эволюции органического мира подобный случай не будет иметь никакого значения.

Новообразования в органических формах происходят вовсе не случайно, а *закономерно*. Они сразу захватывают громадные массы особей. Приведем доказательства.

Почти на каждом широко распространенном виде растений и животных можно наблюдать такое явление. В каждой области, отличающейся своей географической обстановкой, или, как говорят, в каждом географическом ландшафте такой вид образует свою географическую форму, или *подвид* (subspecies), в общей массе отличающийся от материнского вида, но вместе с тем связанный с ним переходами. Так, европейская ель (Picea excelsa) образует на севере России и в Сибири подвид Picea excelsa obovata. Конечно, образование этого подвида произошло не так, чтобы сначала где-то получился один экземпляр его, а затем он завоевал бы всю Сибирь. Нет! Под воздействием сибирского ландшафта все ели в Сибири превратились в форму obovata. Всем известная рыбка пескарь (Gobio gobio) широко распространена в Европе и в Сибири. На юге пескарь начинает варьировать в определенном направлении, давая начало подвиду, который называют «чешуегорлым» (lepidolaemus), а также — близким формам. Совершенно невозможно себе представить, чтобы эта вариация получила начало где-нибудь в одном месте, а потом распространилась на северную Италию, Кавказ, Туркестан. Уже одни современные гидрографические условия препятствуют такому предположению.

Подобных взглядов, кроме меня, держатся и некоторые из наших ботаников. Так, В. Л. Комаров (1901) говорит, что для происхождения нового подвида «необходимо, чтобы характерные его свойства появились сразу у целого ряда неделимых, вернее, даже у всех неделимых, населяющих данную географическую область». По мнению другого авторитетного ботаника, И. К. Пачоского (1910), возникновение нового подвида как акт, совершающийся под влиянием общих причин, происходит на значительной, иногда на всей площади, занятой расщепляющимся материнским подвидом.

Если бы вариация не захватывала сразу громадной массы особей, то сплошь и рядом она оказывалась бы, с точки зрения отбора, не имеющей

никакого значения. Так, пчелам выгодно иметь длинный хоботок, ибо в этом случае они могут высасывать мед из цветов клевера. Но видоизменение в сторону увеличения длины хоботка должно касаться множества особей, ибо индивидуальная изменчивость не в состоянии повести ни к какому прогрессу. Поясним примером. Хохлов (1916) измерил длину хоботка у 1800 русских пчел, принадлежащих к шести породам. По убывающей длине хоботка эти породы располагаются так: абхазская (в среднем 6.73 миллиметра), карсская, краинская, украинская, итальянская, орловская (6.28 мм). Пределы вариаций у абхазской пчелы 7.15 и 6.33 мм. Пчелы с хоботком в 7.15 мм имеют, конечно, преимущество в жизненной борьбе, но *оно совершенно компенсируется для жизни улья тем, что есть и невыгодные комбинации в обратную сторону,* причем из 300 исследованных абхазских пчел наибольшая длина хоботка встречена у *двух,* а наименьшая (т. е. самая невыгодная)... тоже у *двух*. Таким образом, работая с индивидуальной изменчивостью, отбор не может дать ничего нового. Выгода для породы получится лишь в том случае, если удлинение хоботка захватит большую массу особей, больше половины. Но это будет уже вариация *в определенном направлении,* где не место случайности.

Подобное массовое изменение длины хоботка мы как раз и наблюдаем, если из средней России перенесемся на Кавказ, в Абхазию. Здесь по сравнению с Орловской губернией условия почему-то более благоприятны для удлинения хоботка у пчелы, и это явление проявляется в массовых размерах: у абхазской пчелы преобладающая длина хоботка 6.60—6.90 мм, тогда как у орловской 6.16—6.38 мм. На красном клевере могут работать пчелы с длиной хоботка не менее 6.70 мм, и вот у абхазской породы таких пчел 61%, а у орловской всего 1.3%.

Пример с пчелами основан лишь на наблюдении, но не на опыте. В настоящее время мы имеем и экспериментальные данные, показывающие воочию, как географический ландшафт изменяет норму. Мы имеем в виду удивительные, но пока еще неспециалистам мало известные наблюдения Боаса (Boas, 1911) над изменениями, какие претерпевают потомки переселенцев в Америку. Были исследованы *родившиеся в Америке* евреи, 4105 мужчин и 1888 женщин, и сицилийцы, 1767 мужчин и 1746 женщин. Восточноевропейские евреи, дети коих подверглись изучению в Америке, имеют череп округлый, брахицефалический, с головным указателем в среднем равным 83; [2] потомки их в Америке сделались более длинноголовы: у них средний головной указатель 81. Напротив, сицилийцы у себя на родине длинноголовы, их головной указатель 78; в Америке же их потомки делаются круглоголовыми, приобретая указатель 80. Отметим, между прочим, что родившееся в Европе поколение переселенцев, сколько бы оно ни прожило в Америке, не обнаруживает никаких телесных изменений: еврейские дети, переселившиеся в Америку даже в возрасте одного года от роду, не показывают никаких различий в головном указателе по сравнению с еврейскими детьми такого же возраста, живущими в Восточной Европе: головной указатель у них около 83. Родившиеся же в Америке все показывают изменение.

В этом примере мы видим массовое изменение всего наличного состава в определенном направлении, именно у евреев — в сторону большей длинноголовости, а не случайное варьирование отдельных особей. Здесь совершается процесс закономерный.

Дарвин тоже принимал, что каждое из тех случайных изменений, с какими он имел дело, «подчиняется закону», но он упустил из виду, что от единичных случайностей никакого закономерного результата получиться не может, что отдельные случайности, как мы видели на примере пчел, имеют тенденцию компенсировать друг друга, что даже бесконечное

[2] Головной указатель дает процентное отношение ширины черепа к его длине.

количество случайностей дает в среднем некий средний уровень, некую норму, для *изменения* коей нужна закономерно (т. е. в определенном направлении) действующая причина, как в примере с переселенцами в Америку.

Из предыдущего ясно, почему гетерогенные вариации Коржинского или мутации де Фриза не могут служить основой видообразования: они появляются в одном экземпляре или в очень небольшом количестве особей. Между тем эволюция покоится на изменении *нормы* вида, т. е. на массовом преобразовании.

Мы только что говорили о массовом преобразовании форм в пространстве. Но подобным же образом происходит видоизменение форм *во времени*, именно при переходе из одного геологического горизонта в другой. При этом, изменению подвергаются не отдельные особи, а весь или почти весь наличный состав. Недавно (1920) подробно исследованы изменения, какие претерпевали формы моллюска Planorbis multiformis при переходе из одного горизонта верхнетретичных отложений в другой. Л. Плате, известный сторонник селекционизма, вынужден признать (Plate, 1920), что мы имеем здесь дело с «редким примером» эволюции в определенном направлении, безо всякого участия естественного отбора; в последовательных превращениях принимали участие все особи сплошь: ничто не говорит, по мнению Плате, в пользу того, чтобы слабые различия в величине или скульптуре раковины имели какое-либо селективное значение.

Но то, что Плате кажется исключением, на самом деле есть правило: весь процесс эволюции совершается по типу Planorbis multiformis, как в этом нас убеждает вся палеонтология. Норма видоизменяется, а те особи, которые не последовали за нормой, отсекаются естественным отбором.

Процесс геологического преобразования форм идет в силу внутренних, или *автономических*, причин в отличие от вышеописанного географического преобразования, совершающегося под воздействием внешних факторов. Преобразование одних форм в другие происходит периодически, как бы скачками: известный промежуток времени вид находится в состоянии покоя, а затем вдруг наступает процесс образования нового. На этом явлении и основывается разделение геологической истории на века, эпохи, периоды, эры и пр.

Прибавим еще, что для осуществления приспособления нужна обычно не одна счастливая вариация, а целая комбинация таковых. Например, если животному, быстро бегающему, например антилопе, необходимо иметь длинные ноги, то, во-первых, одинаковые вариации должны сразу получиться на всех четырех ногах; во-вторых, *одновременно* с костями и *в том же направлении* должны удлиниться мышцы, сосуды, нервы, перестроиться все ткани. И притом все эти вариации должны быть *наследственными*. Верить, что такое совпадение случайностей может осуществиться, это значит верить в чудеса. Такое чудо во всей истории земли может случиться один раз, а между тем, если прав дарвинизм, вся эволюция должна была бы быть таким перманентным чудом.

Среди сторонников селекционизма нередко можно встретить такое мнение: все органы варьируют: они бывают то длиннее, то короче, то уже, то шире, словом — так, как мы выше описали для инфузории-парамеции. Некоторые из этих вариаций будут полезны, другие вредны.

Так вот, думают, что эти полезные вариации будут закрепляться отбором. Но при этом совершенно упускают из виду то обстоятельство, что все эти вариации *ненаследственны*. Думать же, что наследственных вариаций (или мутаций типа львиного зева, Antirrhinum, или плодовой мухи, Drosophila) есть бесконечное множество, нет решительно никаких оснований.

Вот в этом заключается коренная ошибка вышеупомянутых сторонников селекционизма.

Итак, мы установили два факта, тесно связанные друг с другом. Во-первых, естественный отбор вовсе не благоприятствует отдельным счастливым уклонениям, а сохраняет норму. Во-вторых, процесс видообразования идет путем массовой трансмутации. Этих двух фактов совершенно достаточно, чтобы опровергнуть селекционизм, т. е. учение об отборе случайно-полезных вариаций, и показать, что эволюция есть *номогенез*, или образование новых форм на основе закономерностей. В самом деле, у Дарвина, в «Происхождении видов» (глава XI), мы читаем: «наша теория не предполагает определенных законов развития, требующих, чтобы все обитатели... изменялись вдруг, или одновременно, или в одинаковой степени».

В дальнейшем мы постараемся проследить, каков характер той закономерности, о которой мы только что говорили.

3. Предварение признаков

Как известно, при развитии особи наблюдается как бы повторение тех стадий, через которые предположительно прошла эволюция данной группы. Так, у зародышей млекопитающих появляется хорда, жаберные дуги и некоторые другие признаки, которые есть у рыб. Здесь мы видим осуществление так называемого биогенетического закона, известного еще с XVIII столетия, но отчетливо формулированного Геккелем в таком виде: онтогения повторяет филогению.

Однако закон этот выражает собою только некоторую частицу действительности, которая на самом деле много сложней.

Будем ли мы прослеживать эволюцию какой-либо группы, или же развитие какого-либо индивида, мы убедимся, что развитие признаков идет разным темпом: одни признаки *повторяют* собою то, что уже известно в других группах, стоящих на той же ступени организации или ниже, напротив, другие признаки *предваряют* то состояние, какое наблюдается у более высоко организованных групп или еще осуществится со временем в более молодых геологических отложениях.

Приведем примеры подобного предварения признаков. Из числа голосемянных растений хвойниковые (Gnetales), куда между прочим относится эфедра, или кузмичева трава, представляют высшую группу. У всех представителей хвойниковых мы наблюдаем ряд признаков, которые свойственны покрытосемянным, т. е. более высоко организованным растениям. Между тем, покрытосемянные вовсе не произошли от хвойниковых. Почти все голосемянные, а также низшие покрытосемянные обладают раздельнополыми цветами; двуполость у покрытосемянных есть признак более высокой организации. И вот мы видим, что у своеобразной южноафриканской вельвичии, относящейся к хвойниковым, в мужских цветках наряду с шестью тычинками появляется зачаточная семяпочка. Эта семяпочка бесплодна, но тем не менее снабжена рыльцем; физиологически она не функционирует, морфологически же цветки этого своеобразного растения двуполые. Какое значение имеет этот зачаток пестика, не приносящий никакой пользы растению? Будь это наследие предков, дело было бы понятно. Но здесь пред нами «рудимент» органа, который начнет функционировать лишь в двуполом цветке покрытосемянных. Мужской цветок вельвичии есть великолепный пример предварения признаков, т. е. предвосхищения примитивными организмами того, что будет со временем у более высоко организованных. Другая группа вымерших голосемянных, бенеттиты, сходные по внешнему виду с саговниками, тоже обнаруживают в строении цветка, — заметим, двуполого, — сходство с покрытосемянными. Между тем, бенеттиты есть слепая ветвь развития, а не родоначальник покрытосемянных.

А. П. Павлов (1901) в своей работе о нижнемеловых аммонитах обратил внимание на следующее: молодые особи некоторых аммонитов обла-

дают признаками, которые в зрелом возрасте у них исчезают; эти же самые признаки со временем обнаруживаются у более высоко организованных форм, у видов, появляющихся в более новых отложениях. Так, молодой Kepplerites очень похож на некоторых взрослых аммонитов из рода Cosmoceras. Можно было бы думать, что Kepplerites проходит стадию развития Cosmoceras. Но этого не может быть, ибо Kepplerites *старше*, чем те Cosmoceras, о которых идет речь. Таким образом, молодой Kepplerites как бы предвещает формы будущих аммонитов.

Явление предварения признаков широко распространено как в животном, так и в растительном царстве, но обычно втискивалось в прокрустово ложе общепринятых теорий. Вот пример. Взрослые асцидии представляют собою животных, которых в системе следовало бы поставить ниже моллюсков. Но у личинок их А. О. Ковалевским обнаружен ряд признаков, которые типичны для позвоночных: хорда, спинная нервная система, слуховой пузырек, глазоподобный орган, жаберные щели. Почти все это у взрослой асцидии исчезает. Обычно наличие у асцидии признаков позвоночных толкуют как результат дегенерации асцидий, предполагая, что их предками были позвоночные. Но это, по многим соображениям, есть гипотеза невероятная. На самом деле асцидии, особенно же их личинки, путем предварения признаков развили некоторые характерные черты строения позвоночных.

Но чему же нас учит явление предварения признаков?

Оно приводит нас к чрезвычайно важному для теории эволюции заключению, что

1) *индивидуальное развитие может не только повторять филогению, но и предварять ее,*

2) *филогения какой-либо группы может опережать свой век, осуществляя формы, которые в норме свойственны более высоко стоящим в системе организмам.*

Было бы неправильно в «повторении» или «предварении» филогении видеть какое-либо мистическое начало. Нет, указанные явления есть лишь выражения того, что развитие организмов идет по законам, на основе номогенеза. В свете этих фактов находит себе легкое объяснение явление наследственности: не какая-то таинственная генеалогическая связь заставляет потомков повторять признаки предков, а лишь тот факт, что и у тех, и у других формообразование идет закономерно: так как химический состав белков у близких форм весьма сходен, то нет ничего удивительного в том, что потомки осуществляют формы, сходные с формами предков.

Предварение же признаков говорит о том, что в данном случае развитие *предопределено*, что здесь трансформизм есть в буквальном смысле слова «эволюция», т. е. развертывание уже существующих задатков. Оговоримся сейчас же. Эволюция не сплошь есть развертывание; она слагается из трех процессов: 1) повторения уже существующих форм, 2) образования новых, 3) предварения будущих. Насколько я могу судить в настоящее время, образование новых признаков совершается главным образом в процессе географического обособления организмов (приспособления их к среде). Во всяком случае явлению предварения признаков принадлежит в эволюции весьма заметная роль, и мы можем утверждать, что эволюция в значительной степени основана на развертывании уже имеющихся налицо задатков. Некоторые авторы, например Lotsy, Hagedoorn, Bateson, Козо-Полянский и другие, вообще, как мы видели, приходят к выводу, что никакого новообразования признаков нет. Но этот взгляд отражает только одну сторону процесса трансмутации.

Как бы то ни было, формулированный нами выше новый «биогенетический» закон *(онтогения может и повторять, и предварять свою филогению; филогения может и повторять, и предварять чужую филогению)* имеет кардинальное значение в вопросе о роли естественного отбора. Очевидно, все те признаки, относительно которых можно говорить о «повторении» и «предварении», все они развиваются закономерно и не подчинены действию естественного отбора. А это самые важные, самые существенные для жизни признаки. Остаются еще новообразования. Но о них мы уже говорили выше: роль естественного отбора в отношении их сводится к сохранению нормы (как и вообще естественный отбор охраняет норму всех признаков).

Итак, только что упомянутый новый закон приводит нас к следующим заключениям:

1) есть категория признаков, и притом из наиболее существенных для жизни особи, которые во всяком случае образуются вне всякого участия естественного отбора;

2) образование этих признаков идет в определенном направлении, т. е. закономерно; роль случая здесь также, в среднем результате, исключается, как и в физических законах, господствующих над мертвой природой.

По поводу последнего утверждения нам могли бы возразить, что физические законы на самом деле есть средний статистический результат случайностей; в результате таких-то случайностей, постулируемых Дарвином, и получается та поразительная закономерность органического мира, объяснения которой мы ищем. Но это возражение основано на большом недоразумении, которое необходимо рассеять. В физике только потому случайные события дают вполне закономерный результат, что *самих-то случайностей бесконечно большое число.* Так, несмотря на то что молекулы газов воздуха движутся с самой разнообразной быстротой и по самым разнообразным направлениям, тем не менее температура воздуха, ceteris paribus,[3] остается постоянной. Но это зависит исключительно от массы молекул и множества столкновений между ними: в одном кубическом сантиметре воздуха в течение одной секунды происходит такое число случайных столкновений между молекулами, что для его написания нужно 28-значное число. Вот если бы у организма было бесконечное количество *наследственных* вариаций, то могла бы идти речь о том, в состоянии ли отбор выбрать из них случайно полезную вариацию или нет. Но бесконечного количества наследственных вариаций у организма нет: каждый признак, понятно, в известных пределах, как и все предметы на земле, варьирует, но эти индивидуальные вариации, или *флюктуации*, как их называют, подчиняющиеся в своей частоте закону Кетле, не имеют наследственного значения, как мы уже выяснили на примерах инфузории Paramaecium и бобов.

Предполагать, чтобы *наследственных вариаций* было бесконечное множество, немыслимо. К числу наследственных вариаций относятся, например, мутации де Фриза. Если и признавать эти мутации за нечто, имеющее эволюционное значение, то во всяком случае нужно признать, что их образуется ничтожное число.

Правильно было замечено (Гейнке), что флюктуационная изменчивость это «не процесс, а состояние»: флюктуации были и будут, даже если бы никакой эволюции не существовало.

Изменение же нормы достигается путем наследственных изменений, каковые наступают в ограниченном количестве.

Наконец, 3) явление предварения признаков учит нас, что процесс эволюции покоится на основе *внутренних* причин, ибо интересующие нас признаки у низкоорганизованных форм появляются при совсем иных внешних условиях, чем при каких они снова обнаруживаются у высокоорганизованных. Так, у аммонита Cosmoceras появляются те же признаки, что у Kepplerites, при совсем другой обстановке. Равным образом и процесс индивидуального развития, или онтогения, протекает, как

[3] При прочих равных условиях.

само собой разумеется, в силу внутренних причин; эволюция у растений и у животных идет именно в том направлении, чтобы по возможности уберечь, хотя бы на первое время, развивающийся организм от переменных воздействий внешнего мира. Так получается семя у высших растений, развивающееся в теле материнского организма, или плод у плацентарных млекопитающих, проходящий свое развитие в теле матери.

4. Определенное направление в эволюции

Согласно Дарвину, из бесчисленного количества случайных вариаций отбор выбирает одну, случайно оказавшуюся наиболее приспособленной. Между тем сравнительная анатомия и палеонтология с очевидностью показывают нам, что бесконечного числа вариаций нет, что признаки образуются в нужном месте и в нужном числе, что есть определенное направление в ходе эволюционного процесса. Насколько мало развитие подчинено случайностям, можно видеть хотя бы по широко распространенному явлению *конвергенции:* в группах, иногда очень далеко стоящих одна от другой, появляются сходные признаки. Прежде толковали конвергенцию как результат приспособления к определенной обстановке, приписывая этому явлению второстепенное значение. Но легко убедиться, что это далеко не так. Вот некоторые примеры.

Двоякодышащие рыбы и амфибии показывают в своей организации ряд удивительных сходств, настолько бросающихся в глаза, что ранее были склонны производить амфибий из двоякодышащих. Но в настоящее время об этом не может быть и речи: двоякодышащие есть слепая ветвь рыб, остановившаяся в своем развитии и ныне вымирающая (известно всего три рода этих рыб: по одному в Ю. Америке, Африке и Австралии). И вот мы видим, что у двоякодышащих развивается целый комплекс органов, характерных для наземных позвоночных — в частности для амфибий. Именно, наряду с жабрами у них имеются и легкие; намечается разделение предсердия на две половины, правую и левую, в связи с чем и вся кровеносная система начинает перестраиваться по типу легочного дыхания, а носовые отверстия открываются в полость рта. Элементы верхней челюсти срастаются с черепом, как у наземных позвоночных. Полушария большого мозга сильно развиты; в переднем мозгу появляется аммонов рог — признак, характерный для высших позвоночных, которого ни у кого из прочих рыб нет, а из амфибий только у некоторых, и т. д. Словом, конвергенция затрагивает все жизненные, основные системы органов: скелетную, кровеносную, нервную, мочеполовую. Не приходится серьезно говорить о том, чтобы у двоякодышащих и у предков амфибий могли *случайно* появиться такие признаки, которые в результате дали возможность перейти от жаберного дыхания к легочному: для этого нужна *одновременная* перестройка не одной системы, а целого комплекса органов: необходимы изменения в сердце, сосудах, носовой полости, органах дыхания, нервах, мышцах и т. д. Чтобы все это могло скомбинироваться в одно гармоническое целое путем случайных наследственных *одновременных* вариаций признаков, да еще в двух разных группах животных, такому чуду не должен верить ни один естествоиспытатель. Единственно возможное объяснение — это развитие в определенном направлении, т. е. закономерное, у тех и у других. Ископаемые рептилии, динозавры, обнаруживают сходство с птицами в устройстве таза, нижней конечности, пояса передней конечности, позвоночника, черепа и т. д.; у многих кости пневматичны, как у птиц, хотя ни один из этих ящеров не летал. В полости,очевидно, проникали, как у птиц, воздушные мешки легких; в связи с этим можно предполагать, что динозавры имели, подобно птицам, четырехкамерное сердце и были теплокровными. При всем этом выводить птиц из динозавров невозможно, и Фюрбрингер, один из величайших знатоков анатомии птиц и рептилий, считает эти

сходства за результат конвергенции. Удивительны также сходства между птицами и летающими ящерами, птерозаврами, относительно коих ныне все согласны, что они не дали начала птицам. Сходства в скелете можно было бы толковать как приспособление к летанию, но чем объяснить замечательные птичьи черты в строении мозга у птерозавра Scaphognathus? То же можно наблюдать и среди растений. Двудольные не произошли от однодольных, а между тем некоторые двудольные (например, кувшинковые, Nymphaeaceae) показывают замечательные черты сходства с однодольными. Подобными примерами полна вся сравнительная анатомия растений и животных.

Сказанное влечет за собою весьма важные следствия. Сходства, наблюдаемые в двух группах организмов, сплошь и рядом оказываются следствием не кровного родства этих групп, а результатом независимого развития в одном и том же направлении. Таким образом, во всех приведенных примерах сходства есть нечто благоприобретенное, вторичное, различия же — нечто основное, изначальное. Мы таким образом приходим к выводу, который является антиподом Дарвинова закона дивергенции или расхождения признаков. Дивергенция, конечно, существует, хотя и в ограниченном размере, но над нею царит закон конвергенции или иначе — развития на основе закономерностей.

Предыдущее делает нам понятным явление наследственности. Сходство детей с родителями есть одно из проявлений номогенеза. Тому же обстоятельству обязано «повторение» филогении онтогенией.

До сих пор мы имели дело с фактами, заимствованными из сравнительной анатомии. Но и данные истории развития вполне подтверждают изложенные выше соображения. Если проследить палеонтологически развитие любой системы органов — зубов, черепа, позвоночника, конечностей и т. д. — то мы увидим, что эволюция идет закономерно, вне участия случайностей. Лучше всего это выясняется на примере зубов. По исследованию Осборна (Osborn, 1902, 1907), в разных отрядах млекопитающих, в процессе трансмутации зубов, осуществляется лишь то, что уже ранее имелось в потенциальном состоянии: новые бугорки появляются в строго определенных местах, и о случайности здесь не может быть и речи. В ископаемом состоянии не находят зубов, у которых бугорки были бы расположены как попало; напротив, в появлении бугорков всегда можно подметить известную закономерность. Трансмутация коренных зубов настолько мало подчинена случайности, что у столь далеких групп, каковы непарнокопытные и приматы, можно наблюдать параллелизм в развитии.

Насколько формообразование в органическом мире подчинено закономерностям, можно судить по тому, что в настоящее время имеется возможность *предсказывать формы.* Н. И. Вавилов, изучая формы культурных злаков, обнаружил у разных родов параллельные вариации, «гомологические ряды». Так, обыкновенная пшеница, карликовая пшеница и пшеница-полба — каждая образует формы:

1) остистые и безостые,
2) белоколосые, красноколосые и черноколосые,
3) с колосом опушенным и гладким,
4) белозерные и краснозерные,
5) озимые и яровые.

Подобные же вариации обнаружены и у других пшениц, у ячменей, овса, ржи. В 1917 г. Н. И. Вавилов нашел среди памирских пшениц форму без язычка у основания листовой пластинки и предсказал нахождение такой же формы у ржи. Действительно, в следующем году им же обнаружена среди памирских же образцов ржи форма без язычка (1920).

Такие же примеры можно в изобилии привести и для животного царства.

Все вышеизложенное говорит, что эволюция есть процесс, покоящийся на закономерностях: развитие есть *номогенез*, или развитие по законам;

тогда как Дарвиново представление об эволюции можно обозначить как tychogenesis (развитие на основе случайностей).

Итак, мы приходим к следующим выводам.

1) Для образования новых форм необходимо, чтобы новые признаки появились на обширных территориях и сразу у громадной массы особей; между тем Дарвин предполагал, что новые формы образуются из случайных, единичных или немногих отклонений. Массовое преобразование происходит: *а*) в случае образования новых *географических* форм (викарных видов, подвидов, «наций» и т. п.), *б*) в случае преобразования форм при переходе из одного геологического горизонта в другой (мутации Вагена).

2) Вымирание форм, как и их новообразование, происходит от двух причин; а) внутренних, или автономических, б) внешних, или хорономических.

3) Отбор имеет дело с изменчивостью индивидуальной, которая, как известно, подчинена закону случайностей. В противоположность мнению Дарвина отбор не только не выбирает (не сохраняет) крайние уклонения, но, наоборот, отсекает их. Его роль — *сохранять норму*. Отбор есть фактор консервативный: он удаляет уклоняющиеся особи, поддерживая форму на известной, раз приобретенной норме. Кроме того, отбор может перераспределить формы по соответствующим географическим ландшафтам. Указанными двумя действиями и ограничивается значение отбора. Но он бессилен в деле объяснения *эволюционной изменяемости*, т. е. приспособлений и прогресса.

Явления предварения признаков, затем повторение онтогенией филогении, наконец — конвергенции и влияния географического ландшафта, все это указывает, что естественный отбор бессилен не только в создании, но и в выделении чего-либо нового.

4) Образование новых признаков идет не случайно, а на основе закономерностей: новые признаки появляются в определенном, ограниченном количестве, в определенных местах органа или организма, с определенной амплитудой изменчивости.[4] Мало того, новые признаки и новые формы образуются в определенном направлении. Это направление, или иначе — закон эволюции данной группы, можно открыть, если проследить развитие конвергентных форм. Особенно ярко осуществляется определенное направление в явлении предварения признаков.

5) Появление новых признаков обусловлено: *а*) внутренними конституционными свойствами организма (точнее — стереохимическими свойствами их белков), понуждающими формы изменяться в определенном направлении; здесь мы видим проявление *автономической* закономерности, и *б*) влиянием географического ландшафта, тоже преобразующего формы в определенном направлении; это *хорономическая* (или *географическая*) закономерность.

6) Итак, развитие организмов есть закономерный, стало быть — идущий в определенном направлении, процесс, или *номогенез*, на основе причин автономических и хорономических.

5. Заключение

Великий физик Максвелл как-то сказал: из всех гипотез, которые могут быть составлены для известной группы явлений, выбирайте ту, которая не пресекает дальнейшего мышления об исследуемых вещах.

Мысль безусловно правильная. У нас есть даже безошибочный критерий, какие гипотезы или, точнее, *когда* гипотезы начинают «пресекать дальнейшее мышление». Это — тогда, когда они превращаются в догму. Как только учение начинает принимать догматически окаменелые формы, это ясный признак, что от него отлетел дух жизни, что оно препятствует дальнейшему прогрессу мысли, что, следовательно, его нужно бросить. На свете нет ничего неизменного: ни в области мертвой природы, ни в системе живого, ни в сфере духа.

Такая канонизация учений происходила в истории человеческой мысли многократно. Это, пожалуй, даже закон эволюции каждой крупной идеи. Когда она канонизирована, это значит — она достигла гребня своего влияния, значит — она близка к смерти. И один из лучших примеров — это история дарвинизма. Вот доказательство. Известный зоолог А. Вейсман в сборнике, выпущенном в Кэмбридже по случаю полувекового юбилея «Происхождения видов», говорит:

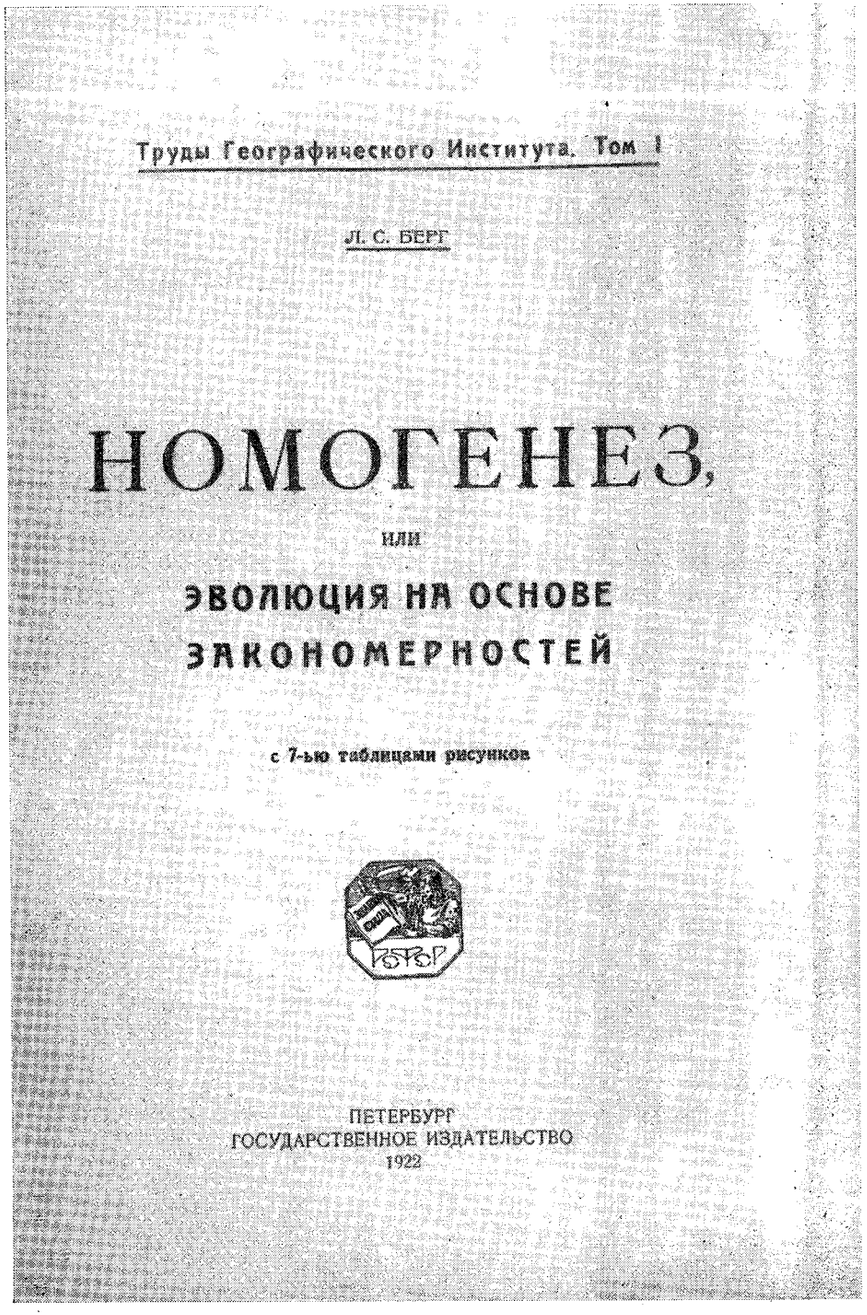
«Мы должны признавать естественный отбор, потому что это единственно возможное объяснение, приложимое ко всем классам явлений... Мы должны принимать его, потому что явления эволюции и приспособления должны иметь естественное основание и потому, что это единственно возможное объяснение», — снова повторяет он (Weismann, 1909 : 61).

Подобный ход мыслей пресекает дальнейший прогресс науки: селекционизм здесь выливается в догму, аналогичную религиозным учениям. В самом деле. Мы принимаем научные гипотезы за истины дотоле, доколе они *сообразуются с фактами*, а вовсе не считаем их истинными только на том основании, что других объяснений пока не найдено. Адепты каждого учения склонны признавать его за единственно верное, и прогресс науки возможен только потому, что находятся другие, которые держатся на этот счет иного мнения...

Теория Дарвина задается целью объяснить механически происхождение целесообразностей в организмах. Мы же считаем способность к целесообразным реакциям за основное свойство организма. Выяснять происхождение целесообразностей приходится не эволюционному учению, а той дисциплине, которая возьмется рассуждать о происхождении живого. Вопрос этот, по нашему убеждению, метафизический. Жизнь, воля, душа, абсолютная истина — все это вещи трансцендентные, познания сущности коих наука дать не в состоянии. Откуда и как произошла жизнь, мы не знаем, но осуществляется она на основе закономерностей, как и все, происходящее в природе. Трансмутация, происходит ли она в сфере мертвой или живой природы, совершается по законам механики, физики и химии.

В мире мертвой материи господствует принцип случайности, т. е. больших чисел. Здесь осуществляются вещи наиболее вероятные. Но какой принцип лежит в основе организма, в котором части подчинены целому, мы не знаем. Равным образом, не знаем мы и того, почему организмы в общем повышаются в своем строении, т. е. прогрессируют. *Как* этот процесс происходит, мы начинаем понимать, но *почему* — на это наука может ответить теперь столь же мало, как и в 1790 году, когда Кант высказал свое знаменитое пророчество.

[4] К этому процессу можно было бы применить слова Ньютона: «Природа ничего не делает напрасно и не достигает с помощью многого того, что может быть достигнуто с помощью немногого».



Титульный лист первого издания «Номогенеза».

НОМОГЕНЕЗ, ИЛИ ЭВОЛЮЦИЯ НА ОСНОВЕ ЗАКОНОМЕРНОСТЕЙ

Памяти отца своего
Симона Берга
(1844—1898)
благоговейно посвящает
автор

Ему причитается похвала и великая благодарность от меня

Гораций. Сатир, I, 6.

Все существа нарождаются в определенном порядке
И сохраняют различье по твердым законам природы.

Лукреций. О природе вещей. 1913 : 194.

По вечным великим законам все мы должны совершать круги своего бытия.

Гёте

Принимая догму, наука совершает самоубийство.

Гексли

ПРЕДИСЛОВИЕ

Предлагаемый очерк имеет целью показать, что эволюция организмов есть результат некоторых закономерных процессов, протекающих в них. Она есть — *номогенез*, развитие по твердым законам в отличие от эволюции путем случайностей, предполагаемой Дарвином. Влияние борьбы за существование и естественного отбора в этом процессе имеет совершенно второстепенное значение, и во всяком случае прогресс в организации ни в малейшей степени не зависит от борьбы за существование.

К излагаемым в этой книге выводам я пришел совершенно самостоятельно, в результате своих работ по систематике и географическому распространению рыб. Из этого, конечно, не следует, чтобы все здесь излагаемое было новым. Многие из развиваемых мною соображений были уже высказаны другими авторами. Но вопросы приоритета меня здесь меньше всего интересуют, и если даже окажется, что все мои доводы были уже высказаны другими, то я наперед отказываюсь от всяких притязаний на «приоритет». {Говорю это к тому, что при необозримом количестве печатного материала, посвященного вопросам эволюции, перечитать все нет никакой возможности.}

{К примеру укажу, что некоторые мои взгляды и доводы сходятся с тем, что говорит Н. Я. Данилевский в своем «Дарвинизме». Книга эта, конечно, всем естествоиспытателям понаслышке известна, но из людей моего возраста, я думаю, найдется в России едва пять-шесть человек, которые ее читали бы: за ней имеется слава Герострата. Такова сила предубеждения, что первоначально я не находил нужным даже обращаться к ней, считая произведением ненаучным и тенденциозным, и взял ее в руки как бы для очистки совести лишь тогда, когда вся моя книга была написана. Прочитав ее, я с радостным удивлением убедился, что наши взгляды во многом одинаковы. Труд Данилевского — результат обширной эрудиции автора, есть произведение, заслуживающее полного внимания. В нем заключена масса дельных соображений, к которым независимо впоследствии пришли на Западе. Если бы книга Данилевского была свое-

временно переведена на какой-либо из иностранных языков, то она пользовалась бы заслуженной известностью. У нас же она находится в полном небрежении. Я буду очень счастлив, если своей книгой смогу обратить внимание на незаслуженно забытое произведение русского автора.}

Теория Дарвина сослужила свою полезную роль, дав мощный толчок научной мысли и побудив тем к новым исследованиям. Но теперь в вопросах эволюции дальнейшее движение вперед возможно лишь в том случае, если мы отбросим ложное предположение о борьбе за существование и отборе, как факторах прогресса. И заблуждение может служить путем к прогрессу, если оно признано таковым — говорит известный сторонник теории отбора Плате — правда, по другому адресу. Другими словами выразил то же самое Г. Спенсер, сказав, что человечество может пойти прямо, лишь исчерпав все возможные кривые пути.

{В введении к своему труду, вышедшему в 1885 году, Данилевский задает вопрос, окажет ли его сочинение влияние на умы современников, и отвечает так: «Хотя утвердительный ответ на подобные вопросы обыкновенно и нашептывается авторам их самолюбием, я должен сознаться, что имею очень мало на это надежды. Опыт, и чужой и личный, и даже несравненно важнейший опыт истории, показывает, что в данное время убеждает не истина сама по себе, а то случайное обстоятельство, подходит ли, все равно истина или ложь, к господствующему в известное время строю мысли, к так называемому общественному мнению — к тому, что величается современным мировоззрением, современною наукою».

Думается, что в настоящее время обстановка другая, и критика теории отбора будет встречена гораздо спокойнее. И если мою книгу постигнет судьба произведения Данилевского, то не потому, что защищаемая в ней идея неверна, и не потому, что почва для восприятия этой идеи не подготовлена, а исключительно потому, что я не как следует выполнил свою задачу.}

Тем же, кто будет негодовать на высказываемые здесь «еретические» взгляды, я позволю себе напомнить, что науке должен быть чужд догматизм и слепое преклонение пред авторитетами. Нет ни одного учения, не исключая законов Ньютона, забронированного от критики. Напротив, всегда полезно услышать мнение, несогласное с общераспространенным. «Когда люди, — говорит Дж. Ст. Милль, — вынуждены выслушивать обе стороны, то есть надежда, что они познают истину; но когда они слышат только одну сторону, тогда заблуждения укореняются, превращаясь в предрассудки, тогда сама истина утрачивает все свойства истины и вследствие преувеличения становится ложью» (Mill, 1859: ch. II).

В настоящей работе не предлагается никаких гипотез: факты говорят сами за себя, и пред силою их должны склониться все несогласные с ними гипотезы, как бы они ни казались нам дороги. «Главная обязанность ученого не в том, чтобы пытаться доказать непогрешимость своих мнений, а в том, чтобы всегда быть готовым отказаться от всякого воззрения, представляющегося недоказанным, от всякого опыта, оказывающегося ошибочным» (Бертло). Факты же, по моему мнению, свидетельствуют в пользу номогенеза, а не в пользу гипотезы случайностей.

[В настоящее время еще нет возможности установить общие законы, которым подчиняется эволюция. И автор не задавался целью формулировать такие общие законы. Но некоторые частные закономерности возможно подметить, и они в соответствующих местах книги формулированы.

Быть может нелишне отметить, что в этой книге автор всегда стремился стоять на почве строгой науки, не отклоняясь в сторону метафизических гипотез.] (335).

Мне остается только отметить, что, будучи совершенно несогласен с Дарвином в его взглядах на роль борьбы за существование, я тем не менее отношусь с величайшим уважением к личности и трудам великого

английского естествоиспытателя. Закончу словами Н. Я. Данилевского (I : 11): «Кто прочел и изучил сочинения Дарвина, тот может усомниться в чем угодно, только не в глубокой его искренности и не в возвышенном благородстве его души». И как ученый, и как человек, Дарвин стоит на недосягаемой высоте.[1]

Петроград, 8 июня 1920 г.

{Выражаю глубочайшую благодарность Н. И. Вавилову, К. М. Дерюгину, В. М. Исаеву, М. Н. Римскому-Корсакову и Ю. А. Филипченко, снабдившим меня некоторыми новейшими иностранными книгами, Географическому институту, издавшему в свет эту книгу в столь трудное для печати время, и А. А. Григорьеву, приложившему много хлопот для издания ее.

Петроград, 29 мая 1922 г.}

[Русское издание вышло в 1922 году. Для английского автором сделаны многочисленные дополнения согласно новейшей литературе.

Английский перевод этой книги сделан со всею тщательностью Я. Н. Ростовцевым, которому пользуюсь случаем принести за его громадный труд мою сердечную признательность.

Приношу глубокую благодарность проф. Н. И. Вавилову, который любезно предоставил в мое распоряжение как свою личную библиотеку, так и библиотеку Бюро прикладной ботаники, а также способствовал осуществлению английского издания.

Бюро прикладной ихтиологий

Ленинград, январь 1924.] (335)

---

[1] {Содержание настоящей работы было вкратце доложено в общем собрании Общества Естествоиспытателей при Петроградском Университете 28 ноября 1919 г., а также на годовом собрании Географического Института 29 января 1920 г. — При чтении этой книги следует иметь в виду, что, по обстоятельствам переживаемого времени, новейшая иностранная литература автору была почти недоступна.}

I

БОРЬБА ЗА СУЩЕСТВОВАНИЕ И ЕСТЕСТВЕННЫЙ ОТБОР

И первые основания, сказал Сократ, как бы они не представлялись нам верными, нужно исследовать более тщательным образом.

Платон. Федон.

При отсутствии очевидности правилом мудрого должна быть наибольшая вероятность.

Цицерон. О природе богов, I, гл. V.

Любая теория эволюции, которая не объясняет причин появления вариаций, ошибочна в своей основе.

Соре, 1896.

1. Теория происхождения целесообразностей у организмов

Целесообразным мы называем у организмов все то, что ведет к продолжению жизни особи или вида, нецелесообразным — все то, что укорачивает жизнь.

Живыми же можно назвать тела, которые отвечают на раздражение целесообразно. Можно возразить, что при таком определении, получается порочный круг: жизнь мы определяем при посредстве понятия целесообразности, а целесообразное — как способствующее жизни. На самом деле круга здесь нет, как это видно из следующего определения живого: это такое тело, которое на раздражение отвечает, как правило, так, что дальнейшее существование данного индивида (или вида, к коему принадлежит индивид) обеспечивается. Телам неживой природы этой способности приписать, по моему мнению, без натяжек нельзя. На случай же могущих возникнуть сомнений к данному выше определению можно прибавить еще, что живая материя способна систематически переводить тепло в работу (напомним, что машины, которые тоже отличаются этим свойством, есть произведение ума и рук человека). Итак, *живыми* следует называть *тела, как правило, целесообразно отвечающие на раздражение и систематически переводящие тепло в работу*. Это определение, думается, охватывает все признаки живого и позволяет всегда отличить его от неживого (т. е. от бывшего живым и от никогда им не бывшего).

Леб (1910: 1), крайний сторонник механического объяснения явлений жизни, рассматривает «живые существа как химические машины, состоящие главным образом из коллоидальных веществ и обладающие способностью автоматически развиваться, поддерживать свою целость и производить потомство». Против такого определения ничего нельзя возразить, кроме того, что «машинами» подобные тела можно назвать лишь метафорически, ибо *ни одна* из машин не обладает *ни одним* из признаков, перечисленных Лебом: машины не состоят из коллоидов и не обладают свойствами автоматического развития, автоматического самосохранения и автоматического размножения.

Далее американский физиолог выражает надежду, что в будущем науке удастся искусственно построить «живую машину». На этот счет позволительно быть разного мнения, но во всяком случае мы вправе строить предположения лишь в расчете на то, что «живая машина» будет построена другой «живой машиной», т. е. человеком. Понять же механически жизнь мы в состоянии были бы лишь в таком случае, если бы могли мыслить возможность построения «живой машины» силами неорганической природы. Но такое предположение столь же невероятно, как надежда найти в природе часы или паровик или том «Войны и мира», сложенные путем слепой игры атомов, вне участия человеческого разума.

Пока же имеет полную силу принцип omne vivum e vivo (живое от живого).

Для осуществления целесообразных действий организм обладает *приспособлениями*. Каждое приспособление предполагает: 1) соответственное строение, 2) соответственное отправление (функцию), иначе — уменье использовать данный орган.

Нельзя сказать, чтобы живое вещество всегда реагировало целесообразно. Если бы было так, это значило бы, что организмы достигли наибольшего мыслимого совершенства. Но этого, понятно, нет: многочисленные извращения инстинктов, каковы, например, лёт бабочек на огонь, истребление самкой своего потомства, половое влечение к тому же полу, неправильные регенерации, явления анафилаксии [1] ясно свидетельствуют против полной целесообразности отправлений животного. [Поэтому мы не можем присоединиться к мнению Петера (Peter, 1920: 40, 41), что у организмов вообще нет вредных органов и свойств.] (343)

Однако обычно организмы отвечают на раздражение целесообразно — насколько это в их силах. Громадное большинство органов у животных и растений устроены так, что они идеально приспособлены для выполнения своих функций.

Выяснить механизм образования приспособлений и есть задача теории эволюции. Очевидно, что те признаки, которые не оказываются приспособлениями, иными словами — те, которые индифферентны в отношении жизни и смерти особи, такие признаки — и об этом никто не будет спорить — получают начало чисто механически, по законам физики и химии и притом — вне участия случая. Но целый ряд затруднений встает перед нами, когда мы задаемся вопросом о происхождении целесообразных признаков, или приспособлений.

Вообще говоря, возможны только следующие решения этой последней проблемы: [2]

I. Целесообразность есть результат счастливого *случайного* стечения обстоятельств. Это объяснение, ведущее свое начало от Эмпедокла, Эпикура и Лукреция, было в подробностях развито Дарвином.[3]

Сущность своей теории великий английский естествоиспытатель формулировал следующим образом (Происхождение видов, гл. IV; *1939*: *364—366*; Изменение животных и растений; *1951*: *102—104*):

1. Все организмы стремятся размножиться в таком количестве, что вся поверхность земли не могла бы вместить потомства одной пары.

2. Результатом этого является вечная борьба за существование: сильнейший в конце концов берет верх, слабейший терпит поражение.

3. Все организмы хотя бы в слабой степени изменчивы благодаря ли переменам в окружающих условиях или по другим причинам.

4. В течение длинного ряда веков могут случайно возникать уклонения наследуемые. Случайно же может оказаться, что эти наследственные

[1] Под анафилаксией подразумевают явление, обратное иммунитету: при повторном вспрыскивании известного вещества организм не только не привыкает к его действию, но, напротив, реагирует гораздо сильнее, чем в первый раз, иногда погибая даже от введения чрезвычайно малых доз.

[2] Ниже рассматриваются лишь решения, считающиеся с *имманентной* целесообразностью, т. е. такой, какая коренится в самом носителе целесообразных действий, или в организме. Родоначальник учения об имманентной целесообразности — Аристотель. Напротив, сторонники *трансцедентной* целесообразности видят причину ее в некоторой трансцедентной силе, наперед установившей целесообразный порядок вещей. Для примера укажем, что Ньютон был сторонником трансцедентной целесообразности, как это видно из следующего места из его «Оптики»: «Первоначальное устройство таких чрезвычайно искусных частей животных, как глаза, уши, мозг, мускулы, сердце и пр., также инстинкт зверей и насекомых, — все это не может быть произведением чего-нибудь другого, кроме мудрости и искусства могущественного, вечно живого деятеля».

[3] История этого вопроса подробно изложена [в моей книге «Теории эволюции». Петроград, 1922.] (см. стр. 43—93 настоящей книги).

уклонения будут чем-либо выгодны для их обладателя. Было бы странно, если бы никогда не возникало полезных для организма уклонений: ведь у домашних животных и растений возникло много уклонений, которые человек использовал для своей пользы и удовольствия.

5. Если эти (п. 4) случайности могут наблюдаться, то те изменения, которые благоприятны (как бы незначительны они ни были), сохранятся, а неблагоприятные — будут уничтожены. Громадное большинство особей погибнет в борьбе за существование, шансы же выжить будут лишь у тех немногих счастливцев, у кого обнаружится уклонение в полезную для организма сторону. В силу наследственности пережившие особи будут передавать потомкам свою более совершенную организацию.

6. Это сохранение в борьбе за жизнь тех разновидностей, которые обладают каким-либо преимуществом в строении, физиологических свойствах или инстинкте, Дарвин назвал *естественным отбором*, а Спенсер — *переживанием наиболее приспособленного.*

Мы изложили учение Дарвина его словами. Итак, теория эта требует, чтобы

1) изменчивость была так велика, чтобы среди новых признаков *случайно* могли оказаться и полезные,

2) чтобы эти полезные признаки *передавались по наследству*,

3) чтобы пережившие особи отличались какими-либо *полезными* признаками от погибших, т. е. чтобы смертность *не была случайной*, а, как выражаются, селективной,

4) чтобы количество особей, случайно обладающих полезными признаками и потому выживших, было *очень мало* по сравнению с числом погибших — иначе мы будет иметь дело с развитием в определенном направлении.[4]

Если эти предпосылки осуществляются в природе, то теория естественного отбора действительно может объяснить не только образование целесообразных признаков как результат случайной полезности, но и постепенное усовершенствование организации, или прогресс, как следствие переживания наиболее приспособленных.

Может ли это на самом деле осуществляться, будет показано ниже.

II. Сторонники *витализма* говорят, что целесообразность есть результат деятельности особой жизненной силы, проявляющей себя лишь в организмах и отличной от всех сил, с которыми имеют дело физика и химия.[5]

Приведем здесь слова одного из знаменитейших физиков конца XIX столетия, Герца (Hertz, 1894 : 45), открывшего, как известно, электрические волны: «В действительности мы не можем утверждать, что внутренние процессы живых существ подчиняются тем же самым законам, как и процессы неживой природы, но и не можем утверждать, что они подчиняются другим законам. Но, если судить по внешности и придерживаться общераспространенного мнения, то здесь надо признать коренное различие. И то самое чувство, которое побуждает нас исключить из механики неодушевленной природы всякое представление о цели, об ощущении, об удовольствии и боли, то самое чувство вызывает в нас колебания при намерении лишить органический мир всего этого богатства красок».

В предыдущих словах ярко говорит чувство естествоиспытателя, история же науки свидетельствует, что жизненная сила в качестве рабочей гипотезы оказывается совершенно бесплодной: она нисколько не может

[4] 4-й пункт будет рассмотрен в последней главе.

[5] В гимназическом учебнике физики Ленца, бывшем в ходу в первой половине XIX века, говорится: «Все явления природы удалось отнести к простейшим явлениям, или силам; они следующие: тяготение, частичное притяжение, химическое сродство, теплота, электричество и *жизненная сила*».

подвинуть нас вперед в истолковании фактов. Плодотворно работать в естествознании можно только с помощью сил, известных физике, и естествоиспытатель должен, насколько возможно, объяснять природу механически, на чем настаивал еще Кант в своей «Критике способности суждения» (1790, § 77; *1966 : 434—440*).

Витализм есть простое констатирование факта наличности целесообразностей, и в понимании их он не может подвинуть нас вперед. К той же категории, что и витализм, относятся учение Шопенгауера о *воле*,[6] Гартмана о *бессознательном* (Hartmann, 1904), Дриша (1915) об *энтелехии* и Бергсона (1909) о *жизненном порыве* (élan vital).

III. Целесообразность есть результат присущей всем организмам способности в течение всей ли жизни или на известной стадии развития действовать имея в виду определенные цели. Это воззрение (*анимистическое*), имеющее своим источником психологию Аристотеля и далее развитое Лейбницем, с течением времени было почти поглощено витализмом. Но элементы его продолжают существовать и в дарвинизме, именно — в понятии борьбы за существование, точнее — борьбы организмов между собою за пищу и размножение, где выступает на первый план *воля*. Под именем *волюнтаризма* то же учение развивает Вундт (Wundt, 1907, I : 324, 325): руководимая волей деятельность живых существ, направленная преимущественно к осуществлению возможности питания и размножения, оставляет после себя в организме след в виде известного предрасположения к повторению таких же действий при повторении соответственных условий. Примером могут служить инстинкты животных. Каждое привычное движение оставляет постоянные следы в нервной системе и таким образом постепенно превращает волевой акт в чисто механический. Каждое приобретение привычки есть уменьшенное изображение истории развития органического мира. Осуществляющие целесообразность силы лежат не вне организма, но они не проявляются также в форме бессознательных двигателей: они проистекают из работы воли.

IV. Целесообразность есть основное, далее неразложимое свойство живого, — такое же, как раздражимость, сократимость, способность к питанию, усвоению, размножению. Она не более, но и не менее непонятна, чем любое из перечисленных свойств. Без целесообразности вообще немыслимо ничто живое. Выяснить происхождение целесообразностей в живом значит выяснить сущность жизни. А сущность жизни столь же мало умопостигаема, как и сущность материи, энергии, ощущения, сознания, воли.

Жизнь, говорит Клод Бернар (1878 : 51), не более и не менее темна, чем все остальные первопричины. Такого же мнения держится и Г. Спенсер (1902): «Мы должны признать, что жизнь в ее сущности не может быть понята в физико-химических терминах... Попросту надо сознаться, что в этом направлении, как и во всех других, наши объяснения в конце концов ставят нас лицом к лицу с необъяснимым: конечная реальность, скрывающаяся за данным проявлением, как и за всеми проявлениями, превосходит наше понимание. Стоит только рассмотреть, как непонятны в своей конечной природе даже простые формы существования, чтобы увидеть, что жизнь — эта наиболее сложная форма существования — вдвойне непостижима».

Другими словами, мы имеем здесь пред собою проблему метафизическую, разрешение коей позволительно искать и в том направлении, по которому пошел Вундт (см. выше, III).

Итак, целесообразность есть основное свойство живого. Этой точки зрения придерживаемся мы.[7]

[6] «Каждое животное направляет свое развитие с помощью воли» (Schopenhauer, 1836 : 41).

[7] [Я узнал, что такого же мнения держится R. Lloyd (1914 : 74).] (345 об.)

Одним из следствий поддерживаемого нами принципа изначальной целесообразности является учение о влиянии упражнения и неупражнения органов, или так называемый *ламаркизм*. И все авторы, как стоящие всецело на точке зрения Ламарка, так и признающие наряду с естественным отбором и принцип Ламарка (каковы Дарвин, Спенсер, Плате и мн. др.), бессознательно поддерживают взгляд на целесообразность как на основное, далее неразложимое свойство живого.[8]

Ибо, в самом деле, что означает собою «первый закон» Ламарка (1911: 189): «У каждого животного, которое еще не достигло предела своего развития, более частое и продолжительное употребление какого-либо органа укрепляет мало-помалу этот орган, развивает его, увеличивает и придает ему силу, которая стоит в соответствии с продолжительностью употребления. Тогда как постоянное неупотребление органа неприметно ослабляет его, приводит в упадок, прогрессивно уменьшает его способности и, наконец, заставляет его исчезнуть».[9]

Этот закон обозначает не что иное, как способность организма поддерживать и развивать нужный орган и устранять ненужный, а это свойство мы называем целесообразным поведением.

Можно было бы сказать: употребление органа вызывает приток крови к нему, следовательно — принос питательного материала и возможность усовершенствования органа. Но непонятно, почему усиленное исполнение органом его функции должно повлечь за собою усиленный приток крови: это ведь акт целесообразный, который сам требует объяснения.

Вообще употребление какого-либо предмета из неорганического мира влечет за собою не совершенствование его, а трату и порчу. Всякий инструмент от употребления изнашивается: пила, топор, перо — тупятся; гранит от воздействия воды и воздуха распадается в дресву, а вовсе не делается плотнее и тверже, железо превращается в ржавчину и т. д. Лишь живое обычно усовершенствуется от употребления. Когда организм переходит в стадию старости и постепенно подготовляется к превращению в состояние неживой материи, употребление органов начинает изнашивать их: пример — зубы.

Хорошим пояснением сказанного могут служить соображения Плате (Plate, 1913a : 209) по поводу следующего, весьма серьезного возражения, которое нередко делается по адресу теории отбора: «Весьма невероятно, чтобы при эволюции сложного органа нужные видоизменения получились одновременно и гармонично». Почему, например, видоизменения в венчике у орхидных стоят в связи с формами опыляющих их насекомых? Или изменения в половых органах самца соответствуют изменениям у самки? Чем вызвана подобная координация и почему она наступает у тех и у других одновременно?

Если, говорит Плате, принимать вместе с Ламарком, Дарвином, Спенсером и Геккелем наследственность благоприобретенных признаков, то на заданный вопрос можно ответить следующим образом. Пусть нам надо объяснить, почему у гигантского (торфяного) оленя по мере увеличения рогов утолщаются кости черепа, усиливаются затылочные мышцы, делаются крепче передние ноги. Это объясняется так. Допустим, что по какой бы то ни было причине рога стали больше и тяжелее; тогда раздражение, которое они оказывали на кости лба, заставило кости стать толще; более сильное натяжение затылочной связки действовало таким же образом на остистые отростки позвонков, а мускулатура шеи и передних ног должна была под тяжестью рогов работать сильнее и потому развилась сильнее. Все эти изменения передавались по наследству, и таким путем постепенно возник вид оленей, у которого величина рогов оказалась координированной с целым рядом других признаков.

Все это объяснение есть типичнейший пример petitio principii (предвосхищение основания) и как таковой заслуживает помещения в учебниках логики. В самом деле. Мы спрашиваем, почему одновременно с рогами увеличивалась и шейная мускулатура. На это нам отвечают: потому что увеличение веса рогов оказывало раздражение на организм и заставило его реагировать целесообразно. Но почему же раздражение должно было вызвать такой эффект? Ведь это-то и требуется объяснить. На вопрос, почему организм реагировал целесообразно, нам отвечают: *раздражение* заставило его так поступать. Но это одни слова. Приведем аналогичный пример. Почему вода при 4° имеет наибольшую плотность? Потому что понижение (или повышение) температуры до 4° заставляет ее принять это состояние. Неужели кто-нибудь сочтет такой ответ за объяснение?

Почему раздражение заставляет организм реагировать целесообразно? На это ответ может быть только один: потому что *это есть основное свойство живого*. Но удовлетворит ли этот ответ дарвинистов? Думаем — нет. Ибо, если вообще живое обладает способностью реагировать на раздражение целесообразно, к чему весь естественный отбор? Ведь тогда сразу и получается то, что нужно.

Далее Плате рассматривает, какова вероятность координированного появления признаков, если вместе с Вейсманом, Уоллесом, де Фризом не признавать наследственной передачи благоприобретенных изменений. Сам Плате стоит за передачу по наследству «телесных» (соматических) новообразований, но для некоторой группы признаков он вынужден согласиться, что употребление и неупотребление не могло оказать влияния на их наследование. Сюда относятся т. н. *пассивные* приспособления, которые не стоят в связи с употреблением и неупотреблением; таковы: окраска, явления мимикрии, иглы ежа и дикобраза, замок двустворчатых моллюсков, разнообразные шипы рыб и т. д. Далее употребление и неупотребление не играет роли в выработке морфологических и инстинктивных приспособлений у бесполых рабочих пчел и муравьев, ибо эти особенности появляются сразу после последней линьки (инстинкты молодых пчел вовсе не обязаны научению).

Если благоприобретенные особенности не передаются по наследству, то вопрос с координацией признаков делается много сложнее, ибо полезные изменения должны сказаться на зародышевых клетках, следовательно — вероятие случайного совпадения полезных вариаций гораздо меньше. Но, говорит Плате, все же и при таком допущении дело естественного отбора не проиграно. Некоторые факторы облегчают появление желательных комбинаций. Сюда относится явление единовременной коррелятивной изменчивости, которое состоит в том, что органы, которые функционируют вместе, очень часто изменяются в одном и том же направлении. Так, если удлиняются кости конечностей, то одновременно удлиняются мышцы, нервы и сосуды (: 212).

Но в этом рассуждении имеется такое же petitio principii, как и раньше. Ведь не думает же Плате, что при увеличении костей нервы, сосуды, мышцы просто растягиваются, как растягивается поношенное платье или старая обувь: в нервах, сосудах и мышцах происходит целесообразное разрастание клеточных тканей, вполне координированное

---

[8] Так, Дарвин в «Происхождении видов» (Darvin, 1872 : 108—112; *1939 : 369—372*) приписывает атрофию крыльев у островных птиц и насекомых неупотреблению этих органов, той же причине — отсутствие глаз у многих пещерных животных. Дарвин (Darvin, 1872 : 421; *1939 : 649*) называет употребление и неупотребление органов важным фактором эволюции. В главе XXIV «Изменения животных и растений» подробно рассказывается о последствиях упражнения и неупражнения органов (Дарвин, 1909a : 518—524; *1951 : 676—684*). См. также: «Происхождение человека», гл. II: 21—24; *1953 : 159—162*.

[9] Приведем один из примеров Ламарка: «Если животное для удовлетворения своих потребностей делает повторные усилия удлинить свой язык, то последний приобретает значительную длину (муравьед, зеленый дятел)» (1911 : 201).

с ростом костей.[10] Это и есть та задача, которую требуется решить. Это-то и нужно объяснить. А ответ, какой дает Плате, в сущности заключается в следующем: единовременное появление ряда полезных признаков облегчается коррелятивной изменчивостью, т. е. способностью организма реагировать целесообразно. Иначе — организм поступает целесообразно, потому что в нем, выражаясь языком Мольера, заключена «сила целесообразности», virtus finalis. Разве не уместно здесь привести ироническое сравнение Паскаля: La lumière est un mouvement luminaire des corps lumineux? (Свет есть световое движение светоносных частиц). Плате (Plate, 1913a : 134) приводит еще такой пример действия упражнения. Летательная перепонка у летающих сумчатых, затем у летяг (из семейства беличьих), у Galeopithecus, у летучих мышей образовалась таким путем, что предки этих животных, прыгая с ветки на ветку, растопыривали передние конечности и тем производили раздражение кожи на боках тела; таким путем получилась складка. Вследствие приспособления животных к новому образу жизни раздражение делалось все более сильным и, вместе с тем, складка увеличивалась, пока не превратилась в парашют. Так думает Плате.

Но складка эта вовсе не механический результат растяжения, а сложный орган с многочисленными нервами и сосудами, орган, построенный целесообразно. Образование летательной перепонки есть не механическая, а целесообразная реакция организма.

Дальнейшие рассуждения Плате еще более укрепляют нашу точку зрения. «Многочисленные наблюдения селекционеров подтверждают, что каждому организму присуща до известной степени способность саморегуляции (Selbstregulierungsvermögen), которая содействует гармоническому росту и гармоническому варьированию частей одного и того же органа. Если посадить растение в сильно унавоженную землю, то оно может вырасти до громадной величины, сохраняя вместе с тем пропорциональность всех частей, так что облик растения останется неизменным» (: 212—213). Но не кажется ли вам, читатель, что эта «способность к саморегулированию» недалеко ушла от nisus formativus (формирующий толчок) Блуменбаха (Blumenbach, 1788), от «принципа усовершенствования» Негели, от жизненной силы виталистов и от élan vital (жизненного порыва) Бергсона? Правда, Плате пытается объяснить это свойство организма: если способности координации недостает у особи, то естественный отбор такую особь устраняет. Но это рассуждение, будучи логически развито и продолжено, делает излишним самый естественный отбор. В самом деле, стоя на точке зрения Плате,[11] можно предположить, что те первичные организмы, которые случайно обладали способностью к целесообразным реакциям и к усовершенствованию своей организации, те выжили и продолжают существовать, прочие же вымерли. Эта гипотеза, уничтожая значение естественного отбора для современного, исторического и геологического мира, отодвигает его приложимость ко временам зарождения жизни на земле.

Плате сам признает, что природа «коррелятивной изменчивости» темна (: 223), что физиологическая основа приспособления есть вещь загадочная (: 343, 596).

Без поддерживаемого мною принципа ламаркизм не имеет никакого значения для объяснения эволюции. Это обстоятельство, по-видимому, укрылось от внимания многих, писавших по поводу ламаркизма; особенно

[10] В гл. XXIV «Изменений животных и растений» Дарвин говорит: «Хорошо известно, что при перевязке артерии диаметр анастомозов, принужденных пропускать больше крови, увеличивается; это увеличение нельзя объяснить простым растяжением, так как оболочки анастомозов становятся крепче» (: 521; *1951 : 679*).

[11] С моей точки зрения, живой организм, не обладающий способностью отвечать на раздражение целесообразно, есть contradictio in adjecto (противоречие в определении).

это относится к тем селекционистам, которые [подобно Ламарку] придают большое значение также употреблению и неупотреблению органов.

Плате (Plate, 1913 : 592) полагает, что вышеприведенный закон Ламарка есть «причинно-механический» закон, ибо он относится как к целесообразным, так и к нецелесообразным признакам. Но, можно спросить, где в органическом мире при нормальных (не патологических) условиях органы используются нецелесообразно? Раз органы употребляются, они, как правило, употребляются целесообразно.

Принятие принципа упражнения и неупражнения делает, как мы уже отметили, совершенно излишней гипотезу отбора. Ибо, если организм в состоянии поступать целесообразно в случае употребления и неупотребления органов, то почему он не может вести себя точно так же и в других случаях, например, когда является необходимость произвести *новый* орган? К тому же теория отбора и не берется объяснять *происхождение* признаков: она объясняет лишь, почему особи с полезными признаками выживают и совершенствуются. Можно было бы рассуждать так. Приспособления орхидей для опыления насекомыми весьма полезны этим растениям. Как они получили начало, это вопрос иной. Но раз они заложились, организм их совершенствует в силу той же способности, какую проявляет, например, протей: эта амфибия имеет и легкие, и жабры; если заставить животное жить в глубокой воде, то жабры разрастаются втрое против нормального, а легкие частью атрофируются; обратно, в мелкой воде, разрастаются легкие, а жабры уменьшаются (этот случай приводит Дарвин (1909 : 520; *1951 : 677—678*)). На основании такой же способности реагировать целесообразно могли бы образоваться и те причудливые приспособления, какие мы видим в цветке орхидей.

Так должен, если желает быть последовательным, рассуждать тот, кто раз признал принцип Ламарка.

Словом, мы хотим сказать, что принятие принципов упражнения и неупражнения, а равно и приспособления к внешним условиям, есть скрытое признание наличия изначальной целесообразности, присущей живому.[12] А тогда теория отбора делается совершенно излишней.

Между тем Дарвин и его сторонники прибегают к принципу Ламарка для объяснения самых удивительных приспособлений организма. Так, Дарвин (1909a : 521, 519; *1951 : 576—577*) указывает, что если одна почка разрушена, то другая часто принимает на себя ее задачу, становясь больше и выполняя двойную работу; если удалить часть одной из костей на ноге у животного [(например, большую берцовую кость у собаки)], то парная ей кость [(в приведенном выше примере — малая берцовая)] расширяется, пока не станет равной по объему тем двум костям, работу коих она должна выполнять.

Замечательно, как с годами Дарвин начал придавать все большее и большее значение ламаркизму. Первоначально великий натуралист был склонен переоценивать роль естественного отбора. Так, в 1861 г. он писал Давидсону (Дарвин, 1909б : 89; *1950 : 148—149*):

> «Главное мое затруднение в том, что я не могу взвешивать прямого результата продолжительного действия измененных условий жизни без всякого отбора, с влиянием отбора на случайную (так сказать) изменчивость.
>
> Очень колеблюсь по этому поводу, но вообще возвращаюсь к моему убеждению, что прямое воздействие условий жизни не было сильным. По крайней мере это прямое воздействие могло при-

[12] Замечательно, что это было ясно Канту. Знаменитый философ принимал, что все четыре человеческих расы произошли от одного «рода» под влиянием климатических условий. Эта гипотеза, говорит он, необходимо предполагает у человека способность к развитию, т. е. первоначальное предрасположение различно реагировать на различные климатические влияния. *Само же это предрасположение уже ускользает от причинного объяснения.*

нять чрезвычайно малое участие в произведении бесчисленных и прекрасных приспособлений в каждом живом существе».

В письме к Гукеру [от 24 ноября 1862 г.] Дарвин (1909б; *1950 : 166*) уже несколько склонялся в сторону бо́льшего влияния среды:

«Едва ли я знаю, почему мне немного грустно, но моя настоящая работа ведет меня к несколько большему признанию прямого действия со стороны физических условий. Предполагаю, что потому жалею об этом, что оно уменьшает славу естественного отбора, да к тому же оно так чертовски сомнительно. Может быть, я еще переменюсь, когда соберу все свои факты под одну точку зрения, а это будет довольно трудной задачей».

Однако, несмотря на надежду, выраженную в последнем абзаце, Дарвин с годами придавал прямому воздействию среды все большее и большее значение. В 6-м издании (1872) Origin of species (: 421; *1939 : 659*) Дарвин сделал следующую вставку:

«Виды изменялись главным образом благодаря естественному отбору многочисленных последовательных, слабых, *благоприятных* вариаций. *Способствовало этому* (изменению видов) *в значительной степени* (in an important manner) *унаследование результатов употребления и неупотребления органов* (курсив мой, — *Л. Б.*) и в незначительной степени, — именно в отношении приспособительных признаков (adaptive structures), прежних или современных, — прямое действие внешних условий, а также те вариации, которые появляются, как нам кажется в нашем неведении, самостоятельно (spontaneously). Мне кажется, что раньше я недооценивал частоту и значение этих последних форм изменчивости, которая ведет к постоянным модификациям строения независимо от естественного отбора».

Следует, далее, сравнить предисловие ко 2-му изданию (1874) «Происхождения человека».

В письме к Морицу Вагнеру от 13 октября 1876 года Дарвин (1909б) пишет:

«По моему мнению, я сделал одну большую ошибку в том, что не признал достаточного влияния прямого воздействия окружающего, т. е. пищи, климата и пр., независимо от естественного отбора... Когда я писал „Происхождение видов“ и несколько лет после того, я находил очень мало хороших доказательств в пользу влияния окружающей среды; теперь набралась большая армия доказательств...,[13] и Ваш пример о Saturnia является одним из самых удивительных, о которых мне приходилось слышать».

[Наконец, в письме к Мельхиору Неймайру от 9 марта 1877 г. по случаю получения его труда «Die Congerien und Paludinenschichten Slavoniens» (1875) Дарвин (1909б; *1950 : 254*) пишет:

«Это... пока лучший пример, с которым мне приходилось когда-либо сталкиваться, показывающий прямое влияние условий жизни на организацию. Г-н Хиатт, который изучал отложения, описанные Гильгендорфом, пишет мне относительно выводов, к которым он пришел, и они почти совпадают с Вашими. Он настаивает на том, что близко сходные формы, возможно, происходят от отдельных линий развития — то, что я ранее называл изменчивостью по аналогии. Теперь не может быть сомнения в том, что виды могут сильно изменяться под непосредственным воздействием окружающей среды. В какой-то степени извинительно, что я ранее не подчеркивал этого в „Происхождении видов“, поскольку наиболее яркие примеры были замечены уже после опубликования книги».]

[13] В 1-м издании Origin of species (1859) в самом конце VI-й главы (: 206) Дарвин писал, что естественному отбору «в некоторых случаях» (in some cases) помогает употребление и неупотребление органов, а также «слегка содействует» (slightly affected) прямое влияние внешних условий.

В 6-м издании (1872 : 167) вместо «в некоторых случаях» сказано «во многих случаях» (in many cases), а вместо «слегка содействует» — просто «содействует» *(1939 : 424)*.

Таким образом, Дарвин с годами все более и более склонялся к ламаркизму. Но и помимо того, *скрытое признание принципа изначальной целесообразности живого заключается в основе теории естественного отбора.* В самом деле, теория эта опирается на далее не объясняемые принципы: 1) наследственности, 2) изменчивости, 3) борьбы за существование. Эти принципы принимаются как данные, как нечто очевидное и само собой понятное. Между тем все они целесообразны: если бы не было изменчивости, организм не мог бы приспособляться к меняющимся внешним условиям; если бы не было наследственности, невозможно было бы закрепление приобретенных признаков; наконец, борьба за существование предполагает наличность способности к самосохранению.

Таким образом, селекционизм должен признать с самого начала наличие у организма целесообразных свойств в виде наследственности, изменчивости и способности самосохранения. Но, можно было бы сказать, — все эти свойства возникли в результате борьбы за существование: те организмы, у которых названных свойств не было, не могли существовать, выжили же лишь те, которые *случайно* оказались обладателями этих признаков.

Но это рассуждение заключает порочный круг, ибо борьбу за существование объясняет исходя из названных трех принципов, а принципы в свою очередь выводит из борьбы за существование. Между тем существо, которое не обладает свойствами изменчивости, наследственности и самосохранения, вообще не может быть названо организмом. А для того, чтобы получить название такового, оно должно обладать уже изменчивостью, наследственностью и самосохранением, т. е. способностью реагировать целесообразно. Можно даже сказать, что принцип самосохранения включает в себя понятия изменчивости и наследственности, являясь в сущности синонимом принципа целесообразности: организмы осуществляют минимум изменчивости и максимум наследственности (т. е. устойчивости), необходимый для самосохранения. Таким путем и на организмах подтверждается принцип наименьшей траты сил (установленный Мопертюи и Эйлером).

Принимаемый нами постулат изначальной целесообразности живого позволяет излагать учение об эволюции без всякого привлечения каких бы то ни было метафизических предположений. К такой позиции был близок Клод Бернар, когда он в своей знаменитой книге «Жизненные явления, общие растениям и животным» (1878) писал: «Мы расходимся с виталистами, ибо жизненная сила, какое бы имя ей ни давать, сама по себе ничего не может сделать. Она в состоянии действовать лишь тогда, когда в ее распоряжении общие силы природы, вне коих она не способна обнаружить себя. Мы расходимся равным образом и с материалистами. Хотя справедливо, что жизненные проявления всегда находятся под непосредственным влиянием физико-географических условий, но эти условия не могли бы сгруппировать и привести в гармонию явления в том порядке и в той последовательности, в каких они обнаруживаются в живых существах» (: 37).

2. О простоте теорий

> Долго считалось аксиомою, что природа всегда действует самыми простыми, т. е. наиболее легко представляемыми средствами. Одним из самых поучительных фактов в истории науки является то упорство, с каким человеческий ум держался убеждения, что небесные тела должны двигаться по кругам или вращаться вследствие вращения сфер — упорство, коренившееся только в простоте этих предположений.
>
> Милль, 1914 : 685.

В объяснении Дарвина прежде всего подкупает простота, a simplex sigillum veri (простота — признак истины), как говорит пословица. Великий Ньютон тоже полагал, что natura simplex est (природа проста).[14] Однако в настоящее время мы на этот вопрос даже в приложении к неорганическому миру смотрим другими глазами. Допущение, что природа проста, есть, по выражению Милля, «естественный предрассудок», [или «заблуждение a priori»].

Простыми оказываются явления и законы лишь в том случае, если их искусственно упростить. Даже самые элементарные физические явления требуют для точного математического выражения таких сложных дифференциальных уравнений, каких современная математика не в состоянии разрешить. Если бы, говорит Джевонс в своих увлекательных «Основах науки» (1881 : 702), выбрать наудачу какую-нибудь математическую задачу из всего числа задач, которые можно предлагать, то существует крайне малая вероятность, чтобы математик решил ее. По словам Гершеля, каждая из частичек, слагающих атом, решает дифференциальные уравнения, которые, если бы их написать целиком, опоясали бы всю землю. Законы тяготения Ньютона очень просты, но ими оказалось невозможным объяснить неправильности движения Меркурия. Законы Эйнштейна (1915), пытающиеся разрешить и эту загадку, во много раз сложнее.

Хороша та простота, говорит Лотце (1857), из которой действительно вытекает многообразие; плоха же та простота, которая получается лишь в результате упрощения фактов. Припомним также иронический афоризм Ницше (Веселая наука, 1901): «Он мыслитель: это значит, он умеет понимать вещи проще, чем они есть».

Весьма распространено мнение, что простота есть признак истинности. Но это ошибочный взгляд. Простота гипотезы, говорит А. И. Введенский (1917 : 347), свидетельствует лишь в пользу ее удобопременимости в качестве орудия научного исследования, но нисколько не доказывает ее истинности. Всякое орудие, всякое вспомогательное средство при равенстве прочих условий тем полезнее, чем оно проще. Но когда простая гипотеза перестает служить таковым орудием, когда она перестает быть полезной, ее приходится отбросить и заменить другой — такой же простой или более сложной, это безразлично.

Спрашивается, продолжает ли селекционизм быть полезной гипотезой? Способен ли он дальше двигать науку? Удовлетворяет ли он нашему миропониманию? Все нижеследующее должно служить ответом на этот вопрос.

3. О случайности

Что такое случайность? И опровергает ли она причинность?

Теория вероятностей определяет случай как такое событие, «бытие или наступление которого не может быть с достоверностью выведено из известных нам условий или предпосылок». Употребляя понятие случая, мы не хотим этим отрицать наличия причинной связи: «Мы только признаем, что эта связь в данном случае либо вовсе не поддается познанию, либо настолько сложна, что мы не можем пойти дальше простого ее констатирования» (Czuber, 1921). Из этого определения вытекает, что там, где причинная связь ясна, о случайности говорить нельзя. Исходя из этого, дают такие определения.

Случай — это совпадение фактов, которые не находятся *между собой* в отношении причины и следствия и не зависят от одной *общей* причины — следовательно, между которыми не существует никакой необходимой связи (Виндельбанд).

Случай — это совпадение независимо друг от друга протекающих явлений или известной совокупности индивидуальных причин с известным комплексом причин общего характера (Кауфман, 1916 : 21).

Случайностями по отношению к данному объекту будут все те испытываемые объектом переменные воздействия, которые не вытекают из относительно устойчивых причинных связей объекта с окружающей средой (Орлов, 1915 : 160).

По Бергсону (1909 : 200), случайность лишь объективирует состояние души индивида, который ожидал встретить один вид порядка, а встретил другой.[15]

Из предыдущего ясно, что случайность нисколько не исключает причинности, закономерности. И мы, называя свои предположения номогенезом, в отличие от дарвиновой теории случайностей отнюдь не думаем приписывать великому ученому мысли, что те случайные вариации, с которыми он имел дело, не подлежат закону причинности.

Сам Дарвин в «Происхождении видов» (: 86) в начале V главы (законы изменчивости) говорит: «До сих пор я выражался таким образом, как будто изменения, — столь обыкновенные и разнообразные у домашних существ и более редкие в естественном состоянии, — как будто эти изменения были делом случайности.[16] Это выражение, конечно, совершенно неверно, но оно ясно обнаруживает наше незнание причины этих изменений в каждом частном случае» (*1939 : 367*).

А в заключительной главе «Изменений животных и растений» (: 608) он выражается так: «Хотя каждое изменение должно иметь собственную возбуждающую причину и хотя каждое из них подчиняется закону, мы все-таки так редко можем проследить в точности соотношение между причиной и следствием, что нам хочется говорить о вариациях, как о появляющихся произвольно. Мы даже можем называть их случайными, но лишь в том смысле, в каком мы говорим, что обломок скалы, упавшей с высоты, обязан своей формой случайности» (*1951 : 770*).

Основной закон, какому повинуются случайности, таков: *случайности имеют тенденцию компенсировать друг друга.* Эта тенденция может проявляться двояким образом: или случайности уничтожают друг друга, так что общий результат равен приблизительно нулю, или же в резуль-

---

[14] Этот свой взгляд Ньютон заимствовал у Галилея, который принимал, что природа всегда и везде пользуется самыми простыми средствами (principium simplicitatis, принцип простоты).

[15] Подобным образом еще Гольбах (Holbach, 1770) в «Системе природы» говорил: «Порядок и беспорядок — отвлеченные термины, которые не могут существовать в природе, где все неизбежно и все подчиняется неизбежным законам. Порядок — не что иное, как неизбежность по отношению к последовательности действий. Беспорядок по отношению к какому бы то ни было существу есть не что иное, как переход этого существа к новому порядку — к ряду таких движений и действий, которые различны от тех, к каким оно было способно до того времени. Поэтому в природе не может быть ни чудовищ, ни дивных существ, не может быть ничего удивительного или чудесного. По той же самой причине мы не имеем никакого права разделять произведения природы на произведения разума и на произведения случайности. Там, где все неизбежно, под словом случайность можно разуметь лишь ограниченность человеческих знаний».

[16] Ранее, в гл. IV (: 55), Дарвин поясняет, что «под словом „изменения“ разумеются исключительно индивидуальные различия» (*1939 : 329*).

тате случайностей получается некий средний уровень, и лишь отклонения от этого среднего уровня стремятся уничтожить друг друга.

Молекулы газов, составляющих воздух, находятся в беспрерывном движении по самым разнообразным направлениям, обладая при этом самыми разнообразными скоростями — от нескольких сантиметров до нескольких сот метров в секунду. Движение и скорость каждой молекулы подчинено случайности. Можно было бы думать, что и температура воздуха будет колебаться в значительных пределах. На самом деле в результате бесчисленных столкновений миллиардов молекул воздух принимает некоторую среднюю температуру. Другой пример. В 1908 году в России переслано 1.2 миллиарда простых писем; из них на каждый миллион приходилось 27 совершенно без адреса. Письмо без адреса — это есть результат случайности. И вот мы видим, что в 1910 году при 1.5 миллиарде простых писем на каждый миллион приходилось... тоже 27 без всякого адреса (Кауфман, 1916 : 40). В этом сказывается закон больших чисел.

Итак, в результате игры случайностей может обнаружиться статистически некоторая средняя величина.

Если бы наследственных вариаций было бесконечное количество, то среди них имелись бы и целесообразные, и нецелесообразные, и притом как те, так и другие приблизительно в *равных* количествах (ибо, если бы на стороне целесообразных имелся перевес, то уже нельзя было бы говорить о случайности, а пришлось бы видеть причину, действующую в определенном направлении). Казалось бы, средний статистический результат должен быть равен нулю. Но обладание целесообразными вариациями дает обладателю их перевес, и тут вступает в дело динамический элемент, именно естественный отбор, обеспечивающий, с одной стороны, преимущество приспособленному организму, с другой стороны — позволяющий ему прогрессировать.[17]

Таким образом, принципиального возражения против эволюции в результате случайных вариаций, при допущении отбора, нет. Эволюция *логически мыслима* при наличии естественного отбора.

Но все это может произойти, если есть одно необходимое условие, conditio sine qua non: *бесконечное количество наследуемых вариаций,* подобно тому как в приведенных выше двух примерах имеется в одном бесконечное количество молекул, беспрерывно меняющих скорости и направления движения, в другом — колоссальное количество писем. Понятно, что в пространстве с ограниченным числом молекул температура не могла бы остаться постоянной. Равным образом и в небольшом населенном пункте количество писем без адресов не подлежит никакой законности.

Но о бесконечном количестве наследуемых вариаций у организмов не может быть и речи.

---

[17] Приведем из области статистики пример, поясняющий роль динамического фактора. Смертность в России на тысячу в среднем за десятилетия:

1861—1870	1871—1880	1881—1890	1891—1900	1901—1909
39.0	36.2	34.5	32.8	29.9

Смертность неуклонно падает. Динамическим фактором является улучшение благосостояния сельского населения и санитарные улучшения в городах. Таким же динамическим фактором в эволюции мог бы явиться естественный отбор.

4. Бесконечно ли количество вариаций?

Если в природе происходит какое-либо изменение, то необходимое количество деятельности для этого изменения бывает возможно меньшим.

Maupertuis, 1746

В природе совершается лишь то и лишь столько, что и сколько может совершаться, и это может совершаться лишь одним способом.

Mach, 1900 : 392.

Дарвин полагал, что изменчивость организмов безгранична. В «Происхождении видов» (гл. IV : 57; *1939 : 331*) он говорит: «Ходячее убеждение, что размеры возможной изменчивости имеют строго определенные пределы, есть только простое предположение».

Свидетельство палеонтологии. Будь это правильно, мы в ископаемом состоянии находили бы бесконечное количество как неудавшихся, так и промежуточных форм. Но палеонтология опровергает это самым решительным образом. Если мы обратимся к палеонтологически хорошо изученным группам, каковы, например, аммониты или лошадиные, то убедимся, что о бесконечном числе вариаций, из которых можно было бы выбирать, не приходится говорить: число изменений ограничено, и самые изменения идут в определенном направлении.

Указанное сейчас затруднение для теории отбора совершенно ясно представлялось и Дарвину. В начале X главы «Происхождения видов» он говорит: «Количество существовавших когда-то промежуточных разновидностей должно быть поистине огромно и стоять в соответствии с тем огромным масштабом, в каком совершался процесс истребления. Почему же в таком случае каждая геологическая формация и каждый слой не переполнены такими промежуточными звеньями? Действительно, геология не открывает нам такой вполне непрерывной цепи организмов, и это, быть может, наиболее естественное и серьезное возражение, которое может быть сделано против теории отбора. Объяснение этого обстоятельства заключается, как я думаю, в крайней неполноте геологической летописи» (: 205; *1939 : 514—515*).

Палеонтологическая летопись в общем, без слов, неполна, но преувеличивать этой неполноты в нашем вопросе не следует. Есть группа ископаемых объектов, на которых эволюция может быть прослежена даже в настоящее время с исчерпывающей полнотой. Мы говорим о коренных зубах рептилий и млекопитающих, подробно изученных Осборном.

Основной, исходный тип коренных зубов млекопитающих есть *трехбугорчатый*, tritubercular, как его обозначил Коп в 1883 г. Из него развилась большая часть, если не все, типы коренных зубов более высших отрядов; это с достоверностью установлено для насекомоядных, сумчатых Polyprotodonta, неполнозубых Taeniodonta, хищников Creodonta и Fissipedia, приматов, копытных, Condylarthra и других (Osborn, 1907 : 3). У разных отрядов коренные приобретают разнообразные формы и у многих весьма сильно усложняются. Однако усложнение идет строго закономерно, и, например, добавочные бугорки, а равно и их видоизменения, появляются в определенном порядке и в определенном месте, и в ископаемом состоянии вовсе неизвестно таких форм, где бы бугорки и их видоизменения оказались расположены не там, где им полагается, а как попало, случайно.

Сошлемся далее на авторитет великого палеонтолога и мыслителя Мельхиора Неймайра, который, будучи убежденным сторонником теории отбора, тем не менее в своей замечательной книге «Die Stämme des Thierreichs» (Neumayr, 1889 : 115) говорит: «Вариации не колеблются совер-

шенно беспорядочно по всем направлениям, но, как правило, имеется только ограниченное число изменений».

Точнее сказать, индивидуальных вариаций и флюктуаций имеется множество, но из этого фенотипического материала природа не может творить новых форм: все это изменения ненаследственные. Для создания нового нужен генотипический материал, иначе мутации, т. е. изменения, сохраняющиеся в потомстве. И вот мы утверждаем, что количество мутаций ограничено и отбору здесь не из чего выбирать.

Если бы в природе господствовала безграничная изменчивость и каждый орган мог варьировать по всем направлениям, то неприспособленные существа и уродства составляли бы правила, а нормальные особи, т. е. в общем приспособленные хорошо, являлись бы исключением. Но и современный, и ископаемый органический мир ясно свидетельствуют нам о том, что громадная масса особей была хорошо приспособлена.

Организм есть устойчивая система, в которой стремление к изменчивости сдерживается в известных пределах наследственностью. Это истина самоочевидная. Нельзя представить себе, как бы мог функционировать такой сложный орган как глаз, ухо или нижний мозговой придаток, если бы в них имело место бесконечное количество вариаций, из которых естественному отбору надлежало бы выбирать самое целесообразное. Такой орган ни минуты не мог бы исполнять своего назначения. Вариации в нижнем мозговом придатке повели бы к образованию чудовищных форм, подобных тем, о которых повествует Лукреций в классическом месте своей поэмы (V, 837 сл.). Такие чудовища должны были бы попадаться массами и в ископаемом состоянии, и в современной фауне и флоре. Но ничего подобного нет. История земли всюду показывает нам существа, столь же хорошо приспособленные к тогдашней обстановке, как и современные — к теперешней. «Как бы далеко назад мы ни проследили ископаемую летопись, — говорит известный фитопалеонтолог Д. Скотт (1914 : 233—234), — мы нигде не встретимся с дурно приспособленными растениями, а только с растениями, приспособленными к условиям, не похожим на существующие». Если же внешняя обстановка была такая же, мы встречаем и приспособления, совершенно сходные с современными. Листья палеозойских плаунов Sigillaria и Lepidodendron имели на нижней стороне два глубоких желобка, защищенных волосками; в этих желобках были скрыты устьица. Точно такие же приспособления находим и у теперешних растений, подвергающихся засухе: это — устройство для предохранения от чрезмерного испарения. Длинные и узкие листья кордаитов были снабжены параллельными жилками прочной волокнистой ткани, проходившей через лист по верхней и нижней поверхности, т. е. там, где они могли оказывать наибольшее сопротивление сгибанию. У современных однодольных мы находим точно такие же приспособления.

Инфузория так же хорошо справляется со своими жизненными задачами, как и человекообразная обезьяна. Бактерия не хуже приспособлена к окружающей ее обстановке, чем сложноцветное. Можно ли думать, что акула хуже приноровлена к водной среде, чем орел к воздушной? Как отметил G. Wolff (1898), из самого определения организма следует, что всякое живое существо способно целесообразно отвечать на раздражение и, следовательно, приспособлено.

Даже самые элементарные формы жизни отличаются необычайной сложностью и в отношении способности к целесообразным реакциям не уступают высшим. По исследованиям Дженнингса (Jennings, 1906), одноклеточные организмы реагируют на те же виды стимулов, что и высшие животные. Протоплазма, лишенная нервной системы, отвечает на те же раздражения, что и органы ощущений Metazoa. «Даже голая протоплазма амебы отвечает на все виды стимулов, на какие отвечает любое животное. Нервная система и органы ощущений не необходимы поэтому

для восприятия какого-либо специального рода раздражений». Произвольные действия, т. е. деятельность и изменения ее, проявляемые без внешних раздражений, наблюдаются у простейших, подобно тому, как у Metazoa. «Идея, что произвольная деятельность присуща только высшим животным, совершенно ошибочна; действие столь же произвольно у простейшего, как и у человека». Нет никаких доказательств в пользу того, чтобы поведение простейших и низших Metazoa разнилось чем-либо существенным. Жизненные проявления у тех и других существенно сходны. «Поведение простейших не более и не менее машинообразно, чем поведение Metazoa; обоими управляют одинаковые принципы».

Словом, в среде органического мира мы всюду находим существа, приспособленные к окружающей обстановке и весьма совершенные, даже в самых низах филогенетической лестницы. Нигде не обнаруживается уродливых форм, какие обязательно должны были бы попадаться в том случае, если бы господствовала безграничная изменчивость.

Из предыдущего, конечно, не следует, чтобы организмы вообще достигли высшей мыслимой степени совершенства, чтобы нельзя было представить себе существ еще лучше приспособленных. История земли показывает нам много примеров постепенного усовершенствования организации, т. е. более совершенной способности отвечать целесообразно на раздражения. Таков, например, ряд позвоночных. Но это свидетельствует лишь о том, что чудес в мире не бывает: природа работает исключительно при помощи законов физики и химии, и хорошие результаты могут быть достигнуты лишь постепенно.

Можно было бы в доказательство бесконечной изменчивости организмов сослаться на поучительные наблюдения Н. И. Вавилова (1920) над формами пшеницы, ржи, ячменя, чечевицы,[18] которые показывают необычайную изменчивость. Действительно, полиморфизм здесь велик, но он вызван перераспределением тех же самых признаков, а границы между разными видами, например у пшениц (Triticum vulgare, Tr. compactum, Tr. spelta, Tr. durum, Tr. polonicum, Tr. turgidum, Tr. monococcum и Tr. dicoccum), остаются неприкосновенными. Так что изменчивость вовсе не безгранична; пределы ее могут быть наперед предсказаны. И, что самое важное, на примере злаков можно убедиться, что изменчивость не случайна, а *закономерна*: вовсе не случайность, что у обыкновенной пшеницы (Triticum vulgare) бывают формы остистая и безостая, белоколосая, красноколосая и черноколосая, опушенная и гладкая, озимая и яровая и пр., ибо такие же точно формы имеются, по наблюдениям проф. Вавилова (1920), и у карликовой пшеницы и у полбы, а приблизительно такие же у других пшениц, у ячменей, ржи и др.

[Некоторые полагают, что количество комбинаций генов при оплодотворении столь велико, что среди них могут оказаться случайно и прогрессивные. Так, В. М. Шимкевич (1922) говорит: «У человека при 24 хромосомах в половых клетках число возможных наследственных комбинаций около 300 биллионов, не считая тех, которые могут произойти от скрещивания хромосом и от покуда загадочного процесса образования новых генов». Эта гипотеза переносит вопрос об образовании признаков с органов и приспособлений на гены, т. е. отодвигает его дальше. Но спрашивается, откуда же получились гены, из коих каждый, как правило, соответствует какому-то целесообразному признаку?] (361) [Здесь мне придется обратиться к компетентному мнению Дженнингса (Jennings, 1922 : 6).

«При размножении двух родительских особей, знакомом нам по высшим животным и растениям, имеет место смешение различных пород, образование большого числа разнообразных групп наследственного ма-

[18] О чечевице см. работу Е. И. Барулиной (1920) из лаборатории Н. И. Вавилова.

териала с последующим возникновением от данной родительской пары огромного множества разнообразного потомства. Это основная причина различий, постоянно наблюдаемая среди индивидуумов, различий, которые прежде рассматривались как вариации и считались материалом эволюционных изменений. Но такая калейдоскопическая перегруппировка материала, составные части которого остаются без изменений, не имеет видимой связи с эволюционной изменчивостью; в следующем поколении происходит новая перегруппировка тех же компонентов материала, и так далее до бесконечности».]

Об эволюции путем гибридизации. Есть и такой взгляд на эволюцию: новые формы получаются путем скрещивания (Lotsy, 1914; Регель, 1912 : 493 сл., 1917). При гибридизации достаточно близких форм, отличающихся несколькими наследственными генами, получаются всевозможные комбинации факторов; часть образующихся форм при самоопылении или скрещивании с себе подобными делается константной. «В результате должно получиться бесчисленное множество биллионов теоретически возможных самостоятельных константных наследственных форм». Теперь вступает в свою роль естественный отбор, который выделяет наиболее жизнеспособные формы, а прочие уничтожает.

Подобного же рода соображения развивает и Леб (1912). Moenkhaus обнаружил, что возможно оплодотворить яйцо любой морской рыбы из костистых (Teleostei) молоками любой другой костистой. Правда, зародыши жили очень недолго, но впоследствии Лебу удалось поддерживать в таких помесях жизнь больше чем месяц. Так как число видов ныне живущих костистых рыб около 10 тысяч, то, стало быть, можно было бы произвести около 100 миллионов помесей, из коих, однако, только ничтожное количество, например 1/100%, могло бы выжить. В опытах Леба случалось, что у помесей формировались глаза, мозг, уши, сердце, кровь и сосуды, но они вскоре погибали от того, что циркуляция крови или не устанавливалась совсем (хотя сердце могло неделями биться), или, если и устанавливалась, то ненадолго. Можно заставить развиваться яйца иглокожих, оплодотворив их спермой моллюсков или червей, но полученные помеси недолговечны.

«Поэтому не будет преувеличением сказать, что число ныне существующих видов есть лишь бесконечно малая часть тех, кои могли бы возникнуть и, возможно, возникают, но кои ускользают от нашего внимания ввиду того, что они не в состоянии жить и размножаться. Только то ограниченное количество видов может существовать, какое не обладает резкими дисгармониями в их автоматических механизмах сохранения и размножения. Дисгармонии и неудачные попытки в природе есть правило, системы, развивавшиеся гармонично, редкое исключение. Но так как мы замечаем лишь последние, то мы получаем ложное впечатление, что „приспособление частей к плану целого“ есть всеобщее и специальное свойство живой природы, отличающее ее от неживой».

«Если бы строение и механизм атомов были известны нам, то мы, вероятно, познакомились бы с миром удивительных гармоний и очевидных приспособлений частей к целому. Но в этом случае мы скоро поняли бы, что химические элементы есть только немногие прочные (durable) системы большого числа возможных, но не прочных комбинаций».

Эти рассуждения, повторяющие Лукреция и Дидро (что мы отнюдь не думаем ставить Лебу в упрек), основаны на правильных данных, но автор совершенно упускает из вида, что все те гибриды, о которых он говорит, для механизма видообразования не имеют решительно никакого значения, ибо вероятие, чтобы в природе произошел гибрид между разными видами морских рыб, крайне ничтожно. А если он и произошел, то вероятие, чтобы он выжил, еще меньше, — раз даже при искусственных условиях лаборатории, помеси только в исключительных условиях доживают до возраста в один месяц.

Против взгляда, сводящего разнообразие органических форм на гибридизацию, можно сделать те же возражения, которые мы привели выше: где в ископаемом состоянии обнаружено это бесчисленное количество неудавшихся форм? Где они в современной фауне и флоре? Здесь мы их, за весьма малыми исключениями, не видим.

Затем, гибридизация, за ничтожными исключениями, имеет успех лишь при скрещивании в пределах одного и того же вида. Таким образом, гибридизация оставляет границы линнеевского вида ненарушимыми.

Наконец, у многих животных гибридизация почти не имеет места, например, она редка среди млекопитающих, птиц, рептилий.

Все вышеизложенное заставляет нас отрицательно отнестись к попыткам объяснить все разнообразие органического мира как результат гибридизации, хотя мы не отрицаем, что в известных случаях помеси могли служить материалом для образования новых форм [как, например, в случае скрещивания между Viola tricolor L. и V. arvensis Murr., которое изучал Клаузен (Clausen, 1922)].

5. Невероятность селекционизма

Все современное естествознание, говорит Пуанкаре, есть не что иное, как бессознательное приложение теории вероятностей. Естествоиспытателю приходится *оценивать* вероятности. Лаплас распространяет то же положение на всю жизнь: «большинство вопросов жизни, — по его мнению, — есть задача теории вероятностей. Человек перед их разрешением перебирает все возможные случаи и, руководствуясь здравым смыслом, оценивает качественно различную степень вероятия каждого из них и соображает с этой оценкой свои поступки».

[Для примера, рассмотрим, каково вероятие случайного образования «домика» у аппендикулярий (свободно плавающих Tunicata). Эти животные живут в особом, весьма сложно устроенном домике, выделяемом особыми крупными эпителиальными клетками, ойкопластами. У Oikopleura albicans домик снабжен решеткой для фильтрации мельчайшего планктона, ловчим аппаратом, воронкой и пр. Среди ойкопластов этой аппендикулярии есть две крупных группы: одна служит для выделения ловчего аппарата, другая — для образования решетки (Lohmann, 1909). Домик может сбрасываться и образовываться заново по нескольку раз за день. Можно ли представить себе случайное варьирование двух групп клеток в таком направлении, чтобы создать целесообразный аппарат, гармоничный во всех частях?] (368)

Руководствуясь точкой зрения вероятности, мы должны сказать, что вероятие случайного появления даже одного полезного признака в таком сложном органе, как глаз, ухо или мозг, ничтожно мало. Случайный новый признак очень легко может *испортить* сложный механизм, но ожидать, что он его *усовершенствует*, было бы в высокой степени неблагоразумно. Но вероятие станет равным почти нулю, если мы вспомним, что недостаточно случайного изменения одного признака: полезное изменение, например в сетчатке, должно быть связано с изменениями во всем аппарате: одновременно должны изменяться в полезном направлении не только ряд других частей глаза, но и соответственные центры мозга. Вероятие, что случайно *одновременно* появятся все полезные вариации во всех частях, есть вероятие чуда. To admit all this is, as it seems to me, to enter into the realms of miracle, and to leave those of science, можно сказать, повторяя слова Дарвина (Darvin, 1872 : 204).[19] Такие же

[19] Допустить все это, мне кажется, значило бы перейти в область чудесного, покинув область науки (Дарвин, *1939 : 458*).

основания ожидать, что, всыпав в сосуд колесики, винтики и прочие составные части часового механизма, мы посредством простого встряхивания можем когда-нибудь добиться того, что они сами собой сложатся в часы, отвечающие своему назначению.

[Мы можем привести здесь слова Уитмена (Whitman, 1904, переизд. 1909 : 12):

«Допустить, что глаз возник в какой-то иной вариации, которая путем отклонений и мутаций случайно привела к изначальной полезности и затем развивалась по прямой линии, постепенно или скачками, до ее современной стадии, обладающей сложными формами адаптации, значило бы почти что признание невероятной смены чудес. Невозможно поверить, чтобы такая гармоничная система адаптаций могла возникнуть путем мутации».]

Это так с теоретической точки зрения. А с практической палеонтология показывает, что новые вариации возникают в определенном месте и в определенном числе [(ср. выше — Osborn, 1907)]. Они бывают или индифферентны для организма, или вредны — и тогда вид со временем вымирает, — или полезны. Если они полезны, то не случайно полезны, а возникли в нужном для организма, совершенно определенном месте.

Отбору не из чего выбирать. Это лучше всего видно на тех примерах развития в определенном направлении, какие мы приведем для Theromorpha, динозавров и птерозавров.

Случайная изменчивость Дарвина предполагает, что у вида имеется возможность развиваться в различных направлениях (Plate, 1913a : 197). Мы же на основании данных палеонтологии и сравнительной анатомии утверждаем, что направление развития предопределено химическим строением белков данного вида (см. гл. II—IV).

Наконец, Дарвин считается с изменчивостью уже существующих признаков. Но сплошь и рядом мы видим у организмов образование *новых* признаков, появляющихся там, где это нужно. Приведем пример: у птеродактиля на плечевой кости пневматическое отверстие лежит в том же самом месте и имеет ту же величину и форму, что и у птиц. Можно ли полагать, что это отверстие образовывалось в любом месте плечевой кости и только тогда, когда оно случайно нашло себе место там, где оно находится и где оно полезно для организма, оно закрепилось отбором? Это предположение наиболее невероятно. И в ископаемом состоянии у птеродактиля, и у ископаемых птиц, и, наконец, у ныне живущих птиц отверстие это всегда находится в определенном месте. Конечно, оно несколько варьирует в форме, величине и положении, но в строго определенных пределах. Всякому, занимавшемуся палеонтологией, ясно, что здесь отбор не имел возможности выбирать из многих вариаций одну случайно полезную. В данном случае новая вариация, оказавшаяся полезной, образовалась в том именно месте, где это нужно для организма. Так образуются все признаки — в определенном месте и в определенной форме.

Можно давать этому явлению какие угодно объяснения, но естествоиспытатель не должен закрывать глаза перед фактами.

Итак, селекционизм невероятен, ибо приписывает случаю такую роль, какая по теории вероятностей не может ему принадлежать.

Целый ряд авторов, каковы Бэр (Baer, 1876), Страхов (1887), Келликер (Köllicher, 1872), Негели (Nägeli, 1884), Данилевский (1885), Эймер (Eimer, 1889), Бехтерев (1916), О. Гертвиг (Hertwig, 1916) и многие другие, отметили уже первенствующую роль, какая принадлежит в теории отбора случайности, и отвергли на основании этого селекционизм.

Но на это еще Дидро в Pensées philosophiques (1746) возражал, что малая вероятность компенсируется количеством комбинаций: материя

существует и движется отвечно, мир безграничен, количество атомов бесконечно (§ XXI).

По вычислению Лапласа, вероятие, что правильность планетных орбит есть результат случайности, равно приблизительно 1 : 537 000 000. Во сколько же раз менее вероятно случайное происхождение живых существ, спрашивает Вундт (Wundt, 1907, I : 319). Думают, говорит он, повысить вероятность случайного происхождения целесообразностей, указывая на громадные промежутки времени, но забывают, что время повышает число как благоприятных, так и неблагоприятных вариаций.

Борьба за существование не только не служит к выработке полезных признаков, но сама же подрывает возможность образования приспособлений. Ибо она губит бессчетное число особей: в буковом насаждении, например, в десятилетнем возрасте на гектар приходится 800 000—1 000 000 деревьев, а в возрасте 120 лет всего 500—750 (Морозов, 1912 : 18—19). Если бы не было борьбы за существование и все деревья дали семена, тогда вероятие *случайного* появления новой полезной вариации у бука было бы во много раз больше, чем при наличии борьбы за существование: полезные признаки, может быть, и образовались, да особи то, одаренные ими, погибли.

Бывают случаи, когда можно говорить, если не о бесконечном, то во всяком случае об очень большом количестве наследственных вариаций. Это бывает тогда, когда мы имеем дело с подвидами. Переходя из области распространения коренного вида к области, где место его занимает подвид, мы встретим постепенно целый ряд переходов. Так, совершенно нечувствительный ряд переходов ведет от европейского голавля (Leuciscus cephalus) к кавказскому (L. cephalus orientalis) или от европейской ели (Picea excelsa) к сибирской (P. excelsa obovata).

Но эти наследственные вариации возникают не в силу естественного отбора, а под влиянием общей суммы местных географических условий («ландшафта»); они ограничены строго определенным ареалом и претерпевают видоизменения, как мы покажем, сразу общей массой.

6. Непосредственная целесообразность

Допустим, что нам нужно подобрать ключ к замку. Мы можем взять связку случайно попавшихся ключей, и из сотни ключей один случайно подойдет к замку. Но можно открыть тот же замок одним, специально для него прилаженным ключом. И в том, и в другом опыте при открывании замка действовал закон причинности и были соблюдены все законы механики, несмотря на то что в первом опыте ключ подошел случайно.

Так и Дарвин предполагает, что изменчивость организмов столь велика, что отбор, прилаживающий признаки (подобно тому, как открыватель замка прилаживает ключи), всегда найдет случайную вариацию, которая окажется полезной. Селекционизм оперирует со случайно полезными вариациями. Напротив, мы полагаем, что полезная вариация возникает именно там, где она нужна, подобно тому как американский замок открывается своим специальным ключом.

Согласно учению Дарвина, приспособление не может впервые появиться в качестве прямого непосредственного результата жизнедеятельности организма: целесообразное развивается как результат множества уклонений, из коих одно *случайно* оказывается полезным.

По этой теории, всякое целесообразное проявление деятельности организма должно иметь за собою весьма длинную историю: те особи, которые не обладают данной способностью, погибали, те же, у которых случайно требуемое свойство оказалось, выжили и дали потомство, одаренное нужной целесообразностью.

Но на самом деле это не так. Мы знаем теперь много случаев, когда целесообразности обнаруживаются организмом при таких условиях, каких ему в истории его вида заведомо никогда не приходилось переживать. Те целесообразности, о которых мы будем говорить сейчас, проявляются внезапно, сразу, вне всякого участия естественного отбора.

Одним из удивительных примеров являются прививочные «гибриды» или т. н. *химеры*, подробно изученные только в самое последнее время. Еще в 1825 г. парижский садовод Адам, прививая глазки Cytisus purpureus на ствол Cytisus laburnum, заметил, что в одном случае на месте срастания образовалась ветвь с признаками, промежуточными между laburnum и purpureus. Ветвь эта была вегетативно размножена, и в настоящее время Cytisus Adami, как назвали этот прививочный гибрид, нередок в ботанических садах. Цветы его желто-красного цвета, промежуточного между подвоем и привоем. Семена же Cytisus Adami дают чистый Cytisus laburnum. В последнее время Винклеру и другим удалось получить прививочные гибриды между мушмулой (Mespilus) и боярышником (Crataegus), между разными видами Solanum, между апельсином и лимоном и др. Исследования показали, что в месте прививки не происходит слияния клеток привоя и подвоя; группы клеток, принадлежащие обоим растениям, растут согласованно и *дают стебли, листья и цветы, состоящие из тканей, доставленных разными растениями.* Так удалось получить растения, у которых листья на одной и той же ветви принадлежали частью томату (Solanum lycopersicum), частью паслену (Solanum nigrum); даже более того — случалось, что часть листа принадлежала томату, а часть паслену; то же наблюдалось в отношении цветов и плодов: получены плоды, одна половина которых принадлежит томату, а другая паслену. Путем таких же прививок удалось вырастить плоды, которые были снаружи апельсины, а внутри лимоны или же состояли из долек поочередно апельсинных и лимонных. Но, что самое удивительное, Винклеру посчастливилось получить такую химеру от томата и паслена, у которой листья были по форме нечто среднее между листьями томата и паслена, — словно у настоящей помеси.[20] Как будто какой-то внутренний регулирующий принцип создает формы из частей органов двух организмов (рис. 1).

[В последнее время стали известны химеры и в животном царстве.] (373)

[Spemann (1921) произвел над зародышами тритонов двух видов — Molge vulgaris (=Triton taeniatus, обыкновенный тритон) и M. cristatus (=Triton cristatus, гребенчатый тритон) следующий опыт: в начале гаструляции он переносил у обыкновенного тритона эктодерму с переднего конца того места, которое дает начало зачатку центральной нервной системы, гребенчатому тритону в такое место, которое со временем даст начало эпидермису. Обратно, участок будущего эпидермиса переносится с зародыша гребенчатого тритона на обыкновенного, и именно в место будущей нервной пластинки. Так как клетки эктодермы зародышей обоих видов легко различаются по цвету, то за судьбой пересаженных участков не трудно следить. Оказывается, что пересаженные ткани продолжают свое развитие, причем вполне подчиняются тому положению, в какое они попали: зачаток нервной системы среди зачатка эпидермиса у гребенчатого тритона развивается в эпидермис, зачаток эпидермиса среди зачатка нервной системы у обыкновенного тритона входит с течением времени в состав мозга и глаз. *Но вместе с тем пересаженный участок сохраняет и в новом месте свои видовые отличия,* т. е. хотя ткань M. cristatus развивалась на M. vulgaris так, как это нужно последнему, но все же она сохраняла особенности ткани

[20] О химерах см., напр.: Иост, 1914 : 654—658, табл. II; здесь и литература. Также: Goldschmidt, 1920a : 332—343; [Babcock and Clausen, 1918 : 374—384].

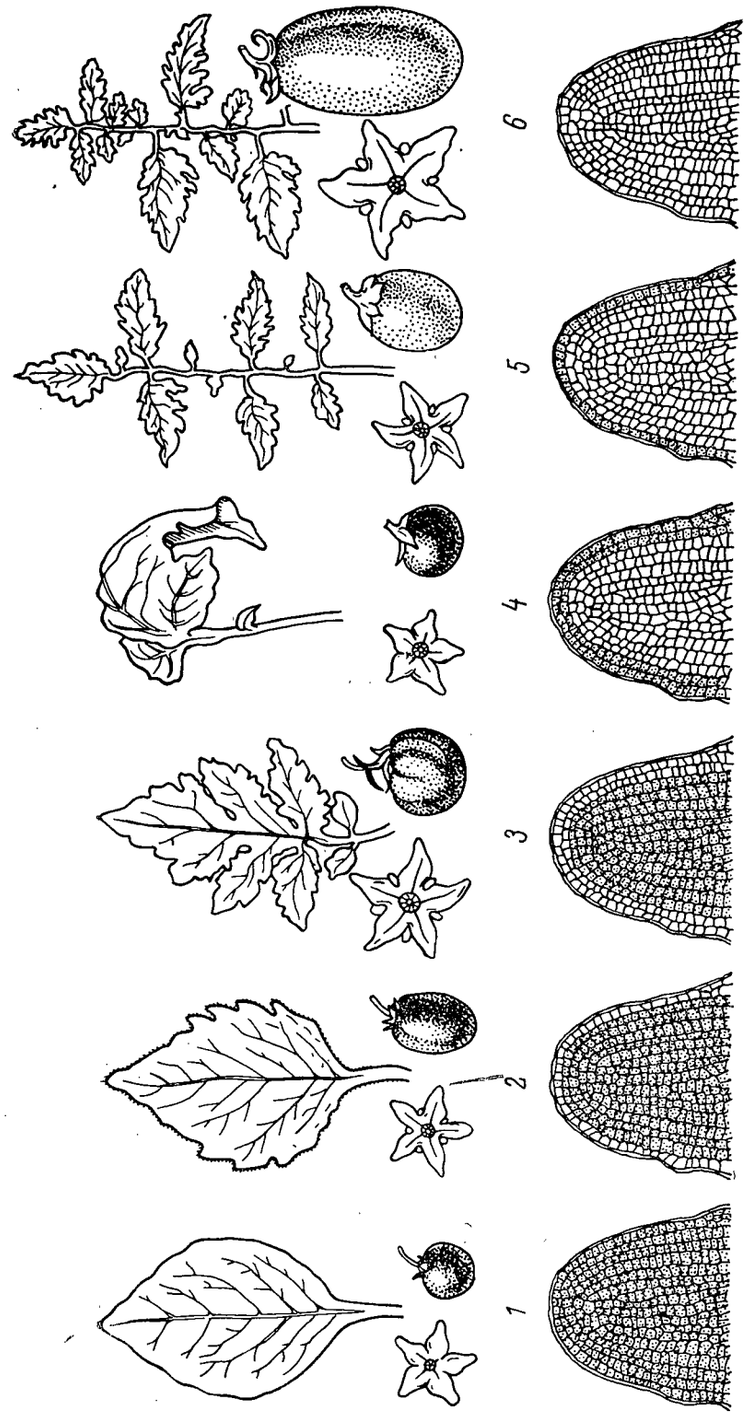


Рис. 1. Химеры или прививочные гибриды, получающиеся при скрещивании путем прививки двух пасленов: черного *Solanum nigrum* и обыкновенного томата *Solanum lycopersicum.*

Для каждого растения изображены лист, цветок, плод и схема продольного разреза точки роста. На разрезах слои, принадлежащие черному паслену, заштрихованы пунктиром, принадлежащие томату — оставлены светлыми. *1*, Solanum nigrum. *2*. S. tubingense. *3*. S. proteus. *4*. S. Gaertnerianum. *5*. S. Koelreuteranum. *6*. S. lycopersicum. [(Из L. Jost, 1915).]

гребенчатого тритона. Spemann сравнивает полученные им сращенные особи с растительными химерами.] (382)

[В. Исаев (1923) сращивал двух гидр, принадлежащих к двум разным родам: местную красную форму Hydra vulgaris и бурую (или серую) Pelmatohydra oligactis. На сращенном препарате можно было видеть 5—6 длинных щупалец, принадлежащих oligactis, и 6 коротких, принадлежащих vulgaris. Сперва каждая группа щупалец сокращалась отдельно, но уже через два-три дня устанавливалась полная физиологическая связь, и все щупальца сокращались одновременно. Ловля добычи, ее захватывание, переваривание — все шло как у любой нормальной гидры. Вскоре красное вещество исчезает и конплантат (сращенный экземпляр или химера) оказывается серым, вполне похожим на типичную oligactis. Можно было бы думать, что oligactis, так сказать, поглотила vulgaris. Но это не так. При почковании комплантата наблюдалось удивительное явление: появлялось сразу две почки, как у vulgaris (а не одна, как у oligactis); притом почки оказались супротивными, как у vulgaris. Третья почка возникла в единичном числе, но с числом щупалец 8, которое у почек oligactis никогда не наблюдалось. Во всех перечисленных случаях щупальца на почке появлялись одновременно, как у vulgaris, а не одни за другими (попарно), как у oligactis. Вообще же из почек химеры получались двоякого рода гидры: 1) ничем не отличающиеся от oligactis и дающие в потомстве чистых oligactis, и 2) промежуточные между oligactis и vulgaris (автор их называет «oligactoid»); они в потомстве давали чистых oligactis и oligactoid, причем последние заметно преобладали. Таким образом, мы здесь имеем дело как будто с настоящим прививочным гибридом.] (373—375) [Гёч (Goetsch, 1923), объединив две гидры, принадлежащие к разным родам (Hydra attenuata var. viridescens с Pelmatohydra oligactis), получил мозаичную химеру, которая передает свои особенности почкам (т. е. органам бесполого размножения).]

Удавалось срастить переднюю часть дождевого червя Allobophora terrestris с задней частью другого вида, Allobophora foetida. Сращивали переднюю часть куколки бабочки Saturnia cynthia с задней частью куколки Saturnia promethea; из полученного таким путем существа вылуплялась бабочка. Удавалось сращение передней части зародыша лягушки Rana virescens с задней частью R. palustris; из этих двойниковых зародышей вылуплялись головастики, которые затем вырастали в лягушат, наполовину virescens, наполовину palustris [(Harrison, 1898).]

И в случаях растительных «химер», и при сейчас описанных трансплантациях у животных из двух видов получается один организм, *целесообразно реагирующий на раздражения*. Так как в прежнем (филогенетическом) опыте особям, взятым для прививок, ничего подобного испытывать не приходилось, то, очевидно, способность к целесообразным реакциям развивается вообще не в результате естественного отбора, а изначально присуща организму.

Сетчатая оболочка глаза, как известно, образуется в результате дифференцировки глазного пузыря, представляющего собою полый выступ переднего мозга. Хрусталик же получает начало над глазным бокалом, из кожи. Spemann переносил глазной бокал зародыша под кожу в другое место тела, и он продолжал проделывать свое развитие; но при этом самое замечательное, что над глазным бокалом из кожи образовывался хрусталик, словно бы глаз развивался на своем нормальном месте.

[Филатов (1916 : 51) пересаживал слуховой пузырек от одного головастика жабы другому на той же стадии развития. Пузырек переносился в соединительную ткань между слуховым пузырем и глазом. Почти всегда из клеток соединительной ткани развивалась хрящевая слуховая капсула. Материал для капсулы не предопределен: она развивается из

любых клеток соединительной ткани, которые находятся по соседству со слуховым пузырьком.]

Что касается последних примеров, то можно поднять вопрос, целесообразно ли поведение трансплантированного глазного бокала, но во всяком случае здесь ясно одно: орган развивается в таком месте и в такой обстановке, какой ему никогда раньше не приходилось встречать за всю историю вида. И тем не менее форма выливается сразу готовой.

Наконец, укажем на явление искусственного иммунитета, при котором организм приобретает способность целесообразно реагировать на такие вещества, с которыми ему раньше никогда не приходилось иметь дела.

Все предыдущие примеры — а число их можно было бы при желании умножить — кажется не оставляют сомнения в том, что организм в состоянии действовать целесообразно, не будучи к тому приучен опытом, ни индивидуальным, ни наследственным.

Если это так, то и многие другие приспособления, относительно коих мы знаем, что они повторялись в целом ряду поколений, быть может вовсе не нуждаются для своего объяснения в гипотезе отбора случайных полезностей.

Так, работами лаборатории акад. И. П. Павлова выяснено, что каждый род пищи вызывает во рту выделение слюны совершенно определенного химического состава, нужного для переработки поступающей пищи. То же относится и к работе пищеварительных желез: наиболее богатый пепсином желудочный сок выделяется при питании хлебом, менее богатый при употреблении мяса, совсем бедный при молочном питании. Кишечник выделяет лактазу, фермент, расщепляющий молочный сахар, только в детском возрасте; у взрослого же лактаза обычно отсутствует. Свертывающий молоко фермент химозин вырабатывается желудочными железами у теленка, жеребенка, поросенка исключительно в период питания молоком; у животного же, перешедшего к самостоятельному питанию, он исчезает. По наблюдениям Колдаева (1916 : 1032), амилолитический, т. е. переваривающий, крахмал, фермент теленка в несколько раз слабее фермента взрослого животного; это объясняется тем, что теленок, питающийся молоком, из углеводов получает только молочный сахар и в амилазе, ферменте, переваривающем крахмал, не нуждается. Сообразно с этим, амалаза у собаки, животного плотоядного, отличается очень слабым действием, у всеядной свиньи она сильнее, у травоядных — еще сильнее.

Плате (Plate, 1913 : 561) весьма выпукло очерчивает разницу между ламаркизмом и дарвинизмом. Само собой понятно, говорит он, что в нормальных условиях каждый организм реагирует целесообразно, ибо вся его организация приспособлена к этим нормальным условиям. Но как будет вести себя организм, если он попадет в совершенно новую обстановку, в какой ни ему, ни его предкам никогда раньше не приходилось бывать? Должна образоваться новая целесообразная реакция или приспособление, иначе организм погибнет. И вот ламаркисты утверждают, что в этом положении новое приспособление получается *прямо, без посредства отбора*: все или почти все особи сразу изменяются в целесообразном направлении. Между тем, по мнению дарвинистов, особи ведут себя различно: только небольшое количество реагирует целесообразно и выживает в новой обстановке, большая же часть гибнет; в этом случае приспособление произошло непрямым путем, при посредстве отбора. Противоположность взглядов, говорит Плате, не абсолютная, не принципиальная, а внешняя, основанная на *количестве*.

На самом же деле противоположность, как мы видели, громадная. И беспристрастное рассмотрение фактов говорит, что новые приспособления образуются не тем путем, какой предполагался Дарвином.

7. Типы борьбы за существование

Вместе с Плате (Plate : 228) можно различить следующие типы борьбы за существование, или, по его выражению, «естественного исключения, или истребления» (natürliche Elimination).

1. Катастрофическое массовое истребление. Оно не считается с высотой организации, уничтожает безразлично и дурных, и хороших, и потому не имеет значения в процессе эволюции. Примерами может служить: гибель особей, яиц или семян во время наводнений, вулканических извержений, бурь; поглощение китом сразу миллионов веслоногих рачков и т. п.

2. Индивидуальное, селективное истребление — на основе недостаточной приспособленности особей. В результате будто бы получается естественный отбор и переживание наиболее приспособленных. При этом истребителями служат:

a. Неодушевленная природа: климат, почва и т. п. Только для этого типа истребления Бекетов (1896 : 14) желал бы удержать термин «борьба за существование». Вундт (Wundt : 317) справедливо замечает, что борьба за существование в этом смысле есть для дарвинистов лишь продолжение той же игры случайных воздействий, какая коренится в представлении Дарвина о безграничной изменчивости.

b. Растения и животные других видов — междувидовая борьба.

c. Особи своего же вида (или подвида, «нации» и т. д.) — внутривидовая борьба, или жизненное состязание, по определению Бекетова. Эта борьба, по Дарвину, самая упорная, ибо она происходит между особями, обладающими, как правило, сходными потребностями (1898 : 52; *1939 : 224—225*).

В отличие от борьбы с неорганической природой (*a*), борьба с организмами за пищу и размножение (*b* и *c*) покоится, по крайней мере у животных, на основе активного начала, или *воли*. Поэтому элемент случайности должен отступить на задний план. Дарвинизм тут до некоторой степени воспринимает идеи Ламарка: выполнение органом его функций совершенствует его (Wundt, l. c.).

Нельзя, конечно, отрицать наличия борьбы за существование. Не следует только упускать из вида, что, помимо борьбы за существование, в органическом мире играет важную роль и противоположный деятель — *взаимная помощь и любовь,* на что указали наши естествоиспытатели К. Ф. Кесслер (1880) и П. А. Кропоткин (1918).[21]

Но ни борьба за существование, ни взаимная помощь не служат факторами телесной эволюции в органическом мире. Эволюция идет по строго определенным законам, вне зависимости от борьбы за существование и взаимопомощи.

8. Роль отбора

1. В гл. IV «Происхождения видов» (1898 : 60; *1939 : 355*) Дарвин приводит такой пример действия естественного отбора. Волк питается оленями. Пусть наиболее сильно размножатся наиболее быстроногие олени, или же другие жертвы волков уменьшатся как раз в самое тяжелое для волков время. «При таких условиях самые быстрые на ходу и поджарые волки будут иметь наиболее шансов пережить и таким образом сохранятся, будут отобраны».

Это рассуждение совершенно верно. Но — и это есть одно из самых существенных возражений против гипотезы естественного отбора — эти быстроногие волки дадут потомство, состоящее не только из быстроногих, но и из тихоходов, притом отношение между теми и другими, или средняя степень быстроногости, у потомков быстроногих будет совершенно

[21] Взаимопомощь, хотя бы в известной степени, существует и среди растений. Так, деревья, живущие лесными сообществами, успешнее противостоят неблагоприятным климатическим фактором, например ветрам (ср.: Бекетов, 1896 : 19).

такова же, что и до эксперимента, произведенного естественным отбором.

Впрочем, в одном случае отбор окажется действительным: это — если среди волков уже имелись две формы, — быстроногие и тихоходы. В этом случае отбор в состоянии выделить, изолировать уже ранее существовавшие породы. Но тогда вопрос о том, как они образовались, какова была их эволюция, снова встает пред нами. И очевидно, что отбору здесь не принадлежало никакой созидающей роли. Как показали опыты Иоганнсена над бобами и Дженнингса над Paramaecium, отбор в пределах чистой линии бессилен. А там, где отбор дает результаты, это значит, что исследованные организмы состояли из нескольких чистых линий, обладающих каждая своими особыми наследственными признаками. Но такая смесь не в состоянии дать чего-либо *нового,* чего бы раньше в ней не заключалось, как бы долго мы ни применяли отбор. Мало того, нельзя путем отбора выйти даже за пределы вариаций, свойственных чистой линии.

Плате (Plate, 1913) соглашается с этими выводами, но принимает, что отбор вступает в свои права лишь тогда, когда организм приобретет — все равно каким путем — новый признак. Но допустим даже, что впоследствии будут обнаружены доказательные случаи действительности отбора в пределах чистой линии.

Как бы то ни было, все, что нам известно до сих пор относительно чистых линий, показывает, по справедливому замечанию Дженнингса (Jennings, 1910 : 144), что «случаи», с какими может иметь дело отбор — суть события весьма редкие. А счастливый «случай» — это *новый, наследственный и полезный признак.* Уловить этот новый признак — такова необычайно трудная и необычайно маловероятная задача, стоящая перед отбором.

Помимо положивших начало новой эре исследований Иоганнсена (1903) над бобами (Phaseolus vulgaris) целый ряд позднейших исследований показал, что отбор в пределах чистой линии не в силах дать чего-либо нового. Упомянем работы Jennings (1908, 1912) над инфузорией Paramaecium, Hanel (1908) и Lashley (1915, 1916) над гидрой, Winslow и Walker (1909) над бактериями, [Woltereck (1909) над дафниями] (384 об.), Agar (1913, 1914) над ракообразным Simocephalus и афидами, размножающимися партеногенетически, Ewing (1914, 1916) над тлей, Surface и Pearl (1915) над овсом, Fruwirth (1915) над чечевицей, горохом, соей и люпином. Отметим еще исследования Вильморена над пшеницей и Свалефской станции (Швеция) над разными злаками.

Справедливость требует указать, что у некоторых простейших было подмечено в последнее время влияние отбора. Мы говорим о работах Дженнингса (Jennings, 1916; не видел) над диффлюгией и его учеников (Middleton, 1915) над стилонихией и г-жи Stocking (1915) над наследованием ненормальностей у Paramaecium. Но еще неизвестно, таково ли значение этих опытов в интересующем нас вопросе, какое ему, по-видимому, придают сторонники теории естественного отбора. Так, относительно диффлюгии возможно, что Jennings имел дело с генотипически не чистым материалом. Pearl (1917 : 86) высказывает такое весьма приемлемое предположение: обычный отбор оперирует над соматическими признаками и потому в эволюционном смысле бессилен; но если бы удалось путем отбора воздействовать непосредственно на зародышевую плазму, то в действительности такого отбора не пришлось бы сомневаться. В некоторых опытах над Difflugia Дженнингс отбирал не только особей с малым количеством шипов, но именно таких особей, которые *имели тенденцию производить потомство с малым количеством шипов.* Понятно, что в этом случае успех отбора был обеспечен, ибо выбирались именно те гаметы, которые были нужны. Между тем, говорит Pearl (: 87), «при обычном, дарвиновском типе отбора мы выбираем тот род сомы, какой нам желателен, и слепо верим, что мудрое провидение вложило

в нее именно тот род гамет, какой нам необходим для получения и в дальнейшем желательных типов сомы». Таким образом, продолжает тот же автор, мы имеем в данном примере случай, совершенно параллельный изоляции чистых линий из смешанной «популяции»: находят несколько особей, обладающих по внешнему виду («соматически») нужными признаками; но опыт показывает, что эти признаки не передаются по наследству; тогда эти особи отбрасываются, и вместо них выбирают такие, которые воспроизводят свои, желательные нам внешние признаки.

[Johannsen (1922 : 100) тоже считает, что в наблюдениях Дженнингса имело место выделение *мутаций* и что этот процесс выделения мутаций производит впечатление, будто путем селекции произошло изменение генотипа.] (385)

Для многоклеточных организмов, размножающихся половым путем, мы знаем теперь целый ряд примеров действительности отбора. Положительные результаты получил Pearl (1915) при опытах над увеличением носкости у кур, Smith (1908) и другие при опытах над кукурузой, Mac Dowell (1915) при работах над количеством щетинок у мухи Drosophila, Zeleny и Mattoon (1915) при работах над глазами у той же мухи, Castle и Phillips (1914, 1916) — над пегими крысами (hooded rats) и др.

Castle производил опыты со скрещиванием и подбором пегих крыс. Окраска их черная с белым или серая с белым. В 1907 г. он начал опыты с колонией из 12 крыс, скрещивая самых черных с самыми черными и самых белых с самыми белыми. Самые черные из них дали начало серии +, самые белые серии —. Из потомства + выбирались самые черные и скрещивались между собой, из потомства — отбирались самые белые и тоже скрещивались. Всего исследовано 16 поколений + и 17 поколений —. При этом обнаружилось, что серия + делалась все чернее, серия — все белее. Располагая окраску по искусственным «градусам», можно было для серии + составить такую таблицу (результат наблюдений над 16 107 особями):

Генерация	Средний «градус» черноты у родителей	Средний «градус» черноты у потомства
1	2.51	2.05
3	2.73	2.51
5	3.33	2.90
7	3.56	3.20
9	3.78	3.54
11	3.98	3.78
13	4.13	3.94
16	4.45	4.13

Потомство, как оказывается, несколько менее черно́, чем родители; но все же степень черноты благодаря отбору все более и более увеличивалась.

Опыты с отбором доставили потомство в числе 17 142 штук. Из них у самых черных белизна оставалась только на груди между передними ногами; у самых белых черный цвет сохранился лишь в виде немногих темных пятен у глаз, ушей и носа (Castle, Phillips, 1914).

[Однако, последующие опыты с отбором пегих крыс показали неэффективность всей предыдущей работы с отбором. Castle (1919) скрещивал серию минус (средний «градус» — 2.6) с дикими крысами. Третье скрещивание дало потомство, исключительно плюс по характеру, со средним значением +2.5. Вообще трех скрещиваний оказалось практически достаточно, чтобы свести на нет все те различия, которые удалось получить в плюс и минус сериях соответственно путем длительного отбора в противоположных направлениях (Castle, 1919 : 129—130).]

Во всех этих случаях мы не знаем, насколько гомозиготен был исходный материал. [Во всяком случае Baur (1919) утверждает, что пегие крысы состоят из смешанной популяции.]

По мнению Mac Dowell (1915 : 94—95), подбор числа щетинок на груди у Drosophila действителен лишь до тех пор, пока не удастся достичь гомозиготности в отношении «прибавочных факторов». Вообще этот автор высказывается против влияния отбора. К такому же взгляду склоняются и Zeleny, и Mattoon (1915 : 528), производившие опыты подбора у той же мухи в отношении числа фасеток в глазе.

Затем, как указывает Pearl (1917 : 88), есть основания думать, что для опытов выбирались только такие особи, которые показывали тенденцию давать потомство с желательными качествами.

Но кто же, спросим мы, соединяет (скрещивает) в природе особи с желательными признаками? Такого деятеля нет. И если бы случайно и соединились нужные производители, то каковы шансы, что потомство их удержит в чистоте свои благоприятные признаки и тенденции?

Естественный отбор и искусственный подбор есть две совершенно разные вещи. Сходство между ними в том, что и тот, и другой *уничтожают* негодные или ненужные формы. Но этого для объяснения эволюции мало; недостаточно истребить негодное, нужно еще выбрать годное и *соединить*, заставить размножаться полезное или целесообразное. А это может сделать только отбор искусственный, в котором действует разумная воля человека. Созидательная сторона отбора имеется только в отборе искусственном, но не в естественном.

Новейшие исследования Mac Dowell (1917) над подбором количества щетинок у 49 поколений мухи Drosophila показали, что здесь подбор действителен лишь до 8-й генерации; в дальнейшем же он оказывался бессильным дать повышение числа щетинок.

[Наконец, можно сослаться на мнение такого авторитета, как Castle (1921): «Суть наших современных знаний относительно изменений в генах можно свести к утверждению о том, что такие изменения появляются и исчезают полностью и *не поддаются, насколько нам известно, ни влиянию отбора, ни какого-либо другого контролируемого процесса.* Следовательно, изменения в генах вполне возможно назвать мутациями» (: 189).

Ссылаясь на свои опыты над пегими крысами Castle говорит: «Повторные скрещивания с дикими крысами (не пегими) вызывали полное исчезновение данного признака, который был ранее получен с помощью отбора. Этот результат убедительно показал, что эти изменения произошли не в гене окраски, а в остальной наследственности. Другие случаи кажущихся постепенными изменений отдельных признаков, появляющихся в результате отбора, можно объяснить аналогичным же образом. Поэтому мы вынуждены заключить, что признаки или гены удивительно постоянны и что когда по видимости они меняются в результате гибридизации, эти изменения скорее касаются всего комплекса факторов, связанных с наследственностью, а не отдельных генов» (: 185).]

2. Замечательны новейшие исследования проф. Н. И. Вавилова над озимыми и яровыми формами растений.

Различие между этими формами заключается в том, что яровые расы злаков при посеве весной в первый же год цветут и дают плоды, озимые же расы, даже в южных странах, при весеннем посеве усиленно кустятся, образуют массу побегов, но в том же году не образуют стеблей, не цветут и не дают плодов; все это происходит у озимых на следующий год, после зимнего отдыха. До сих пор господствовал взгляд, согласно которому озимые расы есть родоначальники рас яровых; превращение озимых растений в яровые есть дело подбора, произведенного человеком. Такого взгляда держатся Hildebrand (1882), Körnicke (1885), Wettstein (1898), de Vries (1901), Н. В. Цингер (1909 : 170), Р. Э. Регель (1910 : 237; 1917 : 180). Последний автор указывает, что дикий родоначальник культурных двурядных ячменей, именно Hordeum distichum var. spontaneum, представлен расами озимыми; то же справедливо относительно ячменей из археологических раскопок: все яровые ячмени возникли в историче-

ское время. Тогда как возделываемые овсы (Avena sativa) представлены яровыми формами, дикие овсы, или овсюги (Avena fatua и A. ludoviciana), весьма близкие к культурным, есть формы озимые. Яровая красная фасоль (Phaseolus coccineus), по мнению Веттштейна, ведет начало от многолетней дикой фасоли.

Однако новейшие опыты Н. И. Вавилова и Кузнецовой (1923) над скрещиванием озимой пшеницы Triticum compractum var. wernerianum с яровой Tr. vulgare var. lutescens показали, что вышеизложенный взгляд неправилен. Первое поколение представляло типичную яровую форму, во втором поколении наблюдалось расщепление: большая часть была яровых, часть средних, часть (10%) озимых. Потомство яровых второго поколения продолжало расщепляться на яровые и озимые. Тип расщепления скорее напоминает дигибридные скрещивания, т. е. скрещивания, где наследуемый признак обусловлен двумя генами. Как бы то ни было, признак ярового образа жизни явно доминирует над озимыми; признак озимости рецессивен. Поэтому вопреки общераспространенному мнению родоначальниками озимых рас могли быть и яровые формы (: 20). Мало того, взгляд на дикие формы как на исключительно озимые тоже оказался неправильным. В 1916 году Н. И. Вавилов собрал в сев. Персии и в Закаспийской области дикий ячмень Hordeum distichum var. spontaneum; при весеннем высеве его в Москве и Саратове оказалось, что среди отдельных образцов имеются яровые расы. То же оказалось справедливым и для диких двузернянок или эммеров (Triticum dicoccum var. dicoccoides),считающихся родоначальниками культурных пшениц: среди образцов из Сибири обнаружены наряду с озимыми формами и яровые. Дикие виды злака Aegilops, близкого к пшенице и неизвестного в культурном состоянии, представлены в Персии, Бухаре и Туркестане как озимыми, так и яровыми формами. То же справедливо для диких овсов, Avena fatua и A. ludoviciana.

Поэтому, нет сомнения, что озимые формы возникали из яровых. Но, конечно, может происходить и обратное: возникновение яровых из озимых. Таким образом, яровые формы могут быть как рецессивными, так и доминантными.

Следовательно, не искусственный подбор *случайных* изменений превратил озимые формы в яровые. Нет, как яровые, так и озимые расы *существовали с самого начала в природе*. Дело же подбора ограничивается выделением чистых линий яровых рас из смеси озимых и яровых, какие наблюдаются у диких растений.

В свете этих данных получают совсем иное значение прекрасные исследования проф. Н. В. Цингера (1909) над видами торицы Spergula (из семейства Caryophyllaceae), засоряющих посевы льна. У них обнаружены некоторые свойства, которые как бы говорят в пользу отбора. Именно, у диких видов, Spergula vulgaris и Sp. sativa, зрелые коробочки широко раскрываются и семена легко высыпаются, как это сплошь и рядом бывает у растений.

Но у засоряющих посевы льна Sp. maxima и Sp. linicola, происшедших от вышеупомянутых видов, зрелые коробочки почти не раскрываются и задерживают в себе семена. Такое устройство было бы губительно для дикого вида, ибо препятствовало бы распространению растения, но для сорного оно необычайно выгодно: коробочки обмолачиваются вместе со льном, и семена торицы (Spergula) попадают в массу льняных семян, чтобы впоследствии вместе с ними быть высеянными. Таким образом, Sp. maxima и Sp. linicola обеспечивают своему потомству сожительство со льном. Это приспособление должно казаться нам прямо чудодейственным, если не признать безграничной способности к вариациям у материнских видов, Sp. vulgaris и Sp. sativa. В самом деле, можно представить себе дело таким образом. Из числа торицы, попавших в посевы льна, потомство только тех экземпляров могло иметь наибольшие

шансы распространиться, у кого *случайно* семена не осыпались в поле. Такие особи с почти не раскрывающимися коробочками могли дать потомство, которое легко могло снова попасть в посевы льна. Особи же, не обладавшие этим свойством, давали потомство, которое в значительной части гибло. Таким путем происходил отбор торицы с невысыпающимися семенами. Однако вероятие, чтобы такая счастливая случайность могла осуществиться, чрезвычайно мало. Приходится допустить необычайно большую изменчивость.

Но на самом деле нет надобности в подобном допущении. Изучение домашних растений и засоряющих их посевы видов показывает, что *способность* образовывать плоды с невысыпающимися семенами имеется у целого ряда растений. Точнее сказать, данный вид распадается на ряд форм, из которых одна (или несколько) обладает способностью не высыпать семена. Такие формы весьма пригодны для культуры; они же имеют наиболее шансов стать засорителями посевов культурных растений. Приведем несколько примеров.

Лен, Linum usitatissimum, известен в нескольких формах; у одной (L. crepitans) коробочки раскрываются сами и семена выпадают; у другой, наиболее часто разводимой (L. usit. α vulgare), коробочки не раскрываются и семена высыпаются при молотьбе (de Vries, 1906 : 49—50; Цингер, 1909 : 278). Такое же свойство, полезное для культурного растения, есть и у одного из сортов мака (Papaver somniferum ß album DC) (de Vries : 55; Цингер, l. c.). Для сорного растения пастушьей сумки, Capsella bursa postoris — описана из Германии, именно из Пфальца, мутация с почти не раскрывающимися стручочками (de Vries : 356). Луговой погремок, Alectorolophus major, высевает свои семена на месте произрастания, а засоряющая посевы ржи форма погремка (A. apterus) оставляет коробочки закрытыми, пока семена при молотьбе не будут освобождены человеком (Цингер, 1913). Воробейник, Lithospermum arvense, засоряющий озимые и яровые посевы, отличается замечательным свойством: плоды его при созревании распадаются на четыре орешка, из которых три осыпаются, четвертый же остается на цветоложе и осыпается лишь при молотьбе культурного растения (Бетнер, 1917 : 206).

Понятно, что выгода стать сорными есть именно у тех растений, которые обладают свойством не раскрывать коробочки. Так что говорить о том, что признак этот образуется случайно и затем закрепляется подбором, не приходится.

Отметим еще, что разводимые сорта пшеницы, ржи и ячменя в отличие от диких форм этих родов имеют стержни колосьев не разламывающиеся, что представляет громадное удобство при молотьбе. Кернер в «Жизни растений» спрашивает, почему в диком состоянии не сохранилось форм с неломкими стержнями? Цингер (1909 : 278) на это отвечает так: диких видов, которые обладали бы названным признаком, вероятно, вовсе не существовало, а появлялись отдельные особи (мутации) с неразламывающимся стержнем; этот признак для дикого растения вреден, так как препятствует размножению; при возделывании же такие особи специально отбирались и дали начало стойкой расе. Однако правдоподобнее, что в диком состоянии встречаются пшеницы, ржи, ячмени как с ломкими, так и с неломкими стержнями колосьев, что в данном случае, как и во многих других, мы имеем дело со смесью элементарных видов.

И в данном примере нет бесконечной изменчивости. Искомый признак имелся с самого начала налицо. Закрепляется же данная форма искусственным отбором потому, что признак этот оказался полезен для человека.

[Еще один пример. У культурной конопли (Cannabis sativa) семена, как известно, по созревании не осыпаются. Дикая конопля (C. sativa var. spontanea) неправильно считается за одичавшую культурную. Но на юго-востоке Европейской России Н. И. Вавилов (1922б : 147—148) обна-

ружил, что семена дикой конопли имеют при основании «подковку», по которой при созревании легко происходит обламывание и осыпание семян, даже еще не достигших полной зрелости. Детальное исследование дикой конопли показало, что она представлена множеством форм, отличающихся по окраске семян, их форме и величине, по степени развития «подковки». Нередки формы, лишенные «подковки». Имеется целый ряд переходов от настоящей дикой конопли до типичных неосыпающихся культурных форм.] (396)

3. В Англии «заводчики говорят об организации животного как о чем-то пластическом, что они могут лепить по желанию». Один из них, упоминая о том, что сделано в Англии в отношении овцы, замечает: «Словно они начертили мелом на стене форму, совершенную во всех отношениях, а затем придали ей жизнь» (Дарвин : 445; *1939 : 290; 1951 : 596*).

Но это большое заблуждение думать, что новые породы домашних животных и растений можно лепить, как из глины, путем отбора. «Новые» формы создаются в том случае, если у данного вида уже заранее имеются задатки к тому. А это возможно лишь потому, что домашние животные и растения происходят от разных диких форм и даже разных видов (пример — собаки, пшеницы) [22] и, следовательно, уже в диком состоянии обладали разнообразием признаков. Так что «новое» в данном случае это есть проявившееся старое. Это ясно уже из того, что, например, не всякий рогатый скот одним подбором можно превратить в шортгорнов, не всякую лошадь в арденскую (брабансон), не всякую свинью в йоркширскую. Это можно сделать разумным подбором только в том случае, если данная порода уже заключает в своей крови соответственные признаки.

На это указывает и Дарвин. «Человек может действовать посредством отбора только на слабые уклонения, доставляемые ему природой. Никогда, конечно, не пришло бы ему в голову получить трубастого голубя, пока он не увидел птицы с ненормально развитым хвостом, или дутыша, если бы ему не попалась птица с сильно развитым зобом; и чем необычнее и ненормальнее были эти особенности, тем скорее они могли остановить на себе его внимание. Выражение вроде — „попытки получить трубастого голубя“ и тому подобные, по моему мнению, совершенно неправильны. Человеку, в первый раз отобравшему голубя с несколько более широким хвостом, конечно, и не приснилось бы, на что будут походить потомки этой птицы благодаря продолжительному, отчасти методическому отбору» (Происхождение видов : 29; *1939 : 295*).

В Англии на выставках птицеводства было объявлено пожелание, чтобы гребень у испанского петуха стоял вертикально, и через четыре-пять лет экземпляров со стоячими гребешками было выведено очень много; было постановлено, что польский петух не должен иметь ни гребня, ни ушных лопастей — и такая порода была вскоре получена и т. д. Во всех этих случаях, прибавляет Дарвин (1909а, гл. XX : 448), «заказывают только то, что *появляется случайно и что вследствие отбора может улучшиться и стать постоянным*».[23] Другими словами, отбором можно закрепить те признаки, которые уже имеются налицо и *которые способны к закреплению*. Но это само собою разумеющееся положение показывает, что отбор в данных случаях не мог создать ничего нового.

Относительно английских зоотехников рассказывают, например, что они «создали» скаковую лошадь или современную домашнюю свинью. Правда, они создали новые типы, но, говорит Е. А. Богданов (1913 : 10), уже из имевшегося ранее прекрасного материала, каковы арабская лошадь и китайская свинья, «без которых ничего не было бы».

При так называемом «искусственном отборе» новое получается или

[22] Относительно пшениц см.: Флаксбергер, 1915 : 16.

[23] Курсив Л. С. Берга. (*Прим. ред.*).

(преимущественно) путем гибридизации, или путем внезапных изменений, или путем отбора производителей, обладающих *тенденцией* к проявлению нужного признака, или же выбирают из смешанного материала уже готовое уклонение. Или, наконец, создают искусственные условия, благоприятствующие особи и позволяющие развивать уже имеющиеся задатки.

Pearl (1917 : 79) цитирует слова Coville (1915), стремившегося усовершенствовать американскую чернику (Vaccinium corymbosum): «Сеянцы, полученные даже от родителей, обладающих самыми крупными плодами, производят мелкие плоды столь же часто, как и крупные». Другой пример касается кур-бантамок. Pearl (1917 : 82—83), ссылаясь на свои опыты, на многочисленные данные своих корреспондентов-практиков, а также на свидетельство авторитетного специалиста по разведению бантамок м-ра Entwisle, утверждает, что никаким отбором без применения скрещивания невозможно получить из крупных кур мелкую породу. Jordan приводит меткую шутку садоводов: первое условие для разведения новой разновидности — это иметь ее готовой.

Известный бельгийский плодовод van Mons относительно разведения яблок говорит: новые породы не создаются человеком; только природа производит новое. Форма, вкус, цвет, аромат и другие ценные для человека признаки яблок — есть продукты природы; только мясистость и величина плодов прибавляются человеком. Все разнообразие современных культурных сортов яблок, прибавляет де Фриз (de Vries, 1906 : 48), уже существовало в лице диких элементарных видов яблони, — правда, в формах, еще нуждавшихся в улучшении. [Можно также добавить, что на склонах Ферганского хребта растет поразительное многообразие форм дикой сливы (Prunus divaricata, Pr. ulmifolia), дикого абрикоса (Pr. armeniaca) и дикой яблони.]

Сортовод Рюмкер резко различает две стороны методического подбора: 1) образование новых форм, 2) облагорожение расы. Что касается первого, то новые формы возникают «самостоятельно», без вмешательства человека; их нужно найти и изолировать (т. е. не дать им возможности скрещиваться с другими формами), и тогда их потомство сразу дает постоянную, чистую расу. Вторая же сторона — облагорожение — есть дело человека; при этом, не создавая ничего нового, приходится лишь усовершенствовать то, что уже есть налицо.

Поясним сказанное еще одним примером.

Андалузские «голубые» куры есть помесь между черными курами и белыми с черными крапинками («крапчатыми»). В потомстве голубых всегда появляются голубые, черные и крапчатые в пропорции 2 : 1 : 1. Голубые — гетерозиготны. Никакой отбор не в силах закрепить голубую окраску, сделав так, чтобы голубые куры давали только голубых, подобно тому как при спаривании черных с черными и крапчатых с крапчатыми получаются константные формы. При скрещивании голубых с голубыми неизменно получаются, кроме голубых, черные и крапчатые; сплошь же голубых можно получить только от скрещивания черных с крапчатыми. Константная голубая раса могла бы возникнуть, говорит Бэтсон, только в том случае, если бы гаметы животного приобрели «голубой фактор». Но никаким отбором этого, понятно, сделать нельзя.

4. Итак, отбор в состоянии выделить из смешанного материала чистые линии. О значении отбора для сохранения нормы вида говорится ниже (§ 9). Но есть еще одна роль, которая принадлежит отбору: это распределение организмов по лику земли, как это совершенно правильно отметил Н. Я. Данилевский (1885 : 135). Особей, не подходящих для данной географической обстановки, отбор или удаляет в другие места земли, или совершенно уничтожает.

Приведем некоторые примеры «географического» действия естественного отбора. Недавние исследования обнаружили, что дикий родона-

чальник всех двурядных ячменей (Hordeum distichum), будучи сам озимой формой, менее устойчив в отношении мороза, чем все культурные озимые формы ячменя (и даже чем некоторые яровые формы). В областях с мягкими зимами одичавшие культурные ячмени нередко растут совместно с дикими. Представим себе, что средняя температура зимы здесь понизится; тогда дикий ячмень исчезает, а его место займут одичавшие формы возделываемых двурядных и шестирядных ячменей (Регель, 1912 : 513; 1917 : 177—178). Но в данном случае само собой очевидно, что на *образование* форм культурных ячменей естественный отбор никакого влияния оказать не мог: они были уже совершенно готовы раньше.

В те годы, когда неурожай на овес, за его счет на полях размножается дикий овес, или овсюг, Avena fatua. В Швейцарии остистая пшеница сорта Galland вытесняется местными безостыми породами, более морозостойкими и скороспелыми. То же происходит в Германии с английским сортом остистой пшеницы Rivett и т. д. (de Vries, 1906 : 62). Но самые-то конкурирующие формы, будь то виды или элементарные виды, существуют раньше, чем отбор вступает в свои права.

[А. Сапегин (1922) в Одессе на селекционной станции произвел такой опыт. Составлена смесь из равных чисел зерен четырех чистых линий разновидностей пшениц, именно: lutescens (улька), multurum (чирка), erythrospermum (русак) и murciense (гарновка) (первые три разновидности относятся к мягким пшеницам, Triticum vulgare, а последняя — к твердым, Tr. durum). Каждый следующий год посев производился зерном этих линий в том соотношении, как это получилось в урожае. В результате четырехлетних опытов твердая пшеница была почти вытеснена мягкими, что можно увидеть из следующих данных (общее количество семян, в %):

Годы	lutescens	multurum	erythrospermum	murciense
1914	25	25	25	25
1915	33	21	30	16
1916	41.5	27.8	26	4.7
1917	48	27.6	22.5	1.9

Роль естественного отбора здесь совершенно ясна.] (401)

[Подобный опыт с посевным образцом пшеницы произвел В. Е. Писарев (1923 : 69) в Иркутской губ. на Тулунской опытной станции. В течение пяти лет высевалась смесь, полученная из несортированного урожая. Через пять лет смесь, где преобладала безостая белоколоска, превратилась в более однородную смесь с преобладанием усатой красноколоски (в %):

	1913	1914	1915	1916	1917
Triticum vulgare:					
var. lutescens —	72.0	38.8	31.0	23.2	7.6
var. ferrugineum —	10.9	36.5	41.0	49.4	82.4
var. erythrospermum —	9.3	13.0	18.4	18.0	5.7
var. milturum —	6.1	11.7	9.6	9.5	4.3
Triticum durum и Tr. compactum —	1.7	0.0	0.0	0.0	0.0

В 1913 г. преобладающей формой была var. lutescens (из мягких пшениц, краснозерная, белоколосая, безостая), в 1917-м преобладать стала var. ferrugineum (из мягких же пшениц, краснозерная, но красноколосая и остистая).] (402)

Борьба за существование и естественный отбор, говорит де Фриз (de Vries, 1906 : 71), сопровождали распространение элементарных видов, но нет никакого основания думать, что этими средствами формы видоизменялись и что теперь эти формы обладают другими свойствами, чем какие они имели с самого начала.

9. Переживают ли именно обладатели полезных признаков?

Согласно теории естественного отбора, оставшиеся в живых особи должны отличаться какими-либо полезными признаками от погибших в борьбе за существование. Опытных исследований по этому вопросу имеется очень мало и результаты получились малоубедительные. Weldon (1894, 1899) произвел наблюдения над смертностью у Carcinus в искусственных условиях, но постановка его опытов не вызвала доверия к выводам (см. об этом у Przibram, 1910). О наблюдениях Bumpus над воробьями и Crampton над куколками бабочки Philosania cynthia мы будем иметь случай говорить подробно (гл. X, § 3). Можно упомянуть еще о наблюдениях, какие произвели Poulton (1909) над Vanessa, Cesnola (1909) над Mantis, Harris (1913) над фасолью и др. Во всех перечисленных случаях оказалось, что пережившие особи более или менее отличаются от погибших. Но имеются исследования, дающие и противоположные результаты: Weldon (1901) у Clausilia, Cesnola (1907) у Helix, Kellog и Bell (1904) у жука Hippodamia, Pearl (1911) у цыплят не смогли обнаружить никаких заметных различий между особями выжившими и погибшими.

Насколько можно судить по имеющимся данным, естественный *отбор отсекает уклонения от нормы, уничтожая крайние вариации.*

У 2269 коробочек дикого мака (Papaver rhoeas), исследованного К. Пирсоном (1900 : 448), оказалось от 5 до 16 лучей, наичаще же бывает 9—11. И вот оказывается, что те коробочки, у которых число лучей было близко к *нормальному,* давали гораздо более семян, чем те, которые отличались от типичных (: 521). То же самое оказалось справедливым и для [садовой разновидности дикого индийского мака (Shirley poppy)] (403 об.), а также для Nigella hispanica. У последнего растения норма для коробочек 8 сегментов; такие коробочки были наиболее плодовиты; аномальные же, как и у мака, заключали очень небольшое число семян. Отсюда Пирсон делает вывод, что «плодовитость не распределяется равномерно среди всех особей, но у постоянных рас имеется сильная тенденция к совпадению признака, соответствующего максимальной плодовитости, и признака, соответствующего типу. Таким образом, всякая раса, как она фактически существует, есть в гораздо большей степени продукт своих нормальных членов, чем этого можно было ожидать, исходя из относительной численности ее различных отдельных представителей» (: 522).

По наблюдениям Bumpus (1899), погибшие во время бури воробьи как раз оказались уклоняющимися от нормального, типичного образца воробьев данной местности: выжили именно особи со *средней* длины крыльями, хвостами и т. д.

Все вышеуказанное делает весьма сомнительным, чтобы в естественных условиях смертность могла иметь селективное, т. е. помогающее эволюции, значение: выживают, как правило, особи, приближающиеся к норме; все же уклоняющиеся гибнут независимо от того, составляют ли их отличительные признаки шаг назад по пути прогресса или смогут со временем представить шаг вперед. Таким образом, в естественных условиях отбор не только не содействует эволюции, но даже оказывается для нее тормозом. Таково же было мнение и С. И. Коржинского (1899 : 263): «Борьба за существование и связанный с нею отбор есть фактор, ограничивающий полученные формы и пресекающий дальнейшие вариации, но ни в каком случае не содействующий получению новых форм. Это есть начало, враждебное эволюции». Укажем еще на следующее явление. Домашние животные и растения поставлены человеком в такие условия, что поле действия естественного отбора здесь весьма ограничено. Вследствие этого норма не может сохраняться, и мы видим, что культурные животные и растения варьируют весьма сильно.

Те, кто переживает голод или эпидемию холеры, оспы, тифа и чумы, вовсе не оказываются ни наиболее сильными, ни наиболее здоровыми, ни наиболее разумными, справедливо говорит Кропоткин в своей книге «Взаимная помощь как фактор эволюции» (1918 : 63). К этому прибавим, что пережившие голод или заразные болезни вовсе не передают своему потомству иммунитета к перенесенным тягостям и заболеваниям. И даже напротив: передают ослабленную конституцию. Те же, кто обладают иммунитетом, например против оспы, передадут ее своему потомству, т. е. в данном случае оказывается безразличным, болел ли индивид оспой или нет, т. е. подвергался ли (в данном случае) процедуре борьбы за существование или нет.

Мнение Н. Г. Чернышевского о результатах борьбы за существование довольно близко совпадает с вышеизложенными взглядами Кропоткина. При естественном отборе, говорит Чернышевский (1888 : 35), каждое животное подвергается тому процессу, в результате которого наступает гибель некоторых из них: «Самая обыкновенная форма естественного отбора — вымирание излишних существ от недостатка пищи. Одни ли умирающие существа подвергаются в этом случае голоду? Нет, все. Так ли поступает хозяин со своим стадом? Улучшалось бы его стадо, если б он сдерживал размножение, подвергая всех животных голоду? Переживающие животные слабели бы, портились бы, стадо ухудшалось бы». Убивая худших животных ударом обуха по голове, хозяин стада не подвергает такой же процедуре и тех коров, которых он сохраняет. А между тем естественный отбор поступает именно так.

Вообще подбор искусственный и отбор естественный есть, как мы уже говорили, две весьма различные вещи. При первом действует разумная воля человека, при втором — слепой случай. Человек, занимаясь планомерным улучшением породы, скрещивает *только* нужное, из приплода выбирает *только* полезное, устраняет *всё* прочее. Ничего этого природа производить не в состоянии: чрезвычайно мало вероятия, чтобы скрестились именно особи, случайно обладающие полезным уклонением; вероятие станет значительно больше, если особей с таким уклонением окажется много (скажем, около половины всего населения); но при этом предположении самый принцип случайности и отбора делается излишним; новые признаки, значит, появляются закономерно. По Дарвину, полезное уклонение появляется у ничтожного числа особей. Если случай и соединит две особи с полезными уклонениями, то сплошь и рядом потомство гибнет, тогда как малоценный материал выживает и размножается.

В неорганической природе все процессы ведут в конечном результате к наиболее устойчивому состоянию, которое является вместе с тем и наиболее вероятным. Поэтому в процессе «борьбы», какой происходит среди неживой природы, например среди химических элементов или среди разного рода форм энергии, одерживает верх наиболее устойчивое: неустойчивый радий переходит в другие, более постоянные, более прочные вещества (гелий), волнообразное колебание превращается в менее упорядоченное тепловое.[24] Так неуклонно осуществляется сказанное поэтом: «Все постепенно дряхлеет, все совершает свой путь, — путь к мрачной и тихой могиле» (Лукреций). В органическом же мире понятие наиболее устойчивого совпадает с понятием целесообразного, а между тем целесообразное — наименее вероятно. Таким образом, жизнь есть осуществление некоего, с физической точки зрения, весьма мало вероятного процесса.[25]

[24] Прежде полагали, что тепловое движение есть совершенно не упорядоченное. Но в последнее время оказалось, что это не совсем так. См.: О. Хвольсон. Курс физики. Т. III, изд. 4-е, П., 1919 : 232.

[25] См. об этом в моей работе «Теория эволюции», гл. I (стр. 43—93 наст. издания).

К этому ходу рассуждений был очень близок знаменитый Бэр (1873 : 12). Дарвинисты, говорит он, рассуждают так: то, что выживает в борьбе за существование, оказывается тем самым целесообразным. Но в каждой борьбе, возражает Бэр, берет верх не целесообразное, а прочное (das Dauerhafte): наиболее прочными были бы жилища, высеченные в скалах, но их никто не назвал бы целесообразными.

Уже было замечено, что принцип *переживания наиболее приспособленного* выражает истину самоочевидную, ибо приспособленный — это тот, кто наиболее пригоден для жизни, а потому переживание наиболее приспособленного значит переживание того, кто может пережить. Вся задача заключается в определении, как приспособленный организм получает те признаки, которые ему позволяют одержать верх.

10. Ход эволюции

Also bestimmt die Gestalt die
Lebensweise des Thieres,
Und die Weise zu leben, sie wirkt
auf alle Gestalten
Mächtig zurück.

(Так форма определяет образ жизни животного, а образ жизни оказывает огромное влияние на форму).

Goethe, Metamorphose der Thiere.

Мы признаем морфологические и физиологические признаки организмов за результат химического строения протоплазмы их клеток или, лучше сказать, за следствие химического строения их белков. Если бы мы знали более полно химическую природу организмов, то вместо того, чтобы характеризовать их по тычинкам, усикам, коготкам, чешуям и т. п., мы могли бы пользоваться в качестве диагностических признаков химической структурой их белков. Видовые различия (или вообще различия между двумя формами) прежде всего коренятся в стереохимической группировке молекул белков или вообще тех веществ, из которых состоит организм.

[Приведем два примера. По исследованиям С. Л. Иванова (1917), маслá грибов и водорослей устроены иначе, чем маслá высших растений. Маслá низших растений составлены главным образом из насыщенных кислот; из ненасыщенных в них имеется лишь тип олеиновой ($C_{18}H_{34}O_2$) и линолевой ($C_{18}H_{32}O_2$) кислот; между тем высшей степени ненасыщенной — линоленовой ($C_{18}H_{30}O_2$) кислоты не найдено. Линоленовая кислота появляется лишь у хвойных (а также у высших растений). Вообще между систематическим положением вида и химическим составом его масла существует строгое соответствие и естественная система масел вполне соответствует естественной системе растительного мира. Поэтому можно говорить о маслáх Cruciferae, Malvaceae, Lycopodiaceae и т. д. Reichert показал, что гемоглобин у животных и крахмал у растений специфичны для каждого вида.] (411)

С этой точки зрения *наследственность* состоит вовсе не в передаче от родителей к детям каких-либо морфологических элементов или какого-либо особого наследственного вещества, а в передаче известной группировки молекул; эта группировка молекул или строение белка дает возможность детям при схожих условиях реагировать на раздражения так же, как реагировали их отцы, и в соответствии с этим создавать подобные формы. Как показал в 1894 г. Э. Фишер, всякий фермент может действовать только на то тело, которое обладает близкой к нему молекулярной группировкой. Даже металлические коллоиды действуют друг на друга, если они стереоизомерны. Так как жизнь без ферментативных явлений немыслима, то понятно, что для того, чтобы

ферменты действовали одинаково, нужна одинаковая стереохимическая группировка молекул белков, на которые должны воздействовать ферменты.

В этом заключается тайна наследственности. Наследуется, по выражению Ружички (1914 : 136), способность к одинаковым процессам обмена. Как справедливо замечает Рабль (Rabl, 1906), в явлениях наследственности постоянным оказывается не вещество — оно беспрерывно меняется, — а *способность* превращать внешние стереохимические комплексы в комплексы, характерные для собственной биологической структуры. Другими словами, наследуется способность к одинаковому усвоению и обмену веществ. Фик (Fick, 1907) определяет наследственность как *способность* живых белков вырабатывать такую же стереохимическую группировку атомов, какую имели предки данной особи; непосредственная же передача, или наследование, отдельных молекул от родителей к детям не имеет места.

Воздействия, испытываемые организмом в процессе эволюции, бывают двух родов: одни коренятся в самой организации его, в химических свойствах его белков, и не зависят от внешней среды. Эти причины мы называем *автономическими*. Другого рода влияния исходят от внешней обстановки, от всей совокупности среды, или окружающей мертвой и живой природы, словом — от географического ландшафта (понимаемого в широком смысле слова). Эти влияния мы обозначаем термином *хорономических* (от греческого слова choros = место, область), или их можно назвать также *географическими* в узком смысле слова. Доказательству сказанного посвящены следующие главы.

Результат эволюции и есть некая средняя равнодействующая от влияний, с одной стороны, автономических, с другой — географических (или хорономических). Эти две причины и есть две крупные закономерности, регулирующие развитие органического мира. Одностороннее воздействие одного из названных факторов легко может завести организм в тупик и быть причиною его гибели.

Заметим здесь, что Eimer (1897, part I : 15) видит причину трансмутации главным образом во влиянии внешних условий, второстепенное значение он придает употреблению и неупотреблению органов и третьестепенное — естественному отбору.[26] Внутренние же причины, по его взгляду, играют лишь роль фактора, задерживающего изменчивость «по всем направлениям». Несостоятельность этого воззрения на значение внутренних причин будет ясна из одной из следующих глав.

Напротив, Р. Э. Регель (1917) склонен отрицать видообразовательное значение физико-географических условий, полагая, что среда, наоборот, служит «как бы угнетателем разнообразных возможностей, скрытых в организме» (: 162). Основою для такого мнения служит Регелю то обстоятельство, что современная теория генов, или факторов, хорошо объясняет процесс современного видообразования путем перегруппировки *уже существующих* наследственных генов, но «она совершенно не выясняет путей прогресса в эволюции организмов, требующего возникновения абсолютно *нового*» (:179).

Наша точка зрения признает значение и за факторами внутренними, и за внешними (географическими).

Естественный отбор, как видно из вышеизложенного, не имеет, по нашему мнению, значения в процессе эволюции, т. е. в процессе образования новых форм. Как обстоит дело с *вымиранием*? По мнению Дарвина (1898, гл. XIV), «вымирание видов и целых групп видов, игравшее столь важную роль в истории органического мира, почти неизбежно

[26] «Вид органического мира вызван внешними воздействиями и существует лишь благодаря тому, что внешние влияния продолжают действовать» (: 16).

вытекает из начала естественного отбора, ибо старые формы должны вытесняться формами новыми, усовершенствованными» (*1939 : 622*).

По нашему мнению, подобно тому как эволюция зависит от внутренних (автономических) и внешних (географических) причин, так и вымирание обязано тем же двум причинам.[27]

Каждая группа организмов в течение определенного промежутка времени достигает расцвета, а затем, повинуясь внутренним, скрытым в конституции организма причинам,[28] вымирает или отступает на задний план, оставляя свое место другим. Так, в мезозойское время господствовали голосемянные, а в верхнемеловое и третичное они уступили свое место покрытосемянным. Расцвет рептилий падает на мезозой, в третичное же время процветания достигают млекопитающие.

При этом процессе борьба за существование обычно не играет никакой роли.[29]

Подобно этому каждая особь умирает своей естественной смертью тогда, когда это полагается ей, согласно ее организации: некоторые насекомые живут несколько часов, кипарис и тис — до трех тысяч лет, совершенно независимо от какой-либо борьбы за существование.

К числу внешних причин, могущих повести к вымиранию, принадлежат климатические изменения и связанные с ними изменения в почвенном и растительном покрове, затем трансгрессии и регрессии морей, инфекционные болезни и другие формы истребления одних форм другими. Как видим, и борьба за существование играет некоторую, хотя и косвенную, роль в исчезновении организмов с лица земли. Следует иметь в виду что географические (внешние) причины обычно лишь тогда ведут данную форму к гибели, если исчезновение ее предопределено причинами внутренними.

Как подробно излагается ниже, происхождение одних форм из других подчинено законностям и протекает в определенном направлении, а не находится в зависимости от игры случайностей. Некоторые из этих законностей нам известны, таковы, например, открытые Менделем правила комбинации наследственных единиц, таковы химические взаимоотношения органов, называемые внутренней секрецией, таковы последовательности и закономерности в развитии организмов, обнаруживаемые эмбриологией и палеонтологией. Но каким образом совокупность всех этих и многих других причин ведет к выявлению тех или иных органических форм, это пока остается для нас тайной. Какая причина заставляет организм изменяться в определенном направлении, это пока для нас скрыто.

Известное влияние принадлежит внешним факторам, т. е. окружающей среде, географическому ландшафту. Но замечательно, что организм обладает способностью активно приспособляться к среде, обнаруживая при этом как бы присутствие некоего внутреннего регулирующего принципа, а с другой стороны — развитие идет, нередко вопреки внешним условиям, в определенном направлении в силу внутренних конституционных причин, связанных с химическим строением протоплазмы.

Решающее слово в вопросе о ходе и причинах эволюции принадлежит палеонтологии. И вот замечательно, что многие из авторитетнейших палеонтологов являются противниками принципа борьбы за существование. Укажем на такие имена, как Коп, Марш, Осборн, Циттель, Депере. Осборн (Osborn, 1912 : 277—278) говорит, что новые признаки появляются в силу некоего неизвестного закона, а не случайно (there is an

[27] О причинах вымирания высказывались разнообразные мнения; см.: Neumayr, 1889; Steimann, 1908 (фантазии!); Osborn, 1910 : 172—176, 500—509; Hörnes, 1912; Депере, 1915; Кулагин, 1919.

[28] О внутренних причинах подробно будет сказано в конце третьей главы.

[29] Я говорю — *обычно*, ибо, когда внутренние причины низведут численность вида, то затем полному исчезновению его может содействовать и борьба за существование.

unknown law operating in the genesis of many new characters and entirely distinct from any form of indirect law which would spring out of the selection of the lawful from the lawless), и приводит слова Аристотеля: природа производит такие вещи, которые, будучи движимы неким принципом, содержащимся в них самих, достигают известной цели.

Онтогения, говорит американский палеонтолог, есть процесс непостижимый для человеческого ума: мы не можем понять, как ничтожный зачаток оплодотворенной органической материи превращается в гигантского кита или динозавра. Конечно, можно проследить весь процесс онтогении до мельчайших подробностей, но от этого мы не станем ни на шаг ближе к разрешению нашей задачи. Возможно, что и филогения есть загадка такого же рода. Единственно, что мы в состоянии сделать,— это проследить способы появления новых признаков; ближайшие же причины остаются от нас скрыты.

II

ФИЛОГЕНЕТИЧЕСКОЕ УСКОРЕНИЕ, ИЛИ ПРЕДВАРЕНИЕ ФИЛОГЕНИИ ОНТОГЕНИЕЙ

Одним из ярких доказательств развития в определенном направлении — вне всякого участия случайностей — служит весьма любопытное явление предварения признаков, или филогенетического ускорения.

[Под именем *предварения признаков* мы понимаем следующий ряд явлений:

1) Палеонтология нам показывает, что нередко у молодых особей обнаруживаются признаки, которые с возрастом исчезают, но снова появляются (как у молодых, так и у взрослых) в более новых (геологически) отложениях. Молодые в своем развитии как бы забегают вперед.

2) Из эмбриологии мы видим, что нередко у личинок появляются признаки (морфологические и физиологические) высокой организации, затем у взрослых особей исчезающие. Таким образом взрослые в своей эволюции как бы отстают от молодых стадий.

3) Сравнительная морфология обнаруживает, что у низко организованных групп появляются признаки, которые характеризуют собой вышестоящие группы. Сплошь и рядом бывает, что, прослеживая эволюцию какой-нибудь группы палеонтологически, мы видим, что признаки высшей группы появляются у низшей тогда, когда высшей еще не существовало; напр., палеозойские организмы начинают осуществлять то, что со временем в полном развитии выявится у мезозойских.

Таким образом, предварение признаков наблюдается как в индивидуальном развитии (онтогения), так и в развитии целых групп (филогения).] (421)

[A. ПРЕДВАРЕНИЕ В ОНТОГЕНИИ]

1. Палеонтология]

А. П. Павлов (Pavlov, 1901) в своей работе о нижнемеловых аммонитах обратил внимание на следующее: *молодые особи некоторых аммонитов обладают признаками, которые в зрелом возрасте у них исчезают, но которые впоследствии снова обнаруживаются у более высоко стоящих в системе форм, у видов, появляющихся в более новых отложениях.* Молодые, «слишком ранние предтечи» предвозвещают то, что со временем обнаружится у взрослых.

Это — нечто противоположное «биогенетическому» закону, согласно

которому особь в своем индивидуальном развитии проходит через те же стадии, через какие прошел вид в своем филогенетическом развитии («онтогения повторяет филогению»). Напротив, в том явлении, о котором у нас будет идти речь, онтогения как бы *предваряет* филогению.

У нижнекелловейского аммонита Kepplerites внутренние (молодые) обороты раковины весьма напоминают обороты взрослого Cosmoceras группы jason. Можно было бы думать, что Kepplerites проходит стадии развития Cosmoceras и что Kepplerites происходит от Cosmoceras группы jason. Но этого не может быть, ибо Kepplerites *старше*, чем Cosmoceras группы jason: первый свойствен нижнему келловею, второй — среднему (Павлов : 62). Таким образом, молодой Kepplerites как бы предвещает формы будущих аммонитов. Это явление Павлов называет пророческой фазой.

Другой пример: молодой аммонит Simbirskites elatus диаметром до 25 мм, очень похож на взрослого Simbirskites decheni диаметром 50—60 мм. Можно было бы думать, что S. elatus произошел от S. decheni, но это не так, ибо геологически S. elatus древнее, чем S. decheni. Мы имеем и здесь дело с предварением признаков, или с филогенетическим ускорением. То же самое явление А. П. Павлов подтверждает на примерах белемнитов, Turritella и молочных зубов лошадиных: молочные переднекоренные у предков лошадей всегда более сложны, чем окончательные зубы: они предвещают формы зубов, которые появятся со временем (: 64).[1]

Д. Соболев (1913 : 112), изучая филогению девонских гониатитов, указал на встречающееся у них «предварение стадий», которое состоит в том, что единичные представители новой стадии обнаруживаются задолго до ее массового появления.

Описанное явление филогенетического ускорения следует объяснять так, что у данного организма имеются скрытые (латентные) признаки (факторы, гены), которые проявляются лишь у молодых особей; с течением же времени, с ходом эволюции эти факторы обнаруживаются и у взрослых индивидов потомков (или предполагаемых потомков) данной формы.

[2. Онтогения]

[Rhumbler (1897) указывает для корненожек из отряда Foraminifera ряд случаев, когда онтогения раковины протекает, по его выражению, «от высшего состояния к низшему» (vom Höheren zum Niederen), не от низшей ступени к высшей, как следовало бы ожидать по биогенетическому закону, а в обратном направлении: новые признаки появляются на ранних стадиях развития особи, с возрастом же исчезают. Фораминифера Peneroplis pertusus, из семейства Miliolidae, которое принадлежит к непроборенным (Imperforata), имеет эмбриональную камеру очень тонко прободенную (перфорированную), между тем как вся остальная часть раковины, т. е. все камеры, следующие за эмбриональной, не несут настоящих пор; только в некоторых случаях можно бывает наблюдать ямочки, углубляющиеся снаружи в стенку раковины и кончающиеся слепо. Здесь мы видим на первой камере (у молодого животного) признаки более высокой организации, отсутствующие у последующих камер, т е. у более старого животного. Что присутствие пор есть признак более высокой организации, можно видеть из следующего: почти у всех перфорированных Polythalamia в первых камерах имеется сравнительно гораздо менее пор, чем в стенках последующих камер; иногда в первых камерах поры совершенно отсутствуют или гораздо

[1] Еще в 1875 г. Неймейр и Пауль (Neumayr, Paul : 99) отметили, что в палюдиновых слоях Славонии мутации (в смысле Ваагена) вивипар идут частью в направлении более старых форм, частью же — в направлении более молодых мутаций, т. е. таких, какие появляются в более новых отложениях.

мельче, чем в камерах растущего конца. В палеонтологии, говорит Rhumbler (1897 : 170), нельзя найти ни одного случая, когда бы прободенная фораминифера развилась в непрободенную или густая перфорация перешла бы в редкую. Напротив, в эволюции фораминифер наблюдается обратное: перфорированные происходят из неперфорированных и густо перфорированные из редко перфорированных.] (Ф—32)

[Другие примеры: у фораминиферы Trochammina centrifuga начальный (примордиальный) конец спирально свернут — т. е. обладает более совершенной организацией, а растущий конец имеет прямолинейную форму. У Bigenerina patula (из Polythalamia) начальные (молодые) камеры расположены в два ряда, а камеры конца роста (последние) — в один ряд. Можно показать палеонтологически, что начальные камеры названных сейчас видов построены по более высокому типу, т. е. положение вещей обратное биогенетическому закону (Rhumbler, 1909 : 33). У раковин многих Nodosariidae примордиальный конец украшен бугорками, гребнями или шипами, тогда как позднейшие камеры лишены подобной скульптуры.] (Ф—32, 33)

[Rhumbler (1897 : 188) видит в вышеуказанных фактах проявление «закона большой самостоятельности вариаций отдельных стадий фораминифер» (das Gesetz der grossen Selbständigkeit der Variation der einzelnen Foraminiferenstadien). Он считает все особенности молодых Foraminifera целесообразными и объясняет их условиями жизни — требованиями большей прочности раковины (см. также 1909 : 32—37).] (Ф—33)

Одним из блестящих примеров филогенетического ускорения является присутствие у личинок асцидий признаков, которыми отличаются зародыши позвоночных: хорды, спинной нервной системы, слухового пузырька, глазоподобного органа (с сетчаткой, пигментным слоем, хрусталиком и роговицей), жаберных щелей. [У взрослых Tunicata многие из этих признаков исчезают.]

Некоторые многоножки вылупляются из яйца с полным количеством конечностей; это бывает в отряде Chilopoda, куда относятся сколопендра, Geophilus и др. Напротив, у Scolopendrella, у Pauropus, у некоторых многоножек из отряда Diplopoda, куда относятся Julus, Glomeris, Polydesmus и др., зародыш вылупляется из яйца в виде личинки, имеющей всего *три пары ног, как у взрослых насекомых*. Остальные конечности или совершенно отсутствуют (Polydesmus, Strongylosoma), или они зачаточны (Glomeris). С дальнейшим развитием у шестиногой личинки появляются новые ноги в задней части тела и получается состояние, характеризующее взрослую многоножку.

Личинки некоторых двукрылых имеют нервную систему более высокоорганизованную, чем у взрослого животного (imago). Так, у личинки мухи Stratiomys все ганглии собраны в общий центральный нервный узел, тогда как у взрослой мухи наблюдается пять брюшных ганглиев, т. е. состояние более примитивное.

У птиц и млекопитающих в переднем мозгу, в области отверстия Монро, имеется так называемый *аммонов рог,* или hippocampus. Рудимент этого образования есть и у рептилий. Так, у зародыша ящерицы Anguis (веретеницы) мозг в области hippocampus очень похож на соответственную область у зародыша Ornithorhynchus: у обоих наблюдается срединное утолщение (eminentia medialis), из которого у утконоса со временем разовьется аммонов рог. Но у ящерицы это утолщение не только не развивается далее, но с течением времени уплощается, так что срединная стенка полушарий у взрослых заметно уплощается (Kupffer, 1906 : 238). Итак, у зародыша ящерицы мы находим зачаток органа, который у взрослого редуцируется, но снова появляется у вышестоящих в системе птиц и млекопитающих. Правда, аммонов рог есть у двоякодышащих рыб, а из амфибий у червяг, но обе названные группы есть

боковые ветви, с которыми рептилии не имеют ничего общего, да если бы и имели, это не меняло бы существа дела.

Как известно, у низших позвоночных (Anamnia) все части мозга лежат в одной плоскости, у всех же амниот мозг образует изгибы. У млекопитающих, где они выражены наиболее резко, мы наблюдаем теменной изгиб, изгиб Варолиева моста и изгиб затылочный. Замечательно, что эти изгибы свойственны в зародышевом состоянии всем Anamnia; у взрослых же они исчезают.

Детеныши человекообразных обезьян во многих отношениях более похожи на человека, чем взрослые обезьяны. Прямое бедро есть одна из самых характерных особенностей человека (точнее, рода Homo), но у молодых гиббонов, шимпанзе, а также у некоторых южноамериканских обезьян бедро более прямое не только по сравнению со взрослыми особями тех же видов, но и по сравнению с человеком (Клаач : 196). У всех молодых млекопитающих емкость черепа относительно больше, чем у взрослых, но особенно это бросается в глаза у еще не родившихся человекообразных обезьян.

Как будет подробно изложено ниже, мы признаем однодольные и двудольные за две параллельные ветви, развившиеся независимо одна от другой. Но двудольные в общем пошли в своем развитии дальше. Главнейшее отличие (хотя и не всегда выдержанное) заключается, по мнению miss Sargant (1903, 1908), в том, что в стебле двудольных имеется деятельный камбий, у однодольных же он отсутствует. В связи с этим у двудольных сосудистоволокнистые пучки расположены кру́гом, а у однодольных — в беспорядке. Но замечательно, что в первых междоузлиях молодых сеянцев однодольных наблюдаются, по исследованиям Sargant, черты строения двудольных: именно расположение проводящих пучков в виде круга, их коллатеральное строение, следы камбия. Так, следы недолговечного камбия наблюдались у сеянцев юкки, банана, драцены, рагоза, лилии, Fritillaria, Gloriosa, кукурузы.[2] С ходом дальнейшего развития все это исчезает, и стебель принимает строение, типичное для однодольных. Те, кто производит однодольных от двудольных, видит в этом пример повторения онтогенией филогении. Считая однодольных за ветвь, независимую от двудольных, мы рассматриваем отмеченные особенности как случай филогенетического ускорения, как тенденцию к развитию того строения, которое характеризует формы, продвинувшиеся в своей эволюции дальше.

[3. Различие молодых и сходство взрослых особей]

Обычно молодые особи какого-либо вида меньше отличаются от молодых близкого вида, чем это оказывается при сравнении взрослых особей тех же видов (а зародыши даже далеких друг от друга форм бывают, как известно, иногда неразличимы). Но случается и обратное. В Сибирском море широко распространено ракообразное — изопода Chiridothea sibirica (морской таракан), описанная в 1896 году А. А. Бялыницким-Бирулей. Обычный солоноватоводный и пресноводный Ch. entomon (L.), близкий к Ch. sibirica и распространенный в прибрежных частях Северного Ледовитого моря, в Балтийском море, в Ладоге, Меларене, Веттерне и др. пресных озерах, а также в Каспии, произошел, по предположению Экмана (Ekman, 1919 : 503), от Ch. sibirica путем приспособления к жизни в солоноватой и пресной воде. Но при этом замечательно, что молодь Ch. entomon больше отличается от молоди Ch. sibirica, чем взрослые особи тех же видов друг от друга. То же справедливо и для другого вида этого рода — Ch. sabinei: молодой Ch. sabinei гораздо резче, чем взрослый, отличается от взрослых Ch. sibirica и Ch. entomon. Далее, Ch. me-

[2] См.: Lotsy (1911 : 618); {Н. И. Кузнецов (1914 : 571, 573)}.

galura есть глубинная форма, весьма близкая к прибрежной Ch. sabinei и, по всей видимости, происшедшая от нее. И вот оказывается, что молодь этих двух видов более резко отличается друг от друга, чем взрослый Ch. megalura от Ch. sabinei (: 508—510).

[Rana tigrina и R. cancrivora, обе из Индии, очень близки друг к другу, так что последнюю считали за разновидность первой, однако головастики их в отношении деталей устройства рта сильно разнятся (Boulenger, Annandale, 1918). А. Н. Кириченко любезно обратил мое внимание на то, что виды бабочки Cuculia, типа C. verbasci, с трудом различимы один от другого, тогда как гусеницы их резко разнятся. Подобные же примеры приводит Peter (1920 : 76) для бабочек Acronyta, Deilephila, Somabranchus. Известный гименоптеролог Konow считал двух тентрединид (Tenthredinidae), Lophyrus pini L. и L. semilis Ntg., за один вид; между тем они хорошо различаются по цвету личинок и образу их (личинок) жизни. Chermes strobilobius Kalt. и Ch. lapponicus Chol. ранее считались за один вид, но цикл жизни их различен и различны личинки, выходящие из яиц, откладываемых крылатыми особями; именно, у Ch. strobilobius крылатые особи, выходящие с галлов на ели, переселяются на лиственницу (Larix) и откладывают на хвое яйца, из которых выходят личинки со сравнительно короткими щетинками хоботка; напротив, у Ch. lapponicus крылатые особи, выходящие с галлов на ели, кладут яйца на ели же; из яиц выходят личинки с очень длинными щетинками хоботка (Холодковский, 1910). Смысл различия в длине ротовых щетинок, по Холодковскому, таков: те личинки, которым приходится сосать на толстой коре побегов ели, имеют длинные сосательные щетинки, те же, кто должен сосать на тонкой коре лиственницы, — более короткие ротовые щетинки.] (494—495)

[Б. УСКОРЕНИЕ, НАБЛЮДАЕМОЕ В ФИЛОГЕНИИ]

Мы будем подразумевать под *филогенетическим ускорением или предварением признаков*, не только появление признаков высших форм у молодых особей низших, но также появление признаков высших форм и у взрослых особей низших, словом, будем называть вышеприведенным термином все *случаи, когда организмы — все равно, молодой или старый — опережает свой век или средний уровень своих сотоварищей по группе*. Сплошь и рядом приходится наблюдать, что низкоорганизованное растение или животное обладает одним или несколькими признаками высокой специализации, признаками обнаруживающимися лишь у организмов, стоящих несравненно выше в системе или появляющихся в более поздних отложениях.

Приведем ряд примеров, причем начнем с растительного царства.[3]

1. Растения

1. К числу удивительнейших образцов филогенетического ускорения принадлежат бенеттиты (Bennettitales), вымершая группа голосемянных, известная для триаса, юры и мела. Их часто сближают со сходными по внешнему виду саговниками (Cycadales), но бенеттиты, несомненно, образуют особый класс, прямо не связанный с саговниками.[4]

Бенеттиты обнаруживают целый ряд сходств с *покрытосемянными*, но, с другой стороны, обладают признаками, гораздо более примитивными,

[3] Ср. также главу IV (Конвергенция).

[4] Отдел голосемянных (Gymnospermae) в настоящее время разделяют на следующие семь классов: 1) семенные папоротники, Pteridospermae или Cycadofilices, 2) саговники, Cycadales, 3) бенеттиты, Bennettitales, 4) кордаиты, Cordaitales, 5) гингковые, Gingkoideae, 6) хвойные, Coniferae, 7) хвойниковые, Gnetales. — Классы 1-й, 3-й и 4-й — вымершие.

чем у ныне живущих саговников, и сближающими их с *папоротниками*. Отметим прежде всего черты их высокой организации.

Органы размножения у бенеттитов собраны в своеобразные шишки или стробилы, несущие как мужские органы, или микроспоролистики, так и женские, или макроспоролистики. «Шишка», или по обозначению Арбера и Паркина «цветок-шишка» (антостробил), бенеттитов, весьма отличная от шишки саговников, обнаруживает до известной степени сходства с цветком покрытосемянных. Тогда как шишка саговников (например, у Zamia, где и женские органы собраны в шишку) есть образование *однополое*, цветок-шишка бенеттитов представляет орган *двуполый*. Как и у обоеполых цветковых, у бенеттитов ближе к вершине оси шишки мы видим женские органы, ниже — мужские, а у основания оси шишки — цветочный покров из бесплодных верхушечных листьев, соответствующий околоцветнику низших покрытосемянных. Шишка бенеттитов есть первое осуществление цветка с околоцветником, андроцеем и гинецеем.[5]

Обоеполость органов размножения бенеттинов есть факт чрезвычайно удивительный, указывающий на весьма высокую ступень развития, ибо у всех прочих голосемянных (за исключением лишь зачаточной двуполости у вельвичии, о чем будет сказано ниже), как ныне живущих, так и ископаемых, органы размножения раздельнополы, двуполость же есть признак более высоко организованных из покрытосемянных. Далее, *по организации семяпочек* бенеттиты стоят очень высоко, так что их на основании этого признака даже нельзя отнести к настоящим голосеменным в строгом смысле этого слова. Между тем как у саговников семяпочки голые, прикрепленные к микроспоролистикам и прикрытые лишь собственным покровом, у бенеттитов каждая семяпочка окружена несколькими расширенными на концах чешуевидными бесплодными листочками; эти листочки, смыкаясь наверху своими краями, оставляют лишь очень небольшое отверстие, через которое выставляется конец покрова семяпочки с микропиле. Итак, семяпочка здесь совершенно скрыта. Правда, вместилище семяпочки образовано бесплодными листочками, а не плодолистиками, и пыльца попадает не на *рыльце, образованное плодолистиками, а непосредственно на самое семяпочку*, точнее — на вырост ее покрова, как и у Gnetales (например, у вельвичии, о чем см. ниже); ни столбика, ни рыльца у бенеттитов нет. Но, как бы то ни было, сама семяпочка оказывается скрытой, так что покрытосемянность достигается и здесь, хотя и другим способом, чем у настоящих покрытосемянных (Angiospermae).

Далее, «цветы» у бенеттитов крупные, до 14 сантиметров в диаметре, что также есть признак высокой организации. Наконец, зародыш организован совершенно по типу двудольных, а самые семена — безбелковые.

Есть основание думать, что у бенеттитов «тычинки» созревали раньше, чем женские органы, т. е. что цветы были протандричные. Если это так, то у Bennettitales опыление было перекрестное, очевидно — при помощи насекомых, посещавших цветы, быть может, из-за пыльцы. Это тоже признак более высокой организации, ибо ни у кого из ныне живущих голосемянных, за исключением вельвичии и некоторых других хвойниковых [и Cycadeae[6]] (411), нет опыления при помощи насекомых.

Но вместе с тем мы находим у бенеттитов целый ряд признаков низкой организации, гораздо более низкой, чем у саговников. Прежде всего это относится к мужским органам, «тычинкам» или микроспоролистикам. Они имеют вид двоякоперистых образований, по виду совсем не похожих

[5] Взгляд на органы плодоношения бенеттитов как на *соцветия* нужно теперь считать неправильным.

[6] [У южноафриканской Cycadeae из рода Encepholartos наблюдается опыление при посредстве жуков (Raffray, 1913; см. также: Diels, 1916 : 769).] (411)

не только на тычинки покрытосемянных, но и на микроспоролистики саговников, но зато весьма сходных со споролистиками папоротников. Строение микроспоролистиков бенеттитов с их микроспорангиями, собранными в синангии и покрытыми плотной оболочкой, весьма напоминает то, что мы видим у самых низкоорганизованных папоротников, каков, например, из ныне живущих Marattia. Затем, подобно папоротникам, у многих бенеттитов были чешуевидные волоски у основания листьев, и в каждый лист из стебля проходил всего один сосудистоволокнистый пучок. Это все черты организации более низкой, чем у Cycadales, черты, сближающие бенеттитов с папоротниками. С саговниками же они разделяют общий внешний облик, особенно же — листья.

Все это вместе взятое показывает, что в лице Bennettitales мы имеем весьма низко организованных голосемянных, которые в своем развитии продвинулись в некоторых отношениях очень сильно вперед и, так сказать, имигируют высшие покрытосемянные (Angiospermae появились впервые в нижнемеловое время).

Поэтому мы не склонны ни объединять бенеттитов с саговниками, ибо признаем и тех, и других за две параллельные ветви, ни выводить простейших покрытосемянных, именно Polycarpicae, из Bennettitales. Сходство между бенеттитами и покрытосемянными есть результат конвергенции на основе филогенетического ускорения.[7]

2. Покрытосемянные растения (Angiospermae), или цветковые в узком смысле слова,[8] характеризуются следующими признаками: плодолистики образуют пестик с завязью, в которой скрыты семяпочки, и с рыльцем. Семяпочка с очень зачаточным зарослком, без архегониев, но с обособленной яйцеклеткой в зародышевом мешке. Белок, или эндосперм, возникает после оплодотворения. Пыльцевое зернышко содержит одну половую клеточку (или ядро) и одну вегетативную. Опыление совершается при посредстве ветра, животных, реже воды. Цветки однополые и обоеполые. Деревья, кустарники и травы (Веттштейн, 1912 : 1).

Растения, принадлежащие к классу Gnetales, самому высшему из голосемянных, обладают замечательным сочетанием признаков голосемянных и покрытосемянных (цветковых).

К этому классу, [практически] неизвестному в ископаемом состоянии,[9] относятся только три рода: обычная Ephedra, тропический Gnetum и южноафриканский Welwitschia mirabilis. Будучи настоящими голосемянными, они обладают следующими признаками, свойственными покрытосемянным: во вторичной древесине у них имеются настоящие сосуды, мужские цветки снабжены хорошо выраженным околоцветником,

[7] Отметим, что ни Арбер и Паркин (Arber, Parkin 1908), выдвинувшие теорию о происхождении цветка из цветка-шишки типа бенеттитов, ни Н. И. Кузнецов (1914 : 550) не считают бенеттитов за непосредственных предков покрытосемянных: и те, и другие, согласно их взглядам, есть две параллельные ветви, ведущие свое происхождение от семенных папоротников через посредство гипотетических Proanthostrobilatae. Особую ветвь составляют Cycadales. Berry (1916 : 36), новейший из авторов, писавших о геологической истории голосемянных, категорически высказывается за то, что бенеттиты представляют собою боковую ветвь, не давшую начала никакой другой.

[8] Веттштейн (1905 : 127) делит цветковые (Anthophyta) на два отдела: голосемянные (Gymnospermae) и покрытосемянные (Angiospermae). Н. И. Кузнецов (1914 : 20) не считает голосемянные за цветковые, для него покрытосемянные и цветковые есть синонимы. Ввиду этого разногласия термином цветковые лучше не пользоваться, употребляя вместо него обозначение покрытосемянные, которое не вызывает недоразумений. *Цветком* можно называть или орган, снабженный завязью, и тогда цветковыми будут лишь покрытосемянные, или же — неразветвленный, ограниченный в росте листостебельный побег, особым образом видоизмененный для целей размножения; при последнем определении, к цветковым нужно отнести не только голосемянных, между прочим, бенеттитов, но также за цветок считать колосок хвоща или плауна (Кузнецов : 8—10, 514).

[9] [Мужские соцветия Gnetum scandens были недавно (1915) открыты в плиоценовых отложениях Голландии (Seward, vol. 4, 1919 : 470).]

а женским свойственны замкнутые плодолистики, образующие подобие завязи, которая, как только что указано, свойственна покрытосемянным.[10] В этих плодолистиках женского цветка и *скрыта семяпочка* Gnetales, причем наружу семяпочка едва выдается в виде особого органа (tubulus), физиологически играющего роль как бы столбика и рыльца: он улавливает пыльцу; однако морфологически tubulus следует признавать за часть семяпочки. Итак, говорит Н. И. Кузнецов (: 156), Gnetales можно считать как бы за полуголосемянные или полупокрытосемянные.

Все голосемянные (кроме бенеттитов) и низшие покрытосемянные, как известно, раздельнополы. Двуполость у покрытосемянных есть признак более высокой организации. И вот мы видим, что в мужских цветках вельвичии наряду с шестью тычинками появляется зачаточная семяпочка. Эта семяпочка бесплодна, но тем не менее снабжена покровом и трубочкой, заканчивающейся рыльцем. Повторяем, семяпочка и весь вообще зачаточный женский орган вельвичии физиологически не функционируют; морфологически же цветки этого своеобразного растения двуполые.

Какое значение имеет этот рудимент пестика, не приносящий никакой пользы растению? Будь это наследие предков, подобно тем рудиментарным органам, каких мы много знаем в сравнительной анатомии животных, дело было бы понятно. Но здесь пред нами «рудимент» органа, который начнет функционировать лишь в двуполом цветке покрытосемянных. Мужской цветок вельвичии есть великолепный пример филогенетического ускорения: предвосхищения примитивными организмами того, что будет со временем у более высоко организованных.[11]

Затем, у Gnetum цветки, как правило, двудомные, но у некоторых видов (G. gnemon) в мужских соцветиях встречаются недоразвитые женские цветки, которые функционируют, быть может, как нектарники, привлекая насекомых. Виды Ephedra обычно двудомны, но есть и такие, которые иногда бывают однодомными. Веттштейн (Wettstein, 1907) описал из Далмации экземпляры эфедры E. campylopoda, у которой наряду с исключительно женскими соцветиями обнаружены и соцветия двуполые: на конце мужского соцветия сидят женские «цветки», которые образуют нормальные архегонии, но, насколько известно, не дают плодов. Веттштейн принимает, что здесь мы видим, как из однополых соцветий делаются двуполые (см. у Lotsy, 1911 : 293—295).

К той же категории явлений нужно отнести обоеполость шишек, иногда (как исключение) наблюдаемую у хвойных: лиственницы, ели, Sequoia, Pseudotsuga, можжевельника и др. Некогда Л. М. Кречетович (1921 : 42) подробно изучил обоеполость шишек, наблюдавшуюся им у [европейской,] (441) сибирской и даурской лиственниц.

Переходим далее. Семяпочка у голосемянных однопокровная, а у раздельнолепестных покрытосемянных обычно двупокровная. И вот у эфедры

[10] Отметим здесь взгляд Н. И. Кузнецова (: 167), согласно которому покров семяпочки у Gnetales есть не плодолистик, а цветочный покров, т. е. околоцветник. Если согласиться с таким толкованием, которое мне представляется чересчур искусственным, то все же у Gnetales и женские цветы окажутся снабженными околоцветником, т. е. высоко организованными.

[11] Необходимо, впрочем, отметить взгляд Челаковского, согласно которому из присутствия зачаточной семяпочки в мужских цветках Welwitschia нужно заключить, что первичные голосемянные имели двухполые цветы, из которых впоследствии развились однополые. Предположение это, однако, представляется мне трудно доказуемым, ибо Gnetales в ряду голосемянных занимают высшее место, и маловероятно (хотя и не невозможно), чтобы признак архаичных голосемянных встретился у наиболее высоко организованных представителей этой группы. По мнению Веттштейна (1912 : 63), нет ничего такого, что давало бы повод предполагать о бывшей когда-то обоеполости современных голосемянных. Ср. также: Lotsy, 1911 : 294.

и вельвичии семяпочка однопокровная, а у Gnetum двупокровная, по типу раздельнолепестных цветковых.[12] Затем, развитие зародышевого мешка у Gnetum и вельвичии происходит по типу, промежуточному между голосемянными и покрытосемянными; у некоторых видов Gnetum эндосперм образуется после оплодотворения, как у покрытосемянных, а не до оплодотворения, как у голосемянных. Ни у Gnetum, ни у вельвичии не наблюдается хотя бы зачаточных архегониев, как бывает у прочих голосемянных. Но в способе образования женского заростка в зародышевом мешке вельвичия сохраняет еще некоторые следы принадлежности к Archegoniata. Между тем у Ephedra зародышевый мешок развивается еще совершенно по типу голосемянных: до оплодотворения образуется типичный женский заросток с архегониями.

Голосемянные вообще опыляются ветром, но у вельвичии пыльца переносится на семяпочку клопом Odontopus sexpunctatus. Как полагают, и у Ephedra, и у Gnetum насекомые тоже принимают участие в опылении.

Gnetum приближается к двудольным также своими сетчато-нервными листьями.

Ввиду таких сходств с покрытосемянными можно было бы задать вопрос, не происходят ли покрытосемянные от Gnetales. Веттштейн (1912 : 64) допускает возможность выведения цветка покрытосемянных из соцветия голосемянных, например Ephedra; он принимает, что Gnetales, если и не являются прямыми предшественниками цветковых, то во всяком случае показывают тот путь, каким могло идти преобразование голосемянных в покрытосемянные. Напротив, Н. И. Кузнецов (1914 : 154) в своем замечательном «Введении в систематику цветковых» рассматривает Gnetales как «голосемянных, поднявшихся выше уровня остальных голосемянных по пути эволюции, утерявших некоторые черты архегониатных растений, приобретших некоторые черты растений покрытосемянных, но не сделавшихся настоящими цветковыми растениями и, как вообще формы промежуточные, оказавшихся менее жизнеустойчивыми, менее способными к дальнейшей эволюции, а потому и вымирающими».

Также и Лотси (Lotsy, 1911 : 361), и Арбер и Паркин признают Gnetales за конечную ветвь голосемянных, из которой покрытосемянные филогенетически не могут быть никоим образом выведены.[13]

К этому же взгляду присоединяемся и мы: Gnetales не дали начала ни покрытосемянным, ни какой-либо другой группе (с этой точки зрения мы находим не особенно удачным эпитет «промежуточных», какой прилагает к Gnetales Н. И. Кузнецов); это есть одна из конечных ветвей голосемянных, приобретшая путем филогенетического ускорения ряд черт высокой организации. Это, по выражению поэта, «слишком ранние предтечи» более высоко организованных форм, то есть покрытосемянных, и как таковые, как предтечи, именно потому, быть может, и обреченные на вымирание.

Скажем еще несколько слов о том пути, каким, согласно предположениям Веттштейна, могло идти преобразование соцветия голосемянных типа Ephedra в цветок покрытосемянных.

Веттштейн рассуждает так (1912 : 68—69): цветки у всех голосемянных однополые, у большинства же покрытосемянных — двуполые. Если бы мужской цветок однопокровных, т. е. простейших из покрытосемянных, произошел из одиночного цветка голосемянных, то с морфологической точки зрения трудно было бы представить появление в нем женского цветка. И вот Веттштейн предполагает, что обоеполый цветок возник из мужского соцветия, в центре которого появился женский цветок. Это предположение он доказывает тем, что у некоторых однопокровных (у крапивных, молочайных и др.) встречаются соцветия с весьма упрощенными цветками, имеющие в центре женские цветки; далее, нередко у однопокровных между нормальными однополыми цветками попадаются и обоеполые. «То, что теперь возникает случайно, могло возникать и в давнопрошедшее время и стать исходным пунктом для развития впоследствии типичного». Возникновение двуполости стоит в связи с переходом от опыления ветром к опылению насекомыми: посещение насекомыми только в таком случае полезно растению, если насекомое соприкасается как с тычинками, так и с рыльцем; поэтому «путем отбора должны были учащаться такие случаи, в которых было соединение мужских органов с женскими, а это повело к образованию обоеполого цветка».

Таким образом, согласно этой гипотезе, превращение однополого цветка в двуполый обязано случаю. Но выше мы уже отметили, что у голосемянной вельвичии в мужских цветках есть зачаточный женский орган — не в пример всем прочим голосемянным. Этот зачаточно-двуполый цветок есть явление первичное, а не результат регресса. Вельвичия нам показывает, каким образом однополый цветок мог превратиться в двуполый: не путем *случайного* появления женского цветка в мужском соцветии, а внезапным появлением женского органа в мужском цветке. Притом процесс этот не случайный, а закономерный: в мужском цветке *должен* появиться женский орган: у вельвичии впервые осуществляется то, что со временем сделается правилом у высших покрытосемянных.

Н. И. Кузнецов (1914 : 387) ищет исходные типы покрытосемянных не среди высших типов голосемянных, а среди низших, например среди кордаитов.

Итак, и бенеттиты, и Gnetales независимо друг от друга стремятся осуществить тип цветка покрытосемянных. Между тем ни бенеттиты, ни хвойниковые не есть предки покрытосемянных, и признаки их высокой специализации получились в результате филогенетического ускорения.

3. Казуарины — это кустарники и деревья, распространенные главным образом в Австралии и на Индо-Малайском архипелаге. Все они относятся к роду Casuarina — единственному в крайне своеобразном семействе Casuarinaceae. По внешнему виду казуарины напоминают древовидный хвощ или эфедру; как у хвоща, листья редуцированы, а ветви в узлах ломки. Так как казуарины обладают семенами, заключенными в плод, и двумя семядолями, то их относят к двудольным, причем ставят в самый низ, рядом с ивами и березами, помещая в особый отряд Verticillatae (Engler, Wettstein, Karsten, Coulter).[14]

Казуарины отличаются весьма примитивной организацией: у них цветок весьма простого устройства, два круга сосудисто-волокнистых пучков, чередующихся друг с другом, тип строения дыхательных устьиц, сближающий их с хвойными; далее наблюдается халазогамия, при которой в процессе оплодотворения семяпочки пыльцевая трубочка проникает через халазу, а не через семявход. Затем из примитивных черт у казуарин можно отметить еще присутствие в семяпочках не одного зародышевого мешка, а многих, до двадцати, тогда как не только у всех

[12] Н. И. Кузнецов (1914 : 169) предполагает, что у Gnetum наружный покров семяпочки, снабженный сосудисто-волокнистыми пучками, скорее принадлежит к околоцветнику.

[13] Отметим еще взгляд Lignier, который склонен Gnetales отнести к покрытосемянным.

[14] Hallier (1908), впрочем, ставит казуарин по соседству с Quercineae, считая их за деградированных Terebinthaceae. [Отметим еще оригинальный взгляд Грегуса (Greguss, 1918), согласно которому казуарины составляют особый тип покрытосемянных, отличный и от однодольных, и от двудольных: они, по Грегусу, произошли из палеозойских Sphaenophyllaceae через хвощи и эфедру. Откуда бы ни производить казуарин, выделение их в особый тип имеет, по моему мнению, многое за себя.] (446)

остальных покрытосемянных, но и у голосемянных в семяпочке (т. е. в макроспорангии) развивается всего один зародышевый мешок, или макроспора; даже у многих разноспоровых папоротникообразных в макроспорангии развивается всего одна макроспора.

Но наряду с этим казуарины обладают чертами высокой организации: и мужские, и женские цветы собраны в соцветия, заднее гнездо завязи атрофируется, из закладывающихся 2—4 семяпочек до стадии зрелой семяпочки развивается лишь одна, оплодотворение двойное, покров семени срастается с околоплодником, семя безбелковое, две семядоли, сосуды в сосудисто-волокнистых пучках. Эти черты высокой организации не гармонируют с общим, весьма низким обликом казуарин, указывая на то, что эти растения в своей эволюции как бы забежали вперед.

4. У низших представителей однопокровных (Monochlamydeae), наиболее низко организованной группы покрытосемянных, есть ряд примитивных признаков, каково, например, простое устройство чашечковидного покрова цветка в связи с ветроопыляемостью, неопределенное количество тычинок и органов покрова, первобытные черты в строении зародышевого мешка, эндотропный рост пыльцевой трубочки и т. д. Но есть и черты сравнительно высокой организации: плод в виде орешка, гинецей синкарпный (т. е. со сросшимися между собой плодолистиками, так что получается одна завязь или один пестик), большею частью с одной семяпочкой, сложно устроенные соцветия.

[У большинства Salicaceae околоцветника нет или он зачаточный и цветки раздельнополые.] (450) [Однако среди ив и тополей иногда встречаются отдельные деревья с мужскими и женскими сережками, а также сережки с мужскими и женскими цветками вместе (Pax, 1894 : 31—33; Sargent, 1891—1902, v. 9 : 151). Хейнс (Haynes, 1906) описывает индийский тополь (Populus glauca Haynes, из Дарджилинга) с обоеполыми цветками и большим чашечковидным покровом; некоторые деревья были полностью обоеполые, другие полностью женские, некоторые как с обоеполыми, так и женскими цветками (но не было ни одного мужского дерева). Обоеполые цветки известны также у других тополей и у Salix caprea.] [Во многих порядках однопокровных наблюдается тенденция к образованию двуполых цветков: у многих в мужских цветках имеется рудимент пестика, а в женских — рудименты тычинок.] (450)

5. Относительно Polycarpicae (лютики и др.) Н. И. Кузнецов (1914 : 396) говорит: «Своим ярко окрашенным и почти с самого начала разделенным на чашечку и венчик околоцветником они опередили и самих себя, и Monochlamydeae по пути эволюции, оставаясь в остальных чертах организации своих цветов еще на очень и очень низкой ступени развития». В качестве примитивных признаков укажем: большое и притом неопределенное число тычинок, пестиков, членов околоцветника; спиральное, ациклическое расположение органов цветка; апокарпия (каждый плодолистик в отдельности образует пестик) и т. д. Но и помимо цветов, у Polycarpicae есть примитивные черты организации. Так, у некоторых магнолиевых древесина обнаруживает строение, характерное для голосемянных: сосуды отсутствуют, а в трахеидах имеются окаймленные поры.

[6. В отношении семян некоторых голосемянных каменноугольного периода Сюард (Seward, 1917 : 303—304) говорит: «Среди множества типов семян палеозоя есть некоторые, напоминающие, помимо семян, плоды или плодолистики покрытосемянных. Отпечатки семян Samaropsis очень похожи на торчащие в стороны плоды обычного крестоцвета Thlaspi arvense; ребристые покрытия Hexagonocarpus и других родов напоминают плодовую стенку Alstroemeria; недавно описанное раннекарбоновое семя Thysanotesta sagittula Nath. похоже на плодолистник Erodium. Эти и другие примеры тесного параллелизма внешних черт негомологичных органов хотя сами по себе и не представляют интереса

с морфологической точки зрения, все же любопытны по крайней мере как пример пластичности органов размножения, которая явилась в палеозойский период морфологическим достижением, сравнимым по своему значению с еще большим достижением, как например, с высокоспециализированными плодами у современных цветковых растений. *Палеозойские семена явились предвестниками разнообразных по форме и внешним признакам плодов покрытосемянных* (курсив мой, — *Л. Б.*). Семена палеозойских растений приобрели черты строения, а в некоторых случаях и признаки, которые, как можно полагать, облегчили их распространение в том виде, в котором гораздо позднее они были восприняты плодами даже в большей степени, чем семенами. Признаки, полезные при рассеивании семян, присущие современным плодам и семенам, можно показать на примере мясистых и, возможно, съедобных семян вымерших голосемянных, перышек и покрытых волосками рылец у Gnetopsis и Thysanotesta, наводящих на мысль о покрытых пухом рыльцах и других приспособлениях. Незамкнутая оболочка Aetheotesta, толстый верхний покров Pachytesta и воздушная камера Codonospermum вполне сопоставимы с приспособлениями к плавучести у плодов существующих цветковых растений. Клейкие волоски и поверхностные клетки у Physostoma и Stephanospermum можно сравнить с плотным клейким покрытием мегаспор у более поздних водяных папоротников и с аналогичными тканями семян некоторых покрытосемянных».]

7. Современные деревья характеризуются способностью отлагать при помощи камбия неограниченное количество луба наружу и древесины внутрь. И вот замечательно, что и в палеозойские времена все сосудистые растения обладали тою же способностью. Лепидодендроны и сигиллярии, которых теперь признают за плауны, раньше причислялись к голосемянным именно на основании этого признака. Из современных Pteridophyta только у Isoetes, отдаленного родственника гигантских ископаемых древовидных плаунов, да еще кое у кого, сохранились жалкие остатки способности к вторичному росту.

У некоторых современных хвойных в сердцевинных лучах имеются сосуды, проводящие воду. Эти сосуды, проходящие по древесине, между сердцевиной и лубом, служат водяными каналами, соединяющими внешний и внутренний слои древесины. Но такое же точно приспособление есть и в древесине древовидного палеозойского плауна Lepidodendron. «Эти два параллельных типа строения должны были развиться совершенно самостоятельно», — говорит Скотт (1914 : 236).

Таким образом, несомненные плауны, палеозойские лепидодендроны двумя важными признаками приближались к высшим, семянным растениям: способностью к вторичному росту и тенденцией к образованию семян.

8. У высших растений, голосемянных и покрытосемянных, имеются споры двух родов, *мужские* (или микроспоры) и *женские* (или макроспоры). У папоротникообразных (Pteridophyta) нормально споры одного рода, но в разных классах (Lycopodiinae, Filicinae, Equisetinae) совершенно независимо наблюдается образование двоякого рода спор, именно: 1) у разноспоровых плауновых: лепидодендронов, сигиллярий, сем. Isoetaceae, сем. Selaginellaceae, затем 2) у разноспоровых папоротниковых из семейств марсилиевых и сальвиниевых (притом у обоих семейств независимо), наконец, 3) у хвощей из группы каламитов. У всех названных низших групп разноспоровость есть предварение того состояния, которое со временем мы встретим у высших.

[9. Мхи, как известно, представляют слепую ветвь развития: они не дали начала папоротникообразным. И вот мы у лиственных мхов наблюдаем органы, имитирующие соответствующие образования у цветковых: лист, ризоиды, стебель, цветок (у Polytrichum, например, на вершинах стеблей мы видим «цветки», представляющие собой собрание антери-

диев; этот «цветок» окружен видоизмененными листьями, окрашенными в желтый или красноватый цвет). Но ни один из этих органов не гомологичен одноименным органам высших растений: достаточно сказать, что листья околоцветника у цветковых окружают не половые органы, а спорангии. Но вместе с тем, говорит Velenovsky (1905 : 151), нельзя отрицать, что морфологическое строение лиственных мхов поразительно соответствует строению цветковых. И приходит к заключению] (457): сходные формы могут быть всегда построены из различных компонентов; или в органических веществах растительного мира содержится скрытая морфологическая программа, которая может воплотиться в любом органе. Это воплощение обусловливается жизненными условиями.

10. У зеленой водоросли Coleochaete pulvinata из равножгутиковых оплодотворенный оогоний обрастает оболочкой из вегетативных клеток, образуя подобие плода. Из других признаков высокой организации можно отметить оогоний с шейкой, бесцветные сперматозоиды (Lotsy, 1907 : 191—194).

Развитие в том же направлении мы находим и у весьма своеобразной группы харовых, Charophyta: у них тоже имеется нечто вроде плода (оогоний, окруженный корой). Сперматозоиды харовых закручены спирально, как у папоротников, и снабжены двумя жгутами, как у плаунов; при прорастании зигота дает нить, на которой взрослое растение появляется в виде почки; эту нить сравнивают с предростком. Споропочка харовых имеет известное сходство с архегонием (Lotsy, 1909 : 54). [Charophyta вообще представляют собою группу, сравнительно высоко организованную. Веленовский (Velenovsky, 1905 : 84) указывает на следующие черты их высокой организации: таллом расчленен у них на ось с неограниченным ростом и на листья — с ограниченным; листья расположены правильными мутовками; боковые ветви растут из пазух листьев, предросток имеет природу заростка папоротников; половые органы правильно расположены на листьях; имеются настоящие расчлененные ризоиды, мужские и женские органы построены сложно и до некоторой степени напоминают то, что мы видим у мхов; неполовых спор нет.] (461) Некоторые (Cohn) были даже склонны относить харовых к низшим мхам, но ныне взгляд этот считается неправильным: Lotsy (1909 : 58) утверждает, что Charophyta не могут быть предками архегониат, ибо оогоний харовых не гомологичен архегонию. [Согласно Веленовскому (Velenovsky, 1905 : 84), ни в какие близкие отношения харовые и мхи поставлены быть не могут: это две параллельные ветви, развившиеся совершенно самостоятельно.] (461) К. И. Мейер (1916 : 34), который дал прекрасный обзор взглядов по вопросу о происхождении мхов, полагает, что мхи ведут свое начало от бурых водорослей.

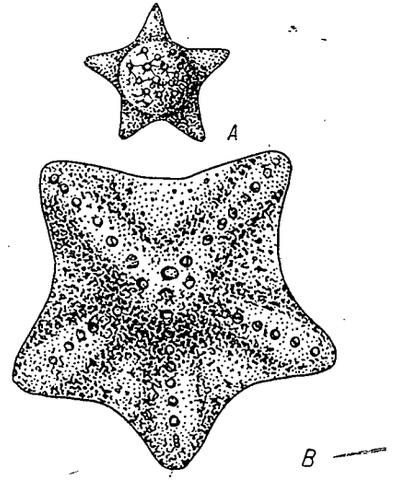
Таким образом, кого ни считать за предков архегониат, зеленые ли водоросли (как полагают Pringsheim, Челаковский, Lotsy и др.) или бурые [(Hallier, Potonie, К. Мейер)], но мы видим, что стремление к образованию признаков высокой организации наблюдается независимо в разных группах. Харовые есть одна из боковых ветвей, достигшая путем филогенетического ускорения значительной высоты в некоторых отношениях, оставаясь в других — на очень низкой ступени.

Среди равножгутиковых зеленых водорослей есть виды, «подражающие» высшим растениям. Такова, например, всем известная Caulepra. Она состоит из одной гигантской клетки, отдельные части которой резко дифференцированы: мы видим тут «стебли», от которых отходят «листья», в грунт отходят бесцветные нитевидные «корешки» (ризоиды), при помощи которых водоросль извлекает минеральные вещества. Некоторые, например Caulepra hypnoides, имеют двоякоперистые «листья». Подобным образом и другая зеленая водоросль из той же группы, именно Bryopsis, обладает весьма сложными «листьями» и бесцветными ризоидами, внедряющимися в грунт и играющими роль корней.

Наконец, отметим еще один пример. У бурой водоросли Laminaria наблюдается вторичный рост при посредстве как бы камбия. Еще более он был выражен у палеозойской водоросли Nematophycus (Scott, 1923).

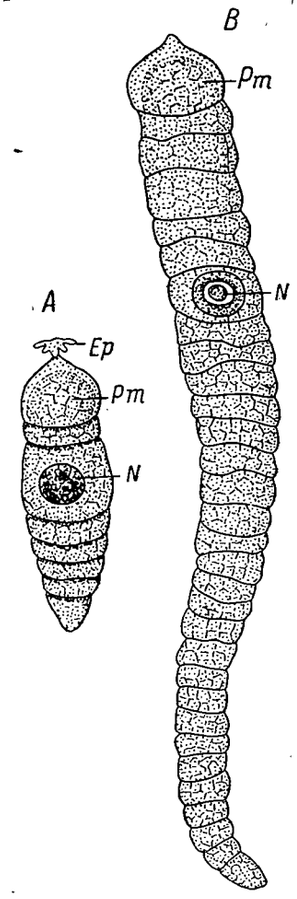
2. Одноклеточные организмы

У простейших (Protozoa) мы встречаем ряд образований, который со временем у Metazoa появится в виде совершенных и сложных органов. Так, у морских корненожек (Foraminifera) имеются раковинки, весьма напоминающие раковины некоторых брюхоногих и головоногих моллюсков. Благодаря этому прежние исследователи, например Ламарк, относили этих простейших к моллюскам. Многокамерные фораминиферы очень похожи на Nautilidae; даже способ нарастания новых камер у них таков же. [Корненожки Orbitoide stella и O. stellata из нуммулитового известняка (эоцен) в Баварии весьма напоминают морскую звезду (рис. 2).] Некоторые Protozoa обнаруживают сегментацию. Грегарина Taeniocystis mira (рис. 3) длиной свыше 1 мм имеет удлиненную,



[Рис. 2. Фораминиферы из эоценового нуммулитового известняка Баварии, напоминающие иглокожих.

A — Orbitoides stella. *B* — Orbitoides stellata. (Из O. Abel, 1920).]



[Рис. 3. Taeniocystis mira, сегментированная грегарина.

A — молодая особь, *B* — почти взрослая особь. *Ep* — epimerite; *N* — nucleus; *Pm* — protomerite. (Из F. Doflein, 1916).]

червеобразную, метамерно расчлененную форму и весьма похожа на ленточного глиста (например, Taenia). [Паразитическая жгутиковая Cyclonympha strobila, живущая в кишечнике японских термитов, тоже сегментирована и чрезвычайно похожа на Taenia (длина ее 0.11—0.17 мм) (Догель, 1917).] (472)

[Средиземноморская] пелагическая жгутиковая, Leptodiscus medusoides, из Cystoflagellata [размером в 1—1.5 мм] весьма напоминает

молодые формы медуз. Это простейшее плавает как медуза, сжимая свой диск, по нижней поверхности которого расположены мускульные волокна, как у медузы. Другая цистофлагеллата — Craspedotella pileolus еще более похожа на медузу, ибо у нее по краю «колокола» имеется образование, напоминающее velum.

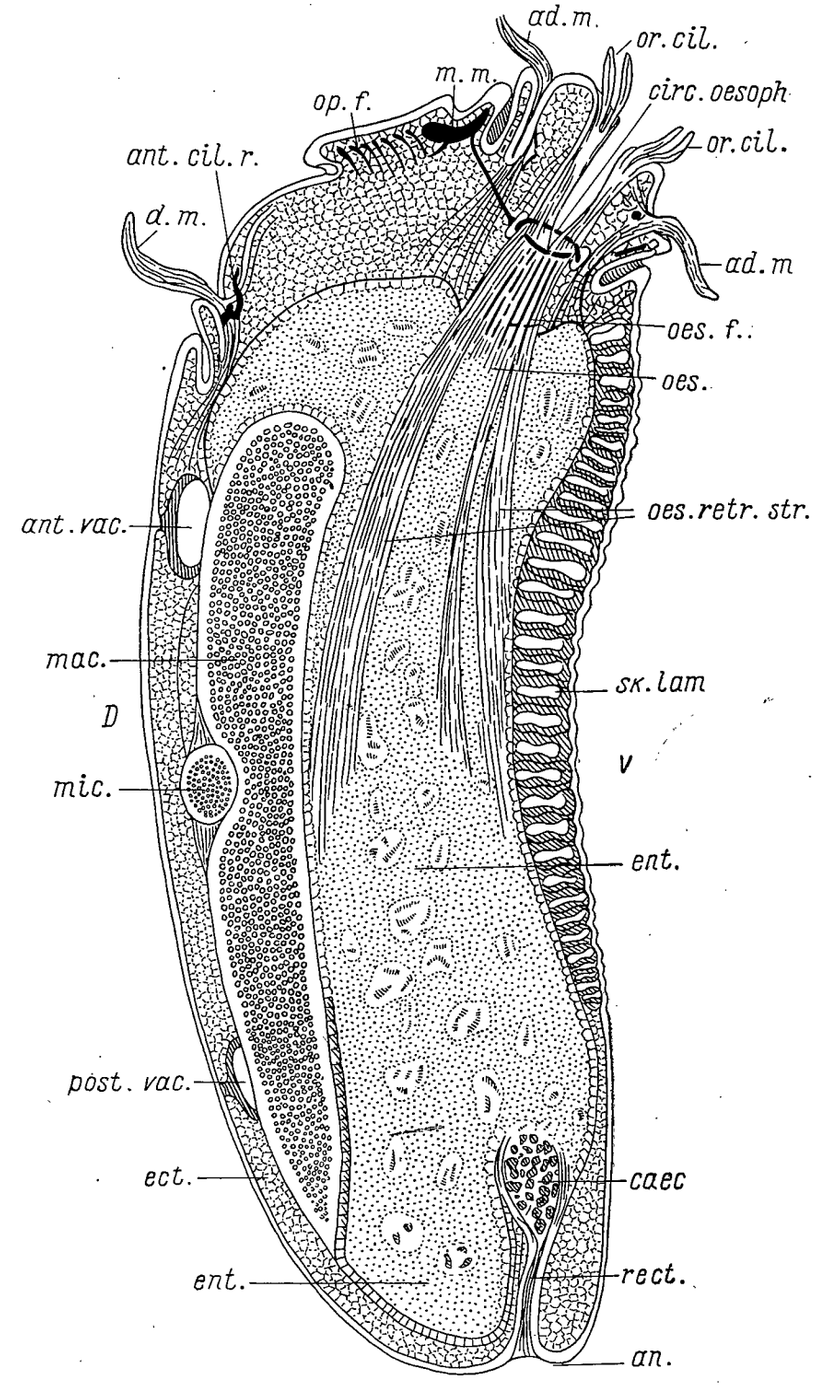
У простейших нередки сократительные волоконца или *мионемы*, иногда снабженные зачаточной поперечной полосатостью и как бы имитирующие поперечнополосатые мышцы. У реснитчатой инфузории Umbellaria есть винтообразно свернутые стрекательные нити, напоминающие стрекательные капсулы (нематоцисты) некоторых кишечнополостных и других групп. Совершенно независимо от реснитчатых инфузорий такие же органы развивались и в других типах простейших, например у некоторых Dinoflagellata [например, у Polykrikos.]

У некоторых инфузорий наблюдается как бы подобие нервных волокон (неврофаны). В недавнее время R. Sharp (1914) обнаружил у реснитчатой инфузории Diplodinium из желудка домашнего скота весьма сложный «невромоторный» аппарат, обладающий, по-видимому, нервными функциями (рис. 4). Он состоит из центральной массы, залегающей на спинной стороне, в эктоплазме, близ ротового отверстия и дающей от себя ряд ветвей. Одна ветвь направляется к кольцу, окружающему пищевод, или глотку, другие к пучкам ресничек, служащих органами движения. От окологлоточного нервного кольца отходят волокна в стенки пищевода. [Черты сходства с нервной системой многоклеточных организмов очевидны; таковыми являются положение нервного ганглия на спинной стороне над пищеводом и наличие окологлоточного нервного кольца (как и у червей, моллюсков, артропод), соединенного с нервным ганглием.] Подобный же «невромоторный» центр найден H. Yocom (1918) у реснитчатой инфузории Euplotes; при делении этот аппарат у одной из дочерних особей образуется заново [путем втягивания наружного участка пелликулы. Догель обращает внимание на тот факт, что невромоторный аппарат у Euplotes образуется из эктоплазмы, точно так же, как нервная система Metazoa появляется из эктодермы. В обоих случаях нервный аппарат вталкивается внутрь или втягивается с поверхности.]

Ch. Rees (1921) описал такой же «невромоторный» центр у Paramaecium caudatum; [опыты с микроанатомированием показали, что координация движений цитофарингеальных оболочек прекращается, если перерезать невромоторные волокна; обширное поражение структур в области невромоторного центра нарушали координированные движения периферических ресничек.] Сложные образования, по-видимому тоже имеющие отношение к нервной функции, имеются и у Flagellata (см. обзор у Yokom). Так что т. н. простейшие оказываются на самом деле необычайно сложно построенными.

У большинства инфузорий есть зачаточный пищеварительный аппарат: рот, глотка, а иногда и «заднепроходное отверстие».

[Согласно наблюдениям Догеля (1923), у Cycloposthium bipalmatum, инфузории, паразитирующей в кишечнике лошади, во время копуляции мужское ядро обладает хорошо выраженной головкой с неким подобием perforatorium на переднем конце и длинным хвостом. Оно сливается с женским ядром инфузории-партнера. У Cycloposthium, следовательно, мы имеем, говорит Догель, весьма своеобразный случай, когда в теле их образуется аналог сперматозоида, который выталкивается в окружающую среду и находит путь к женскому ядру конъюганта через рот и глотку последнего, точно так же, как это происходит, например, со сперматозоидом у Anthozoa. Недавно обнаруженные факты говорят о том, что конъюгация у инфузорий весьма сходна с процессом оплодотворения у многоклеточных организмов.]



[Рис. 4. Diplodinium ecaudatum (forma typica), паразитическая инфузория. Срединно-саггитальный разрез.

ad. m. — адоральные мембранеллы; *an.* — заднепроходное отверстие; *ant. cil. r.* — корешки передних ресничек; *ant. vac.* — передняя сократительная вакуоль; *circ. oesoph. ring* — окологлоточное кольцо; *caec.* — caecum; *D* — дорзальная сторона тела; *d. m.* — дорзальные мембранеллы; *ect.* — эктоплазма; *ent.* — эндоплазма; *mac.* — макронуклеус; *mic.* — микронуклеус; *m. m.* — двигательная масса (motorium); *oes.* — нити пищевода или цитоглотки; *oes f.* — оперкулярные волокна; *or.* — ротовое отверстие, рот; *or. cil.* — ротовые реснички; *post. vac.* — задняя сократительная вакуоль; *rect.* — rectum; *sk. lam.* — скелетные пластинки; *V* — вентральная сторона тела. (Из Sharp, 1914).]

3. Животные (Metazoa)

1. В строении взрослых оболочников мы находим некоторые признаки, которые встречаются у позвоночных: жаберные щели прободают переднюю часть кишечника; глотка снабжена реснитчатой железистой бороздкой, т. е. эндостилем, гомолог коей имеется у Amphioxus, у личинок миног (Ammocoetes), у зародышей всех позвоночных. (У взрослых позвоночных соответственный выступ брюшной стенки жаберной части кишечника превращается в щитовидную железу). Под мозгом у оболочников залегает железа, находящаяся в связи с передней частью глотки; ее сравнивают с нижним придатком мозга позвоночных (hypophysis cerebri).

[Пищеварение у туникат идет по типу позвоночных. Н. Кравков (1889:79), извлекая из кишечника Cynthia пищеварительный секрет, нашел, что он действует на белки в кислой среде; следовательно, Cynthia имеет пепсинное пищеварение, как у позвоночных, тогда как у беспозвоночных переваривающим ферментом является трипсин.] (469)

2. Как одно из проявлений филогенетического ускорения рассматриваем мы появление признаков позвоночных у Enteropneusta (Balanoglossus и др.) и у Pterobranchia (Cephalodiscus, Rhabdopleura), именно — зачаточную сегментацию (на три сегмента), присутствие жаберных щелей (или жаберных желобков у Rhabdopleura) в передней части кишечника, наличие зачаточной хорды.

3. [Головоногие (Cephalopoda), особенно Dibranchiata, имеют тенденцию окружать центральную нервную систему внутренним хрящевым скелетом, подобно тому как это наблюдается у позвоночных. Так, у сепии хрящом окружены головные нервные узлы, глаза, орган слуха. Кроме того, имеется спинной хрящ, плавниковые хрящи и др. По строению хрящ несколько напоминает хрящ позвоночных.] (480)

4. Акулообразные (Selachii) предвосхищают некоторые черты организации более высоко стоящих позвоночных, вплоть до млекопитающих. Так, у них намечается соединение носовой полости с полостью рта (как, например, у Cestraciontidae и у химер, Holocephala), что есть первый шаг к легочному дыханию, у них верхние ребра, очень сильное развитие мозжечка (тогда как у амфибий и даже у большинства рептилий мозжечок зачаточен), тенденция к превращению почек в metanephros, наличность весьма совершенных совокупительных органов (птеригоподий);[15] у некоторых акул (Pristiurus) на ранних стадиях развития наблюдается зачаток амниона. Наконец, у многих намечается образование плаценты, каковая [среди позвоночных] (474 об.) осуществляется впервые лишь у некоторых сумчатых млекопитающих (см. ниже). У акулы Mustelus laevis Risso, как было известно еще Аристотелю, стенки матки (т. е. заднего отдела яйцеводов) образуют сосудистые выросты, вдающиеся в складки стенки желточного мешка; каждый зародыш обладает своей собственной плацентой, так что матка является разделенной на несколько камер; нечто в таком же роде наблюдается и у акулы Carcharhinus. У некоторых (напр., у ската Pteroplatea) от внутренней поверхности матки отходят нити, которые через брызгальца зародыша выделяют в его глотку молочный секрет. Секрет этот производится особыми железами, заложенными в нитях. Для выдавливания молока из нитей служат особые поверхностные мышцы. Как нити, так и стенки матки снабжены большим количеством сосудов (Alcock, 1902).

[15] Размножение при посредстве совокупления, связанное к тому же с живорождением, есть, несомненно, признак более высокой организации, чем выпускание яиц и спермы прямо в воду, как у большинства Teleostomi. Впрочем, кроме селяхий, совокупление и живорождение наблюдается и у некоторых Teleostei, например у бельдюги Zoarces viviparus из семейства Zoarcidae, у байкальской голомянки (Comephorus), у тихоокеанских Embiotocidae, у некоторых Cyprinodontidae.

5. У Holocephala (химеры и др.) череп автостилический, т. е. palatoquadratum сращено с черепом, как у четвероногих. У тех же химер [носовая полость соединяется с ротовой.] (474 об.)

Между тем в настоящее время следует признать установленным, что Selachii (включая и Holocephala) не дали начала высшим рыбам (Teleostomi), а есть ветвь, параллельная последним.

6. Акулообразные рыбы характеризуются отсутствием настоящих (хрящевых) костей; чешуи, если они есть, то в форме кожных зубов; челюсти состоят только из Меккелева хряща и palatoquadratum. Но у ископаемых палеозойских рыб из группы Acanthodii, обычно причисляемых к акулообразным, мы находим чешуи, весьма своеобразные, но вместе с тем несколько напоминающие ганоидные (особенно чешую девонской ганоидной рыбы Chirolepis); верхняя и нижняя челюсти покрыты плотной костеобразной тканью, как у высших рыб (Teleostomi); иногда на этих «костях» сидят зубы (нижнедевонский Ischnacanthus). Наконец, удивительное сходство с Teleostomi обнаруживается в плечевом поясе: у Diplacanthidae мы видим покровные «кости» в виде ключичных и надключичных пластинок. У Acanthodes в области плечевого пояса есть кожное «окостенение», которое сравнивают с ключицей (cleithrum). А между тем отсутствие кожного скелета есть характерный признак акулообразных в отличие от высших рыб (Teleostomi). Гексли считал Acanthodii переходными между акулообразными (Selachii) и Ganoidei, S. Woodward помещает их среди акулообразных, к которым они близки по отсутствию жаберной крышки и строению скелета,[16] Jaekel (1911) относит к Teleostomi. Мы признаем Acanthodii за особый класс, характерные признаки которого заключаются в строении челюстного и жаберного аппарата, пояса передней конечности и чешуи, а также в отсутствии настоящей костной ткани. Acanthodii не есть предки Teleostomi. Это боковая ветвь, подобная бенеттитам, совмещающая признаки Selachii и Teleostomi.

7. У североамериканских пресноводных рыб из семейства Percopsidae, относимого ныне к отряду Salmopercae, мы наряду с очень низкими чертами организации находим и весьма высокие. По внешнему виду Percopsis это нечто среднее между лососем и ершом: за спинным плавником имеется жировой плавник, как у лососевых, принадлежащих к числу низших Teleostei, но в спинном и в анальном плавниках есть сильные колючки, как у окуневых, которые относятся к высшим костистым. Брюшные плавники под грудными, как у колючеперых, но скелет их не связан со скелетом грудных плавников связкой. Чешуя гребенчатая (ктеноидная), как у окуневых, но плавательный пузырь соединен с кишечником, как у карповых, лососевых, сельдей и прочих низко организованных рыб. Брюшные плавники лишены колючек и содержат много членистых лучей, [как у более низко организованных Teleostei].

8. У некоторых рыб, например у Sciaenidae (Pogonias, Corvina и др.), плавательный пузырь дает многочисленные, ветвящиеся отростки, значение коих неизвестно. У ящериц из семейств гекконов, игуан, варанов, а особенно у хамелеонов легкие снабжены длинными выступами, слабоячеистыми или даже совсем гладкостенными. Хамелеон пользуется ими (вместе с тахеальными и глоточными мешками) для раздувания тела при раздражении. Необычайного развития легочные, или воздушные, мешки достигают у птиц, что стоит в связи с пневматичностью их костей: обычно кости у птиц внутри не заполнены костным мозгом, а полы; через особые отверстия в эти полости проникают отростки легочных мешков. Эта особенность стоит в непосредственном отношении

[16] Хотя высшие рыбы (Teleostomi) встречаются одновременно с низшими акулообразными в девоне, но, без сомнения, акулообразные получили начало задолго до палеозоя.

к способности птиц летать,[17] хотя у некоторых птиц, летающих хорошо, например у чаек и крачек, кости пневматичны лишь в слабой степени. Но вот что замечательно. У некоторых ископаемых рептилий (Dinosauria), не обладавших способностью летания, кости были пневматичны. «Таким образом, — говорит В. М. Шимкевич (1912 : 456), — хотя существует известное отношение между полетом и пневматичностью костей, отношение, обусловливаемое, естественно, большей легкостью пневматичной кости по сравнению с плотной, но тем не менее самая пневматичность возникла ранее, чем предки птиц приобрели способность к полету».

Итак, еще у рыб и рептилий намечаются особенности, которые впоследствии разовьются в органы, имеющие отношение к способности летать. Еще в 1881 году Эйзиг (Eisig) описал у некоторых кольчатых червей (Hesione, Syllis и др.) выросты кишечника, которые он называет «органами, подобными плавательному пузырю». У названных червей от передней части кишечника отходят два больших, растяжимых мешка, справа и слева по одному. И Hesione, и Syllis лишены жабр и дышат посредством кишечника. Упомянутые мешки служат для накопления кислорода, каковой они в случае надобности могут, как думает Эйзиг (Eisig, 1881 : 286), доставлять обратно кишечнику. Но кроме того, эти органы играют роль гидростатического аппарата, способствующего поднятию и опусканию червя в воде при условии наполнения пузырей газом или опорожнения их (эти черви плавают иногда на поверхности воды). Однако эта функция, по мнению Эйгиза (: 289), «не составляет цели этого органа и не на основе ее он образовался», но мы имеем здесь дело с сопутствующим явлением, с побочной функцией. Таким образом, «плавательные пузыри» кольчатых червей аналогичны плавательным пузырям рыб, у которых, однако, они играют роль главным образом гидростатического органа. Итак, еще у кольчатых червей намечаются органы, которые впоследствии преобразуются в легкие.[18]

9. Мозг рыб в общем устроен сложнее, чем у амфибий, гистологическое строение сложнее, клеток больше, и они имеют больше отростков. Психически рыбы стоят не ниже амфибий, а, пожалуй, даже выше. Тогда как в других отношениях рыбы организованы ниже.

10. В 1904 году Broili описал из пермокарбоновых отложений Техаса замечательное позвоночное, Seymouria, которое он сначала принял за стегоцефала, но потом определил как примитивную рептилию из группы Cotylosauria. Черты сходства ее с амфибиями действительно поразительны. Williston тем не менее склонялся рассматривать эти сходства как проявление конвергенции. Но эта конвергенция обнимает собою почти все черты строения скелета: череп, пояса передних и задних конечностей и самые конечности. Единственно, что заставляет Watson'a (1918 : 293) относить сеймурию к рептилиям, это строение позвонков: сочленовные поверхности зигапофизов горизонтальны и верхние дуги широки и вздуты. Но вместе с тем позвоночник отличается и весьма примитивными чертами, каково, например, наличие всего *одного* крестцового позвонка. Все это позволяет видеть в сеймурии весьма примитивное четвероногое, которое в порядке филогенетического ускорения приобрело некоторые черты рептилий.

11. [L. Bolck (1914) исследовал вариации нижней челюсти у взрослых и молодых гиббонов Siamang syndactylus (Суматра). Замечательна высокая индивидуальная изменчивость подбородочной области и прилегающей части альвеолярной дуги. Такой сильной изменчивости не наблюдается среди других обезьян, особенно среди антропоморфных. При этом изменчивость нижней челюсти у гиббона имеет определенную тенденцию, — в направлении, которое в группе Hominidae привело к образованию подбородочного выступа.] (498)

[17] Лишь благодаря легочным мешкам птица во время полета может дышать. Кроме того, воздушные мешки выполняют и другие функции: защищают тело от потери тепла, придают грудной полости упругость, помогают при плавании и нырянии и пр. (см.: F. E. Schulze, 1912 : 480—481).

[18] Отметим еще, что у поденок (Ephemeridae) ротовые органы атрофированы, и кишечник в качестве органа пищеварения не действует. Тем не менее он развит хорошо и используется в качестве аэростатического баллона, между прочим во время своеобразных танцев.

4. Человек

Неандертальский человек, Homo neandertalensis, обнаруживает ряд черт, которые в своем развитии пошли дальше, чем у современного человека (Homo sapiens). Как известно, неандертальский человек (H. neandertalensis или primigenius) был распространен только в палеолите, точнее — в нижнем палеолите, он дожил лишь до конца мустьерской эпохи; с этого же времени сразу обнаруживается и Homo sapiens (именно, кроманьонская раса) со всеми его характерными признаками. Отметим, что, согласно новым воззрениям, нет доказательств тому, чтобы H. neandertalensis был предком современного человека (Keith, 1916 : 148). [Такого же мнения держится и H. F. Osborn (1921 : 489).] Адлоф (Adloff, 1907) исследовал при помощи рентгеновских лучей зубы нижней челюсти Homo neandertalensis из Крапины и сравнил их с зубами из Таубаха, принадлежащими особи, близкой к неандертальцам, а также с зубами шимпанзе. Оказалось следующее. Коренные зубы у неандертальского человека пошли в своем развитии дальше, чем у шимпанзе и у современного человека: полость в зубе, занятая зубной мякотью, у H. neandertalensis значительно больше, чем у шимпанзе и H. sapiens, распространяясь за счет корней; полость в нижних коренных зубах у неандертальского человека спускается ниже верхнего (альвеолярного) края челюсти, тогда как у современного человека и у антропоморфных обезьян она расположена выше (Keith, 1916 : 147—148, 476, fig. 50 и 174—175); коронка зубов у H. neandertalensis очень широка и низка, корни значительно короче. Теми же признаками отличаются и зубы гейдельбергской челюсти («H. heidelbergensis»), которая принадлежит к тому же виду H. neandertalensis (: 237). По характеру зубов, говорит Keith (: 148), неандертальский человек ушел далеко вперед от примитивного или обезьяньего типа, современный же человек в коренных зубах удержал черты древние, обезьяньи. Судя по гейдельбергской челюсти, клыки H. neandertalensis ушли в своем развитии дальше от обезьяньих, чем клыки H. sapiens: они меньше отличаются от прочих зубов, чем клыки современного человека (l. c., : 237).

У неандертальца, в общем построенного более примитивно, чем современный человек, есть и помимо зубов ряд черт более высокой организации. У шимпанзе на черепе, от крыльев носа ко рту, идет с каждой стороны борозда; имеется она и у многих первобытных рас H. sapiens, отсутствуя у современных, нет ее или почти нет и у H. neandertalensis, который, таким образом, приближается к современным расам (Keith : 144). Нёбо у шимпанзе узкое и длинное; то же у Eoanthropus; у современного человека оно шире, принимая подковообразную форму, а у неандертальца еще шире, чем у современного человека, особенно чем у тасманийца (: 150—151, fig. 52; 328, fig. 110). Ширина нёба в % его длины у шимпанзе 80, у тасманийца 107, у неандертальца (гибралтарский череп) 131%. Мозг неандертальца по своему объему не уступал мозгу современного европейца и даже превосходил, если судить по черепу из la Chapelle, объем мозга у которого 1625 см^3.

[Werth (1921 : 169—170, 304) причисляет к прогрессивным признакам неандертальца даже надглазный выступ (torus supraorbitalis): его нет у примитивных нижнетретичных обезьян, равно как и у ныне живущих полуобезьян; torus occipitalis из обезьян хорошо развит только у таких

специализированных форм, как павианы, макаки, горилла и шимпанзе; у всех этих обезьян torus supraorbitalis развит сильнее, чем у неандертальца. Далее восходящая ветвь (ramus ascendens) нижней челюсти построена более прогрессивно, чем у ископаемого Homo sapiens (именно, чем у H. sapiens aurignacensis), а в некоторых отношениях более прогрессивно, чем у современного человека: у неандертальца она более развита в вышину, чем у H. aurignacensis, а angulus менее примитивен, чем у H. aurignacensis и у H. sapiens (Werth: 185, 313—314). Поэтому названный автор вслед за Клаачем (Klaatsch, 1910, 1912) считает, как и Keith, что из H. neandertalensis вывести H. sapiens нельзя.] (503)

Уоллес где-то заметил, что первобытный человек получил от природы мозг, гораздо более совершенный, чем это необходимо было для поддержания его существования. В отношении H. neandertalensis эта мысль совершенно справедлива. Неандертальский человек вымер, не дав потомства, и мозг есть «пророческий» признак, указывающий на ту ступень, которая будет впоследствии достигнута у H. sapiens; это есть пример филогенетического ускорения.

Homo neandertalensis и H. sapiens представляют две параллельные формы, развившиеся независимо одна от другой. Как предполагает A. Keith (1916 : 501), к началу плейстоцена уже существовали три параллельных ветви из ствола человека: 1) неандертальский человек, 2) Homo (или Eoanthropus) dawsoni (недавно открытый в Англии, в Сессексе) и 3) Homo sapiens.[19]

Все вышеприведенные примеры, а их можно было бы сильно умножить, ибо ими полна вся сравнительная анатомия и морфология (в главе VI будут даны дальнейшие иллюстрации), все эти примеры говорят о том, что:

1) новые признаки получаются не случайно, а закономерно, ибо не может быть случайностью регулярное появление у высших форм тех признаков высокой специализации, которые встречаются или встречались когда-то у низших;

2) в выработке таких признаков борьба за существование и естественный отбор, очевидно, не причем;

3) во всех вышеприведенных случаях процесс эволюции идет закономерно, т. е. в определенном направлении.

Явление филогенетического ускорения, весьма обычное как среди растений, так и среди животных, заставляет нас быть сугубо осторожными при построении филогенетических схем. Так, из того, что личинки всех иглокожих двусторонне-симметричны, а взрослые животные, как известно, радиально-симметричны, было бы поспешно делать вывод, что иглокожие происходят от двусторонне-симметричных предков. Быть может (и это мне представляется более правдоподобным), иглокожие развиваются *в сторону*, идут по пути билатерально-симметричных животных, на что намекает уже строение взрослых неправильных морских ежей и голотурий; у личинки же мы имеем дело с явлением филогенетического ускорения.[20] Так точно сегментация целома личинок иглокожих не свидетельствует в пользу происхождения иглокожих от метамерных предков, а, возможно, говорит об определенном направлении развития: в сторону метамерных.

[19] Osborn (1921) значительно понижает древность H. dawsoni. По изображению этого автора, гейдельбергский человек жил во 2-ю межледниковую эпоху («Mindel—Riss»), «Homo dawsoni» — в 3-ю межледниковую эпоху («Riss—Würm»), в дошелльское время, приблизительно 125 000 лет тому назад; наконец, неандерталец жил с конца 3-й межледниковой до конца 4-й ледниковой (75—25 тыс. лет тому назад). Но все это нисколько не меняет высказанных в тексте соображений.

[20] Можно отметить, что тенденция к билатеральной симметрии наблюдается не только у личинки, но у морских ежей еще на стадии 8 бластомеров; здесь, впрочем, снаружи она не выражена (Дриш). В стадии же гаструлы билатеральность бывает ясно различима.

Наконец, во избежание недоразумений, считаю необходимым отметить, что выражение «предварение филогении онтогенией» следует считать за метафору. На самом деле нет никакого таинственного предварения будущего, как нет и непонятного повторения филогении онтогенией. Есть лишь развитие по законам, или *номогенез*. Так как развитие — и индивидуальное, и филогенетическое — совершается на основе закономерностей и так как эволюция признаков идет разным темпом, то в результате этот процесс производит на нас впечатление то предварения, то повторения филогении. См. также гл. III, § 4.

[Можно думать, что та же идея (филогенетического ускорения) заключается в основе неясных соображений Копа (Cope, 1868, 1887 : 76, 122) о замедлении и ускорении в развитии. K. C. Schneider (1911 : 53) говорит о том, что «онтогения может быть предвестником филогении» («die Ontogenie kann Vorläufer der Phylogenese sein»).[21]] (507)

Прибавление

Ю. А. Филипченко обратил мое внимание на следующее место из «Entwickelungsgeschichte der Thiere» Бэра (1828 : 205—206). Возражая против мнения, что «зародыши высших животных проходят через формы низших животных» (: 199 сл.) (то есть, выражаясь современным языком, что «онтогения повторяет филогению»), Бэр говорит: «Если бы это было правильно, то в развитии некоторых животных не наблюдалось бы в преходящем состоянии образований, которые остаются навсегда лишь у вышестоящих форм... У всех млекопитающих в первое время развития челюсти так же коротки, как у человека... Мозг птиц в течение первой трети эмбрионального состояния гораздо более близок к мозгу млекопитающих, чем во взрослом состоянии. Четверохолмие не сдвинуто на бока, обонятельные лопасти полые и толстые; имеется даже нечто вроде свода. В плюсне птиц из нескольких хрящей образуется одна кость. Глаза у цыпленка стоят гораздо ближе друг к другу; получается сходство с человеческим лицом. Молодые ящерицы имеют очень большой мозг. У головастика есть настоящий клюв, как у птицы. Зародыш лягушки на первых стадиях оказывается бесхвостым — состояние, которое наблюдается лишь у высших млекопитающих, ибо даже взрослая лягушка имеет внутренний хвост, как можно назвать длинный хвостовой позвонок. Тысяченожки и гидрахниды, выходя из яйца, снабжены тремя парами ног, подобно насекомым с метаморфозом во взрослом состоянии».[22]

[21] [С книгой этого автора я познакомился уже после выхода в свет русского издания «Номогенеза».] (507)

[22] Этот последний пример приведен и мною (см. выше, стр. 138) независимо от Бэра.

III

ОПРЕДЕЛЕННОЕ НАПРАВЛЕНИЕ, ИЛИ ЗАКОНОМЕРНОСТЬ В ЭВОЛЮЦИИ

Frustra sit per plura, quod fier potest per pauciora. (Тщетно достигать многими средствами того, что может быть достигнуто немногими.)

Newton. Philosophiae naturalis principia mathematica, III.

Всякая определенность, всякий закон, всякое правило, какое мы откроем в изменениях организмов, в ходе наследственности, в явлениях скрещивания и размножения — *упраздняет* теорию Дарвина. Ибо непременное условие Дарвиновского процесса — полная неопределенность во всех этих областях, полный хаос, из которого потом сам собою родится порядок, под действием единого определенного начала, — пользы, то есть спасения от гибели.

Н. Страхов (1889, стр. 202—203)

[В области органической природы точно так же, как и в области неорганической природы *случайность отсутствует*, и полезность многих деталей тела возникает по законам, аналогичным росту, — законам, проявления которых мы видим и измеряем, причины которых мы не понимаем и, возможно, никогда не поймем, но тем не менее по законам, а не в результате случайностей или случайных событий.

H. F. Osborn, 1909 : 225.]

Дарвин полагал, что изменчивость признаков идет по всем направлениям, подобно, скажем, лучам света, исходящим от солнца во все стороны. «Наша теория, — читаем мы в «Происхождении видов», — не предполагает определенных законов развития, требующих, чтобы все обитатели... изменялись вдруг, или одновременно, или в одинаковой степени» (гл. XI : 225; *1939 : 540*).

Мы же считаем, что изменение признаков стеснено известными границами, что оно идет по определенному руслу, подобно электрическому току, распространяющемуся вдоль проволоки.

При первом, дарвиновском, допущении возможна случайность в образовании полезных признаков, при втором — случайность исключается.

Данные, приведенные в предыдущей главе, с ясностью обнаруживают, что бывают случаи, когда путь эволюции как бы предопределен. Если у молодого аммонита появляются признаки, которые обнаружатся со временем в новых отложениях у взрослых особей других, филогенетически более молодых форм, то здесь не может быть и речи о случайности. Но о том, что эволюция идет на основе закономерностей, что она есть номогенез, об этом, помимо явлений филогенетического ускорения (гл. II), говорят:

1) данные палеонтологии и сравнительной анатомии: здесь мы воочию видим тот путь, каким идет эволюция;

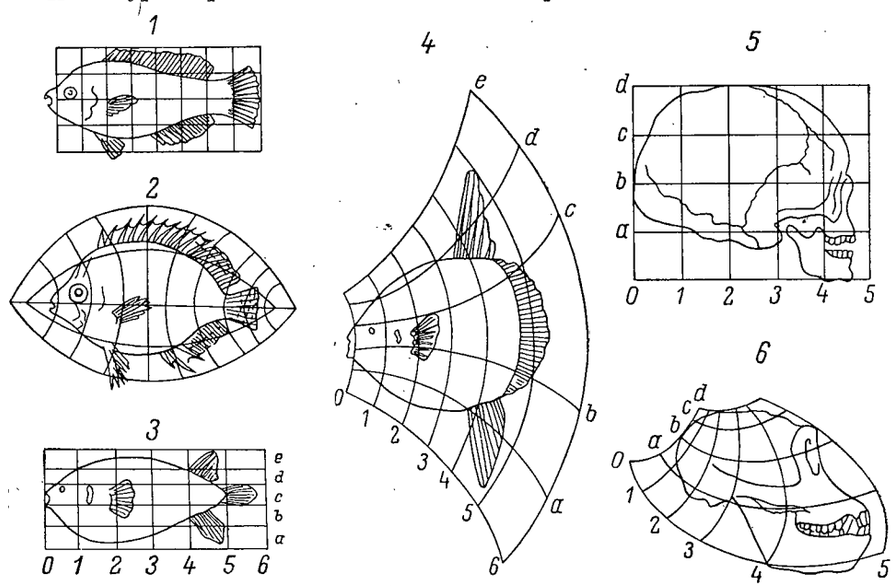
2) случаи, когда у двух или более рядов форм развиваются сходные признаки. О явлениях конвергенции, параллелизма, аналогичных изменений и т. п. будет сказано в главах IV—VI;

3) процесс индивидуального развития, или онтогения.

В качестве классического примера развития в определенном направлении, или ортогенеза, можно привести эволюцию палюдин из плиоцена Славонии: гладкая Paludina neumayri путем ряда мутаций нечувствительно и вместе с тем неуклонно ведет к более молодой P. hoernesi с такой сложной структурой раковины, что P. hoernesi относят уже к группе Tulotoma (Neumayr und Paul, 1875 : 98; Neumayr, 1889 : 57).

Если бы изготовить, говорит Неймайр (: 61), глиняную модель P. neumayri и пожелать самым простым образом переделать ее в P. hoernesi, то нельзя этого сделать иначе, чем это совершила природа: развитие идет по самому прямому пути.

[В весьма поучительной работе д'Арси Томпсон (Thompson, 1917) показывает, что посредством некоторых математических операций можно преобразовать одну органическую форму в другую. Различия между формами, стоящими недалеко друг от друга в системе, таковы, что они могли быть вызваны небольшим изменением в системе сил, внешних и внутренних, которые воздействуют на живые организмы. Возьмем морскую рыбу Scarus. Заменив координаты рис. 5, *1* на изогнутую ортогональную систему, мы сразу получаем изображение не очень отдаленного рода Pomacanthus (рис. 5, *2*). С помощью прямоугольных координат на рис. 5, *3* показан обычный Diodon, или рыба-дикобраз. Преобразовав вертикальные координаты в систему концентрических окружностей, а горизонтальные в систему гиперболоподобных кривых, получаем вместо прежнего изображения Diodon родственную, хотя и отличную по очертаниям рыбу-луну, Mola (или, Orthagoriscus, рис. 5, *4*). На рис. 5, *5* и 5, *6* показаны контуры черепов человека и шимпанзе.]



[Рис. 5. *1* — Scaurus, *2* — Pomacanthus, *3* — Diodon, *4* — Mola, *5* — череп человека, *6* — череп шимпанзе (Thompson, d'Arcy, 1917).]

Окидывая взглядом эволюцию всего органического мира, мы видим, что она идет в определенном направлении. Именно, природа стремится *обеспечить возможно лучшим образом сохранность и благополучие развивающегося потомства* — одинаково и у растений, и у животных. У высших позвоночных, живородящих млекопитающих, стало правилом развитие зародыша в теле матери. То же явление спорадически встречается у многих более низко организованных животных: у некоторых кишечнополостных, червей, иглокожих, насекомых, костистых рыб и пр. У семенных растений, то есть у голосемянных и покрытосемянных, оплодотворенная семяпочка еще в теле материнского растения проходит цикл развития, ведущий к образованию зародыша, в котором уже заложены главнейшие органы: корень, иногда и придаточные корни, затем стебель и листья.

Эволюция может идти в определенном направлении как под влиянием внешних (географических), так и в силу внутренних (автономических) причин. В настоящей главе мы рассмотрим только некоторые данные об автономическом ортогенезе.

1. Автономический ортогенез

Что есть внутренние, конституционные, заложенные в химическом строении протоплазмы силы, которые заставляют организм варьировать *в определенном направлении,* это видно из того, что нередко эволюция идет как бы наперекор внешней обстановке, в направлении, которое ведет организм к гибели. Пример — гигантские динозавры и другие гиганты, которые все обречены на вымирание.

Что организм может проделывать известный цикл развития в силу внутренних причин, независимо от всяких изменений внешней среды, это совершенно очевидно. Укажем лишь на весь процесс эмбрионального развития. Отметим далее, для примера, круг развития одной из рас коловратки Anuraea aculeata. Из неоплодотворенных (партеногенетических) яиц последовательно выходят формы brevispina, valga curvicornis, у которых рост, а также длина задних шипов делаются все меньше и меньше; затем появляются самцы и оплодотворенные яйца дают начало крупной типичной A. aculeata. В этом примере ясно обнаруживается изменчивость, зависящая от внутренних, конституционных причин. Исследования Вольтерека показали, что в первое время существования колонии дафний, выведенных из зимних яиц, почти невозможно заставить их размножаться половым путем. Но после ряда партеногенетических поколений «стремление к образованию самцов возникает с непреодолимой силой». К этой же категории явлений относится половой диморфизм, а также полиморфизм у пчел, муравьев, термитов и др.

[У тлей (Aphidae), как известно, тоже наблюдается чередование поколений. Клодницкий (Klodnitski, 1912 : 492) полагает, что ни один из внешних факторов не может быть признан оказывающим прямое влияние на появление полового поколения или крылатых особей у афид. То обстоятельство, что циклы разных видов тлей, живущих в совершенно одинаковых или почти одинаковых условиях, протекают различно, говорит за то, что виды разнятся между собой не только морфологически, но и биологически (: 506). Смену поколений предопределяет «особый внутренний механизм, действующий с периодической правильностью».] (515)

Довольно распространено мнение, что эволюцию организмов можно объяснить одним лишь влиянием внешних условий: в соответствии с изменениями неживой природы менялись параллельно и организмы. Следует иметь в виду, что подобное допущение влечет за собою необходимость принятия изначальной способности живого отвечать на раздражения целесообразно, как мы выяснили подробно в главе I, §1. Но, помимо того, отмеченный выше взгляд односторонен. Одними внешними влияниями нельзя объяснить эволюцию. Стоит указать на то, что сплошь и рядом организмы и целые их группы появляются и вымирают без каких-либо заметных воздействий со стороны внешнего мира. Какие физические причины повлекли за собою вымирание динозавров, птеродактилей, Theromorpha в течение мезозойской эры? С какими видами позвоночных должны были вести борьбу за существование гигантские динозавры?

Как указали Neumayr и Paul (1875 : 102—103), у аммонитов эволюция идет в определенном направлении, совершенно независимо от внешних условий. [То же подтверждает Salfeld (1921 : 56): у многих групп морских животных, например у аммонитов, одни и те же мутации появляются как при тех же биономических условиях, так и при разных.] (515)

Вааген отметил, что у некоторых ископаемых брахиопод на раковинах у более молодых видов появляются радиальные полоски. Так, нижнекаменноугольная Meekella oliveriana — гладкая, а верхнекаменноугольные M. striatocostata и M. eximia — сильно радиально-ребристые. То же в близких родах Streptorhynchus и Derbya. Вааген думает, что появление ребристости обязано «внутреннему закону», который вызывает в определенное время повсюду на земле известные признаки, совершенно независимо от внешних условий.

А, с другой стороны, громадные пертурбации климата сплошь и рядом оказывают весьма ничтожное влияние на эволюцию органического мира. Разительным примером является ледниковая эпоха. Трудно представить себе более полную перемену декораций природы, чем какая сопутствовала покрытию мощным слоем льда громадных пространств в северном полушарии. И что же, на создание *новых* форм ледниковое время оказало самое ничтожное влияние. Само собою разумеется, что воздействие на географическое распределение было громадное: одни формы вымерли; другие переселились, но нового было создано очень мало по сравнению с громадной работой разрушения и отбора, произведенными природой. Ничтожность фактора борьбы за существование здесь выступает с необыкновенной силой.

Что одно влияние внешних условий не может объяснить всего разнообразия признаков, на это указал еще Дарвин (1909 : 511—516; *1951 : 668—673*); при одинаковых внешних условиях образуются сплошь и рядом разнообразные вариации, а с другой — нередко организм упорно сохраняет свои признаки при самых разнообразных условиях (сравни также 1898 : 12; *1939 : 132—133*). Дарвин полагает, что «в большинстве случаев условия жизни, как причина всякого частного изменения, играют подчиненную роль, подобную той, какую играет искра, когда вспыхивает груда горючего материала; характер пламени зависит от горючего вещества, а не от искры» (: 516; *1951 : 673*). «Всякая значительная вариация управляется законом и в гораздо большей мере определяется характером организации, чем характером тех условий, в которых находится изменяющееся существо» (: 588; *1951 : 719—720*). И далее: «Хотя всякая вариация бывает прямо или косвенно вызвана какой-нибудь переменой окружающих условий, мы никогда не должны забывать, что природа той организации, которая подвергается влиянию, есть фактор, гораздо более важный для результата. Мы видим это, когда различные организмы, помещенные в сходные условия, изменяются в разном направлении, тогда как близко родственные организмы при несходных условиях часто изменяются приблизительно одинаково. Мы видим это, когда одно и то же изменение повторяется у одной и той же разновидности через долгие промежутки, а также в нескольких поразительных примерах, которые мы привели для аналогичных и параллельных изменений. Хотя некоторые из последних случаев зависят от реверсии, для других она не может служить объяснением» (1909 : 607—608, *1951 : 770*).

В весьма любопытной переписке между Дарвином и Гексли (Дарвин, 1909, прилож.: 29—30; *1950 : 112)* по случаю получения вторым экземпляра «Происхождения видов» затронут интересующий нас вопрос. В письме от 23 ноября 1859 года Гексли пишет: «Мне неясно, почему, если, как вы полагаете, постоянные физические условия так малозначительны, почему вообще случаются изменения». В ответном письме от 25 ноября Дарвин восклицает: «Если, как я должен признать, внешние условия оказывают мало прямого влияния, что же, черт возьми, определяет тогда каждую отдельную вариацию?...» (If, as I must think, external conditions produce little direct effect, what the devil determines each particular variation?).

Бывает, что, несмотря на различные внешние воздействия, несмотря на разницу ландшафтов, организм производит в разных местах одни и те же признаки. Вот один из наиболее ярких примеров. Из одного и того же ячменя, Hordeum vulgare leiorhynchum Nekludowi, получилась,

по наблюдениям Р. Э. Регеля (1912 : 473), в двух разных местах путем регрессивной мутации новая форма, ячмень Стасевича (H. vulgare rikotense Stassewitschi), отличающаяся исчезновением пигмента, окрашивающего пленку в черный цвет. Это случилось на Сурамском хребте — во влажном, мягком, нагорном климате, а также в Донской области — в теплом, сравнительно сухом, континентальном климате. В обоих случаях формы с самого начала оказались постоянными (наследственными).

В нижеследующем мы приведем несколько примеров определенного направления в эволюции.

2. Данные сравнительной морфологии

1. В царстве растений, начиная от мхов, через папоротникообразных и голосемянных мы наблюдаем последовательное сокращение полового поколения (гаметофита) и выдвигание на первый план бесполого (спорофита). Особенно папоротникообразные (Pteridophyta, куда относятся классы папоротников, хвощей, Isoetes и плаунов) ясно показывают определенный путь эволюции, ведущий их по направлению к семенным растениям (голосемянным и покрытосемянным).

У наземных папоротников и у хвощей мы видим еще хорошо развитое половое поколение в виде заростка, снабженного ризоидами и потому самостоятельно питающегося. Напротив, у разноспоровых папоротников (Marsiliaceae, Salviniaceae) и у разноспоровых плаунов (Selaginella) зароток (гаметофит) редуцирован, он не покидает оболочки споры и развивает очень немного архегониев и антеридиев, иногда — по одному. Так, у Marsilia в макроспорангии, гомологе [ядра] (525) семяпочки цветковых, всего одна макроспора, она дает начало женскому заростку, который не покидает макроспоры и развивает всего один архегоний. Прорастающая микроспора марсилии, гомолог пыльцевого зернышка цветковых, заключает мужской зароток из двух антеридиев и шести бесплодных клеток. У Selaginella и Isoetes рудименты заростка, как мужского, так и женского, бесцветны (не заключают хлорофилла) и, следовательно, не могут самостоятельно питаться. Редукция гаметофита здесь достигает крайнего среди папоротникообразных предела. Еще один шаг и мы имеем спорофит голосемянных, который принимает на себя половые функции. Колос селагинеллы с макроспорангиями и микроспорангиями вполне можно уподобить цветку покрытосемянных: листья, несущие микроспорангии, соответствуют тычинкам, листья с макроспорангиями — плодолистикам. Строение молодого микроспорангия у Selaginella замечательно похоже на строение пыльцевого гнезда двудольных.

Чрезвычайно знаменательно, хотя пока еще неспециалистам мало известно, что у *Selaginella rupestris* и *S. apus происходит даже своего рода «опыление»* (по исследованиям F. Lyon, 1901). У S. apus микроспорангии, расположенные наверху, высевают микроспоры на микроспорангии, *находящиеся еще на колосках*, то есть на самом растении (а не вне его). В макроспорангиях к тому времени сформировались архегонии. Если выпадет дождь или роса, оболочка микроспоры, в коей еще раньше образовался рудимент заростка, лопается, и из нее выходят сперматозоиды, которые оплодотворяют архегоний. *Весь процесс оплодотворения происходит на спорофите, как у высших растений.* После оплодотворения колосок опадает, и молодой спорофит прорастает наружу, между споролистиками.[1] У S. rupestris спорангий с зародышем окружается особым разрастанием споролистика, напоминающим *покров семяпочки* (integumentum) у семенных растений. Следовательно, у некоторых Selaginella мы видим начало образования *семян.* Напомним, что [органы, похожие на] (525) семена были и у двух ископаемых плаунов, Miadesmia и Lepidocarpon. О семенных «папоротниках» мы не упоминаем, ибо их ныне относят к настоящим голосемянным.

[1] См. об этом у Lotsy, 1909 : 493.

Итак, мы можем проследить весь процесс редукции гаметофита, начиная от его блестящего развития у мхов, через постепенное сокращение у папоротникообразных, вплоть до полного исчезновения у голосемянных и окончательной замены спорофитом у покрытосемянных. Определенное направление в эволюции здесь проявляется с необычайной ясностью.

Можно было бы подумать, что во всем вышеизложенном мы имеем отдельные звенья одной родословной лестницы: что папоротникообразные произошли от мхов, а голосемянные от разноспоровых папоротникообразных, похожих на Selaginella. На самом деле это не так: по-видимому, Bryophyta и Pteridophyta есть две самостоятельные, параллельные ветви. Мхи и печёночники, говорит Bower в «Origin of a land flora» (1908), есть, по всем вероятиям, слепые ветви развития; такого же мнения держится К. И. Мейер (1916 : 36—37). [Папоротники, утверждает Готан, (Gothan), гораздо старше мхов; самые старые из известных нам наземных растений проявляют признаки Pteridophyta, а недавно обнаруженные Rhynia и Hornea из нижнего и среднего девона есть самые примитивные Pteridophyta, родственные плаунам из отряда Psilotales (Potonie, 1921 : 480).] А голосемянные вовсе не произошли от разноспоровых папоротникообразных. Простейшие голосемянные, или так называемые семянные папоротники (Pteridospermae или Cycadofilices), ведут свое начало, как думают Lotsy (1909 : 706, 729) [и Берри (Berry, 1920 : 339)], от палеозойских папоротников Primofilices, близких к современным Marattiales, то есть к равноспоровым папоротникам. Веттштейн (1905 : 140) за исходные формы голосемянных тоже считает папоротники Eusporangiatae (куда из современных относятся примитивные Ophioglossaceae и Marattiaceae), отвергая возможность происхождения голосемянных от разноспоровых плаунов (: 139).

[Lycopodiales, говорит Берри (Berry : 334), не связаны ни с одним из высших семенных растений и никогда не давали начало более высокоорганизованным типам. Д. Г. Скотт даже утверждает (Scott, 1923 : 59), что семенные растения (т. е. голосемянные + покрытосемянные), из которых Pteridospermae относятся к числу более ранних представителей, составляют самостоятельный тип одинаковой давности с любым из распознанных сосудистых плаунов. «Хотя и можно в значительной степени проследить гомологи органов размножения у семенных и высших споровых растений, нигде нет показателей перехода от одного к другому» (: 52).]

Таким образом, определенная линия развития, какую можно проследить от папоротникообразных через голосемянных к покрытосемянным, проявляется в разных генетических ветвях, тем усиливая значение ортогенетического процесса.

2. Сравнительная анатомия животных показывает нам множество ярких примеров определенного направления в эволюции. Таковы, например, среди позвоночных: эволюция зубов у рептилий и млекопитающих, постепенное окостенение позвоночника (рис. 6), уменьшение числа костей в черепе, превращение сердца из двухкамерного в трехкамерное и четырехкамерное, что связано с соответственным усложнением кровеносной системы, такова эволюция головного мозга. Мы не имеем возможности подробно останавливаться на всем этом, иначе пришлось бы изложить всю сравнительную анатомию, ибо она буквально вся вопиет о развитии в определенном направлении. Приведем только несколько примеров.

Osborn (1902, 1907) на основании изучения зубов у разных групп млекопитающих пришел к выводу, что зубы имеют тенденцию («predispositions») варьировать в определенных направлениях: в процессе эволюции зубов осуществляется лишь то, что уже ранее имелось в потенциальном состоянии. Поэтому в различных группах появляются совершенно

независимо сходные признаки на зубах, например у лошадей, носорогов, Titanotherium.[2] Мало того, можно подметить сходную эволюцию в бугорках на коренных зубах у таких далеких групп, как непарнокопытные и приматы (включая полуобезьян). Бугорки появляются в строго определенных местах, так что о случайности здесь не может быть и речи. Мы имеем здесь дело, говорит Осборн (1902: 267; 1907: 228), с определенной (definite and determinate) эволюцией, направляемой известными законностями. Это видно из следующего (1902 : 267—268; 1907 : 235—236).

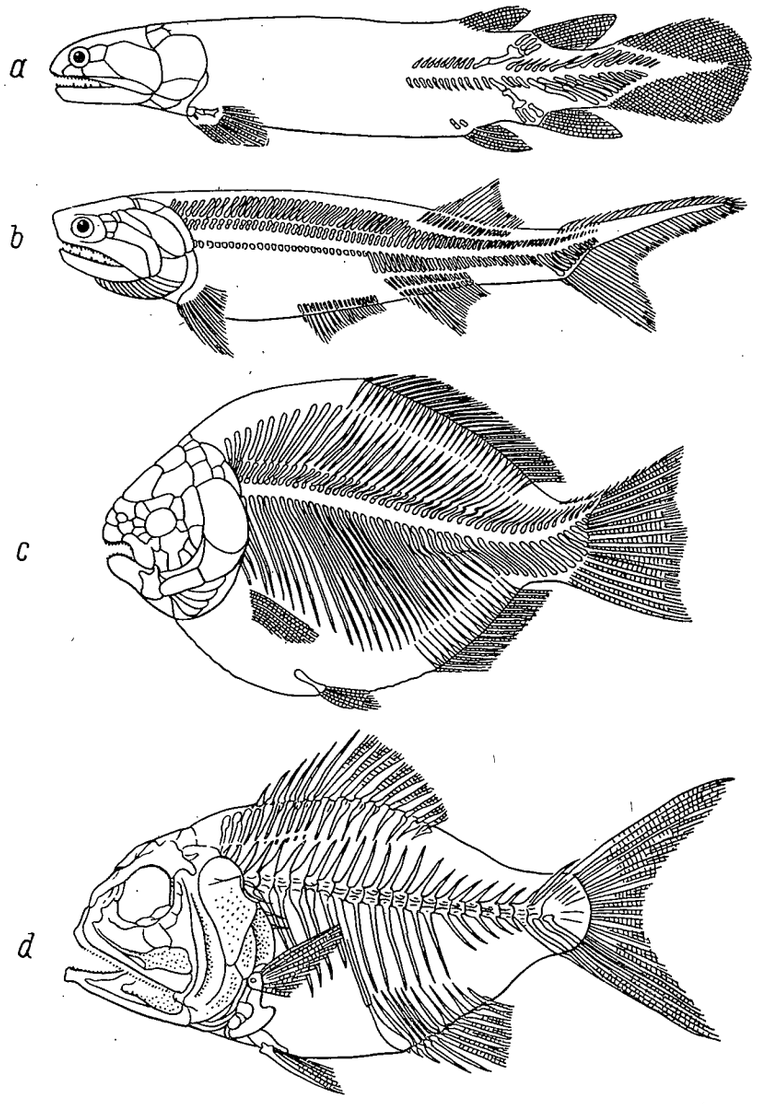


Рис. 6. Постепенное окостенение позвоночника у высших рыб (Teleostomi).

a — Crossopterygii. Девон. Позвоночник окостеневает только в задней части, и то лишь верхние и нижние дуги; *в* — Palaeoniscidae. Карбон, пермь. Окостенение вдоль всего позвоночника, но тел позвонков нет; *c* — Dapedius (Amiiformes) из Teleostei (группа Holostei). Лейас. Окостенение пошло еще дальше, но тела позвонков все еще не окостеневшие, и хорда остается; *d* — Hoplopteryx (Beryciformes) из Teleostei. Мел — современная эпоха. Тела позвонков окостенели. (Из Abel, 1919).

[2] Титанотерии — это один из подотрядов непарнокопытных.

1. Зубы отличаются тем совершенно своеобразным свойством, что они закладываются и формируются *под деснами*. Следовательно, употребление или неупотребление не может оказать на их форму никакого воздействия. Напротив, чем больше зубы употребляются, тем сильнее они истираются.

2. Вместе с тем зубы — один из наиболее прогрессивных органов.

3. Различные семейства и отряды Mammalia ответвились друг от друга еще в то время, когда верхнекоренные зубы их имели по три бугорка, а нижнекоренные 3—5 бугорков. Значит, гомологичными у млекопитающих являются только те бугорки, которые можно сравнивать с вышеупомянутыми первоначальными.

4. Следовательно, новые прибавочные бугорки оказываются не гомологичными, а конвергентными. Вместе с тем *появление их независимо от индивидуальной вариации.*

Таким образом, естественный отбор не мог играть никакой роли в эволюции зубов у млекопитающих, потому что они появляются в совершенно определенных местах.

Если бы прибавочные бугорки появлялись без определенного плана, в беспорядке, то мы наблюдали бы у млекопитающих в разных частях света необычайное разнообразие в зубах. На самом деле этого нет. Как мы видели, появление новых бугорков совершается законосообразно в разных семействах: на верхнекоренных зубах развивается от одного до восьми добавочных бугорков в строго определенных местах. Итак, мы неминуемо приходим к выводу, что уже в первоначальном трехбугорчатом состоянии коренных зубов была заключена тенденция, до некоторой степени предопределившая их будущую вариацию и эволюцию.

Не только зубы, говорит Осборн, развиваются вне зависимости от отбора случайных вариаций (ибо бугорки предопределены), но тому же принципу развития в определенном направлении подчинены череп, позвоночник, конечности (1907 : 237).

Четырехкамерное сердце развилось совершенно независимо у крокодилов, птиц и млекопитающих. Вообще усложнение сердца показывает в ряду позвоночных вполне определенное направление: от двухкамерного у рыб через трехкамерное амфибий и большинства рептилий к четырехкамерному крокодилов, птиц и млекопитающих.

Уже у двоякодышащих рыб имеется тенденция к превращению сердца в трехкамерное: с брюшной стороны подымается перегородка, разделяющая, правда не сполна, предсердие на две половины, правую и левую; при сокращении сердца, однако, происходит полное разделение предсердий. Но то же совершенно независимо намечается и у костистой рыбы Gymnarchus (семейство Gymnarchidae, близкое к Mormyridae), имеющей ячеистый плавательный пузырь [(Assheton, 1908)]. У амфибий, хотя предсердие и разделено перегородкой, но в перегородке имеются отверстия; у некоторых саламандровых легкие совершенно редуцированы, и у них перегородки между предсердиями нет. У рептилий предсердия разделены сполна; у ящериц, змей и черепах наблюдается тенденция к разделению желудочка на две половины: есть перегородка, остающаяся, однако, неполной, и только у некоторых (Varanus) при систоле достигается полное разобщение обоих половин желудочка. Наконец, у крокодилов, птиц и млекопитающих и желудочек оказывается вполне поделенным. При этом у крокодилов артериальная кровь правой дуги аорты и венозная левой еще могут смешиваться (хотя в ничтожной степени) через посредство foramen Panizzae. У птиц и млекопитающих разделение тока артериальной и венозной крови уже сделалось окончательным.

Таким образом, сравнительная анатомия сердца у позвоночных дает блестящее доказательство развития в определенном направлении. Но в связи с тем или иным устройством сердца стоит и вся организация кровеносной системы, а вместе с тем и целого ряда других важнейших органов.

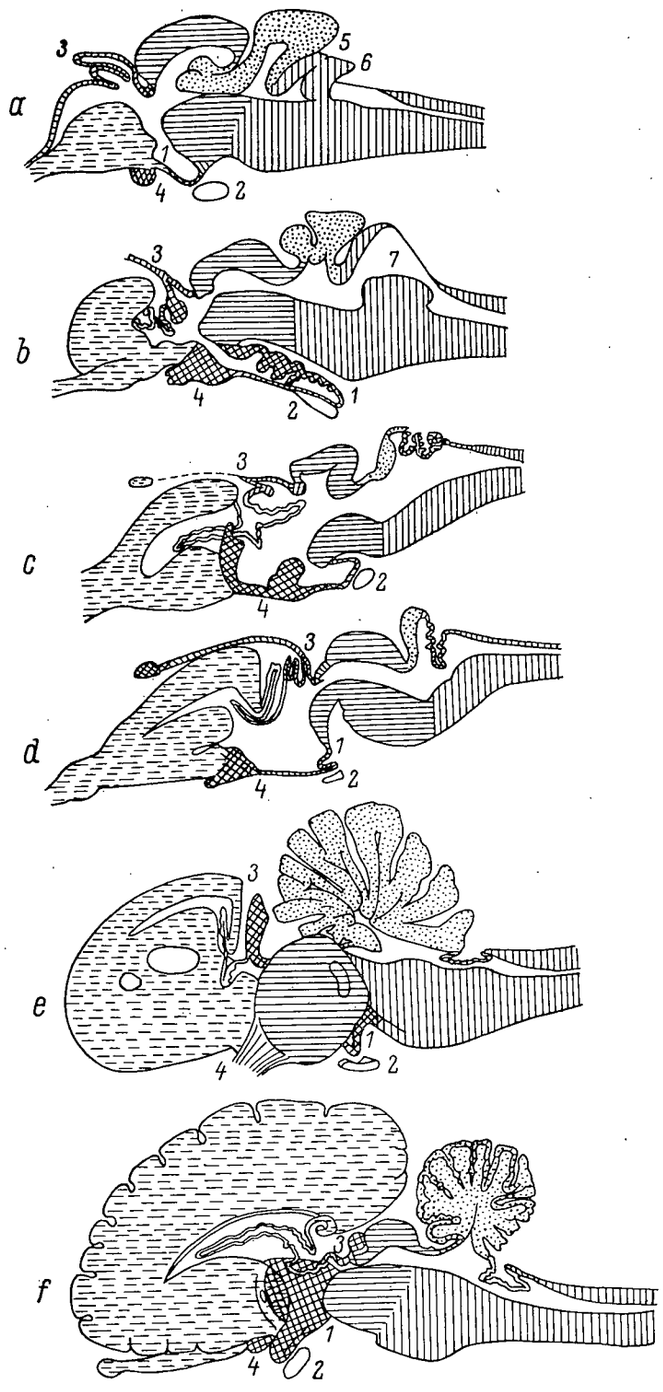


Рис. 7. Постепенное усложнение головного мозга. Схематические продольные разрезы: *a* — костистая рыба, *b* — электрический скат (Torpedo), *c* — лягушка, *d* — рептилия, *e* — птица, *f* — млекопитающее.

1 — воронка (infundibulum), *2* — нижний мозговой придаток (hypophysis), *3* — верхний мозговой придаток (epiphysis), *4* — перекрест зрительных нервов.
Горизонтальные штрихи — передний мозг, сеточка — промежуточный. Горизонтальные линии — средний мозг, вертикальные — продолговатый, пунктир — мозжечок. [(Из Hesse und Doflein, «Tierbau und Tierleben», II, 1914, Leipzig).]

Проследим эволюцию артериальной и венозной систем у позвоночных. Начиная от миног и рыб и кончая млекопитающими, число артериальных дуг неуклонно сокращается. Первичное число их должно соответствовать числу жаберных щелей. У зародышей селахий — их шесть. У всех четвероногих (Tetrapoda) первая и вторая дуги исчезают и у саламандры мы находим четыре дуги; как у амфибий и рептилий, так и у птиц и млекопитающих 4-я пара дуг дает начало аорте. При этом правая и левая дуги 4-й пары у амфибий и рептилий превращается в корни аорты, и последняя, таким образом, имеет два корня (дуги аорты); у птиц же и млекопитающих есть лишь одна дуга аорты, и именно у птиц — правая, у млекопитающих — левая, 5-я пара дуг имеется лишь у хвостатых амфибий и некоторых ящериц, 6-я — у хвостатых амфибий остается в виде третьей пары дуг аорты, а у прочих — в виде легочных артерий. Определенное направление в эволюции проявляется здесь с необычайной ясностью; особенно замечателен тождественный результат, к какому пришло совершенно независимыми путями развитие дуг у птиц и у млекопитающих.

Развитие мочеполовой системы у самцов рыб идет в том направлении, чтобы обособить выводные протоки семенников от всякой связи с mesonephros. Все стадии этого процесса можно наблюдать у двоякодышащих, начиная от Ceratodus через Lepidosiren к Protopterus, у которого каждый семенник соединен лишь с одним мезонефридиальным канальцем. Но совершенно независимо тот же процесс потери связи между мужскими половыми и мочевыми органами осуществляется у Holocephala, у Polypterus, у Teleostei (в узком смысле слова, без Holostei) и наконец, у некоторых из бесхвостых амфибий.

Определенное направление можно видеть и в постепенном усложнении мозга (рис. 7). Замечательно, что, подобно тому как сердце крокодилов напоминает птичье, так и мозг их приближается по устройству к мозгу птиц. Аммонов рог, или hippocampus, появляется сначала у Dipnoi и Gymnophiona, а затем у всех позвоночных, начиная с рептилий, последовательно достигая все большего усложнения. Постепенное усложнение видим в строении полушарий большого мозга, мозжечка и т. д.

Если такие сложные системы, каковы костная, кровеносная и нервная, совершенствуются в силу внутренних причин, без всякого участия отбора, то привлекать отбор для объяснения происхождения таких несложных, простых с анатомической точки зрения образований, каковы внешние признаки, совершенно излишне.

Можно ли при наличии таких фактов говорить о случайном появлении признаков. Какова вероятность, что в ряду позвоночных *случайно* появлялись как раз в нужное время признаки, которые обозначали собою постепенное превращение двухкамерного сердца в четырехкамерное, и что признаки эти были точно координированы с видоизменениями в кровеносной системе, органах дыхания и мышцах!

3. Данные палеонтологии

[Во всех исследованиях, начиная с 1869 г., касающихся превращений, наблюдаемых в близко следующих друг за другом типологических рядах, никем из палеонтологов, насколько мне известно, не было приведено доказательств того, что у позвоночных или беспозвоночных полезные признаки возникают посредством отбора на основе случайного.

Osborn, 1909:223.]

Один из любопытнейших примеров развития в определенном направлении представляют олени. Разные виды миоценового Palaeomeryx совершенно независимо, через роды Dicroceros и Cervavus, ведут к роду Cervus.

Род Cervus оказывается, таким образом, полифилетическим, то есть происходящим из разных корней. Но полифилетизм не соединим с принципом отбора, ибо исключает случайность в появлении признаков. Каждый полифилетический род свидетельствует самым очевидным образом в пользу того, что развитие идет в определенном направлении, что оно не могло идти иначе, чем шло, что вариации не бесконечны, а строго ограничены в числе, и не случайны, а законосообразны. Между тем, чем больше мы углубляемся в изучение мира организмов, тем более убеждаемся, что полифилетизм есть не исключение, а правило.

Целый ряд палеонтологов утверждают, что лошади (р. Equus) в Старом и Новом Свете развились полифилетически: в Сев. Америке — в плейстоценовое время из форм, подобных Pliohippus (верхний миоцен — нижний плиоцен) и Merychippus (средний миоцен — нижний плиоцен), в Европе же — из Hipparion, [именно, из H. minus (Antonius, 1919 : 292).] (540) Таким образом, р. Equus произошел независимо в Европе и в Америке от двух разных родов. Но так как другие авторы на этот счет иного мнения (объясняя дело переселениями), то мы на этом примере не останавливаемся. Отметим лишь, что Абель (Abel, 1919 : 864) думает выйти из затруднения, установив для плейстоценовых лошадей Америки новый род Neohippus.

Другой замечательный пример определенного направления в эволюции — это водные млекопитающие из Sirenia, принадлежащие к ископаемому роду Metaxytherium (из миоцена и плиоцена). В олигоцене средней Европы водился Halitherium schinzi. В разных местах Европы вид этот дал начало новым видам, причем все они изменились *в определенном направлении*. Абель (1909) перечисляет 18 признаков, которые все изменились сходным образом по сравнению с Halitherium schinzi: у всех увеличенные и усложненные заднекоренные зубы, увеличенные и расширенные лопатки, усиление мест прикрепления мускулов на плечевой кости, удлинение metacarpalia, редукция тазовых костей, редукция носовых и т. д. Наличие столь большого числа общих признаков заставляет соединить все эти новые виды в особый «род» — Metaxyherium, замечательный тем, что *все виды его произошли независимо, в разных местах, от разных предков*.

Отметим далее постепенную редукцию задних конечностей и таза в ряду водных млекопитающих, китообразных и Sirenia. У сирен, по исследованиям Абеля (1912 : 191), намечается такой ряд (рис. 8). Eotherium aegyptiacum Owen из среднего эоцена Египта имеет в тазе хорошо развитую вертлужную ямку; животное, следовательно, обладало функционировавшими задними конечностями. Но foramen obturatorium или ischiopubicum спереди замкнуто слабой перемычкой, что указывает на начало редукции таза. У верхнеэоценового Eosiren libyca Andrews вертлужная ямка уже мала, что говорит за атрофию задних конечностей; foramen obturatorium отсутствует; pubis (лобковая кость) развита слабо. Дальнейшую ступень редукции таза показывает среднеолигоценовый Halitherium schinzi Kaup. У среднемиоценового Metaxytherium лобковая кость представлена ничтожным остатком. У ныне живущей дюгони, Halicore dugong, pubis и вертлужная ямка совершенно исчезли.

Совершенно параллельный ряд ступеней атрофии наблюдается и у китообразных (Abel, 1912 : 194—196).

Общеизвестен эволюционный ряд лошадей, ведущий от эоценового Orohippus, через Mesohippus (олигоцен), Miohippus (миоцен), Protohippus (плиоцен), Pliohippus (плиоцен) к современному Equus.

В ряду лошадей развитие зубной системы идет в таком направлении, что у древних форм наиболее широкий зуб принадлежит к числу заднекоренных (molares), а по мере перехода к более молодым формам наибольшая ширина зубов переходит постепенно на переднекоренные (praemolares). Так, у нижнеэоценовой североамериканской лошади Eohippus

cristonensis самым широким зубом является второй или третий заднекоренной. У среднеэоценового Orohippus uintanus самый широкий зуб — 2-й заднекоренной. У верхнеэоценового Epihippus uintensis — 1-й заднекоренной. У нижнеолигоценового Mesohippus — 4-й переднекоренной. У верхнемиоценового Hypohippus 3-й и 4-й переднекоренной почти одинакового размера. У плейстоценового Equus complicatus — самые широкие 3-й и 4-й переднекоренные. У современного Equus caballus — 3-й переднекоренной (Granger, 1907 : 262, fig. 5).

Эволюция настоящих крокодилов (Eusuchia) идет в таком направлении, что из форм с платицельными и амфицельными позвонками вырабатываются формы с процельными, каковы ныне живущие Gavialidae и Crocodilidae. Затем имеется тенденция к отодвиганию хоан, или внутренних носовых отверстий, назад; у древних форм они открываются позади нёбных, а у более молодых (начиная с мела) хоаны окружены крыловид-

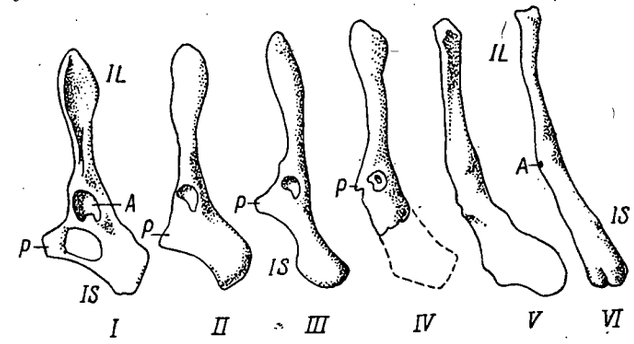


Рис. 8. Редукция таза у Sirenia, семейство Halicoridae.

(*I* — Eotherium, средний эоцен Египта; *II* — Eosiren, верхний эоцен Египта; *III* — Halitherium, олигоцен средней Европы; *IV* — Metaxytherium, миоцен и плиоцен средней Европы; *V* — Halicore dugong, дюгонь, современная форма, Индийский, Тихий океаны; *VI* — H. tabernaculi, современная форма. Красное море.
P — pubis, лобковая; *is* — ishium, седалищная; *il* — ilium, подвздошная; *A* — acetabulum, вертлужная ямка (по Abel, 1919).)
Обратить внимание на постепенную редукцию pubis, которого у Halicore совсем нет (так что таз состоит только из ilium и ischium). Одновременно редуцируется и acetabulum.

ными костями (как и у ныне живущих). Далее, начиная с юрского времени, наблюдается склонность окружить евстахиеву трубу костяной оболочкой.

У четырех или пяти разных групп титанотериев наблюдается предрасположение к появлению рогов в определенном месте и к эволюции их в определенном направлении (Osborn, 1912 : 253). Зачатки рогов появляются в виде едва заметных рудиментов на том же самом месте черепа у представителей различных групп титанотериев, в различные геологические периоды, а затем эти зачатки постепенно развиваются в весьма заметные образования. Сначала они обнаруживаются у взрослых, а затем развиваются у все более и более молодых титанотериев, пока, наконец, оказываются и у зародышей.

Развитие наутилид идет в направлении от форм с прямой раковиной к формам со спирально закрученной; при этом все ветви проходят через стадию, которая раньше обозначалась как род Cyrtoceras. Указывая на этот пример, Даке (1915 : 67) говорит, что если приписывать переживание завитых, без сомнения более прогрессивных, форм отбору, то вся группа должна была бы вымереть как нежизнеспособная, прежде, нежели началось образование завернутых форм. Кроме того, в течение каменноугольного и пермского периодов мы видим в разных ветвях наутилид наряду с завитыми формами повторное образование прямых, казалось бы осужденных отбором на гибель.

[Согласно Grabau (1907 : 621), все черты строения раковины гастропод появляются в определенном порядке и развиваются в процессе прогрессивного усложнения или роста.] Тип замка тригоний подготовляется в девоне, вырабатывается в нижнем и среднем триасе (Myophoridae) и в верхнем триасе достигает своей конечной формы, каковую и сохраняет по настоящее время (Jaekel, 1902 : 19).

Еще в 1879 г. Hilgendorf описал превращения, какие испытывал верхнетретичный моллюск Planorbis multiformis в последовательном ряду отложений. Выводы его оспаривались Зандбергером и другими, полагавшими, что Гильгендорф имел дело не с эволюцией одной и той же формы, а с разными родами и видами, жившими одновременно в одном и том же бассейне. Новейшие исследования (Gottschick, 1920) вполне подтвердили правильность соображений Гильгендорфа. В Штейнгейме (Вюртемберг) в верхах верхнего миоцена наблюдается очень богатая фауна прудовых моллюсков. Здесь между прочим мы встречаем Planorbis (Gyraulus) multiformis в трех формах (applanatus, dealbatus и kleini), далее Limnaea (Radix) dilatata, Pseudamnicola pseudoglobulus и мн. др. С течением времени в бассейне этом обнаруживаются ясные следы присутствия горячих ключей; вся богатая фауна исчезает, кроме вышеприведенных трех видов. В последовательных отложениях горячих ключей Pl. multiformis претерпевает своеобразную эволюцию, давая начало целому ряду форм: раковинка увеличивается и утолщается, у некоторых форм затем снова делается меньше. По мнению Плате (Plate, 1920 : 218), мы имеем здесь дело с «редким примером» эволюции в определенном направлении, без всякого участия естественного отбора; в последовательных превращениях принимали участие все особи (so gut wie alle Generationen an diesen Veränderungen teilnehmen); ничто не говорит за то, чтобы слабые различия в величине или скульптуре раковины имели какое-либо селективное значение. Эти выводы Плате совершенно правильны, но мнение его, будто тип эволюции Pl. multiformis есть исключение или редкий пример, — неверно: вся эволюция идет именно по типу ортогенеза.

4. Онтогения

> [. . . то, что развитие отдельных организмов протекает *по тем же законам*, как и мира животных в целом, означает, что более высоко организованное животное в своем развитии в основном проходит стоящие ниже его ступени.
>
> Meckel, 1821 : 396.]

Если, отрешившись от предвзятых теорий, посмотреть здраво на вещи, то одним из лучших опровержений теории отбора окажется ход индивидуального развития организма или, как говорят, онтогения. У зародыша о борьбе за существование не приходится или почти не приходится говорить, ибо природа обставила его возможно наилучшим образом, особенно у плацентарных млекопитающих, живородящих акул и других живородящих животных. И вот мы видим, что у позвоночных всюду зародышевое развитие идет сначала приблизительно в одном направлении: появляется бластопор или первичная борозда, образуется центральная нервная система, хорда, сомиты, у всех со временем появляются жаберные дуги и т. д.[3] Все это свидетельствует в пользу того, что развитие совершается по определенным законам. Присутствие жаберных дуг у зародыша человека вовсе не доказывает, что человек прошел в своем филогенетическом развитии некогда через стадию рыбы, а говорит, что у млекопитающих в известных условиях эмбрионального развития *должен* образоваться орган, имеющий сходство с жаберными дугами низших позвоночных.

[3] Впрочем, у миног и вообще у Marsipobranchii развитие жаберных дуг идет весьма своеобразно.

Поскольку условия развития одинаковы и поскольку этого допускает различие исходного материала (ибо, как справедливо замечает О. Гертвиг, яйцевая клетка птицы столь же отличается от яйцевой клетки человека, как и птица от человека), эмбриональное развитие выливается в приблизительно одинаковые формы. Онтогения не потому повторяет филогению, что организм прошел через те же стадии, какие показывает онтогения, а потому же, почему две параллельные ветви развиваются в одинаковом направлении: и у зародыша курицы, и у зародыша человека мы видим в известный момент хорду и жаберные дуги, подобно тому как у динозавров и птиц мы находим ряд сходных черт в скелете и органах дыхания, хотя птицы вовсе не произошли от динозавров.

Поэтому совершенно правильна та формулировка «биогенетического закона», какую дает О. Гертвиг (Hertwig, 1888): это есть повторение форм, повинующихся законам органического развития и проделывающих путь от простого к сложному.[4] Вся онтогения, или индивидуальное развитие, представляет собою не повторение прошлого, а, напротив, по меткому замечанию Бэра (1876 : 456), *подготовление предыдущими стадиями будущих*. Она есть высшее осуществление принципа развития в определенном направлении, то есть развития *законосообразного*.

В самом деле, что такое в естествознании закон? Наблюдая природу, мы подмечаем *последовательность* или *связь* явлений, состоящую в том, что при повторении одних и тех же обстоятельств наблюдаются те же самые явления. Вероятие, что эта последовательность сохранится и в будущем, мы называем законом (Берг, 1919 : 299). Появление новых признаков как в онтогенетическом, так и в филогенетическом развитии наступает не беспорядочно, а в известной последовательности, — так, что, зная предыдущую стадию, мы можем предсказать следующую или, говоря словами Бэра, — так, что предыдущая стадия подготовляет будущую. Словом, развитие органического мира есть процесс закономерный. Одним из проявлений такой закономерности является наследственность.

Так как онтогения сплошь и рядом «предвосхищает» будущие формы (см. гл. II), то она может не только «повторять», но и «предварять» филогению. Поэтому даже в этом смысле неправильно считать онтогению повторением прошлого. [С таким же успехом можно было бы говорить, что взрослые стадии низших форм предвосхищают или подражают молодым стадиям более высоких, например, что взрослые рыбы предвосхищают в жаберном аппарате то, что будет со временем осуществлено у молодых амфибий или рептилий. Именно так и формулировал Коп так называемый биогенетический закон еще в 1871 г. (Cope, 1887 : 175).] (547) [«Хорошо известно, что в обоих царствах в общих чертах молодые стадии более совершенных типов представлены и имитируются с большей или меньшей точностью взрослыми особями низших типов».]

Настоящий параграф мы резюмируем следующим образом: *законы развития органического мира одинаковы, имеем ли мы дело с развитием индивидуальным (онтогенией), или с палеонтологическим развитием какого-либо ряда (филогенией)*. И тут и там нет места случайностям.

5. Один из способов образования признаков

В нижеследующем мы приведем несколько примеров, которые должны пояснить один из способов образования новых признаков на основе внут-

[4] Ср. об этом: Бэр, 1828 : 199; Keibel, 1898; Vialleton, 1911 : 735—749; Hertwig, 1916 : 185—234; 1920 : 740—749. См. также: Morgan, 1903 : 58—83; Eimer, 1897 : 23. Обзор взглядов по вопросу о взаимоотношениях онтогении и филогении дан в книге А. Северцова (1912), стоящего в общем на точке зрения Геккеля.

ренних причин. В выработке всех тех признаков, о которых говорится ниже, отбор не играл никакой роли: все они формируются в определенном направлении.

«Полет» рыб. О происхождении способности «летать» у рыб Абель говорит следующее (Abel, 1912 : 320; ср. также: 1906 : 86): Летательные способности Dactylopterus, рыбы из отряда колючеперых, из группы панцирнощеких, можно объяснить только таким образом, что предки этой рыбы, жившие на дне мелких бассейнов, имели привычку, спасаясь от врагов, делать прыжки и при этом иногда выскакивали из воды. Большие плавники этой рыбы служили на воздухе парашютом. Благодаря повторному пользованию плавники все более и более приспособлялись к полету.[5] Приблизительно так же, по Абелю, развилась способность летать у пелагической рыбы Exocoetus, принадлежащей к совсем другой группе, чем Dactylopterus, именно к отряду Beloniformes.

Прежде всего отметим, что относительно Dactylopterus окончательно еще не установлено, в состоянии ли он «летать». Вообще о полете у летучих рыб можно говорить только условно. Настоящая «летучая» рыба, Exocoetus, выскакивает из воды и затем движется в силу полученного толчка над поверхностью воды на расстоянии нескольких сот метров, не делая никаких движений грудными плавниками. Она не в состоянии изменить раз взятого направления.

Как известно, Möbius (1880) утверждал, что летучие рыбы во время полета не в состоянии производить движений своими плавниками. Напротив, Зейц (Seitz, 1891b), очень толковый наблюдатель, говорит, что ему неоднократно приходилось видеть трепетание грудных плавников во время полета летучей рыбы. Самый процесс он изображает таким образом (:364—365): пользуясь мускулатурой боков тела, рыба выскакивает из воды; при этом она помогает себе, приводя грудные плавники в очень быстрые движения, амплитуда коих у рыб длиной в 20 см может достигать 10—12 см; затем, достигнув при выскакивании высшей точки, рыба простирает плавники в горизонтальном направлении или, что чаще бывает, направляет их кверху и теперь продолжает своей полет как бы с пологой горы вниз, вовсе не двигая плавниками, а пользуясь ими лишь как парашютом; если рыбе вновь приходится подняться над волной, она снова приводит плавники в движение. Таким образом, в восходящей ветви своего полета рыба, по мнению Зейца, движет плавниками, в пологой же нисходящей — нет. Число вибрирующих движений плавниками он определяет (: 372) 10—30 в секунду; пространство, пролетаемой рыбой, — около 400 метров. Dahl (1891), не отрицая правильности наблюдений Зейца, говорит, что Exocoetus может производить движения грудными плавниками только в том случае, если хвост у него касается воды; находясь же в воздухе, рыба не в состоянии двигать плавниками. Пролетев некоторое время над поверхностью воды, рыба опускается и окунает хвост в воду; тут плавники снова начинают быстро трепетать, и рыба опять подымается и летит далее; этот процесс происходит над гребнями волн (: 681). Один старый наблюдатель, Bory de St. Vincent (1803), метко сравнивает полет летучих рыб с движением камня, брошенного вдоль поверхности воды и рикошетом снова и снова подымающегося на ней. Это подтверждается столькими надежными авторами, что может считаться твердо установленным.

Итак, летучая рыба в воздухе не движет грудными плавниками.

[5] Ср. также у Дарвина в «Происхождении видов» (гл. VI : 112; *1939 : 399*): «Вполне мыслимо, что и летающие рыбы, скользящие в воздухе, слегка приподымаясь и поворачиваясь на ходу при помощи своих трепещущих плавников, могли превратиться в настоящих крылатых животных».

Далее, удлинение плавников встречается у рыб довольно часто без того, чтобы данный вид обнаруживал склонность к летанию.[6] Так, у рыбы Pterois volitans (L.) из семейства Scorpaenidae, принадлежащего к той же группе панцирнощеких, что и Dactylopteridae, все плавники, особенно же грудные и спинные, сильно увеличены, откуда и ее видовое название «летучая», хотя рыба эта и не думает летать; она водится в расщелинах коралловых рифов. Далее, у североамериканской рыбы Prionotus evolans (L.) из семейства морских петухов Triglidae (тоже близкого к Dactylopteridae), водящейся у берегов сев. и южн. Каролины, грудные плавники сильно удлинены, гораздо более, чем у европейского морского петуха (Trigla), хотя рыба эта, как придонная, конечно, не летает. Это все примеры нормального удлинения грудных плавников. Но нередко среди рыб встречаются случаи патологического удлинения плавников, особенно грудных. В 1916 г. мною описан экземпляр аральской плотвы с чрезвычайно удлиненными грудными (и другими) плавниками — Rutilus rutilus aralensis monstrositas exocoetoides (рис. 9, *2*). Такие же уродства и ранее были известны для окуня (из Енисея) и для линя и усача (Barbus barbus) из Франции. Рассматривая вопрос о причинах происхождения подобных уродств, я высказал предположение, что мы имеем здесь дело с явлением, аналогичным акромегалии у человека. Это заболевание, как известно, имеет причиной гипертрофию или опухоль (аденому) нижнего мозгового придатка (hypophysis cerebri), именно — его переднего, железистого отдела.

У вышеупомянутого американского морского петуха — Prionotus evolans грудные плавники обычно достигают немного далее половины длины тела, но иногда попадаются экземпляры с очень сильно удлиненными грудными, достигающими почти до основания хвостового плавника (Jordan, Evermann, 1898 : 2168).[7]

Если мы представим себе, что под влиянием каких-либо (внутренних или внешних) причин внутренняя секреция нижнего мозгового придатка увеличится и останется в таком состоянии в течение всей жизни, то в результате получится удлинение всех плавников, совершенно независимо от их употребления или неупотребления. Так как химический состав белков у близких форм близок, то отсюда нам делается понятным, почему у близких форм, каковы представители семейств Scorpaenidae, Triglidae, Dactylopteridae, может происходить удлинение плавников.

Но как развилось летание? Весьма многие рыбы имеют склонность выскакивать из воды, то спасаясь от врагов, как это делают, например, мальки разных пресноводных рыб в Волге, спасаясь от жереха (Александров), то «играя» в состоянии полового возбуждения (напр., осетровые), то под влиянием испуга. В. К. Солдатов рассказывал мне, что в озерах в низовьях Амура толпыга — Hypophthalmichthys molitrix, рыба из семейства карповых, достигающая 7—8 фунтов веса, будучи вспугнута шумом весел или моторной лодки, выпрыгивает из воды и нередко десятками, штук 60—70, попадает в лодку. Выскакивает она наискось к поверхности воды и может достичь высоты сажени полторы. Между тем у нее грудные плавники вовсе не удлинены. Вообще выскакивать из воды могут многие рыбы с сильной мускулатурой хвоста, например лососи. Гольян (Phoxinus phoxinus) перескакивает в Альпах из одной лужицы

[6] У ископаемой рыбы Chirothrix libanicus Pictet et Humber 1866 (верхний турон Ливана; близкая форма в верхнем меле Вестфалии) из семейства Chirothrissidae, весьма увеличены брюшные плавники (но не грудные). По-видимому, эта рыба не летала. Подобным образом увеличены брюшные плавники у ныне живущей пелагической рыбы Gastrochisma из сем. Scombridae (Abel, 1906).

[7] С этим фактом любопытно сопоставить то, что говорит Дарвин в «Происхождении видов» (гл. II : 33; *1939 : 301*): «До сих пор, несмотря на тщательные поиски, мне еще не удалось найти случая возникновения уродливостей, сходных с нормальным строением близких форм». См. также ниже, гл. V.

в другую через грядки гравия, а сибирский Phoxinus percnurus, по некоторым наблюдениям, выскочив из воды, пролетает по воздуху аршина три и более (Берг, 1912б : 262—263).

Если, таким образом, «летать» могут и рыбы с неудлиненными плавниками, то ничего удивительного нет в том, что рыба, обладающая таким парашютом, каковы грудные плавники, например у Exocoetus, в состоянии значительное время продержаться в воздухе. Какую цель преследует это летание, трудно сказать. Возможно, что это акт такой же рефлекторный, как и у амурской толпыги, вызванный испугом.[8] Возможно, однако, что летание приносит рыбе известную пользу, давая возможность скрываться от преследователей. Но из вышеизложенного ясно, что в выработке форм плавников процесс летания вопреки мнению Плате (Plate, 1913а : 141) не играл никакой роли. А если рыба и воспользовалась грудными плавниками для известной цели, то это вопрос инстинкта, то есть *уменья*, психической приспособленности.

Если правильно, что увеличение грудных плавников есть результат усиленной секреции некоторых органов, то следует ожидать также случаев обратного явления — уменьшения грудных плавников, когда секреция уменьшается. И действительно это наблюдается. В семействе или, правильнее сказать, группе семейств Characinoidei у многих южноамериканских видов, принадлежащих к далеким в системе родам, появляются особи с зачаточными грудными плавниками, именно — у родов, группирующихся около Nannostoma, Tetragonopterus, Characinus (Eigenmann, 1912 : 108). Случаи таких аномалий описаны для нескольких видов из рода Hyphessobrycon (из группы Tetragonopterus). Один из гвианских видов этого рода с подобной аномалией описан даже как особый род Dermatocheir (: 343). То же произошло с одним видом из далеко отстоящего рода Poecilobrycon, который дал начало мнимому новому роду Archicheir с видом A. minutus Eig. (: 287).

Может быть, таким путем объясняется нормальное отсутствие грудных плавников у иных рыб, например у некоторых родов Stomiatidae.

Пример летучих рыб показывает нам, как может образоваться признак на основе известных закономерностей, вне всякого участия как естественного отбора, так и употребления или неупотребления органа. Удлиненные грудные плавники образуются, потому что они *должны* образоваться.

Еще один пример из класса насекомых. Сеноеды (Psocidae), отряд насекомых, сближаемых некоторыми с термитами, эмбиями и пухоедами (Mallophaga), имеют крылья, нередко вовсе не служащие для полета, да иногда и негодные для этого. Многие, по словам Mac Lachlan, так неохотно летают, что скорее дадут себя раздавить, чем подымутся на воздух. Есть сеноеды совсем бескрылые, но и среди крылатых попадаются как отдельные особи, так и целые поколения с зачаточными крыльями. Все это вместе взятое заставило известного энтомолога Kolbe (1884) высказать взгляд, что крылья у сеноедов существуют не столько для полета, сколько потому, что Psocidae по своей природе *должны* обладать этими органами.

Другие примеры. Возражая ламаркистам против их утверждения, что употребление органов всегда ведет к усовершенствованию и является стимулом к эволюции, что функция обусловливает форму, Плате (Plate, 1913 : 597) приводит следующий пример.

Fierasfer — рыба, водящаяся в полости голотурий, имеет заднепроходное отверстие на глотке с той целью, чтобы «животное могло испражняться, высунув лишь голову из полости своего хозяина». Каким образом, говорит Плате, употребление кишечника (скажем, его усиленная перистальтика) могло вызвать такое перемещение анального отверстия

[8] Подобно толпыге, и Exocoetus падает на палубу судов.

вперед? Из этой цитаты видно, что Плате представляет себе переднее положение заднепроходного отверстия как результат приспособления к симбиозу с голотурией — приспособления, которое образовалось путем естественного отбора.

Но сколько времени должно было пойти на образование такого приспособления этим путем? Можно ли думать, что все это время Fierasfer жил в содружестве с голотурией? Несомненно, привычки рыбы и ее образ жизни изменились бы скорее, чем прошло бы время, нужное для такого приспособления.

Очевидно, что процесс шел в совершенно обратном направлении, не требующем для объяснения таких натяжек; именно: Fierasfer потому и поселился в голотурии, что у него анальное отверстие было впереди. При такой организации это ему было очень удобно.

В двух разных семействах морских рыб есть рыбы — *парусники*: у них спинной плавник настолько длинен и высок, что рыбы, выставив его из воды, пользуются им как парусом, плывя по ветру. Это видел такой авторитетный наблюдатель, как проф. M. Weber (1913 : 408), добывший в водах Индо-Малайского архипелага экземпляр Istiophorus orientalis Temm. et Schl. длиной в 2.68 м. Но попадаются парусники этого рода длиной до 6 м, у которых спинной плавник имеет до 1.5 м в высоту. Род Istiophorus принадлежит к семейству Istiophoridae, близкому к скумбриям (Scombridae). Другое, очень далекое семейство, в котором есть парусники, — это Alepisauridae; относящийся сюда пилозуб Alepisaurus ferox (Lowe) достигает до 2 м длины и встречается в Атлантическом и Тихом океанах. Dollo (1909) полагает, что у обоих парусников спинной плавник есть приспособление к нектонной пелагической жизни. Но весьма трудно уяснить себе, как путем отбора мог бы образоваться «парус». Очевидно, высокий спинной плавник парусника образовался так же, как длинные грудные плавники летучих рыб — совершенно независимо от отбора. Получив такой орган, рыба, как умела, воспользовалась им. Можно быть уверенным, что эта способность или, лучше сказать, невинная забава — плыть как бы под парусом при помощи спинного плавника — не приносит рыбе в борьбе за существование никакой пользы и не дает ей никакого преимущества перед своими собратьями, плавающими в воде нормально, что, впрочем, и парусник может делать с неменьшим успехом, чем прочие рыбы.

Африканская яичная змея, или, точнее, уж из семейства Colubridae, из подсемейства Dasypeltinae, Dasypeltis scabra, питается исключительно птичьими яйцами. Зубы в полости рта у нее зачаточны. Глотая яйца целиком, она вскрывает их уже в кишечнике следующим образом: нижние остистые отростки первых тридцати (приблизительно) позвонков (не считая передних двух) прободают стенку кишечника и вдаются в полость пищевода (Kathariner, 1898 : 516, fig. 41). Вот этими-то «кишечными зубами» (главным образом на 22—26 позвонках) и раздавливаются яйца; содержимое идет в желудок, а скорлупа выбрасывается через рот наружу. Писавшие об этом любопытном способе питания авторы (Nussbaum, Karsten, Weber, 1911 : 433; Hilzheimer, 1913 : 356, fig. 223) называют это приспособлением анатомического устройства к питанию.[9] Я же думаю наоборот, что здесь функция приспособлена к устройству позвоночника: несомненно, змея питается таким не совсем обычным образом только потому, что инстинкт дал ей возможность использовать своеобразное устройство передних позвонков. Первичным было наличие позвонков, вторичным — их функция.

[9] Нередко можно встретить указания, основанные на словах Ж. Сент-Илера (Saint-Hilaire, 1834), будто «кишечные зубы» Dasypeltis scabra покрыты на поверхности эмалью. Однако исследование Катаринера (Kathariner, 1898 : 507) показали, что нижние остистые отростки у названной змеи состоят из костной ткани; ни дентина, ни эмали, ни цемента в них нет.

Что это так, можно судить по тому, что вообще у многих змей нижние остистые отростки передних позвонков несколько вдаются в полость кишечника, прогибая (но не прободая) слизистую оболочку; как полагают (Rochebrune), эта особенность способствует удержанию заглоченной змеей добычи в кишечнике. Затем, кроме Dasypeltis, есть еще одна змея, у которой нижние остистые отростки прогибают переднюю часть кишечника; это бенгальская Elachistodon westermanni, принадлежащая к подсемейству Dasipeltinae того же семейства Colubridae (но из другой группы, Opisthoglypha); питается ли она яйцами, не установлено (но представляется вероятным; Reinhardt, 1863). Замечательно, что у мозазавров, меловых крупных морских ящериц (Lacertilia)[10] шейные позвонки снабжены были большими нижними остистыми отростками, которые оканчивались своеобразным зубообразным придатком (особенно хорошо выражен он у североамериканского верхнемелового Clidastes). Таким образом, в группе Lepidosauria (ящерицы и змеи) мы видим определенное направление в развитии передних позвонков, и форма их не есть результат употребления или неупотребления, а, напротив, — функция стоит в зависимости от формы.

Редукция глаз у пещерных и подземных животных произошла, без сомнения, от неупотребления этих органов. Однако тенденция к исчезновению глаз имелась у них и раньше. Общеизвестно, что те родственники пещерных видов, которые живут «на свету», сплошь и рядом имеют более или менее редуцированные глаза. А некоторые слепые виды обитают как в пещерах, так и вне их. [Шесть видов американских слепых или пещерных рыб, Amblyopsidae, живут всегда в пещерах, и глаза у них редуцированы. Один вид, Chologaster cornutus, никогда не живет в пещерах, но глаза у него тем не менее показывают некоторую редукцию; в некоторых отношениях их глаза более вырождены, чем у типичных пещерных амблиопсид Typhlichthys subterraneus (Eigenmann, 1909 : 119). Напротив, американские саламандры Spelerpes maculicauda и Sp. steinegeri, несмотря на то что живут в пещерах, имеют нормальные глаза.[11] (563)

Поэтому относительно многих пещерных животных есть основание думать, что они именно потому удалились в темноту, что имели тенденцию к слепоте (Eigenmann, 1909 : 713). «Не пещера, — говорит Дж. Леб (Loeb, 1916 : 326—327) — сделала животных слепыми, а животные с наследственной тенденцией к вырождению глаз могут выживать в пещере, хотя в исключительных случаях они могут обитать и вне ее. Причиной вырождения является нарушение кровообращения и питания глаз, что, как правило, не зависит от присутствия или отсутствия света».]

К той же категории определенного направления в эволюции относятся крайне своеобразные и сложные приспособления для опыления, какие наблюдаются у орхидей, или для захватывания насекомых у насекомоядных растений. Цветы орхидных — классический пример в учении о выработке полезных признаков путем борьбы за существование, по данным Детто (Detto, 1904), скорее отпугивают, чем привлекают насекомых (de Vries, 1912 : 23). По поводу тех же орхидей Негер (Neger, 1913 : 641) говорит: «Как будто в некоторых рядах эволюция, следуя слепому влечению, продолжает идти по раз выбранному направлению, не обращая внимания на какие бы то ни было потребности и не будучи в состоянии проложить новые пути». Как указывает Гебель (Goebel, 1913 : 32), цветок орхидеи с его чудесными приспособлениями для опыления специально пыльцой другого растения представляет собой действительно нечто удивительное. Тот, кто исходит только из соображений полезности, имеет

[10] Прежде их выделяли в особый подкласс Pythonomorpha.

[11] В связи с этим упомянем об опытах Пэйна (Payne, 1910). Он воспитывал американскую плодовую муху Drosophila ampelophila в темноте в течение 69 поколений и не мог заметить никаких изменений ни в органах зрения, ни в других признаках.

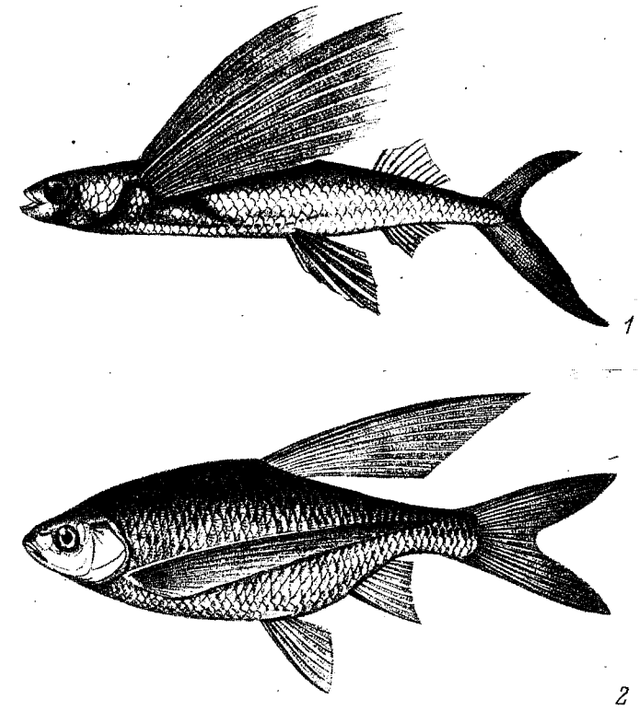
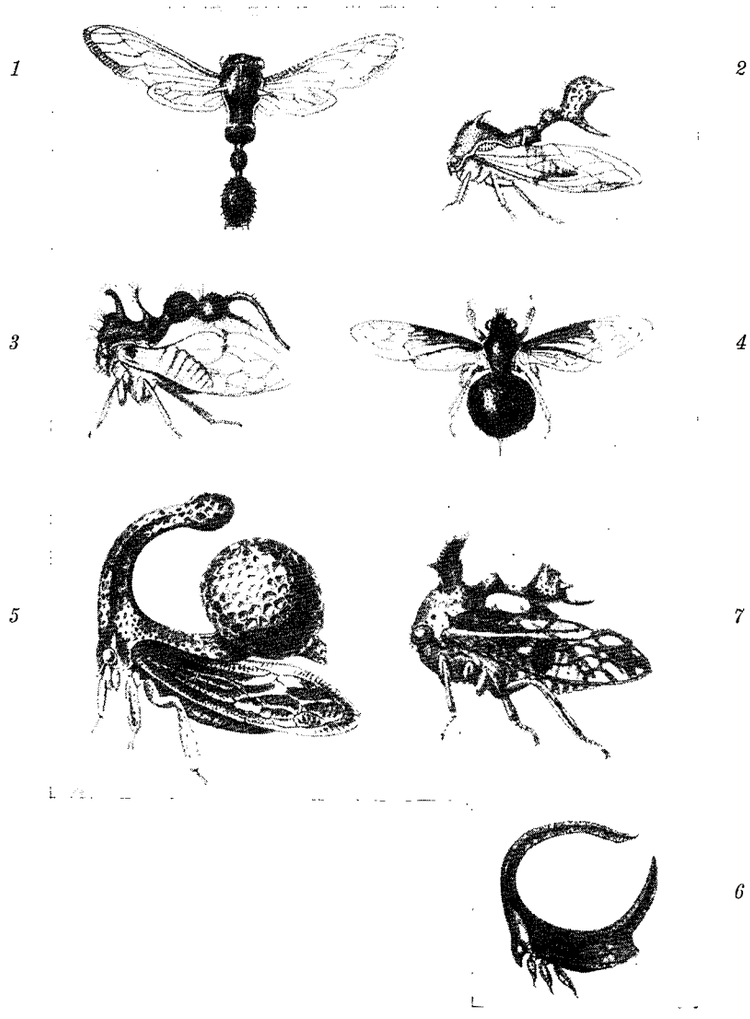


Рис. 9. *1* — летучая рыба, Cypselurus californicus — Тихий океан (из Jordan, 1905); *2* — уродливый экземпляр аральской плотвы, Rutilus rutilus aralensis monstrositas exocoetoides, с плавниками, удлиненными, как у летучей рыбы, — Аральское море (по Бергу, 1916).



[Рис. 10.

1 — Мембрацида Heteronotus trinodosus, похожая на муравья, самец. Центр. Америка; *2* — Мембрацида Heteronotus trinodosus, похожая на муравья, самка. Центр. Америка; *3* — Cyphonia clavata. Центр. и Южн. Америка; *4* — Мембрацида Parathonae dipteroides, похожая на муху. Гватемала. *5* — Sphongophorus biclavatus. Центр. и Южн. Америка; *6* — Sphongophorus ballista. Центр. и Южн. Америка; *7* — Smerdalea horresceus. Гватемала, Панама. (Из W. Fowler, Hemiptera, in «Biologia Centrali-Americana». London).]

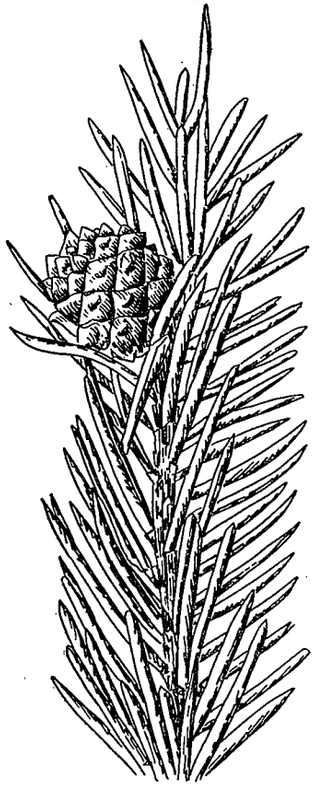
право спросить: для чего необходим этот остроумный аппарат, если другие растения гораздо более простыми средствами достигают того же? Когда это касается организмов, представляется очевидным только то, что прежде называли «импульсом строения». Далее де Фриз отмечает следующий факт: описанные Бурком не открывающиеся, но тем не менее наполненные пыльцой пыльники Mimulus и Torenia не приносят своим обитателям никакой пользы. Росянка (Drosera) нисколько не преобладает над растениями, среди которых живет, несмотря на свою способность захватывать насекомых; на более жирных почвах она обходится и совсем без животной пищи. Относительно насекомоядных растений Негер выражается так (Neger, 1913 : 344) : «Нас не может не изумлять, как здесь нередко ничтожен результат в сравнении с затратой силы и материи. Nepenthes обладает необычайно хитроумными приспособлениями для ловли животных, но вместе с тем количество добычи бывает иногда чрезвычайно мало. Да, кроме того, потребность в животной пище у некоторых видов Nepenthes вовсе не так настоятельна, ибо они превосходно живут и без нее. Можно сказать, что при выработке ловушек для животных потребность дала как бы первый толчок к развитию в определенном направлении, но затем та же тенденция сохранилась и продолжается и при изменившихся внешних условиях совершенно независимо от потребностей растения и от практических результатов. Таким путем выработались удивительные органы, которые для организма являются уже роскошью. Подобного рода определенное направление в эволюции во всяком случае плохо мирится с принципом селекционизма: переживание наиболее приспособленного».

[У Membracidae из отряда Homoptera, близкого к Cicadidae, на переднеспинке имеются удивительные выросты неизвестного назначения (рис. 10). «Действительно трудно понять, — говорит Фанкхаузер (Funkhouser, 1917 : 312), — каким образом некоторые формы с удивительно увеличенными отростками переднеспинки могут поддерживать равновесие при полете. Замечательно, что эти отростки не отламываются при повседневных занятиях насекомого. Конечно, трудно объяснить такие явления естественным образом, и, по-видимому, есть основания считать Membracidae крайним случаем ортогенеза».]

Галлы, образуемые хермесами (Chermes) на побегах хвойных, похожи на шишки хвойных. Особенно замечательны галлы Ch. pectinatae Chol. на разных пихтах (главным образом на Abies sibirica). Они состоят целиком из видоизмененной почки и напоминают недозрелую шишку (Холодковский, 1896; 1912 : 458—549, рис. 394; 1915, рис. 4, 27). В данном случае процесс формообразования происходит под непосредственным и прямым влиянием внешнего раздражения (см. рис. 11 и 12). Подобный случай упоминает и Дарвин (1909а, гл. XXIII; *1951 : 667*); Райссек (Reissek, 1843) описал Thesium (сем. Santalaceae), зараженный паразитическим грибом (Oecidium), который постепенно видоизменился и приобрел некоторые характерные черты родственных видов и даже родов. «Я привожу это замечание,— добавляет Дарвин,— чтобы показать, как глубоко, и все же насколько естественным образом, это растение должно было измениться под действием паразитического гриба».

[Мы можем привести здесь мнение (только отчасти нами разделяемое) де Фриза (Willis, 1922 : 226—227) по вопросу о «преадаптации» признаков: «Специфические признаки развивались без какой-либо связи с их возможным значением в борьбе за существование... В природе повсеместно, как в геологическом прошлом, так и в настоящее время, морфологические признаки вновь возникающих типов не имеют никакого специального назначения в борьбе за жизнь... Они могут впоследствии оказаться полезными или бесполезными, но это не оказывает влияния на их эволюцию. Очевидные примеры полезности возникают, как правило, только намного позднее во время странствий этих новых форм, когда не-

ожиданно они попадают в среду, благоприятную именно для них. Привычную фразу о том, что виды приспосабливаются к окружающим их условиям, надо, следовательно, понимать наоборот, а именно, что большинство из имеющихся сейчас видов живут в условиях, наиболее полезных для них... Выражаясь более популярным языком, можно сказать, что в конечном итоге виды выбирают наилучшую среду обитания. Благоприятные местные условия вызывают быстрое размножение, тогда как в других местах эти формы остаются редкими или медленно исчезают».]



[Рис. 11. Галл *Chermes pectinatae* Chol. на *Picea excelsa* (из Холодковского, 1915).]

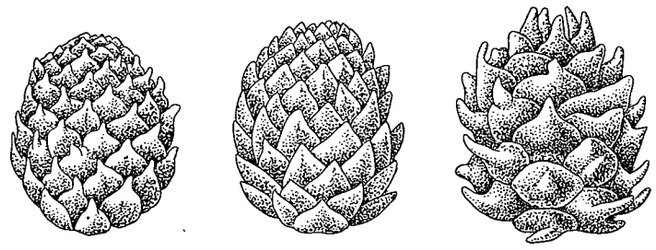
В настоящем параграфе мы изложили один из способов ортогенетического образования признаков. Естественный отбор в приведенных примерах не играет роли. Характерно для этого способа то обстоятельство, что первоначальная закладка признака стоит вне отношения к пользе.

Повторяем, здесь намечен лишь один из способов образования признаков.[12] Сплошь и рядом признаки и ответные реакции с самого начала оказываются целесообразными.

Но есть такие бесполезные признаки, относительно которых ясно, что организм, «при всем желании» не мог бы воспользоваться ими целесообразно. Приведем несколько примеров. У половозрелых самцов Aphya minuta, небольшой рыбки из семейства Gobiidae, водящейся у берегов Европы, вырастают зубы, совершенно бесполезные для животного, ибо после нереста как самцы, так и самки погибают (F. Smitt, 1892 : 266—268). У семейства лососевых (Salmonidae), относящегося совсем к другому отряду, мы наблюдаем то же явление, особенно ярко выраженное у тихоокеанских лососей. У самцов кеты (Oncorhynchus keta) и горбуши (O. gorbuscha), когда они войдут в реки для икрометания, рыло удлиняется, во рту вырастают большие зубы, на спине разрастается горб. Во время нереста и вообще в реке как самцы, так и самки кеты и горбуши ничего не едят. После нереста и самцы и самки обоих видов (кеты и горбуши) сплошь погибают. Существует предположение, что разросшиеся ко времени нереста зубы у самцов лососевых служат для боев между самцами из-за обладания самками; есть даже рисунки, на которых весьма живописно изображены подобные бои у самцов европейского лосося (Salmo salar). Но В. К. Солдатов (1912 : 107), наблюдавший жизнь кеты и горбуши в речках амурского бассейна, отрицает половое значение этих драк: дерутся как самцы с самцами, так и самки с самками; по-видимому, эти драки вызываются чисто рефлекторным путем на почве того крайне нервного возбуждения, в котором находится рыба во время нереста.

У Leptocephalus, личинки угря Anguilla anguilla, имеются крупные, личиночные зубы, которые сбрасываются, когда Leptocephalus превратится в угренка. Но зубы эти животному ни к чему не служат, ибо личинка все время, вплоть до превращения, ничего не ест.

У североамериканского плейстоценового мамонта, Elephas columbi, бивни на концах были загнуты внутрь, а *концы перекрещивались*.[13] Очевидно, что пользы эти зубы своему обладателю принести не могли.



[Рис. 12. Различные формы галлов *Chermes pectinatae* Chol. на *Picea excelsa* (из Холодковского, 1915).]

Напротив, с большой степенью вероятности можно предполагать, что животное вымерло именно из-за такой несообразной организации. В позднеплейстоценовое время этот мамонт уступил свое место другому виду — E. primigenius (Osborn, 1910 : 441).

Все приведенное в настоящем параграфе показывает, что есть случаи, когда признаки образуются в определенном направлении, в силу внутренних конституционных причин, независимо от пользы, какую они могли бы принести, а иногда — даже во вред организму.[14]

6. К истории вопроса

В пользу развития по определенному пути, или ортогенеза, высказывались целый ряд авторов: Н. Данилевский (1885), Koken (1893 : 628; 1902 : 14), Cope (1896 : 9), Eimer (1897), W. Scott (1894 : 372—373), Heincke (1898 : CIV), Osborn, (1907 : 228),[15] Jaekel, (1902), Diener (1910 : 32), Przibram (III, 1910 : 245), Méhely (1912), Steinmann (1911 : 14), [Whitman (1919); Willis (1922 : 215)] и многие другие.

Гекели (Huxley, 1907 : 181) совершенно ясно становится на ту же точку зрения. Вариации, говорит он, не неопределенны, не случайны и не идут по всем направлениям. У кита нет тенденции варьировать в направлении образования перьев, а у птицы — в направлении китового уса.

Если это так, если тенденция к вариации предопределена, если появлением вариаций руководит законность, а не случай, то роль естественного отбора сводится к нулю, как это великолепно выразил Страхов еще в 1873 году: «Всякий закон, открываемый в явлениях изменчивости и наследственности, ведет к опровержению теории Дарвина. Сила этой теории, вся ее привлекательность для умов заключается именно в предположении отсутствия законов, в сведении явлений на игру случайностей» (1883 : 141—142).

Тем удивительнее, что это не было ясно Гекели, который считал возможным соединить оба начала: определенного направления и естествен-

[12] К этим взглядам я пришел самостоятельно. Но подобного же рода намеки и мысли развивают Morgan (1903), Кено (1914), Cuenot (1921) и Bateson (1913).

[13] Рис. см. у H. F. Osborn (1910 : 455), также у Abel (1919 : 797).

[14] Бэтсон (Bateson, 1913 : 235) высказал даже такое парадоксальное мнение: животные существуют не благодаря своим признакам, но вопреки им, и тот факт, что животные продолжают существовать, доказывает лишь то, что в целом баланс их свойств склоняется несколько в их пользу. С этим, конечно, нельзя согласиться.

[15] Этот автор пользуется термином rectigradation, под которым он понимает «появление новых бугорков на верхних и нижних зубах в предустановленных и определенных местах, ортогенетически, совершенно независимо в различных отрядах млекопитающих и в разное время».

ного отбора. В том же сборнике своих статей он говорит (Huxley, 1907 : 223): «Значение естественного отбора не потерпит ущерба, если даже в будущем окажется, что изменчивость ограничена и предрешена (determined) в известных направлениях преимущественно перед прочими, силою условий, врожденных тому существу, которое варьирует. Совершенно понятно, что каждый вид стремится производить вариации ограниченного количества и рода и что естественный отбор благоприятствует развитию одних из этих вариаций и препятствует развитию других вдоль предопределенных путей их модификации».

Но совершенно ясно, что раз образование новых признаков происходит на основе закономерностей, а не случайностей, естественный отбор теряет роль руководителя эволюции: он может, конечно, уничтожить новую форму, но он не в силах выбрать из массы вариаций случайно полезную, ибо полезное получается не случайно, а закономерно. В этом и заключается вся соль вопроса об эволюции: *получается ли полезное случайно или закономерно*?

Приблизительно в таком же роде, как Гексли, рассуждает Metcalf (1913 : 69): те ортогенетические направления, которые идут по вредному пути, подлежат уничтожению со стороны естественного отбора. Таким образом, последний оказывает влияние на направление эволюции, и ортогенез есть не что иное, как служанка естественного отбора (: 71).

На это можно возразить следующее: конечно, все то, что вымерло, было в том или ином отношении несоответственно. Так, вымерли трилобиты, аммониты, птеродактили, динозавры и множество других групп. И, разумеется, ничего нельзя возразить против мнения, что они уничтожены естественным отбором (ибо, конечно, вымирание их происходило не от сверхъестественных причин). Но не менее очевидно, что направление эволюции от этой причины вряд ли может испытать значительное изменение, ибо определенное направление в эволюции, например аммонитов или динозавров, длилось миллионы, может быть, десятки миллионов лет, в течение коих все же аммониты и динозавры, несмотря ни на что, существовали и развивались. Для того чтобы при наличии определенного направления в эволюции естественный отбор мог оказывать воздействие на развитие, необходимо, чтобы: 1) определенное направление длилось ничтожный промежуток времени, 2) чтобы самих-то направлений эволюции было бесконечно много. Но ни того, ни другого нет.

Плате рассуждает так: хотя индивидуальные вариации идут по разным направлениям и, таким образом, возможна эволюция по многим направлениям, тем не менее только немногие направления намечают собою прогресс; именно эти направления сохраняются, прочие же гибнут (Plate, 1913 : 508). Для этого процесса предлагается термин *ортоселекция*. Против изложенного мнения можно возразить ссылкой на пример эволюции зубов у млекопитающих: *вариации вовсе не идут по всем направлениям*.

Дарвин сам признавал значение развития в определенном направлении. В начале XXIII главы книги «Изменение животных и растений в домашнем состоянии» (*1951 : 656*) он говорит: «Под выражением *определенное действие* я подразумеваю такое, при котором многие особи одной и той же разновидности во многих поколениях испытывают какую-нибудь особую перемену в физических условиях жизни, причем все или почти все особи изменяются в одинаковом направлении. Таким путем может получиться новый субвариетет без участия естественного отбора».[16] Между прочим Дарвин (1909а : 505) указывает, что в жарких частях Индии один английский сорт яблони, гималайский дуб, Prunus и Pirus приняли пирамидальную форму; «этот факт тем интереснее, что для одного китайского тропического вида Pirus такая форма естественна».

[16] Ср. также: «Происхождение видов», гл. IV : 61; гл. XIV : 286 (*1939 : 336; 616*).

В Ангоре не только у коз, но и у овчарок, и у кошек прекрасная густая шерсть (там же : 506; *1951 : 662*). Далее Дарвин ссылается на наблюдения Meehan (1862), который сравнил 29 видов американских деревьев с их европейскими сородичами. И те, и другие живут в одинаковых условиях. У американцев листья менее глубоко зубчаты или пильчаты, почки их мельче, осенью, перед опаданием, листья имеют более яркие цвета, самое опадение происходит раньше, семена мельче, деревья имеют более раскидистый рост и не так ветвисты. Указав на эти факты, Дарвин замечает (: 509; *1951 : 665*): «Принимая во внимание, что эти деревья относятся к нескольким самостоятельным отрядам и что они приспособлены к самым разнообразным местностям, едва ли можно предполагать, что их различия приносят им какую-либо особую пользу в Старом и Новом свете; а если так, эти различия не могли быть приобретены посредством естественного отбора и их следует приписать продолжительному действию иного климата».

По поводу подобного рода параллельных изменений Дарвин говорит о «склонности варьировать в одинаковом направлении» (: 513; *1951 : 669*).

С этим любопытно сопоставить следующие слова Дарвина в «Происхождении видов» (начало V главы; *1939 : 367*): «Я говорил иногда о вариациях как об обязанных своим происхождением случаю. Но это совершенно неточное выражение; оно служит исключительно для того, чтобы удостоверить наше полное неведение относительно причины каждой отдельной вариации».

А что если появление вариаций обязано известной закономерности? Тогда отпадает роль случая и вместе с тем и естественного отбора. Это отметил еще Аристотель в своей «Физике» (II, 198 b., изд. Берлин. Акад. наук). Приведя в пример целесообразности устройство зубов у человека, он говорит, что можно было бы объяснить эту целесообразность игрой случая: если бы *случайно* признаки оказались приспособленными, то такие организмы сохранились бы; напротив, те, у которых не оказалось бы приспособлений, должны были бы вымереть. Но, возражает против этого довода Аристотель, не может быть делом случая то, что всюду регулярно повторяется.[17]

Нам могут возразить, что принцип определенного направления в эволюции возвращает нас к телеологическим представлениям Аристотеля. На это мы скажем, что, по учению современной физики, все процессы, совершающиеся в неорганическом мире, имеют известное направление: существует тенденция к рассеянию энергии; иначе это выражают, говоря, что энтропия мира стремится к максимуму. Определяя отношение количества энтропии в данный момент к ее возможной максимальной величине, мы умозаключаем о настоящем по будущему. А это и есть сущность телеологии. Принципы устойчивости и развития заключают в себе телеологическое содержание, говорит Вундт (Wundt, 1907, II : 66).

Из предыдущего ясно, что наш взгляд коренным образом разнится от положения дарвинизма, гласящего, что изменчивость, с которой оперирует естественный отбор, не имеет определенного направления; эта изменчивость столь безгранична, что в «любой момент среди особей какого-нибудь часто встречающегося вида можно по большей части найти именно ту вариацию, которая нужна» (Plate, 1913 : 198). Дарвинизм, говорит Плате (: 222), считается с изменениями, которые наступают случайно, он есть теория случайностей (Zufallstheorie). Доказывая это, Плате пользуется (: 199) примером, который как нельзя лучше служит к опровержению теории случайностей: «Мыслимо ли было бы, чтобы насекомые из разных групп принимали вид муравьев или листьев, или моллюски из самых разнообразных семейств приобретали в полосе прибоя наперсткооб-

[17] О роли, какую древние приписывали случаю, и об их соображениях по поводу борьбы за существование, см. стр. 43—93 наст. изд.

разную, лишенную оборотов раковину, если бы они могли варьировать только в немногих направлениях, согласно их истории и конституции». Но об этом мы будем подробнее говорить в главе о мимикрии.

Все сказанное в главах II и III приводит нас к следующим законам:

I. *Высшие признаки или зачатки их появляются у низших групп задолго до того, как они обнаружатся в полном развитии у организмов, стоящих выше в системе.*

Из этого вытекает, что эволюция в значительной степени есть развертывание уже существующих зачатков. Но, как видно из дальнейшего, было бы неправильно думать, что она есть целиком преформация.

II. *Появление новых признаков идет на основе закономерностей. Случайностям в процессе эволюции нет места: новые признаки появляются там, где они должны появляться. Эволюция есть номогенез, то есть развитие на основе закономерностей.*

Как онтогения протекает закономерно (предыдущая стадия подготовляет и обусловливает последующую), так точно закономерно совершается и эволюция.

III. Стало быть, *эволюция идет в определенном направлении.* Нет хаотичной изменчивости, какую предполагает Дарвин.

IV. *Есть признаки, которые развиваются на основе внутренних, присущих самой природе организма, или, как мы их назвали, автономических причин, независимо от всякого влияния внешней среды.* Это именно основные, самые существенные признаки, определяющие самый план строения данной группы. Совершенно очевидно, что, например, процесс онтогении происходит в силу внутренних причин.

V. *Законы развития органического мира одинаковы, имеем ли мы дело с онтогенией или с филогенией.* Этим объясняется пресловутое «повторение» филогении онтогенией.

IV

КОНВЕРГЕНЦИЯ

(Данные сравнительной анатомии)

> Согласование столь многих животных пород в некоей общей схеме, которая, по-видимому, лежит в основе не только их скелета, но и в строении других частей. . , дает нашей душе, хотя и слабый, луч надежды на то, что здесь можно было бы чего-нибудь добиться посредством принципа механизма природы, без которого вообще не может существовать никакого естествознания. Эта аналогия форм, поскольку при всем различии они возникают, по-видимому, согласно общему первообразу (einem gemeinschaftlichen Urbilde gemäss), усиливает предположение о действительном сродстве их по происхождению от общей праматери через постепенное приближение одной породы животных к другой.
>
> Кант, Критика способности суждения, 1790, § 80.

Сторонники теории отбора объясняют *различия* в строении организмов как результат дивергенции, то есть расхождения признаков на основе изменчивости, случайной полезности, борьбы за существование и переживания наиболее приспособленных. *Сходства* же толкуют как нечто изначальное, как следствие наследования признаков от общих предков.

Но сплошь и рядом наблюдаются сходные признаки у двух организмов, принадлежащих к столь разным группам, что о наследовании сходных черт от общих предков не может быть и речи. Таковы, например, сходства между китами и рыбами или между дельфинами и ихтиозаврами. Чтобы и у китов, и у рыб *случайно* появились одни и те же признаки, притом специально предназначенные для жизни в водной среде, это столь невероятно, что даже сторонники Дарвина не решаются на такое объяснение. Здесь откидывают участие естественного отбора и говорят о том, что сходные условия вызывают появление сходных черт. Но при подобном толковании упускают из виду, что становятся на точку зрения изначальной целесообразности живого, и тем самым, как мы выяснили в гл. I (§ 1), делают излишней теорию отбора. Как бы то ни было, и селекционисты вынуждены признать, что *иногда* развитие идет по определенному пути: нет бесконечной изменчивости, а нужный признак сразу появляется там, где ему полагается быть, без всякого посредства отбора случайно полезных вариаций.

В нижеследующем будет показано, что то, что казалось сторонникам отбора исключением, есть на самом деле правило. Конвергенция признаков *несовместима с принципом случайности*, она есть результат развития в определенном направлении.

В противоположность общепринятому мнению мы должны сказать (и это будет доказано ниже), что весьма и весьма часто 1) различия вовсе не есть результат дивергенции признаков, а следствие наследования от общих предков; они есть нечто *изначальное;*

2) сходства вовсе не результат наследования от общих предков, а следствие *конвергенции* признаков.

Это бывает не всегда; эволюция, взятая в общем, показывает *различия* и изначальные и дивергентные, обнаруживает сходства и изначальные и конвергентные. Но общий путь эволюции, ее главнейшие черты обусловлены изначальными различиями и конвергентными сходствами, а это несовместимо с теорией естественного отбора.

Правда, Дарвин склонен был и явления конвергенции объяснять иногда с точки зрения естественного отбора. Так, указывая на следующие затруднительные для его теории случаи: появление у разных групп рыб электрических органов, у разных отрядов насекомых светящихся органов, образование у столь далеких растений, как орхидеи и ласточниковые (Asclepiadaceae), поллиниев (то есть соединение пыльцы в общую массу, прикрепленную ножкой к клейкому кружочку), отмечая все эти факты, Дарвин (Origin of species, 1872 : 193—194; *1939 : 410*) прибавляет: «Я склонен думать, что как два человека подчас независимо друг от друга доходили до одного и того же изобретения, приблизительно так и естественный отбор, действуя на благо каждого организма и пользуясь аналогичными вариациями,[1] подчас (sometimes) видоизменяет приблизительно одинаковым образом[2] два органа в двух живых существах, унаследовавших лишь мало общего от общего родоначальника».

Это объяснение представляется мне совершенно невероятным. И вот почему. Новое полезное уклонение появляется, по теории Дарвина, случайно. Мало вероятно, чтобы оно появилось случайно даже у одного вида. Но еще гораздо менее вероятно появление его у разных, не имеющих общего родоначальника видов. И естественный отбор не в силах ничего сделать, раз вероятие появления признака почти равно нулю, — разве что, как это сделано в вышеприведенной цитате, приписывать естественному отбору те же функции, что и жизненной силе.

---

[1] В 6-м изд. (англ. : 152) — весьма благоприятными вариациями.

[2] В 6-м изд. — производит сходные органы, поскольку дело идет о функции (similar organs, as far as function is concerned).

1. Конвергенция и гомология

Аналогичными Оуен (Owen, 1843) назвал органы или части, имеющие у разных животных одну и ту же функцию (например, крылья птицы и крылья насекомого), *гомологичными* — одинаковые органы у разных животных, как бы ни были различны формы и функция этих органов; так, например, крылья птиц и передние конечности китов гомологичны. Аналогия — есть внешнее сходство, гомология — сходство, основанное на общности происхождения. Первая коренится в физиологии, вторая — в морфологии. Таково общепринятое различение этих терминов.

Но есть явления сходства, как бы промежуточные между аналогией и гомологией. Нередко случается, что гомологичные органы «под влиянием одинаковых условий» (как в таких случаях принято выражаться) развивают сходные признаки. Подобный случай мы привели выше (гл. I), когда говорили об определенном направлении в развитии зубов у млекопитающих. Далее, аналогии могут встречаться как у родственных, так и у не родственных форм. Сообразно с этим Osborn (1902 : 261; 1905 : 959—961) дает такую классификацию аналогичных вариаций:

1) *параллелизм*: независимое (то есть не обязанное наследованию от общих предков) приобретение родственными животными сходных признаков;

2) *конвергенция*: независимое приобретение неродственными животными сходных признаков;

3) «*гомоплазия*»[3] (потенциальная, или скрытая, гомология, изоморфия). Независимое приобретение сходства между гомологичными органами у разных животных (ср. выше пример зубов);

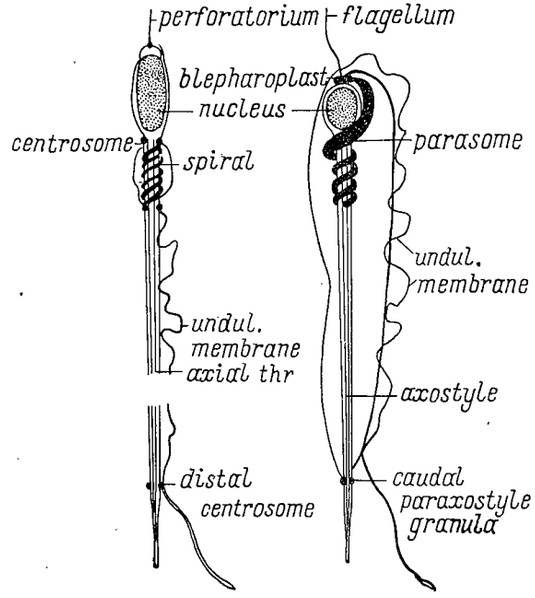
4) *аналогичная вариация*. Независимое приобретение сходства между негомологичными органами у разных животных.

В настоящей главе мы не будем делать различия между параллелизмом и конвергенцией, пользуясь для обозначения того и другого явления термином конвергенция, ибо понятия родственный и не родственный могут замещать друг друга в зависимости от точки зрения. Большого интереса заслуживает явление, обозначенное Осборном как «гомоплазия»; мы будем пользоваться для него термином *изоморфия*, предложенным Фюрбрингером (Convergenz-Analogie или Isomorphia; Fürbringer, 1888 : 1478—1479). Изоморфия есть нечто среднее между конвергенцией и гомологией. Все то, что изложено ниже в этой главе, покажет, что между конвергенцией и гомологией нет никакого принципиального различия: все признаки возникают на основе известных законностей. [Сходство организмов в каких-либо признаках *может быть* результатом их «кровного родства», но *может быть* и следствием развития по одинаковым законам: сходства бывают и гомологические, и конвергентные.] (575) Сходство в организации двух форм вовсе не обязывает нас принимать общность происхождения их; оно говорит лишь в пользу известного единообразия законов природы. Подобно этому, формы выветривания пород в пустынях всего света одинаковы, но это не понуждает нас к выводу, что сходные формы, например, гор произошли от одной общей формы.

[Дарвин полагал, что кровное родство или «общность по наследованию» является «единственной известной причиной тесного сходства среди живых существ» (Darvin, 1882 : 365; *1939 : 608*). Ниже мы приведем множество случаев, показывающих, что далеко идущие сходства могут вырабатываться у форм, вовсе не стоящих друг с другом в кровном родстве. Здесь же сошлемся лишь на один пример: это давно уже подмеченное сходство в строении сперматозоидов и паразитических жгутиковых.] (575)

[3] Термин «гомоплазия», предложенный в 1870 г. Р. Лэнкестером, есть синоним конвергенции, как объяснил сам автор в письме к Осборну; см.: Osborn, 1907 : 228, 238.

[А. Алексеев (1923) указывает, например, что сперматозоид европейской жабы Bombinator igneus весьма схож с жгутиковой Trichomonas an-



[Рис. 13. Сперматозоид (*слева*) и жгутиконосец Trichomonas (*справа*). Схемы (по Алексееву, 1923).]

gusta Alex. В деталях это сходство может быть прослежено более полно (рис. 13):

Сперматозоид	— Жгутиконосец (Trichomonas, но парасома от Devescovina)
Перфораторий	— Передние жгутики + соответствующая часть блефаропласта
«Головной чехол»	— Калике
Головка	— Ядро
Проксимальная центросома + верхняя часть дистальной центросомы	— Дорзальная часть блефаропласта
Спералевидная нить	— Парасома
Осевая нить	— Аксостиль
Нижняя часть дистальной центросомы	— Зерна каудальной параксостилы
Хвостовая часть	— Хвостовая игла аксостиля
Волнистая мембрана (+costa)	— Волнистая мембрана (+costa)
Каудальный «манжет» (остаток плазмы)	— Плазматическое тело

Осевая нить сперматозоида образуется из центросомы; аксостиль жгутиковых появляется, по исследованиям Алексеева, из блефаропласта, который есть гомолог центросомы.

Сходство между сперматозоидом и жгутиконосцем, как видим, поразительное, идущее до мельчайших деталей. Это сходство Алексеев рассматривает как конвергенцию под влиянием одинаковых условий и внешней среды: Trichomonas — это паразиты, живущие в слизи различных органов (например, у человека), сперматозоиды приспособлены к жизни в вязкой семенной жидкости.] (575—576)

[Мы обычно не в силах судить, имеем ли мы пред собою гомологию или аналогию. Ибо все, что мы в этом вопросе знаем, касается лишь сходств и различий — и только их. *И на основании этих сходств и различий мы и судим о происхождении, а вовсе не обратно*: мы не заключаем о сходствах на основании происхождения, ибо происхождения одних форм от других никто не видел (помимо мелких форм, не имеющих никакого значения в эволюции организмов). О том, что амфибии произошли от рыб *умозаключают* на основании *сходств* между примитивными амфибиями (Stegocephala) и кистеперыми рыбами (Crossopterygii). Нет никаких иных доказательств в пользу происхождения амфибий от рыб. Поэтому Rauther (1912 : 122) совершенно правильно замечает, что Гегенбаур впадает в порочный круг, когда советует для различения гомологий и аналогий изучать родственные отношения рассматриваемых организмов. Ведь о родственных отношениях-то мы судим на основании тех самых сходств, относительно которых мы не в состоянии решить, гомологии они или аналогии.] (577)

Spemann (1915 : 78—79, 82) спрашивает, гомологичен ли хрусталик хвостатой амфибии, нормально образующийся из эктодермы зародыша в том месте, где к [бокам] (574 об.) головы прилегает глазной пузырь, гомологичен ли он хрусталику, искусственно регенерированному после удаления нормального? Ибо в случае регенерации хрусталик у тритона образуется не из роговицы, как можно было бы думать, а из верхнего края радужины, то есть из совсем другого материала. А между тем получается гистологически совершенно тождественное образование. Но мало того, если у зародыша лягушки удалить эктодерму над первичным глазным пузырем и привить на это место кусок кожи с другого места, то из этой кожи формируется хрусталик. Гомологичен ли он нормальному? У некоторых позвоночных можно зародыш на ранней стадии развития, когда глазные пузыри еще не дифференцировались, разрезать пополам, и из каждой половины регенерируется цельное существо. Что же, глаза такой пары особей, спрашивает Spemann, будут ли они гомологичны глазам единой нормальной особи?

Иногда указывают (Abel, 1912 : 618), что конвергенция (и параллелизм) ведут лишь к внешнему сходству. В нижеследующем мы, напротив, покажем, что конвергенция затрагивает органы, самые существенные с точки зрения сравнительной анатомии.

Если мы, руководясь палеонтологическими данными, проследим эволюцию нескольких групп животных и растений, принадлежащих к разным отделам, то мы убедимся, что ход эволюции таков: данная группа распадается с течением времени на формы, которые или повторяют ход развития уже существующих форм, или идут в том направлении, в каком со временем разовьются более высоко организованные отделы. Природа как бы отказывается от всего того разнообразия средств для создания новых форм, каким она располагает, и пользуется небольшим запасом *определенных* возможностей. Она допускает разнообразие в деталях, стараясь вместе с тем сохранить некоторое количество основных типов, причем в одной группе смешиваются признаки различных типов, так что мы замечаем сходство сразу по нескольким направлениям. А это ясно свидетельствует в пользу конвергенции. Приведем примеры. Среди низших, палеозойских и мезозойских, рептилий мы наблюдаем несколько филогенетических путей, ведущих в сторону птиц и млекопитающих (притом в сторону разных отделов названных сейчас классов), но на самом деле не дающих начала ни тем, ни другим. Акулообразные рыбы (Selachii) обнаруживают в разных группах ясные признаки развития в сторону наземных позвоночных; но четвероногие произошли вовсе не от акулообразных.

Палеозойские [плауны] (578), очевидно, развиваются в сторону высших голосемянных. Бенеттиты, мезозойские голосемянные, идут в своем

развитии по направлению к цветковым (см. гл. II, § 2), хотя они не есть родоначальники цветковых. То же явление мы можем наблюдать и среди ныне живущих организмов. Однодольные во многом повторяют двудольных. В § 6 будет показано, что беспозвоночные из самых разнообразных групп приобретают признаки позвоночных. Сумчатые распадаются на группы, аналогичные плацентным. Особенно ясно указываемое явление можно проследить на насекомых, родственные отношения коих в последнее время разрабатывались весьма усердно.

2. Насекомые

Насекомые распадаются на большое число — свыше тридцати отрядов, каждый из которых обнаруживает сходства с целым рядом других отрядов, иногда очень далеко отстоящих в системе. Так как отрядов очень много и сходства касаются самых разнообразных органов, как внутренних, так и внешних, то, очевидно, что эти сходства не могут быть результатом наследования от общего предка, ибо этот предполагаемый предок должен был бы обладать всеми «совершенствами» сразу: и признаками бабочки, и мухи, и клопа. Ясно, что здесь мы имеем дело с проявлением конвергенции, которая, повторяем, *охватывает все органы*.

Разберем сначала родственные отношения сборной группы насекомых, которую иногда объединяют под именем *сетчатокрылых* Neuroptera [(Pseudoneuroptera и собственно Neuroptera).] Объединение это, повторяем, искусственное, но во всяком случае все представители этой группы обладают комплексом сходных признаков. Именно у взрослого насекомого ротовые части жующего типа, крылья, если они есть, в числе двух пар, причем как передние, так и задние перепончатые; жилкование крыльев обычно сильно развито: длинные продольные жилки вместе с поперечными образуют густую сеть клеток.

[Среди Pseudoneuroptera] Mallophaga обнаруживают сходства, с одной стороны, с Psocidae, с другой — с вшами (Pediculidae), а этих последних сближают с клопами (Hemiptera).[4] Сходство пухоедов с вшами не ограничивается внешним видом и образом жизни, но простирается и на строение кишечника, половых органов, нервной системы и даже на эмбриональное развитие (Холодковский, 1912, I : 408). Между тем пухоеды имеют челюсти не сосущего, как у вшей, а жующего типа, как у сетчатокрылых.

Embioidei (это небольшая группа насекомых, распространенная, между прочим, в южной Европе и у нас в Крыму) обнаруживают сходство с прямокрылыми; между прочим, как указывает Н. Я. Кузнецов (1903), они очень похожи на своеобразного австралийского сверчка Cylindrodes. Эмбриологические данные указывают на сходство с прямокрылыми и с термитами.

Термиты сходны в некоторых существенных чертах с Blattodea (у тараканов некоторые находят даже зачатки общественной жизни), в других — с Psocidae. Расцвет Blattodea приходится на верхнекаменноугольное и пермское времена. Термиты же известны лишь начиная с нижнетретичного времени (Handirsch : 1240), но А. В. Мартынов сообщил мне, что, по его мнению, есть основания думать, что они будут обнаружены и в палеозое, так как группа эта весьма древняя, параллельная тараканам.

Psocidae показывают сходство с жуками (ископаемый сеноед Sphaeropsocus из янтаря имеет «надкрылья», соединяющиеся на спине прямым швом, как у жуков),[5] с уховертками (Dermaptera), эмбиями, терми-

[4] О родственных отношениях разных групп насекомых см. в обстоятельной статье Crampton (1919), где много литературных указаний. См. также Handlirsch (1906—1908 : 1227 sq.) и Шарп (переработано Кузнецовым, 1910).

[5] Г. Г. Якобсон обратил мое внимание на то, что в фауне Петербургской губернии есть муха [(Stegana)] (579), у которой крылья складываются подобным же образом.

тами, пухоедами, веснянками (Crampton, 1919 : 101—102). У Amphientomon paradoxum тело и его придатки покрыты чешуями, как у бабочек.

Стрекозы весьма похожи на некоторых настоящих сетчатокрылых, например на Stilbopteryx (из семейства, близкого к муравьиным львам), не только по внешнему виду, но и по повадкам.

Mecoptera (Panorpatae), или скорпионовы мухи, обнаруживают сходство с двукрылыми (Bittacus tipularius весьма похож на комара-долгоножку Tipula), затем с перепончатокрылыми (половые органы самцов Mecoptera сходны с половыми органами пилильщиков; личинки пилильщиков похожи на личинок скорпионовых мух; Crampton : 106—107) и с настоящими сетчатокрылыми (напр., с Nemoptera, Nymphes). Личинки Mecoptera похожи на гусениц примитивных бабочек из семейства Eriocephalidae (Handlirsch : 1254).

Neuroptera genuina имеют сходства с поденками, стрекозами, термитами; личинки некоторых очень похожи на личинок жуков.

Ручейники (Trichoptera) имеют общие черты строения с настоящими сетчатокрылыми, с Mecoptera и, наконец, с бабочками. (Ручейники и Mecoptera известны с лейаса, бабочки — со средней юры). Сходство с ручейниками настолько велико у бабочек из рода Micropteryx, что Comstock (1918) выделяет Micropterygidae из чешуекрылых и соединяет их с Trichoptera (Charman же в самое последнее время делает из Micropterygidae особый отряд Zeugloptera, отделяя их от Lepidoptera; Crampton, 1919 : 113).

Таким образом, отдельные группы низкоорганизованных насекомых из сборного комплекса «Neuroptera» обладают сходствами с высшими отрядами: с двукрылыми, полужесткокрылыми, чешуекрылыми, перепончатокрылыми. А это явно свидетельствует в пользу конвергенции.

[Можно привести много других примеров. Среди насекомых] всюду мы видим развитие конвергентное, то есть в определенном направлении, значит — исключающее возможность бесконечных вариаций, из которых отбор мог бы выбрать одну случайно полезную.

3. Явления конвергенции между беспозвоночными и позвоночными

Среди беспозвоночных есть несколько групп, обнаруживающих некоторое сходство с позвоночными, иногда в самых существенных чертах. К таковым относятся: 1) оболочники (Tunicata), 2) Enteropneusta (кишечножаберные: Balanoglossus и др.), 3) кольчатые черви (Annelida), 4) немертины. Есть сторонники происхождения позвоночных от каждой из перечисленных групп. Те [(Haeckel, Bateson, Шимкевич)], кто производят позвоночных, например, от Balanoglossus (или от похожих на него форм), склонны сходства между теми и другими объяснять как результат кровного родства, а в сходстве позвоночных с кольчатыми червями видят проявление конвергенции. Соответственно меняются точки зрения у тех, кто стоит за присхождение позвоночных от кольчатых червей [(Semper, 1875—1876; Dohrn, 1881; Delsman, 1913, от трохофор).] (579 об.)

Кто бы ни был прав, во всяком случае сходство одной какой-нибудь из названных групп с позвоночными непременно должно быть приписано конвергенции. Если правы те, кто выводит позвоночных из форм типа Balanoglossus, в таком случае надо признать, что конвергенции обязаны следующие коренные черты организации позвоночных, сближающие их с кольчатыми: явственная метамерия, сходства в устройстве мочеполовой системы (особенно — замечательные сходства в строении органов выделения у кольчатых червей и Amphioxus, открытые Бовери и Гудричем), кровеносной системы, органов обоняния и боковой линии.[6] Если же позво-

[6] Подробности см. у Delsman (1913 : 704). Органы боковой линии у кольчатых червей исследовал подробно Eisig (1881); см. об этом: Delsman (: 686—687).

ночные ведут свои корни от аннелид, как полагают [Semper, Dohrn] (585), Delsman, то на счет конвергенции придется отнести присутствие у позвоночных следующих признаков, общих с кишечно-жаберными: жаберных щелей, спинной нервной трубки, хорды. Если же сказать, что и кишечножаберные, и аннелиды, и позвоночные ведут свое начало от общего корня, то это и будет значить, что все сходства между ними есть результат конвергенции, ибо, конечно, невозможно думать, чтобы у прародича были уже сконцентрированы все те черты высокой специализации, какие нас заставляют сближать между собой Annelida, Enteropneusta и Vertebrata. Если, наконец, признать, что позвоночные произошли полифилетически, т. е. от разных групп (что наиболее вероятно), то и в этом случае ряд основных систем должен был произойти конвергентно.

Нередко вслед за Дорном считают, что оболочники являются регрессивными формами, происшедшими от позвоночных; у некоторых из Tunicata редукция стоит будто бы в связи с сидячим образом жизни. Путем регрессии можно было бы еще объяснить у туникат отсутствие метамерии, вторичной полости тела и нефридий. Но как объяснить, спрашивает Delsman (: 705), присутствие у личинок асцидий статоциста и глазоподобного органа? Неужели эти органы сначала редуцировались, а потом снова появились?

Гораздо правдоподобнее, что тот признак, которым взрослые Tunicata сходствуют с позвоночными, а именно присутствие жаберных щелей, есть результат конвергенции, а появление в личиночном состоянии хорды и спинной нервной трубки есть явление филогенетического ускорения.

[Отметим затем замечательные исследования Заварзина (1913) над гистологическим строением нервной системы у позвоночных и беспозвоночных. Строение оптических центров у дафнии, у насекомых, у Cephalopoda и у позвоночных принципиально одинаково. Строение брюшной цепочки у личинки стрекозы или брюшного мозга дождевого червя в деталях соответствует строению спинного мозга Ammocoetes. Чем иным объяснить эти сходства как не конвергенцией? Общие корни ракообразных, насекомых, моллюсков и Chordata восходят, если верить Шимкевичу (1918 : 311), к Coelenterata. Предположение, что у Coelenterata имелась уже нервная система интересующего нас типа, нужно признать абсурдным.] (582)

Уже из приведенных в настоящем отделе примеров ясно, что конвергенция затрагивает самые важные, самые существенные для жизни органы, а вовсе не одни лишь внешние признаки, как полагает Абель.

4. Amphioxus, миноги, рыбы

1. Как ни близко на первый взгляд строение Amphioxus к остальным позвоночным, т. е. к Craniata, при детальном рассмотрении между ланцетником и черепными обнаруживаются такие кардинальные отличия, что выводить Craniata из Acrania нет никакой возможности. В самом деле околожаберная (перибранхиальная) полость, жаберный аппарат, мочеполовая система, гистологическое строение тканей — во всем этом ланцетник и Craniata разнятся коренным образом. Поэтому вместе с Vialleton (1911 : 592) следует признать, что сходства между Craniata и Acrania есть результат конвергенции, проистекающей в первую голову от наличия сегментированной мышечной системы.

Delsman (1913 : 704—705), новейший из авторов, писавших по вопросу о происхождении позвоночных, точнее Craniata, считает предками их, [как было сказано выше,] кольчатых червей.[7] Что же касается Amphioxus

[7] [Считаю нужным отметить, что с теорией происхождения позвоночных, предложенной Дельсманом, я совершенно не согласен, считая ее крайне искусственной.] (586)

и асцидий, то выводить их, по Дельсману, от одного общего корня с Craniata невозможно. Нельзя также выводить Craniata из Acrania или считать Acrania за редуцированных Craniata (:704). Дельсман, как и Виаллетон, приходят к выводу, что сходство в строении асцидий, Amphioxus и Craniata обязано конвергенции, вопреки мнению Дорна, принимавшего ланцетника за дегенерировавшее миногообразное.

2. Теперь несколько слов о миногообразных (Marsipobranchii). Их тоже Дорн выводил из челюстных (Gnathostomata), у которых челюсти в результате «паразитизма» редуцировались и превратились в сосательный аппарат. Другие авторы, как Гексли и Паркер, считали миногообразных за примитивных рыб. Наконец, от Геккеля (Haeckel, 1866; 1895:216, 222) идет мнение, что миноги есть совсем отдельная, боковая ветвь. А. Н. Северцов (1917) отвергает гипотезу Дорна, полагая, что миногообразные и челюстные произошли от общих предков. Но при этом приходится признать, что у тех и других ряд признаков образовался конвергентно, например спинные комисуры между жаберными дугами (:469), дифференцировка мышц глаза, особенно мышц, иннервируемых n. oculomotorius и n. abducens (:477), вторичная сегментация поджаберной мускулатуры тела у миноги и разделение ее на отдельные мышцы у рыб (:485—6), жаберные лепестки (:541) и т. д. И это при допущении, что общий предок миногообразных и челюстных («Protocraniata») обладал целым рядом признаков высокой специализации, каковы мозг, глаза, органы слуха и др.

3. У двоякодышащих рыб (Dipnoi) и у амфибий параллелизм захватывает самые основные, самые существенные черты организации. Раньше, когда вместе с Геккелем (1866; 1895:266) и Дарвином (1908б, гл. VI; *1953:268)* принимали, что предки амфибий произошли от двоякодышащих рыб, сходство в их организации не было нисколько удивительным. Но теперь, после исследований Боаса (Boas, 1914), Полларда (Pollard, 1891), Копа (Cope, 1896:91), Кингсли (Kingsley, 1892), Долло (Dollo, 1895:111), Баура (Baur G., 1896), Сушкина (1910), мы знаем, что о происхождении амфибий от Dipnoi не может быть и речи. По общепринятому ныне взгляду наземные позвоночные (четвероногие) ведут свое начало от форм, близких к кистеперым рыбам, Crossopterygii,[8] представителем коих является Polypterus, — например от форм, похожих на Eusthenopteron, рыбу из семейства Rhizodontidae, из верхнедевонских отложений Канады. Скелетные элементы, поддерживающие брюшные плавники у названной девонской рыбы, показывают удивительное сходство с тем, что мы видим у наземных позвоночных.[9] Покровные кости черепа кистеперых обнаруживают замечательное сходство с костями черепа Stegocephala, древнейших четвероногих. В черепе Stegocephala мы находим следующие кости, соответствующие костям Crossopterygii: praemaxillare, maxillare, nasale, frontale, praefrontale, parietale, squamosum (pteroticum), postfrontale. Quadratojugale стегоцефалов соответствует suboperculum (Moodie, 1915:639). У Polypterus, строение которого более известно, мы находим следующие черты высших (наземных) позвоночных (Tetrapoda): двулопастный плавательный пузырь залегает на брюшной

[8] Под именем кистеперых, Crossopterygii, обычно (напр., Woodward, 1891) разумеют, вслед за Гексли (1861), группу рыб, обладающих лопастными парными плавниками и присутствием между ветвями нижней челюсти костяных пластинок, заступающих место лучей, поддерживающих перепонки. Woodward подразделяет их на подотряды: Haplistia (род Tarrasius), Rhipidistia (Holoptychiidae, Osteolepidae и др.), Actinistia (Coelacanthidae) и Cladistia (Polypteridae). Но Goodrich (1909:278—279, 290, табл. 226—229) справедливо считает группу кистеперых, понимаемую в этом объеме, разнородной и разделяет ее на три отдела, из коих каждый равноценен с Actinopterygii, именно: 1) Osteolepidoti (Haplistia+Rhipidistia), 2) Coelacanthini, 3) Polypterini. Таким образом, и так называемые Crossopterygii состоят из трех параллельных развивавшихся конвергентно ветвей.

[9] См.: Goodrich, 1901; также Шмальгаузен, 1915:22; Сушкин, 1910:250.

стороне и впадает в пищевод с брюшной стороны; отверстие его снабжено мышцами и может открываться и закрываться, так что здесь позволительно говорить о зачаточной гортани. Вообще плавательный пузырь у Polypterus находится на пути превращения в легкие, в связи с чем и кровеносная система начинает преобразовываться по типу легочного дыхания; между прочим, есть нечто вроде нижней полой вены. Далее у Polypterus наряду с нижними есть и верхние ребра, сошник, как у амфибий, парный, symplecticum отсутствует.

Все это позволяет выводить наземных позвоночных скорее от Crossopterygii.[10]

Таким образом, двоякодышащие рыбы и наземные позвоночные представляют как бы два параллельных ствола. И вот мы видим, что у Dipnoi развивается совершенно независимо целый ряд органов и признаков, параллельных тем, что имеются у амфибий. Именно:

1. Легкие, у Protopterus и Lepidosiren — парные.

2. Намечается разделение предсердия на две половины, правую и левую; легочная вена, несущая артериальную кровь в сердце, впадает в левую часть венозного синуса и доставляет сердцу кровь через левую половину предсердия; напротив, венозная кровь попадает в желудочек через правую часть венозного синуса и правую половину предсердия.

3. Желудочек продолжается в спиральноизвитой conus arteriosus, снабженный внутри продольной спиральной перегородкой, состоящей из ряда клапанов.

4. Вообще кровеносная система начинает переходить на тип легочного дыхания.

5. В связи с этим носовые отверстия открываются в полость рта.

6. Череп автостилический, т. е. palatoquadratum сращено с черепом и hyomandibulare совершенно не играет роли подвеска.[11]

7. В черепе имеется большое squamosum (pteroticum), очень похожее на squamosum амфибии.

8. В отличие от рыб и в соответствии с наземными позвоночными в височной области образуется перекрытие из покровных костей, связанное с черепом лишь впереди. У наземных позвоночных это перекрытие подвергается многообразным видоизменениям и иногда редукции, но во всяком случае остатки его наблюдаются еще у млекопитающих в виде скуловой дуги (об этом см.: J. Boas, 1915).

9. Таз очень похож на таз низших амфибий.

10. Имеется нижняя полая вена (vena cava inferior), как у четвероногих (гомолог ее есть и у Polypterus).

11. Печеночные вены у Protopterus впадают в нижнюю полую вену, как у амфибий.

12. Полушария большого мозга сильно развиты, pallium у них довольно толст, а мозжечок редуцирован, как у амфибий.

13. В переднем мозгу, впервые среди рыб, появляется hippocampus, или аммонов рог, который имеется у безногих амфибий (Gymnophiona) и у всех птиц и млекопитающих.[12]

[10] Впрочем, и здесь нужно быть осторожным, так как возможно, что и эти сходства есть результат конвергенции. Замечательно, что древнейшие кистеперые (Osteolepis, Eusthenopteron и др.) известны из девонских отложений. К этому же времени относятся отпечатки довольно крупного, длиной 60—70 см, четвероногого, описанного Маршем (Marsh, 1896) из верхнедевонских слоев Пенсильвании под именем Thinopus antiqus. Таким образом, Crossopterygii и четвероногие являются современниками, и это одно заставляет нас относиться с осторожностью к попыткам выводить Tetrapoda из кистеперых. Уже некоторые нижнекаменноугольные стегоцефалы так высоко дифференцированы, что о прямом происхождении их от рыб не может быть и речи.

[11] [О том что автостилия у Dipnoi и Tetrapoda развилась конвергентно, см.: Шмальгаузен, 1923.] (588)

[12] Об аммоновом роге у рептилий см. выше, стр. 167.

14. Клоака. Сходство в мочеполовой системе.

Но наряду с этими чертами высокой организации у двоякодышащих рыб мы находим целый ряд признаков, указывающих на их весьма низкое строение: хорда не расчленена на позвонки, скелет парных плавников хрящевой, в черепе значительное количество хряща, maxillare и praemaxillare отсутствуют, а покровные кости нижней челюсти только намечаются и т. д. Все это позволяет считать двоякодышащих за такую группу рыб, которая в порядке филогенетического ускорения приобрела ряд признаков наземных позвоночных (Tetrapoda).

Насколько можно судить, предки Dipnoi и предки кистеперых берут начало недалеко друг от друга; где-нибудь здесь же лежит и место ответвления наземных позвоночных. В настоящее время обычно принимают, что Dipnoi происходят прямо от Crossopterygii, но это вряд ли так.

Не приходится серьезно говорить о том, чтобы у Dipnoi и у предков амфибий могли *случайно* появиться такие признаки, которые в результате дали возможность перейти от жаберного дыхания к легочному: для этого нужна одновременная перестройка не одной системы, а целого ряда других, необходимы изменения в сердце, сосудах, носовой полости, легких, мышечной системе и т. д. Чтобы все это могло скомбинироваться в одно гармоническое целое путем случайных вариаций признаков, да еще одновременно в двух группах, каковы Dipnoi и предки амфибий, такому чуду не должен верить ни один естествоиспытатель. Основанное на статистике учение о термодинамике показывает, что «все может случиться», если только дан достаточно большой промежуток времени. Так, камень может «сам собою» подняться вверх на несколько метров; но теория вероятностей показывает, что это может случиться раз в такое количество лет, какое выражается числом 10, возведенным в степень десять миллиардов. Практически в том мире, какой нас окружает, такая вероятность называется невозможностью. Но вероятность, чтобы *случайно* образовалась у двух разных групп комбинация признаков, ведущая от водного дыхания к легочному, еще меньше.

Очевидно, возможность легочного дыхания имелась уже потенциально и у кистеперых, и у предков двоякодышащих, и у предков наземных позвоночных.

Параллелизм между двоякодышащими и амфибиями показывает, что организмы развиваются согласно внутренним, заложенным в них силам, которые осуществляют определенные формы, при наличии определенных обстоятельств.

Одного приведенного примера параллелизма достаточно, чтобы обнаружить полную несостоятельность теории отбора случайных изменений.

Замечательно, что приспособление к воздушному дыханию развилось совершенно независимо от Polypterus и Dipnoi также у некоторых Teleostei, например у Anabas (Henninger, 1908 : 270), Monopterus. У всех у них в связи с этим наблюдаются изменения в кровеносной системе, приводящие к тому, что в сердце попадает, помимо венозной, еще и артериальная кровь.

5. Динозавры

[Сходства между динозаврами и птицами.] Динозавры, ископаемые мезозойские рептилии, занимали некогда на суше место млекопитающих. Они были распространены от триаса до самого верхнего мела (может быть, даже до палеоцена Сев. Америки и Патагонии). Среди них были и травоядные формы (Sauropoda), и хищные (напр., Theropoda), и четвероногие, двуногие, птицеобразные. Группа динозавров полифилетична, распадаясь явно на два отряда, имеющих, очевидно, независимое происхождение (Seeley, 1901; Huene, 1914 : 41):[13] это Saurischia, с крокодильим тазом, и Ornithischia, с птичьим тазом. Различие в тазе есть

факт чрезвычайно удивительный, если принять во внимание, что большая часть как Saurischia, так и Ornnithischia была наподобие птиц двуногими.[13] Matthew (1915 : 32) различает следующие подотряды:

1. Saurischia: Coelurosauria (Compsognatha), Pachypodosauria, Theropoda, Sauropoda;

2. Ornithischia (=Orthopoda =Praedentata): Ornithopoda (=Iguanodontia), Stegosauria, Ceratopsia.

Замечательно, что динозавры обнаруживают в своем строении некоторые характерные черты птиц. У многих кости пневматичны, хотя ни один из этих ящеров не летал; у Ornithischia, динозавров с птичьим тазом, в строении передней конечности нет ни малейшего намека на возможность преобразования ее в крыло. У прыгавших на задних ногах Coelurosauria (напр., у Compsognathus, у Coelurus) не только кости конечностей, но и позвонки внутри заключают полости. У Theropoda кости конечностей (иногда и позвонки) полые. У Sauropoda кости конечностей почти массивны, но туловищные позвонки с полостями, иногда весьма обширными (напр., у Pelorosaurus).[14] Полости в конечностях и позвонках имелись и у некоторых Ornithischia. В эти полости у динозавров, очевидно, проникали, как и у птиц, воздушные мешки легких. Это обстоятельство дало Геккелю (Haeckel, 1895 : 371) основание предполагать, что динозавры имели четырехкамерное сердце (как птицы) и были теплокровными; Фюрбрингер (Fürbringer, 1900 : 656—657) и Гадов (Gadow, 1901 : 415) находят это правдоподобным.[15]

Но, помимо того, у динозавров есть еще целый ряд признаков, общих с птицами: у Ornithopoda в связи с ясной тенденцией к хождению на *задних ногах* от лобковой кости (pubis) отходит вниз и назад длинный и тонкий отросток (postpubis), параллельный седалищной кости (ischium), благодаря чему лобковая область у Iguanodon, например, делается весьма похожей на то, что мы видим у птиц (у которых pubis отогнута назад и параллельна седалищной).[16] Лобковое сращение отсутствует, как и у громадного большинства птиц (см. рис. 14, *A*).

Крестцовых позвонков у ныне живущих рептилий, как правило, два (изредка бывает три), у современных птиц же 9—25 (Fürbringer, 1888 : 1599), а у Archaeopterух 5 или 6. У динозавров количество крестцовых позвонков по сравнению с ныне живущими рептилиями увеличено, равняясь 3—10 (у Saurischia 3—5); при этом наблюдается тенденция к постепенному увеличению числа: у триасовых и юрских их часто 3, а у верхнемелового Triceratops —10.

---

[13] Ранее Huene (1907—1908 : 404) считал динозавров монофилетичными, выводя Ornithischia из Saurischia. Abel (1919 : 576) тоже признает дифилетичность динозавров, деля их на два отряда: Dinosauria (= Saurischia) и Ornithischia.

[14] Замечательно, что в противоположность птицам именно самые мелкие динозавры обладали наибольшей пневматичностью костей. Таковы Compsognathus длиной с полметра, Coelurus величиной с варана и Hallopus размером с кролика. Между тем гиганты, подобные Stegosaurus и Triceratops, имели массивные кости. Так что считать пневматичность костей у динозавров за приспособление к облегчению скелета нельзя. Явление это еще ждет своего объяснения (M. Fürbringer, 1900 : 657—658). Отметим еще, что Archaeopterух имел скелет не пневматичный.

[15] Фюрбрингер (1900 : 659) приводит, впрочем, некоторые факты, говорящие как будто против теплокровности динозавров. Геккель (1895 : 7, 370) на основании предполагаемой теплокровности динозавров и птерозавров выделяет их в особый класс Dracones.

[16] По мнению Mehnert (1888), postpubis Ornithischia, хотя замечательно похож на pubis птиц, но не гомологичен ему (см. об этом: Fürbringer, 1888 : 1045—1046, 1609—1610). Иного взгляда держится Huene (1907—1908 : 358; 1914 : 40): postpubis Ornithischia гомологичен pubis птиц, ящериц и черепах; птицы прошли через стадию, когда они, подобно Ornithischia, имели praepubis; у зародыша Casuarius galeatus, по Sabatier (1880), имеется еще остаток praepubis. J. Boas (1914 : 568, fig. 19—21) тоже высказывается в пользу гомологии pubis птиц с postpubis Ornithischia. См. об этом также: Шимкевич, 1912 : 224—225.

У некоторых (Compsognathus, Ornithomimus и др.) astragalus тесно прилегает к нижнему концу большой берцовой кости (tibia) — совершенно как у молодого страуса (у взрослых птиц astragalus сливается с tibia). Формой astragalus у Ornithomimus (сем. Compsognathidae из Saurischia, верхний мел Сев. Америки) чрезвычайно напоминает astragalus молодого страуса. У Compsognathus дистальные tarsalia начинают сливаться с metatarsalia, как бы для образования цевки (tarso — metatarsus), столь характерной для задней конечности птиц. У птиц в строении цевки прини-

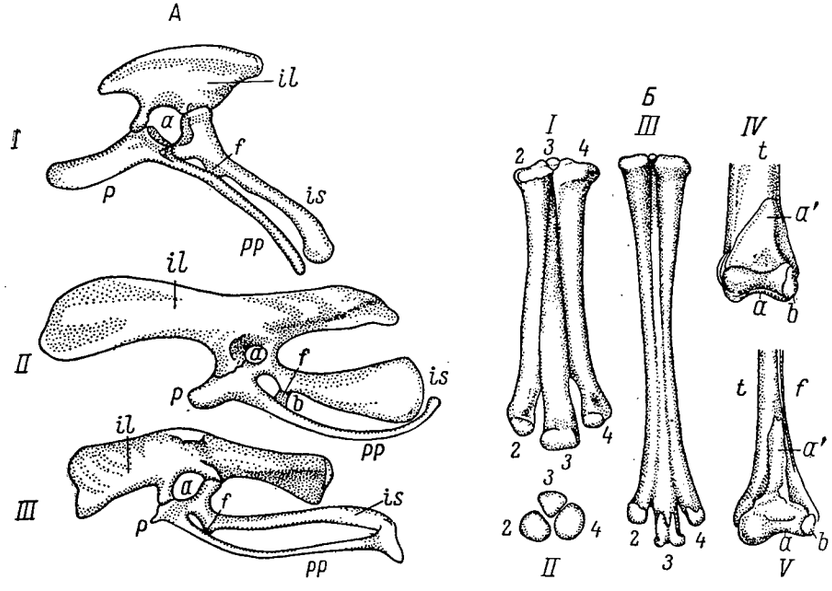


Рис. 14. *A* — таз динозавров и птиц. *I*. Camptosaurus, динозавр из Ornitischia; *II*. Молодой Crypturus (птица); *III*. Rhea (американский страус).

a — вертлужная впадина; *b* — связка; *f* — отросток седалищной кости; *il* — (ilium), подвздошная; *is* — (ischium), седалищная; *p* — (pubis), лобковая; *pp* — postpubis.

Б. — *I*. Цевки Ornithomimus, динозавра из Saurischia. *II*. То же сверху. *III*. То же у молодого индюка. *IV*. Нижний конец голени (tibia) и проксимальный отдел tarsus у Ornithomimus. *V*. То же у молодого страуса.

a и *b* — две кости tarsus; *a'* — отросток кости *a*; *f* — fibula; *t* — tibia; 2, 3, 4 — metatarsalia. (Из Boas, 1914).

мают участие 2-е, 3-е и 4-е metatarsalia, 1-е metatarsale остается самостоятельным (нередко редуцировано), а 5-е совершенно отсутствует; при этом верхний конец 3-го metatarsale лежит позади 2-го и 4-го. Соответственно этому и у Ornithomimus цевка состоит из трех metatarsalia: 2-го, 3-го и 4-го, причем положение верхнего конца 3-го поразительно напоминает то, что мы видим у птиц (см. рис. 14, *Б*).

Первый палец ноги у многих динозавров (Hypsilophodon из Orthopoda, затем у Allosaurus и Tyrannosaurus из Theropoda и др.) противополагается и обращен назад, как у птиц (Abel, 1911 : 156—162), а у некоторых рудиментарен (напр., у Ornithomimus, Iguanodon, Stegosaurus) или совершенно исчезает (Triceratops), что бывает и у птиц (так, большого пальца совсем нет у страуса, нанду, казуара, дрофы, Sharadrius, Alca и др.).

Лопатка и коракоид часто срастаются, как у бескилевых птиц.

У многих бедро короче большой берцовой. По исследованиям Долло (Dollo, 1893), бедро у Iguanodon построено совершенно по типу птиц (ср. также: Osborn, 1900a : 784).

У Sauropoda остистые отростки в шейных позвонках нередко рудиментарны или отсутствуют, а в передних спинных позвонках двураздельны. Osborn (: 786—787) указывает на сходство шейных и первых спинных позвонков у динозавра Camarosaurus (из Sauropoda) с тем, что наблюдается у эму (Dromaeus). И у Diplodocus позвоночник обнаруживает черты сходства с птичьим.

Дальнейшие черты птичьей организации у динозавров таковы: присутствие между глазницей и ноздрей отверстия (иногда двух и даже трех), т. н. foramen praeorbitale (оно есть из амфибий у некоторых стегоцефалов, например у Trematops, а из рептилий еще у птерозавров, у Parasuchia, Pseudosuchia и некоторых крокодилов); известная подвижность quadratum у некоторых динозавров (Telmatosaurus, Claosaurus — оба из Orthopoda); [17] присутствие у всех Ornithischia рогового клюва.

Весьма замечателен Ceratosaurus (Theropoda, сем. Coeluridae) из нижнего мела Колорадо. У него дистальные tarsalia сливаются с тремя слившимися между собой metatarsalia, давая начало цевке, как у птиц. На носовой кости находится костяной гребень, очевидно, несший роговой гребень (откуда и название Ceratosaurus), подобно тому как и казуары (Casuarius) на носовых, лобных и особенно решетчатых костях имеют шлемообразное разрастание костной ткани, покрытое роговым покровом (таким путем у основания клюва и на темени образуется как бы шлем). В нижней челюсти у Ceratosaurus отверстие, как у многих птиц. По-видимому, соединение quadratum с squamosum было подвижным (Versluys, 1910 : 190). Praefrontalia выдаются крышеобразно над глазами, как у казуаров. Но таз устроен совсем не по-птичьему.

[Являются ли динозавры предками птиц?] Возникает вопрос, чем же объясняется такое сходство динозавров с птицами? И самым естественным, казалось бы, был ответ, что динозавры есть родоначальники птиц. Подобное решение и давали прежде некоторые зоологи и палеонтологи, иногда прибавляя, что от динозавров произошли не все птицы, а лишь бескилевые (Ratitae), т. е. страусообразные; [18] при этом за родоначальников птиц принимали то Ornithischia, то Compsognathus. К числу авторов, выводивших птиц из динозавров, относятся Гексли (Huxley, 1868), считавший, что птицам дали начало формы, подобные Compsognathus, далее Марш (Marsh, 1877), Баур, Коп, Мензбир (1885 : 79, 81; 1887 : 86, 88).[19] Mivart (1871) и Видерсгейм (Wiedersheim, 1884) выдвинули мнение, что от динозавров произошли бескилевые птицы, а килевые (Carinatae) от птерозавров.[20]

Однако при современном состоянии знаний о динозаврах выводить из них птиц невозможно: Saurischia хотя имеют задние конечности, иногда весьма близкие к птичьим, не могут считаться родоначальниками птиц потому, что у них таз совсем не птичий; Ornithischia, обладая птичьим тазом, не показывают в своей передней конечности никаких приближений, а в задней — мало приближений к птицам.[21] У всех динозавров отсутствует ключица. Череп этих рептилий очень отличается от птичьего.

[17] Versluys, 1910, 1912. Из четвероногих подвижное quadratum встречается почти у всех ящериц (включая и мозазавров), змей и птиц. Такое состояние черепа называют стрептостилией.

[18] Последний из авторов, принимающих такой взгляд, это Steinmann, 1908 : 218—219. Затем можно упомянуть, что J. Boas (1914 : 567) продолжает считать Ornithischia за предков птиц; но в статье этой, посвященной филогении позвоночных, вообще много совершенно устарелых воззрений.

[19] Цитаты см. у Мензбира, 1885 : 62 сл., 1887 : 66 сл.; Fürbringer, 1902 : 728—729.

[20] Owen (1878) же, выводя килевых тоже от птерозавров, считал бескилевых за результат регрессивного развития килевых.

[21] У большинства Saurischia передняя конечность тоже ничего не имеет общего с крылом птицы, но у некоторых Abel (1919 : 586) находит известное сходство в строении кисти с птичьей. Именно у Pachypodosauria и Compsognathidae 1-й палец самый сильный, 2-й самый длинный, 4-й и 5-й, отсутствующие у птиц, малы.

Фюрбрингер (Fürbringer, 1900 : 655—656) указывает, что у динозавров quadratum неподвижно (т. е. череп монимостилический), тогда как у птиц оно подвижно (т. е. череп стрептостилический). Уже это одно обстоятельство заставляет искать предков птиц среди форм с подвижным quadratum.

Правда, Versluys (1910, 1912) вслед за Marsh и Nopcsa обнаружил, что у некоторых динозавров quadratum было подвижно, и тем еще более увеличил число сходств между этими рептилиями и птицами. Однако, несмотря на это, и названный сейчас автор стоит против того, чтобы выводить птиц из динозавров: он полагает (1910 : 240, 244), что и у тех, и у других подвижное состояние quadratum развилось совершенно независимо из такого состояния, какое мы находим у гаттерии.

Мы подходим таким путем к вопросу, чем же объяснить сходство с птицами у динозавров, если вместе с Фюрбрингером (Fürbringer, 1888 : 1623—1625; 1900 : 680; 1902 : 726—736), Гадовым (Gadow, 1901), Mehnert (1888), Huene (1907—1908 : 402—403), Versluys (1910), Абелем (1919: 524, 686) [22] можно считать доказанным, что первые не происходят от последних? Все названные авторы объясняют сходство динозавров и птиц как результат *конвергенции*. Фюрбрингер и Менерт особенно подчеркивают это в отношении сходств, наблюдаемых в строении таза (Fürbringer, 1888 : 1044, 1612) и задних конечностей. К этому взгляду и приходится примкнуть.

Происхождение динозавров и птиц. Откуда же берут начало птицы? Разрешение этого вопроса нам важно и для дальнейшего. Фюрбрингер (1888), один из величайших знатоков анатомии, палеонтологии и классификации птиц и рептилий, высказывается не только против происхождения птиц от динозавров, но и против более или менее тесного родства между ними. По его мнению (1900 : 654), динозавры ответвляются где-то поблизости Rhynchocephalia, от одного корня с крокодилами; птиц же вывести из каких-либо определенных рептилий нельзя, они чересчур специализированы; по их подвижному quadratum и некоторым другим признакам они имеют некоторое сходство с примитивными Lacertilia (1900 : 655—656). Исходной формой для птиц могли послужить *лазящие* Lacertilia (Fürbringer, 1902 : 734—735). При этом Фюрбрингер рисовал себе ход преобразования лазящих ящериц в птиц так: сначала приобретение высоко развитой способности к лазанию (при этом он указывает на пример молодых гоацинов, Opisthocomus, а также других молодых птиц, обладающих способностью к лазанию при помощи крыльев), далее следовало превращение чешуй в перья и связанное с этим приобретение способности к летанию и теплокровности. Последним этапом было развитие двуногости (1902 : 734).

Приблизительно так же представляет себе происхождение птиц Abel (1911 : 177; 1919 : 586).

Другие ученые рисуют себе происхождение птиц не от лазящих рептилий, а от прыгающих или ходящих на задних ногах. Осборн (Osborn, 1900 : 796—797) полагает, что тенденция к двуногости характерна для всех, даже наиболее низко организованных динозавров,[23] и думает, что птицы ведут начало от примитивных *двуногих* динозавров.

Nopcsa (1907 : 234) указывает, что если птицы произошли от древесных четвероногих и способность к летанию развивалась раньше способности к хождению на двух задних ногах, то непонятно, почему они пользуются для летания лишь передними конечностями, а не всеми четырьмя,[24] почему передние конечности менее специализированы, чем задние, почему у птиц развились крылья, а не летательные перепонки (patagium), как у птерозавров и летучих мышей. Между тем, если мы обратим внимание на конечности Archaeopterux, то увидим у него типично птичьи ноги, с цевкой, небольшим первым пальцем, отсутствием пятого и т. д., тогда как крылья несут еще примитивные черты. Nopcsa принимает, что птицы развились из длиннохвостых рептилий, приобревших двуногость и на бегу «загребавших» передними ногами в воздухе; [25] у таких прыгающих динозавроподобных рептилий чешуи на передних конечностях и на хвосте преобразовались в перья и тем дали толчок к летанию. К этому мнению примыкает и Versluys (1910 : 250): он выводит и динозавров, и птиц от таких Rhynchocephalia (Diaptosauria), которые перешли от четвероногого хождения к двуногому. Следует ли, говорит он, таких проблематичных Rhynchocephalia считать еще за Rhynchocephalia или же уже за примитивных динозавров, это вопрос открытый.[26]

В последнее время Broom (1913) и Huene (1914), а за ними и Abel (1919) стали выводить динозавров, птерозавров и птиц из Pseudosuchia.

Pseudosuchia, или лжекрокодилы, это группа вымерших крокодилообразных рептилий, достигшая расцвета в триасовое время. Сюда относят роды Proterosuchus, Ornithosuchus, Euparkeria, Scleromochlus, Aetosaurus и некоторые другие. Прежде эту группу считали за один из отрядов подкласса Crocodilia (который делили на Pseudosuchia, Parasuchia и Eusuchia). Но теперь Pseudosuchia признают за самостоятельную единицу, сходство которой с настоящими крокодилами обязано конвергенции. Huene (1908; 1914 : 22) выводит Pseudosuchia из форм, близких к Protorosaurus. Таким образом, мы имеем здесь лишь дальнейшее развитие вышеприведенных взглядов Versluys'a.[27]

По мнению Broom'a (1913 : 631—632), птицы произошли от одной из псевдосухий, которая, приобретя двуногость (т. е. сделавшись животным, прыгающим на задних ногах) и вместе с тем заднюю конечность типа динозавров, перешла к древесному образу жизни и получила способность к летанию. От псевдосухий произошли также динозавры и птерозавры (: 630—631). Подобным образом и Huene выводит (1914 : 50) из Pseudosuchia, в виде отдельных параллельных ветвей, Saurischia, Ornithischia, птиц, крокодилов (s. str. = Eusuchia), птерозавров, Parasuchia. Птицы ответвились от Pseudosuchia поблизости от Ornithischia (: 42); дальнейшую их судьбу Huene представляет себе так же, как и Broom: примитивные Pseudosuchia превратились в прыгающие существа наподобие тушканчиков, а эти перешли в Ornithischia. От этих тушканчикообразных Pseudosuchia, еще до потери ими вторичного грудинно-плечевого пояса, отчленилась ветвь, которая приспособилась к древесной жизни (подобно тому как и белки происходят от прыгающих по степи грызунов). Спрыгивая с деревьев, эти существа выработали покров из перьев и крылья.

---

[22] Из других авторов можно указать на Оуена (Owen), Фогта (Vogt), Паркера (W. K. Parker).

[23] В согласии с этим мнением, ныне склонны принимать (Huene, 1908 : 407), что даже Stegosauria (из Ornithischia), которые являются четвероногими, произошли от двуногих предков.

[24] В последнее время Beebe (1915) высказал предположение, что птицы прошли через стадию, когда у них были крылья и на задних конечностях. Он ссылается на тот факт, что у четырехдневного голубя есть зачатки 12 маховых и 6 кроющих перьев на ногах; нечто подобное имеется и у Archaeopterux.

[25] См. рис. у Nopcsa, 1907 : 235.

[26] В настоящее время не склонны придавать Rhynchocephalia большое филогенетическое значение: это — группа, которая не дала начала никакой значительной ветви. Отметим еще, что Palaeohatteria из перми Саксонии, которую раньше относили к Rhynchocephalia, теперь признается за пеликозавра (Williston, 1917). Proterosaurus, по исследованиям Williston, не имеет двух височных ямок; поэтому причисление его к Rhynchocephalia неправильно; присутствие у него foramen praeorbitale тоже сомнительно. Abel (1919 : 451) выделяет Proterosaurus в особый отряд Proterosauria. Замечательно, что у этой формы кости конечностей были полые.

[27] См. предыдущее примеч.

Но какого бы взгляда ни держаться на происхождение птиц, одно с несомненностью вытекает из предыдущего обзора мнений: наиболее разительные черты сходства в строении динозавров и птиц есть результат конвергенции, т. е. развития в определенном направлении.

[Предположение, что и динозавры, и птицы произошли от общего ствола, у которого уже были соединены признаки, общие динозаврам и птицам, конечно, нужно отбросить как явно несостоятельное. Допустим, что птицы, Saurischia и Ornithischia произошли от Pseudosuchia — понятно, от разных групп этих рептилий, приобретших соответственно признаки птиц, Saurischia, Ornithischia. Но в таком случае чем иначе, кроме конвергенции, объяснить сходства, наблюдаемые между строением задней конечности некоторых Saurischia (например, Ornithomimus; см. рис. 14, *Б*) и птиц? Какую бы группу мы ни приняли за исходную, все равно нам придется прибегнуть к конвергенции для объяснения сходств между Aves, Ornithischia, Saurischia, Crocodilia и Pterosauria, ибо сходства у сейчас названных групп, так сказать, перекрещиваются: птицы, например, в известных отношениях сходствуют с Ornithischia, в других с Saurischia, в третьих с Crocodilia, в четвертых с Pterosauria.] (597—598)

Как мы уже указывали, сами динозавры полифилетичны. Обе группы, и Saurischia и Ornithischia, заключают ряд сходств, развившихся независимо у тех и других. К числу таковых относятся, например, птичьи особенности в строении задней конечности у тех Saurischia и Ornithischia, которые ходили на задних ногах, а также некоторые черты в устройстве позвоночника (Nopcsa, 1907 : 231).

Тенденция к образованию задней конечности по типу птиц, именно — к слиянию элементов, намечается и у ныне живущих рептилий; так, у некоторых ящериц и черепах в tarsus имеется крупная кость, tarsale proximale, образовавшаяся слиянием нескольких костей. Кроме того, у рептилий намечается разделение tarsus на два отдела, проксимальный и дистальный, между которыми находится главное (интертарсальное) сочленение стопы.

У хамелеонов можно отметить следующие черты сходства с птицами: тенденцию к образованию легочных мешков, отсутствие мочевого пузыря, трахеальный мешок, как у Dromaeus (D'Arcy Thompson, 1885).

6. Крокодилы

Крокодилы со всеми своими типичными особенностями появляются внезапно в лейасе. Раньше вместе с Huxley считали за их предков триасовых крокодилообразных Parasuchia (Phytosauridae и др.) и Pseudosuchia (Aetosauridae и др.), но Кокен, Циттель, Williston, Huene и др. показали, что это неверно.

Как отметил еще Гегенбаур (1865, 1866), крокодилы обнаруживают ряд сходств с птицами, хотя о происхождении птиц от крокодилов, понятно, не может быть и речи. Самое удивительное из таких сходств — это устройство сердца, которое у тех и других четырехкамерное; в связи с этим у крокодилов наблюдается тенденция к редукции левой дуги аорты. Сонная артерия (carotis) правой и левой стороны отходит от правой дуги аорты одним общим стволом, как у многих птиц.[28] Мозг крокодилов из всех рептилий наиболее приближается к птичьему: мозжечок сравнительно объемист, прикрывает ромбоидальную ямку и обнаруживает тенденцию к разделению на среднюю часть и боковые, как у птиц. В легких крокодилов тоже замечаются черты сходства с птицами. Ребра крокодилов, как и у птиц, плоские, снабжены processus uncinati и сочленяются с позвонками посредством capitulum и tuberculum. Схождение коракоида

[28] У варана, Python и Boa каротиды тоже начинаются непарным стволом.

и лопатки под острым углом напоминает такие же соотношения у птиц и птерозавров. Коракоид крокодилов похож на ту же кость у Ratitae. Ключица, как у большинства Ratitae, отсутствует. Подвздошная кость несколько расширена. Наблюдается некоторое сходство в строении передней конечности (соотносительная величина ulna и radius, начинающаяся редукция 5-го и 4-го пальцев, особенно же стремление к слиянию элементов в carpus), которое влечет за собою и сходство в мышечной системе (musculi thoracici superiores и brachiales superiores; см. Fürbringer, 1888 : 1621, ср. также : 1615). Есть сходства в нервной системе (plexus brachialis и lumbo-sacralis), в органах зрения и особенно слуха: улитка начинает образовывать спиральный завиток; полость кожистой улитки соединяется с sacculus посредством узкого canalis reuniens; точно так же и utriculus сообщается с sacculus узким каналом; есть Кортиева, или кроющая, перепонка, прикрывающая сверху слуховые клетки; среднее ухо сообщается с воздухоносными полостями окружающих костей; Евстахиевы трубы открываются в полость глотки одним срединным отверстием; как и у птиц, особенно у сов, имеется складка, прикрывающая наружное отверстие уха. Penis крокодилов очень похож на penis страуса (и черепах).

Ряд сходств с птицами в строении органов пищеварения: у обоих классов имеются лимфоидные скопления около отверстия Евстахиевой трубы («tonsillae» pharyngeae), изгиб желудка, приводящий к сближению кардиальной и пилорической части, наличие сухожильной пластинки в мускулистой стенке мускульного желудка, длинная извитая кишка, обычно двулопастная печень.

В строении гортанных хрящей тоже есть сходство: хрящи кольцевидный (cart. cricoidea) и черпаловидные (arytaenoideae) развиты хорошо. Общее строение трахеи одинаково, а у Crocodilus acutus трахея, как у многих птиц, петлеобразно изогнута.

7. Летающие ящеры

Летающие ящеры, Pterosauria, или Ornithosauria, или Patagiosauria, появляются впервые в виде разрозненных остатков в верхнем триасе (рэт), достигают расцвета в юрское время и исчезают в верхнемеловое, не оставив потомства. Они делятся на два подотряда: длиннохвостых юрских Rhamphorhynchoidea, или Pterodermata, и короткохвостых юрских и меловых птеродактилей (Pterodactyloidea, или Ornithochiroidea). Так как подотряды эти нельзя вывести один из другого, то Abel (1919 : 554) возвел их в ранг особых отрядов. Таким образом, птерозавры тоже полифилетичны.

Летающие ящеры во многом обнаруживают поразительные сходства с птицами. Однако не может быть сомнения в том, что они не являются предками птиц: хотя и у птерозавров, и у птиц для полета служили видоизмененные передние конечности, однако преобразование в органы для летания идет у птерозавров совсем в другом направлении, чем у птиц, именно летательная перепонка у птерозавров поддерживалась весьма удлиненным пятым локтевым пальцем и перьев у них не было, тогда как у птерозавров четыре первых пальца передней конечности отступают на задний план по сравнению с пятым,[29] у птиц в скелете крыла существен-

[29] Три средних пальца обычной длины, свободны и снабжены когтями, первый — более или менее редуцирован или совсем отсутствует. Впрочем, в последнее время Williston (1911) возвращается к взгляду Кювье, согласно которому палец, поддерживавший летательную перепонку у птеродактилей, был не пятый, а *четвертый*. Williston основывается при этом на формуле фаланг передней конечности, которая у птеродактилей 2, 3, 4, 4; у крокодилов 2, 3, 4, 4, 3; у палеозойских рептилий, у Sphenodon и у большинства современных ящериц 2, 3, 4, 5, 3. Все это делает весьма правдоподобным, что у птеродактилей недостает пятого пальца (как у птиц), а не первого (см. также Abel, 1911 : 599). Но если это так, все же план устройства органа полета у птиц и птеродактилей остается различным.

ную роль играют три первых пальца, четвертый имеется лишь в виде зачатка у молодых, а пятый исчезает бесследно. Таз птеродактилей тоже совсем не похож на птичий, несколько напоминая таз крокодилов наличием кости, подобной praepubis крокодилов. Тем не менее организация летающих ящеров обнаруживает удивительные черты сходства с птицами, причем это сходство вовсе не внешнее, а распространяется на самые основные, самые существенные признаки.[30]

Череп у птерозавров посажен на позвоночник по-птичьему, перпендикулярно к оси шеи, и снабжен клювом. Швов на черепе у взрослых нет, как у птиц. У большинства птиц на боках черепа, между орбитой и носовым отверстием, имеется по предглазничному отверстию; то же — у всех длиннохвостых птерозавров (Rhamphorhynchoidea), у короткохвостых же (Pterodactyloidea) оно может отсутствовать. Фюрбрингером (1888 : 1602) отмечаются следующие черты сходства в черепе птерозавров и птиц: относительно большая величина, объемистая полость для мозга, более или менее выраженная пневматичность, в связи с этим легкость, отношение basitemporale и basioccipitale и положение затылочного мыщелка, величина глазниц и носовых отверстий, значительная длина челюстей, иногда беззубых и покрытых частью или сплошь роговым покровом, сращение половин нижней челюсти и т. д. Общая форма черепа повторяет типы черепов у птиц: есть формы с черепами, как у дятла, цапли, баклана.

У верхнемелового Pteranodon (Ornithostoma) сочленение нижней челюсти с черепом происходит при помощи отростка с винтообразной поверхностью, подобно тому как у пеликана. Грудина снабжена более или менее развитым гребнем (особенно — у Rhamphorhynchus). Шейные позвонки птерозавров обнаруживают некоторое сходство с такими же позвонками птиц. Хотя обычно у птерозавров рот вооружен зубами, но у Pteranodon он совершенно лишен их. Число крестцовых позвонков, которое у ныне живущих рептилий не свыше трех, у птерозавров (3) 4—10, т. е. увеличено, как и у птиц, причем крестцовые позвонки, подобно тому как и у птиц, слиты между собой. У некоторых, например у Pterodactylus grandis, у нижнелейасового Dimorphodon, проксимальный ряд tarsalia срастается с дистальным концом tibia, как у птиц (Seeley: 102—104, 195). Fibula представляет собой тонкую и длинную, редуцированную косточку, присоединенную к проксимальному концу длинной tibia — совершенно как у птиц. Tibia значительно длиннее бедра, как у птиц. Лопатка и коракоид поразительно напоминают соответственные кости у птиц: их удлиненная форма, взаимное расположение, сочленовная ямка для плечевой кости одинаковы у птиц и у птеродактилей и не похожи на то, что мы видим у других позвоночных (Fürbringer, 1900 : 358, Seeley: 111—116).[31] Плечевая кость снабжена хорошо развитым proc. lateralis (вероятно, место прикрепления мускулов pectoralis и deltoides), обнаруживая тем сходство с Ichthyornis и Accipitres.

Большинство костей у птеродактилей полые, с пневматическими отверстиями, как обычно бывает у птиц. На плечевой кости у Pterodactylus пневматическое отверстие лежит в том же самом месте и имеет ту же величину и форму, что у птиц. Очевидно, в эти отверстия проникали воздушные мешки легких, и надо думать, что сердце птерозавров было четырехкамерное, как у птиц, и кровь теплая. Эту гипотезу высказали Сили и Геккель (1866); и Фюрбрингер (1888 : 1638; 1900 : 667) и Гадов относятся к ней сочувственно. Но самое знаменательное — это сходство мозга

[30] О птерозаврах см.: M. Fürbringer, 1900 : 660—668, 355—364; H. Seeley, 1901; более новая литература у Zittel, 1911 : 298; Abel, 1919 : 561, 567.

[31] Длина, тонина, узость и продольное положение лопатки у птиц стоят в связи со способностью к летанию и находятся в соответствии с развитием musculi scapulohumerales (Fürbringer, 1888 : 1605).

птерозавров с птичьим: у современных рептилий зрительные доли (lobi optici) прилегают друг к другу, а у юрского птерозавра Scaphognathus они отделены вследствие того, что мозжечок сближен с передним мозгом, как у птиц. Кроме того, мозжечок снабжен боковыми придатками, flocculi, которые из ныне живущих позвоночных развиты у птиц и млекопитающих (зачаточные flocculi есть у крокодилов). По величине мозг птерозавров больше, чем у рептилий, приближаясь к птичьему.

Мы привели столько общих черт в организации птерозавров и птиц, что возникает вопрос: не птицы ли птерозавры? Мы уже выше привели признаки, резко отличающие их от птиц. К этому можно прибавить отсутствие перьев. За то, что птерозавры есть рептилии, говорит, кроме того, форма их предкрестцовых позвонков: они процельны, т. е. спереди вогнуты, сзади выпуклы,[32] как обычно у рептилий и чего никогда не бывает у птиц, ни у современных, ни у ископаемых (у Archaeopterux позвонки амфицельные). Затем у птиц quadratum всегда подвижно соединено с черепом, тогда как у птерозавров, как и у большинства рептилий, оно неподвижно. Наконец, задние конечности птерозавров устроены совершенно по типу рептилий. Можно еще упомянуть, что у птерозавров, как и у настоящих крокодилов и динозавров, нет ключицы (clavicula), прекрасно выраженной у большинства птиц.[33]

Весьма удивительны некоторые черты сходства в скелете птерозавров с тем, что наблюдается у млекопитающих. Так, бедро у Ornithochirus весьма похоже на бедро млекопитающих (Seeley : 100). Головка плечевой кости (humerus) имеет сходство с соответственным образованием у ископаемых рептилий Theriodontia, в некоторых отношениях весьма близких к млекопитающим, затем — с Ornithorhynchus (Seeley: 117—119, 217—218). Ввиду совершенно разного образа жизни птерозавров и Mammalia, очевидно, эти сходства не имеют приспособительного значения. И во всяком случае — это не приспособление к летанию, ибо у птиц и летучих мышей головка плечевой кости устроена иначе. Тем удивительнее встретить у птерозавров этот уклон в сторону млекопитающих. Затем ряд сходств можно подметить у птерозавров с динозаврами, именно в устройстве таза и задних конечностей и в пневматичности костей. Seeley, основываясь на этом, еще до Huene соединил птерозавров, динозавров, птиц и крокодилов в группу Ornithomorpha. Но она явно полифилетического происхождения и потому неестественна. Fürbringer (1900 : 666) считает, что птерозавры и динозавры произошли от общих предков, которым были свойственны следующие признаки: задачу поддержки туловища при хождении начинают принимать на себя задние конечности, кости начинают делаться пневматичными, squamosum и prosquamosum сливаются, есть две височные дуги и две височные ямки, quadratojugale имеется, quadratum тесно связано с черепом лишь в своей верхней части, хвостовых позвонков много, первичный пояс передних конечностей удлинен и косо направлен вперед, вторичный — редуцирован, ilium удлинено в сагиттальном направлении, задняя конечность с тенденцией к прямохождению и др.

Значительная часть сходства в строении динозавров и птерозавров есть, по моему мнению, результат конвергенции, такой же, как и между птерозаврами и птицами.

Owen сначала (1866, 1878) готов был видеть в летающих ящерах предков вообще всех птиц. Некоторые (Mivart, Wiedersheim, Vogt) были склонны выводить из птерозавров килевых птиц (Carinata), а Cope (1867) находил у Archaeopterux родство с Pterosauria. Но против этого говорит самым решительным образом коренное различие в скелете передней конеч-

[32] Хвостовые позвонки — амфицельны.

[33] У некоторых птиц ключица исчезает, например у страуса, киви, некоторых попугаев. Но это явление вторичное: надо думать, что лишенные ключицы птицы произошли от птиц, обладавших ею (Fürbringer, 1900 : 553; 1902 : 308).

ности у птиц и птерозавров, а также подвижность quadratum у птиц и неподвижность у Pterosauria (ср.: Fürbringer, 1888 : 1626; 1900 : 667, и Gadow, 1901 : 486). По мнению Фюрбрингера, нет даже оснований принимать, что те и другие произошли от общих предков, а все сходства в организации птиц и птерозавров есть, согласно взглядам названного авторитета, результат конвергенции, и птерозавров следует причислять к рептилиям. (Ср. также сказанное выше, стр. 196—198, о происхождении птиц).

8. Theromorpha

Theromorpha (или Theromora) — наиболее примитивная группа вымерших рептилий, известная начиная от верхнекаменноугольного времени и вплоть до триаса. Их обычно делят на: 1) Cotylosauria, куда относятся парейазавры, 2) Pelycosauria (Dimetrodon и др.), 3) Theriodontia (Cynognathus), 4) Anomodontia или Dicynodontia.[34]

Theromorpha в своей организации показывают замечательные черты сходства с млекопитающими, подобно тому как динозавры — с птицами (о чем выше). С самого начала Theromorpha как бы идут по пути, предназначенному для млекопитающих.

Из Theromorpha наиболее близок к Mammalia отряд Theriodontia, и именно подотряд Therocephalia (из перми и триаса). У них зубы дифференцированы на резцы, клыки и коренные. Каждый зуб, как и у прочих Theromorpha, сидит в ячейке. Нижние клыки впереди верхних. Смена зубов происходила один раз (как показал Broom, 1913 для Diademodon). Quadratum у многих (Cynognathus и др.) очень мало́; очевидно, развитие в направлении редукции его и превращения в наковальню (incus), как у млекопитающих. Стремя (stapes) сочленяется с quadratum точно таким же образом, как у млекопитающих стремя с наковальней. Есть длинный наружный слуховой проход. Нижняя челюсть с хорошо развитым венечным отростком, а angulare и supraangulare, отсутствующие у млекопитающих, малы. В последнее время обнаружено (Watson, 1914b : 779) удивительное сходство нижней челюсти триасового Diademodon, близкого к Cynognathus, с нижней челюстью (dentale, malleus, praearticulare, tympanicum) зародыша сумчатого Perameles. У триасового териодонта Gomphognathus (довольно близкого к Cynognathus) намечается отделение articulare от dentale — состояние, которое представляет шаг по направлению к дифференцировке слуховых косточек, столь характерных для млекопитающих;[35] по-видимому, имелась также косточка, соответствующая stapes или columella, возможно, что quadratum было подвижным (Petronievics, 1919). Скуловая дуга териодонтов, образованная из squamosum и jugale, устроена почти по типу млекопитающих. У южноафриканского триасового Cynognathus затылочный мыщелок двойной;[36] вообще череп этой рептилии удивительно напоминает череп хищного млекопитающего; обе половины нижней челюсти у сочленения сращены. Затем у Theriodontia лопатка срощена с коракоидом и несет на своей поверхности гребень (Cynognathus). Массивная плечевая кость (humerus) снабжена хорошо развитым processus lateralis, двумя epicondylus и foramen supracondyloideum.[37] Таз устроен совершенно как у млекопитающих: ilium, ischium и pubis соединяются в вертлужной впадине; седалищные и лобковые кости образуют широкий симфизис. У передних спинных ребер головка сочленяется с телами двух соседних позвонков (т. е. интерцентрально). Далее сходство наблюдается в строении запястья (carpus) и плюсны (tarsus). Число фаланг в пальцах, и в передней, и в задней конечности, редуцировано, равняясь 2, 3, 3, 3, 3, т. е. как обычно и у млекопитающих.

Осборн (1898 : 331—332) приводит около полутора десятка признаков, общих териодонтам и примитивным эоценовым млекопитающим, а частью характерных для Monotremata (к числу признаков, общих териодонтам и однопроходным, принадлежит способ прикрепления шейных и грудных ребер к позвоночнику и сходства в поясе передней конечности).

Эти столь разительные и давно подмеченные сходства побудили некоторых авторов, каковы Owen (1866) и Cope (1887; 1896 : 87—88), а в последнее время Осборн (см., напр., Osborn, 1918 : 191), Schlosser (в Zittel, 1911 : 349) и Williston (1917), считать Theriodontia за предков млекопитающих. Однако вместе с Бауром (G. Baur, 1896), Геккелем (Haeckel, 1895 : 423) и Абелем (Abel, 1919 : 423) можно указать на то, что Theriodontia чересчур сильно специализированы, чтобы считаться предками млекопитающих. Cynognathus, обнаруживающий столько сходства с млекопитающими, есть крупное животное, величиной с тигра, а териодонты вообще животные средней величины, тогда как самые примитивные млекопитающие, триасовые Tritylodon, были животные мелкие.

По мнению Баура, как Theromorpha, так и млекопитающие берут начало от общего ствола, от предполагаемых «Sauromammalia», причем и та, и другая ветвь развивались параллельно. К этому же взгляду примыкал и Осборн (Osborn, 1898, 1900), выводивший Theromorpha и предполагаемых Promammalia (предков Mammalia) из пермских «Sauromammalia». По его мнению (1898 : 333), в скелете Theriodontia имеются все примитивные признаки Mammalia; «никакие другие рептилии и амфибии не стоят так близко к предполагаемым Promammalia», как Theriodontia. Gaupp (1912 : 239) принимает, что млекопитающие произошли от рептилий, близких к Rhynchocephalia (гаттерия) и Sauria (ящерицы и змеи). Abel (1919 : 423) выводит млекопитающих из Cotylosauria, отрицая связь с Theriodontia.

Seeley (1896) высказал мнение, что Anomodontia и однопроходные (Monotremata) образуют одну группу, Theropsida. Есть и такое предположение (Mivart), что однопроходные ведут начало от рептилиеобразных предков, а Marsupialia и Placentalia — от амфибиеобразных.

Гексли (Huxley, 1863, 1880), Гегенбаур и Геккель (Haechel, 1866)[38] выводили в 60-х годах млекопитающих из амфибий. К этому взгляду примыкают Marsh (1898), Kingsley (1899 : 227, 1900), Fürbringer (1900 : 647, 1904), Göppert (1901).

Фюрбрингер (Fürbringer, 1900) принимает, что млекопитающие произошли от таких первичных, пока еще неизвестных, стегоцефалов, у которых quadratum еще было подвижным.

Итак, по моему мнению, выводить млекопитающих из Theriodontia нельзя. Следовательно, сходства между теми и другими есть результат параллельного развития (таково же мнение и Фюрбрингера: 643—646). Мне представляется более правильным производить Mammalia от форм, подобных стегоцефалам, которые могли дать начало и рептилиям (именно котилозаврам вроде Seymouria) и примитивным млекопитающим.

---

[34] Вышеприведенная классификация из Zittel-Broili, 1911. Watson (1917 : 171) распределяет интересующих нас рептилий по двум «superordo»: Cotylosauria (куда относятся Seymouria, Pareiasaurus и др.), и Anomodontia, куда относятся между прочим отряды Pelycosauria, Dinocephalia, Dicynodontia, Theriodontia, Williston (1917 : 420) различает три группы: 1) Cotylosauria, которых он относит к Anapsida; 2) Theromorpha (Pelycosauria и др.); 3) Theropsida (Anomodontia, Theriodontia, Therocephalia, Dinocephalia и др.). Последние две группы относятся к Synapsida.

[35] Как известно, молоточек обычно сравнивают с articulare, а наковальню — с quadratum. По другим взглядам, молоточек и наковальня вместе гомологичны quadratum.

[36] Об этом см.: Osborn, 1900 : 944—945, рис. Заметим здесь, что из млекопитающих у ехидны имеется один мыщелок, но двураздельный.

[37] Foramen supracondyloideum, нормально отсутствующее у приматов, иногда в зачаточном виде встречается у человека. Об этом упоминает и Дарвин (1908 : 13; *1953 : 150*).

[38] В 1895 году Геккель (Haechel : 422) выводил млекопитающих из предполагаемых «Sauromammalia», которые составляли переход от «Proreptilia» («Protamniota») к «Promammalia».

Кроме Theriodontia, и другие рептилии из тех же Theromorpha обнаруживают сходство с млекопитающими. Так, у пермского и триасового Dicynodon из отряда Anomodontia скуловая дуга, лопатка и таз устроены, как у Mammalia. Если, допустим, Mammalia произошли от Theriodontia, то чем, кроме развития в определенном направлении, можно объяснить сходство Dicynodon с млекопитающими? У Dinocephalia, низкоорганизованных пермских Theromorpha из южной Африки (куда относятся Tapinocephalus, Titanosuchus и др.) и из России (Deuterosaurus), в области уха обнаружены замечательные сходства с тем, что наблюдается у млекопитающих (Watson, 1914a : 779—785). Наконец, и у парейазавров, весьма низкоорганизованного отряда Theromorpha, мы находим развитие в сторону млекопитающих, о чем свидетельствует присутствие акромиона и слияние тазовых костей.

Таким образом, если даже признать, что млекопитающие произошли от одной из групп Theromorpha, то сходство других Theromorpha с Mammalia есть результат параллельного развития.

9. Лемуры и обезьяны

По современным взглядам (E. Smith, 1919), обезьяны (Simiae) получили начало в эоценовое время от животных, подобных Tarsius.[39] В свою очередь Tarsioidei и Lemuroidei (полуобезьяны) ответвились от общего родоначальника в конце мелового периода. Так это или нет, во всяком случае в настоящее время не склонны выводить обезьян из полуобезьян. И тем не менее обе эти группы показывают сходства, которые, очевидно, развились независимо. Среди таких обезьяньих черт у лемуров Smith (: 471) отмечает: Ролландову борозду (sulcus centralis) у лемура Perodicticus, тенденцию Сильвиевой борозды к слиянию с sulcus postcentralis (intraparietalis) у лемура Nycticebus, как это бывает у многих представителей обезьян из Cebidae; далее можно указать на замечательное сходство, которое наблюдается между Tarsius и лемурами лори в височной кости и в ходе внутренней каротиды, между Tarsius и подотрядом лемуров Galagini в строении tarsus, между лемурами и обезьянами в строении области слезной кости.

10. Бескилевые птицы

Весьма важное значение в интересующем нас вопросе имеет филогения так называемых бескилевых птиц, или Ratitae, куда обычно относят страусов (Struthio), нанду (Rhea), эму (Dromaeus), казуаров (Casuarius), вымерших мадагаскарских Aepyornithidae, новозеландских моа (Dinornithidae, вымершие) и киви (Apteryx).

Деление птиц на бескилевых (Ratitae) и килевых (Carinatae), предложенное еще Мерремом (1813), было впервые подробно разработано Гексли (Huxley, 1869), указавшим ряд коренных различий между теми и другими. Именно Ratitae характеризуются следующими признаками: лучи контурных перьев лишены ресничек и крючочков, нет птерилий и аптерий [(у взрослых)], нет хорошо развитых рулевых и маховых, нет копчиковой железы; сильные proc. basipterygoidei, отходящие от тела базисфеноида, сочленяются с задним отделом каждого птеригоида; сочленение небной и крыловидной с продолжением базисфеноида (rostrum) неполное или отсутствует (вследствие вклинивания сошника);[40] швы в черепе долго не исчезают; quadratum сочленяется с черепом лишь одной сочленовной головкой (а не двумя); киля на обычно плоской грудине нет; коракоид и лопатка срастаются, малы, сходятся под очень тупым углом или даже лежат на одной прямой, коракоид без акрокоракоида; лопатка без акромиона; ключица зачаточна или отсутствует; скелет передней конечности редуцирован; проксимальная часть tarsus поздно сливается с большой берцовой (tibia); седалищная кость не срастается или недостаточно срастается с завертлужной частью подвздошной; нижняя гортань (syrinx) отсутствует; скорлупа яйца имеет специальное строение (кроме Apteryx); ряд мышц передней конечности и ее пояса обнаруживает особенности (Fürbringer, 1888 : 1481).

Однако признаки эти, как показал Фюрбрингер, не имеют решающего значения, встречаясь поодиночке или в той, или иной комбинации и у разных групп килевых, особенно же у Crypturidae (тинамы). Одним из важнейших дифференциальных признаков является, по взгляду Фюрбрингера, тупой угол, под которым сходятся лопатка и коракоид; другие существенные признаки — это отсутствие акрокоракоида и иное положение musculi coracobrachiales. В филогенетическом отношении весьма важное значение имеют следующие примитивные черты Ratitae: дромеогнатия, свойства proc. basipterygoidei, quadratum и мускулатуры.

Гексли, Гегенбаур, Баур и др. считали бескилевых за родоначальников килевых; Миварт, Видерсгейм и Фогт приписывают птицам дифилетическое происхождение, производя бескилевых от динозавров, а килевых (включая Archaeopteryx и Ichthyornis) от птерозавров или от других ящероподобных предков.

В своем капитальном исследовании Фюрбрингер доказывает (1888 : 1505), что группа бескилевых не представляет чего-либо единого: различия между отдельными компонентами Ratitae очень велики, и некоторые бескилевые ближе к килевым, чем к другим Ratitae; так, киви (Apteryx) ближе к пастушкам (Rallidae) и к тинамам (Crypturidae), чем к страусу и нанду (Rhea). Если объединять бескилевых в одну группу, то с таким же правом можно было бы соединить воедино всех нелетающих Carinatae, каковы, напр., Aptenodytidae (пингвины), Alca impennis (чистик), вымерший новозеландский гусь Cnemiornis, новозеландские нелетающие пастушки Notornis и Ocydromus, вымершие голуби с Маскаренских островов Didiidae (дронты), новозеландский земляной попугай Stringops и др.

То, что соединяет всех Ratitae, есть результат конвергенции на основе редукции способности к полету (l. c. : 1505). Потеря летательных способностей произошла независимо у разных групп и в разное время: сначала возникли страусы, затем эму и казуары, наконец, нанду. Таким образом, Фюрбрингер (1902 : 613) стоит за полифилетическое происхождение Ratitae. Принимая вслед за T. J. Parker (1882), что *родоначальниками бескилевых являются килевые,* Фюрбрингер (1888 : 1565—67; 1902 : 588—592) распределяет Ratitae по отрядам и подотрядам подкласса Ornithurae.

Гадов (1893 : 90—114) тоже выводит Ratitae из Carinatae, признавая полифилетичность первых. Но за родоначальников бескилевых он признает (: 99) более определенно предков Tinamiformes (Crypturiformes), Galliformes и Gruiformes, от которых развились бескилевые в связи с потерей способности к полету.

Мне представляется более правильным рассматривать бескилевых (Ratitae) и килевых (Carinatae) как две параллельные группы, каждая их коих в свою очередь развилась полифилетически. При этом Carinatae пошли в своем развитии дальше, чем Ratitae. Сходство в организации тех и других есть результат конвергенции, различия же в значительной степени есть следствие примитивной организации бескилевых.

[39] Tarsius одними присоединяется к лемурам, другими — к обезьянам, третьими (Cadow, E. Smith) выделяется в особый подотряд приматов Tarsioidei наряду с Lemures и Simiae. По моему мнению, Tarsius составляет особый отряд плацентарных, совмещающий некоторые признаки весьма примитивного строения с чертами высокой специализации.

[40] Этот признак (дромеогнатия) свойствен, как известно, и Crypturidae.

В пользу изложенной точки зрения говорит все, что мы знаем о филогении птиц, динозавров, орнитозавров, тероморф и др. В частности же, следующее.

В строении отдельных представителей бескилевых обнаруживаются черты сходства не с одной какой-либо группой килевых, а со многими, и нельзя, конечно, думать, чтобы данный представитель Ratitae произошел сразу ото всех. Так, у страуса можно подметить сходства с Tubinares (альбатросы и буревестники), Steganopoda (веслоногие, сюда относятся между прочим бакланы и пеликаны), Palamedeidae, Anseres, Pelargo-Herodii (аисты и цапли), Otidae, особенно с первыми тремя группами. В отличие от страусов все эти птицы хорошие летуны, а Tubinares, Steganopoda и Anseres еще и плохие бегуны (Fürbringer, 1888 : 1508—1509). Но вместе с тем у страуса столько примитивных черт (присутствие до 18 первичных маховых, рептилиеподобный коракоид, лобковое сращение,[41] короткая улитка, мускулатура),[42] что выводить страусов из какой-либо из вышеназванных групп килевых немыслимо.[43] Rheidae показывают сходство с теми же группами, что и страусы, а кроме того, с журавлями (Gruidae), Psophiidae, Cariamidae, тинамами (Crypturidae). Но, как и страусов, вывести нанду из какой-либо из названных групп нельзя (Fürbringer, 1888 : 1512). Близкие семейства эму (Dromaeidae) и Casuaridae сходны в некоторых отношениях с теми же (кроме Anseres) группами, что и нанду, а кроме того — с куриными; относительно же генеалогии их нужно повторить сказанное про Rheae. У киви (Apterygidae) и моа (Dinornithidae) больше всего сходства с тинамами (Crypturidae) и пастушками (Rallidae), и, по мнению Фюрбрингера (: 1516), тут наблюдается наиболее близкое родство: моа и киви отделились поблизости той ветви, которая дала начало пастушкам и тинамам.

Итак, по мнению самого Фюрбрингера (а также и Гадова), значительная часть сходств между бескилевыми и килевыми есть результат конвергенции. В этом смысле рассматривает названный автор даже сходства между киви (а также между моа) и пастушками (: 1516, прим.).

Вследствие неупотребления крыльев способность к полету у бескилевых исчезла. Но вообще бескилевые происходят от плохо летающих предков и никогда не обладали хорошо летающими крыльями. Фюрбрингер утверждает (1888 : 1513), что предки эму и казуаров никогда не были хорошими летунами; то же он повторяет (: 1516) и про предков киви и моа. Вообще, по его мнению (: 1505), у тех первичных мелких килевых, которые послужили исходной точкой для Ratitae, способность к полету была сравнительно плохо выражена (несколько лучше — у предков нанду и страуса, обладающих длинной плечевой костью). Таким образом, неспособность бескилевых летать есть до некоторой степени следствие примитивности их крыла; частью же — результат редукции крыла от неупотребления. (Таким образом, мы видим здесь определенное направление в развитии).

Сравнительно длинная плечевая кость нанду и страуса показывает, что они находятся на пути к выработке способности к летанию. Но их крупный рост свидетельствует о том, что их эволюция заканчивается и они обречены на вымирание. Укажем еще одно проявление филогенетического ускорения у страуса: это распределение у зародыша перьев по птерилиям и аптериям, как у большинства Carinatae, тогда как все бескилевые во взрослом состоянии имеют тело, равномерно покрытое (пухообразными) перьями.

[41] Лобковое сращение, хотя несколько другого типа, было и у Archaeopteryx macrura (см.: Petronievics and Woodward, 1917 : 5, pl. 1, fig. 3).

[42] Ср.: Fürbringer, 1888 : 1479, прим. 3 : 1510.

[43] Ближе всего страусы стоят, по мнению Fürbringer (1902 : 621), к предкам Pelargornithes, т. е. к предкам аистов и цапель.

Помимо неспособности к полету, бескилевые обладают целым рядом примитивных признаков, о которых мы говорили выше (см. о страусе).[44] Прибавим еще, что положение musculus coraco-brachialis externus s. anterior у бескилевых столь примитивно, что, по мнению Фюрбрингера (1888 : 1489), приближает Ratitae в этом отношении к рептилиям и не позволяет состояния, какие мы видим здесь у бескилевых, вывести из того, что имеется у килевых. Все эти примитивные черты бескилевых препятствуют, по моему мнению, считать их потомками более развитых килевых.

С другой стороны, тинамы, куриные и журавлиные столь высоко организованы, столь дифференцированы, что производить Ratitae от них или от подобных им вымерших форм невозможно. Приходится за предков бескилевых считать *предков* Galliformes, Gruiformes и т. п., обладавших чертами меньшей специализации.

Крупная величина бескилевых говорит в пользу того, что они проделали очень долгий путь эволюции,[45] а это в связи с рядом примитивных черт в организации заставляет Фюрбрингера (: 1504) отнести время ответвления Ratitae от Carinatae очень далеко в глубь веков, возможно к началу мезозоя, говорит он. Но можно ли говорить о килевых птицах такого далекого прошлого?

Мы отметили, что Ratitae полифилетичны. Это свойство распространяется не только на далекие в системе формы, но и на близкие. Африканские страусы (Struthio) и южноамериканские (нанду, Rhea) [46] показывают ряд общих черт не только в общем облике, но и в анатомическом строении; так, у обоих сравнительно длинная плечевая кость, но вместе с тем «детальное анатомическое исследование обнаруживает такие существенные отличия во внутреннем строении, что не приходится и думать о том, чтобы считать их родственными» (Фюрбрингер, 1902 : 622).[47]

В последнее время, после исследований Pycraft (1900), многие (см., например, Бианки, 1913 : XXVIII—XXIX; Zittel, 1911 : 319) соединяют Ratitae в один отдел с тинамами, в группу Palaeognathae или Dromaeognathae. Тинамы, или скрытохвосты (Tinamidae, или Crypturidae) — это довольно большое семейство южно- и центральноамериканских птиц (около 65 видов), похожих по внешнему виду на куриных, особенно на куропаток, и снабженных килем на грудине.

Но Фюрбрингер (1902 : 672) против такого соединения. Оно и мне представляется нецелесообразным; сходство между бескилевыми и тинамами есть результат конвергенции (развития в определенном направлении). В самом деле, у тинамов мы видим сходство не только с бескилевыми, но и с отдельными группами из Carinatae. То или другое во всяком случае нужно отнести на счет конвергенции.

Все вышеизложенное приводит нас к следующим заключениям:

1. Бескилевые не происходят от килевых, а равным образом и килевые не являются потомками бескилевых.

2. Сходство между бескилевыми и килевыми есть результат конвергенции.

3. Не только птицы как класс, но и килевые и бескилевые в отдельности представляют из себя группы полифилетические.

[44] Ср. также: Fürbringer, 1902 : 613.

[45] Вообще, крупные птицы выше по своей организации, более дифференцированы, чем мелкие. Этот закон, впервые выясненный Фюрбрингером на птицах (1888 : 991—995) и примененный им и к млекопитающим, был далее развит Депере (1915 : 155). По мнению Фюрбрингера (: 993), родоначальник птиц был поменьше Archaeopteryx, но покрупнее мелких и средних воробьиных.

[46] Фюрбрингер считает их представителями не только разных семейств, но и разных отрядов.

[47] См. также: Фюрбрингер, 1888 : 1439—1443.

Таким образом, в классе птиц мы видим широкое распространение проявлений конвергенции. А где конвергенция — там развитие на основе закономерностей.

11. Однодольные и двудольные

Отношение бескилевых птиц к килевым совершенно такое же, что и однодольных к двудольным. Подобно тому как прежде Ratitae считали предками Carinatae, так еще недавно Monocotyledones принимали за родоначальников Dicotyledones. Из более новых авторов подобного взгляда придерживался Челяковский. Однако и Веттштейн (1912 : 49, 394), и Lotsy (III, 1911 : 438, 624), и Н. И. Кузнецов самым решительным образом восстают против выведения двудольных из однодольных.

Как бескилевых стали в последнее время выводить из килевых, так многие (Strasburger, Delpino, Flahault, Hallier, Arber, Parkin, Sargant, Lotsy, 1911 : 616; Berry, 1920 : 370) теперь однодольных производят от двудольных. К этому последнему взгляду склоняется и Веттштейн (1912) с оговоркой о необходимости, при этом допущении, принять, что ответвление однодольных произошло очень рано.

Мне представляется, что подобно тому как Ratitae и Carinatae есть две параллельные ветви, развившиеся независимо, так и Monocotyledones и Dicotyledones есть два параллельных ствола, сходства между которыми есть результат конвергенции.[48] Признаки однодольных мы находим у целого ряда двудольных: [49] одна семядоля встречается у некоторых нимфейных, барбарисовых, лютиковых, перечных, зонтичных, первоцветных (напр., у Cyclamen).[50] Однодольных растений с двумя семядолями неизвестно, но новейшие исследования показали, что у однодольных в сущности тоже две семядоли, но одна из них либо атрофируется или превращается в первый зеленый лист, либо однодольность получается в результате срастания двух семядолей.[51] «Однодольные растения, — говорит Н. И. Кузнецов (1914 : 556), — есть те же двудольные, но приобретшие тем или иным путем одну на вид семядолю вследствие главным образом приспособления к геофильному образу жизни».[52] Не редкость среди двудольных и цветы с трехчленными кругами, например у Cabomba aquatica из нимфейных, у магнолий, у лавровых, у барбариса, у гречишных и др. С другой стороны, есть однодольные и не с трехчленным типом цветка: таков, например, рдест, Potamogeton, у которого цветки четырехчленные. Анатомическое строение стебля, свойственное однодольным (проводящие пучки разбросаны без порядка, замкнутые, без камбия), встречается и у некоторых двудольных из отрядов Ranales, Piperales, Centrospermae и др. У однодольных зародышевый корень обычно отмирает, а вместо него развиваются боковые и придаточные корни, не обладающие вторичным ростом в толщину, тогда как у двудольных зародышевый корень вырастает в главный корень растения, обладающий вторичным утолщением. Однако у некоторых двудольных зародышевый корень не развивается, заменяясь боковыми и придаточными, например у чистяка, Ficaria ranunculoides из лютиковых.[53] А с другой стороны, есть однодольные, у которых зародышевый корень развивается в главный корень растения. У однодольных листья параллельные или дугонервные, у двудольных большею частью углонервные. Но у некоторых однодольных есть углонервные листья, например у многих ароидных, у Dioscoreaceae, у рода Paris из спаржевых, а с другой стороны, и у двудольных бывают листья дугонервные.

Наибольшее сходство однодольные обнаруживают с отрядом Ranales, одним из наиболее примитивных среди раздельнолепестных (Dialypetalae s. Polypetalae) и примыкающим к однопокровным (Monochlamydeae) [54] (к Ranales относятся семейства барбарисовых, лютиковых, кувшинковых и др.). Сходство отряда Helobiae из однодольных (к этому отряду относятся Alismataceae, Butomaceae, Hydrocharitaceae, Potamogetonaceae, Najadaceae и др.) с кувшинковыми (Nymphaeaceae) из двудольных настолько велико, что некоторые (Lyon, 1901; Cook, 1902; Schaffner, 1904) пытались соединить кувшинковых с однодольными. Это совершенно аналогично перенесению тинамов (Crypturidae) из килевых к бескилевым.

Напротив, Н. И. Кузнецов (1914 : 401, 567) полагает, что Helobiae по устройству их цветка и по апокарпному гинецею [55] могут даже быть отнесены к Polycarpicae.

Сходство Nymphaeaseae с однодольными заключается в следующем: цветы иногда (подсемейство Cabomboidae) трехчленные, семядоли иногда срастаются вместе, образуя одну семядолю (напр., у Nymphaea, Nelumbo); первичный корень более или менее редуцирован; расположение сосудисто-волокнистых пучков в стебле по типу однодольных.

Затем из того же порядка Ranales барбарисовые тоже показывают удивительное сходство с однодольными: у многих одна семядоля (образовавшаяся из срастания двух), рассеянные сосудисто-волокнистые пучки в стебле; у Podophyllum корневище ветвится симподиально, а цветочный побег моноподиальный, как у Polygonatum среди однодольных; у Berberis цветки трехчленного типа (Кузнецов; Lotsy, III, 1911 : 593—594).

Повторяем. Однодольные обнаруживают сходство не только с Ranales, но и с другими отрядами двудольных, каковы Piperales, Centrospermae, Polygonales.

Порядок Piperales, или перечноцветные, заключающий, по Веттштейну (: 106), всего одно семейство перечных (Piperaceae),[56] относится к однопокровным. Положение семейства в системе неопределенное. Имеются некоторые черты сходства с магнолиевыми (т. е. с порядком Anonales), а затем с семейством Araceae из однодольных (Кузнецов : 189). Нас особенно интересуют здесь черты сходства перечноцветных с однодольными. Они таковы: листья нередко дугонервные, тип строения цветка тройной (число тычинок вследствие недоразвития может быть два, например, у Piper nigrum; рыльце трехлопастное, говорящее о том, что пестик произошел из срастания трех плодолистиков), у многих видов сосудистые пучки разбросаны в беспорядке, как у однодольных, хотя и обладают вторичным ростом в толщину, как у двудольных. Hallier, а за ним Арбер и Паркин, принимают, что беспокровность цветков перечноцветных есть явление вторичное, что они потеряли существовавший у них раньше покров, и производят Piperales от Polycarpicae. Соглашаясь с этим, Лотси (Lotsy : 514) выводит далее из Piperales ароидных (Spadiciflorae). Н. И. Кузнецов считает недоказанным происхождение перечных от Polycarpicae (: 402), но разделяет взгляд о близости Piperales к Spadiciflorae и предлагает даже поместить Spadiciflorae среди двудольных, именно среди однопокровных (: 568, 638). Так как Helobiae Кузнецов выводит

[48] Параллельное развитие однодольных и двудольных принимают Негели, Кни, Друде, Варминг, Энглер, Навашин, Геккель (Haeckel, 1894 : 372), [Веленовский (Velenovsky, 1910 : 281—282)].

[49] Н. И. Кузнецов, 1914 : 556 сл.; Lotsy, 1911 : 503—504.

[50] Ср. Кузнецов : 451—453.

[51] Точно так же и у двудольных Ficaria и Nymphaeaceae, обладающих одной семядолей, единственная семядоля образовалась из срастания двух в одно целое.

[52] Ср. также исследования Hill (у Кузнецова : 575—579).

[53] У той же Ficaria одна семядоля, происшедшая от срастания двух.

[54] Н. И. Кузнецов (1914 : 626) считает Polycarpicae за один из подклассов своего класса Protanthophyta (другой подкласс — Monochlamydeae). Объем Polycarpicae разные авторы понимают различно; см. об этом: Кузнецов, 1914 : 399; мы следуем классификации Н. И. Кузнецова. Ranales — один из отрядов подкласса Polycarpicae.

[55] Апокарпным называется гинецей, когда он состоит из свободных, не сросшихся плодолистиков, как например у магнолии.

[56] [Engler (1924) ставит Piperales рядом с Verticillatae, включая в Piperales семейства Saururaceae, Piperaceae, Chloranthaceae, Lacistemaceae.] (611 об.)

из Ranales, то он стоит, стало быть, за полифилетизм так называемых однодольных;[57] этого же воззрения держатся Hallier и Lotsy (1911 : 624, 864), а также Н. А. Буш (1915 : 404—405, 508—509).

Порядок Polygonales, включающий лишь одно семейство Polygonaceae, гречишные, тоже относятся к группе Monochlamydeae. У некоторых, например у калифорнийского Pterostegia, цветки построены по типичному плану трехчленного, в пять кругов, цветка однодольных; околоцветник состоит из двух кругов, по три члена в каждом, тычинок шесть, в два круга, гинецей трехчленный. По трехчленному типу построены цветки крощечного полярного гречишного Koenigia islandica. То же у ревеня (Rheum), щавеля (Rumex).

К порядку Centrospermae (из однопокровных) относятся маревые (Chenopodiaceae: лебеда, свекла, солянки, саксаул), кактусовые, гвоздичные и др. У некоторых Centrospermae (напр., у Chenopodiaceae, Amarantaceae и др.) иногда в древесине стеблей и корней образуются кольца, построенные по типу однодольных, например по типу драцены: первоначально заложенный в сосудистоволокнистых пучках камбий перестает функционировать, а в основной ткани формируется вторичный камбий, вновь отлагающий древесину и луб (Кузнецов, 1914 : 329).

Таким образом, признаки однодольных мы находим не у одного какого-либо семейства двудольных, а у разных семейств, притом принадлежащих к разным группам, которые, правда, относятся к числу не очень высоко организованных (Monochlamydeae и Polycarpicae).

Sargant (1908) выводит и двудольные, и однодольные из предполагаемого предка, цветы которого были устроены по типу магнолий. Довольно близок взгляд Н. И. Кузнецова (1914 : 581—3): однодольные произошли не от двудольных, а от первичных покрытосемянных (протантофитов), совмещавших в себе признаки и тех, и других, а такими и являются и Monochlamydeae, и Polycarpicae. По взгляду названного ученого, однодольные по крайней мере бифилетичны: от однопокровных через Piperales произошли Spadiciflorae, а Polycarpicae, через Ranales[58] и Helobiae, дали начало всем прочим однодольным, с Liliiflorae во главе.

Мы не можем согласиться с мнением, что Monochlamydeae и Polycarpicae являются протантофитами, т. е. первичными покрытосемянными, совмещавшими в себе признаки и двудольных, и однодольных. Отдельных представителей, которые соединяли бы в себе все характерные черты и однодольных, и двудольных, нет ни среди однопокровных, ни среди лютикоцветных; мы встречаем лишь те или иные *комбинации* признаков той или иной группы у некоторых родов, а это еще не дает нам права говорить о Monochlamydeae и Polycarpicae как об обобщенных (генерализованных) в отношении однодольных и двудольных группах. Вообще трудно даже представить себе организмы, которые совмещали бы признаки однодольных и двудольных. Здесь повторяется очень частый случай в истории филогенетических построений: доискиваясь филогении двух групп, мы в ископаемом состоянии сплошь и рядом не можем найти между ними переходных форм; является необходимость прибегать к построению предполагаемых прародителей, которым приходится приписывать или чересчур схематические, бледные, ничего не говорящие признаки, или оделять такой комбинацией признаков, которая, включая в себя характерные свойства обеих интересующих нас ветвей, делает самое существование подобных прародичей невероятным, как это и

[57] Ср. также: Кузнецов : 580—581.

[58] К Ranales Н. И. Кузнецов (: 432) относит семейства Menispermaceae, Lardizabalaceae, Berberidaceae, Ranunculaceae, Nymphaeaceae и Ceratophyllaceae. А к Polycarpicae относит Anonales, Ranales, Aristolochiales, Nepenthales, Rhoeadales, Helobiae (однодольные) и Hamamelidales (: 633).

имеет место в случае с воображаемыми «протантофитами», которые должны совмещать признаки однодольных и двудольных.

Согласно с этим и Arber и Parkin (1908) утверждают, что в действительности никогда на земле не существовало такого первобытного покрытосемянного, у которого все органы были бы в одинаковой степени примитивны.

В силу этих соображений, мы не склонны выводить однодольные из какой-либо ветви двудольных, например из Ranales, как это делает Веттштейн (1912 : 49, 396), ни из двух ветвей двудольных, как это предполагает Н. И. Кузнецов, приписывая однодольным бифилетическое происхождение от Piperales и от Ranales.

Мы полагаем, что сходство однодольных с Ranales (именно одинаковый план строения цветов, устройство плодолистиков и плодов, способ образования и развитие зародышевого мешка, явление двойного оплодотворения — все признаки, отсутствующие у других растений, кроме однодольных и двудольных) есть результат параллельного развития, что однодольные и двудольные имеют разные корни. Это две ветви, развивавшиеся параллельно, причем в своих низших представителях, насколько они известны, однодольные выше низших двудольных, но зато высшие представители двудольных устроены в общем сложнее высших однодольных. Эволюция двудольных пошла в общем дальше, чем у однодольных.

[Karsten (1918) тоже не считает возможным выводить Monochlamydeae от Polycarpicae.] (613)

Замечательно, что однодольные становятся известными впервые из нижнего мела (валанжина) Португалии и Сев. Америки (верхнепотомакские отложения). Они встречаются *одновременно* с двудольными.

В свою очередь и двудольные, так же как и однодольные, полифилетичны. По мнению Н. И. Кузнецова (1914 : 193), во время первого появления покрытосемянных, т. е., насколько известно, в меловом периоде, покрытосемянные «могли появиться политопно в разных частях земного шара, а следовательно, и из разных типов предшествовавших им голосемянных или протантофитных растений».

Среди порядков цветковых казуарины, перечноцветные, ивоцветные, Juglandales, Anonales — есть ветви весьма древние, первичные и не выводимые одна из другой. Прежде ивоцветных соединяли вместе с Myricaceae, Juglandaceae, березовыми и буковыми в одну группу Amentaceae, сережчатых, на том основании, что у всех у них типом соцветия оказывается сережка. Но в остальном эти семейства морфологически чужды друг другу, и вывести их одно из другого невозможно.

Однопокровные (Monochlamydeae), по Кузнецову (1914 : 285), «и морфологически, и географически не однажды произошли из архегониат. Их происхождение полифилетическое, а не монофилетическое».[59] И казуарины, и перечноцветные, и все так называемые сережкоцветные имеют независимое друг от друга происхождение.

12. Некоторые дополнительные примеры

Приведем несколько дополнительных примеров конвергенции сначала в пределах разных систематических групп, а затем случаи образования тождественных органов в разных группах.

1. В то самое время как в Северной Америке проделывали эволюцию лошади (сем. Equidae), в Южной, на равнинах Аргентины, выработались

[59] Взгляд, по которому Monochlamydeae есть редуцированные формы, развившиеся из более высоко организованных двудольных, опыляемых насекомыми (Hallier), несостоятелен; его опровергает палеонтология: ныне Monochlamydeae составляют около 15% всех видов растений, тогда как в меловой флоре их было 61—64%; спайнолепестных ныне 48%, в мелу лишь 4—5% (Кузнецов : 369; Веттштейн, 1912 : 58).

формы из отряда Litopterna. Это вымершие копытные, во многом напоминавшие лошадей: они тоже потеряли боковые пальцы на конечностях и пользовались для хождения средним пальцем, у них также удлинились конечности и шея, в конечностях вместо шаровых сочленений, позволявших движение во все стороны, образовались сочленения, допускающие движение лишь вперед и назад (pulley-wheel joints английских авторов, т. е. сочленения типа колесного блока), удлинились зубы и усложнилась их структура (хотя на зубах и не выработался цемент). Группа эта вымерла в южной Америке до появления там лошадей. Таким образом, Litopterna, или лжелошади, во многом имитировали лошадей.

Затем в том же направлении (конечности, зубы), что и у лошадей, шла эволюция у верблюдов в Америке, оленей, антилоп, баранов и быков — в Старом свете.

2. Титанотерии, ископаемые (нижнеолигоценовые) американские непарнокопытные, разделяются на две ветви, в коих развитие идет параллельно (Osborn, 1910 : 212).

3. Ихтиозавры обнаруживают как во внешних, так и во внутренних признаках ряд сходств с китообразными, именно — с дельфинами: у них большая голова с далеко отодвинутыми назад ноздрями, очень короткая шея, плавники в виде ласт, кожный спинной плавник; таз, грудина и ключицы редуцированы и т. д.

4. Снабженные языком бесхвостые амфибии, или Phaneroglossa, распадаются на две группы, Arcifera и Firmisternia, из коих каждая дает два ряда: один, у которого поперечные отростки крестцового позвонка расширены, и другой — у которого они имеют цилиндрическую форму (Gadow, 1901 : 139; [Терентьев, 1923 : 33]). Таким образом, в обоих группах развитие шло в определенном и тождественном направлении.

5. Watson (1917 : 181) делит стеноцефалов на три группы (super-ordo): Labyrinthodonti, Phyllospondyli, Lepospondyli.

Самые ранние представители каждой из вышеупомянутых групп отличаются друг от друга настолько же, насколько и самые поздние. Развитие этих групп идет параллельно.

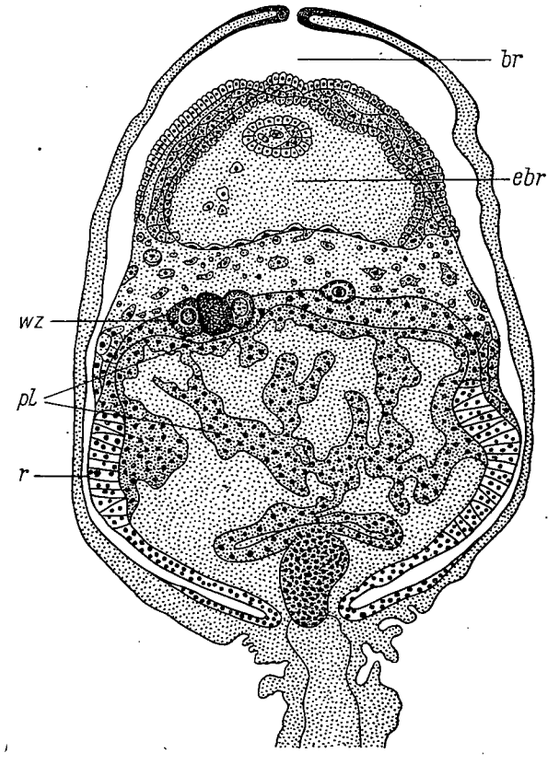
6. Одним из удивительных примеров параллельного развития являются хищные птицы и совы. Первые относятся к отряду Falconiformes, вторые к Coraciiformes (куда принадлежат еще между прочим козодои, стрижи, колибри, удоды, дятлы и др.). Отряды эти очень далеки друг от друга, относясь к совсем разным группам. Тем не менее совы обнаруживают не только в наружных признаках, но и во внутренней организации ряд сходств с соколами, например в мышцах конечностей, зобе, цевис. Однако анатомические различия столь велики, что возможность соединения сов с соколиными исключается; наиболее родственны совы козодоям (Caprimulgi). Таково авторитетное мнение Фюрбрингера (1888 : 1554; 1902 : 690) и Гадова (1893 : 240; см. также: Бианки, 1913 : XXXIII—XXXIV).

Теперь переходим к явлениям конвергенции среди систем отдельных органов. Некоторые из описываемых примеров могут служить прекрасной иллюстрацией принципа филогенетического ускорения (плацента, автостилия, органы зрения, образование семян).

7. Плацента, или детское место, т. е. орган, связывающий зародыш с телом матери, независимо образовалась в разных группах животных: [у мшанок] (618), у Peripatus, у некоторых насекомых и скорпионов, у оболочников (Tunicata), у некоторых акул, у некоторых сумчатых, у всех плацентарных млекопитающих.

Среди сумчатых (Marsupialia) первый намек на плаценту имеется у сумчатого медведя Phascolarctos из семейства Phalangeridae, у которого аллантоис лишь на небольшом протяжении соприкасается с хорионом; то же наблюдается у некоторых представителей семейства кенгуру (Macropodidae), именно у Aepyprymnus и Halmaturus. Зато у сумчатого

Perameles, принадлежащего совсем к другому подотряду, чем вышеупомянутые (именно к Polyprotodontia), мы видим настоящую плаценту: аллантоис здесь настолько тесно срастается с видоизмененной слизистой оболочкой матки, что можно говорить об аллантоидной плаценте. Кроме такой плаценты, как у сумчатых (напр., у Dasyurus), так и у Placentalia (напр., у лошади, у Manis) иногда встречается желточная плацента (сосуды желточного пузыря тесно соприкасаются с сосудами



[Рис. 15. Срез через зародыш и плаценту Salpa pinnata.

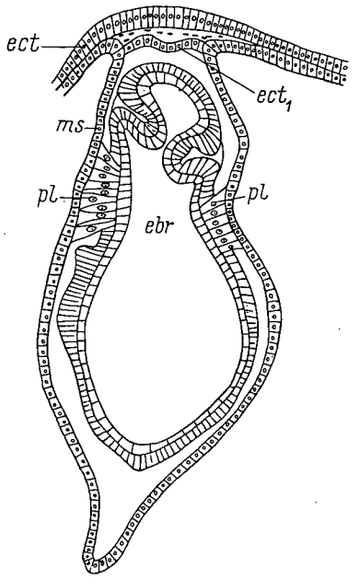
br — выводковая камера; *ebr* — зародыш; *pl* — плацента; *r* — кольцевое утолщение плаценты; *wz* — блуждающие клетки. (По Brooks из Meisenheimer, 1921)].

матки) ([Шимкевич, 1912 : 626—628;] Weber, 1904 : 287—289; [Meisenheimer, 1921 : 627]).

Но, можно было бы сказать, некоторые сумчатые обладают плацентой потому, что они дали начало плацентарным. Такой взгляд действительно был распространен ранее. Но в этом вопросе повторилась та же история, что с однодольными и двудольными или с бескилевыми и килевыми птицами. Некоторые теперь стали производить сумчатых от плацентарных. Так, например, по взглядам Broom'a (1910 : 766), ныне живущие сумчатые получили начало от Placentalia в меловое время, а Multituberculata (=Allotheria : Trilylodon, Plagiaulax и др. с триаса до нижнего эоцена), которых Osborn (1910 : 518) и Abel (1919 : 712) считают за архаичных сумчатых, есть одна из ветвей однопроходных (Monotremata). Но никаких доказательств своему взгляду Broom не приводит. Все же, что мы знаем по анатомии, эмбриологии и палеонтологии млекопитающих, заставляет нас присоединиться к взгляду Абеля

(1919 : 710—711): однопроходные, сумчатые и плацентарные есть три параллельных ветви, получившие начало независимо одна от другой. По-видимому, самая сумка у Marsupialia образовалась независимо у разных представителей сумчатых (Winge). Зубы сумчатых коренным образом отличаются от зубов плацентарных отсутствием регулярной смены (Abel, 1919 : 711). Итак, плацента у сумчатых и плацента у плацентарных есть образования, независимые друг от друга.

[Нечто подобное желточной плаценте есть и у живородящей ящерицы Gongylus ocellatus (Giacomini, 1891, 1906), а также у ящерицы Seps calcoides (цитируется по Meisenheimer, 1921 : 626, fig. 629).] (621)



[Рис. 16. Плацента Plumatella (мшанки).

ebr — зародыш; *ect* — эктодерма на поверхности тела; ect_1 — эктодерма на oecium; *ms* — мезодерматический внутренний эпителий; *pl* — плацента. (По Braem из Meisenheimer, 1921).]

О плаценте у акул мы говорили выше (: 152). У оболочников, именно у сальп, описан орган, который морфологически (C. Saint-Hilaire, 1912 : 99) и физиологически похож на плаценту млекопитающих (см. рис. 15).

[Плацента описана[60] у мшанок из Ectoprocta (отряд Phylactolaemata), например у Plumatella, Fredericella. Особенно хорошо выражена она у последнего рода; здесь происходит не только прочное срастание эктодермы зародыша с мезодермой матери, но клеточные элементы зародыша и матери так переплетаются друг с другом, что между ними нельзя провести границы (см. рис. 16).] (620)

Плацента описана у оригинального африканского живородящего насекомого Hemimerus, представителя особой группы, близкой к прямокрылым. Послед образуется за счет фолликулярного эпителия яичника вокруг развивающегося яйца (Heymons, 1909). Равным образом плаценту и пупочный канатик, соединяющий зародыш с плацентой, мы находим у тех из видов рода Peripatus, которые живородящи, например у P. edwardsi. У этого вида зародыш развивается в матке; прилегающая к ней эктодерма зародыша вместе со стенкой матки дает начало плаценте, а часть тела зародыша, соединяющая его с телом матери, превращается в пупочный канатик. Нечто подобное плаценте имеется у скорпионов Scorpiops hardwicki и Hormurus australasiae (Павловский, 1917 : 199, 230),[61] а также у некоторых живородящих мух (Холодковский, 1907, 1908).[62]

8. Позвоночник с окостеневшими позвонками развился *независимо* у нескольких групп позвоночных: оставляя в стороне Selachii, у которых кости вообще отсутствуют и тот же результат достигается путем отложения извести, мы видим образование окостеневших позвонков у Crossopterygii (напр., у Polypterus), затем у Teleostei (в число коих мы включаем и Holostei) и, наконец, у амфибий. Из них у Stegocephali одни формы, именно Phyllospondyli, куда относится между прочим верхнекарбоновый и пермский Branchiosaurus, имеют хорду без перетяжек: вокруг хорды образуется трубка из двух пар нежных окостенений (basidorsalia, basiventralia). У других стегоцефалов, напр. у нижнекарбонового Loxomma, триасового Mastodonsaurus и др., мы находим вполне окостеневшие амфицельные позвонки. Наконец, последний ряд, ведущий от форм с не вполне окостеневшими позвонками к формам с хорошо окостеневшими, мы встречаем у хвостатых амфибий, Urodela.

Опистоцельные, т. е. спереди выпуклые, сзади вогнутые, позвонки из рыб встречаются только у Lepidosteus. У амфибий же мы их находим среди хвостатых у некоторых саламандровых (Desmognathini), а у бесхвостых у Pipidae, Discoglossidae и некоторых тропических Pelobatidae. Замечательно, что развитие сочленения между двумя соседними позвонками идет у всех названных форм одним и тем же путем; выпуклина образуется так: межпозвоночный хрящ разделяется на две части: передняя, вогнутая срастается с задней поверхностью переднего позвонка, задняя, выпуклая — с передней поверхностью заднего. Таким способом получается сочленовная поверхность.

9. Природа трижды сделала попытку создать формы с автостилическим черепом среди позвоночных, именно, прежде всего у Holocephali (химеры), затем у двоякодышащих (Dipnoi) и, наконец, у четвероногих. Первые две попытки окончились неудачно: и химеры, и дипнои представляют конечные ветви, дальше не пошедшие в своем развитии.[63]

Дважды мы видим попытку природы осуществить рыб с жаберной крышкой: один раз у тех же химер (Holocephali), а затем у Dipnoi и Teleostomi (высших рыб).

10. Willey (1911 : 109—110) обратил внимание на то, что мускулистый желудок (точнее, видоизменение пилорической части желудка), подобный птичьему, развивается у двух групп рыб, очень далеко стоящих друг от друга: у кефалей (Mugil) и у сельдей из семейства Dorosomatidae (представителем их является Dorosoma, или Chatoessus). Замечательно, что у некоторых кефалей и у Dorosoma есть жировое веко. К этому прибавляю еще один пример. У южноамериканской пресноводной рыбы Bivibranchia protractila из группы Characinoidei тоже сильно мускулистый желудок и есть жировое веко (Eigenmann, 1912 : 258—260, pl. XXXIII). Все это рыбы, водящиеся на мелкой воде, на песчаном грунте. Willey ловил у берегов Цейлона Dorosoma и Mugil совместно. Все три упомянутых вида принадлежат к разным отрядам.

11. Органы свечения, загадочные по своей функции и происхождению, развиваются независимо у самых разнообразных групп морских рыб: у акул (Spinax и др.), у Stomiatidae, Scopelidae, Antennariidae и др. Представляя собою, по-видимому, видоизмененные кожные слизеотделительные железы и не имея никакого отношения к восприятию света, эти органы вместе с тем иногда обнаруживают удивительное сходство в строении с глазом.

Электрические органы тоже появляются совершенно независимо у самых разнообразных рыб, морских и пресноводных: у скатов (Torpedo, некоторые Raja и др.), у электрического «угря» (Gymnotus electricus), у Mormyridae, у сома Malapterurus electricus, у некоторых Uranoscopidae.

12. У замечательной центральноамериканской «четырехглазой» рыбы Anableps tetrophthalmus из семейства Cyprinodontidae глаза разделены горизонтальной перегородкой на две части, верхнюю и нижнюю; рыба, плавая на поверхности воды, пользуется глазами одновременно и для зрения в воде, и в воздухе. Поразительную аналогию мы встречаем среди жуков. У водных жуков, вертячек Gyrinidae, плавающих на поверхности

[60] [Braem, 1897, 1908, цитируется по Meisenheimer, 1921 : 635—636, Fig. 635.] (619)

[61] У Heterometrus cyaneus (=Scorpio indicus), по исследованиям Е. Н. Павловского (1917 : 223), нет ни зародышевой, ни материнской плаценты.

[62] На эти работы Холодковского любезно обратил мое внимание Е. Н. Павловский.

[63] Возможно, что череп был автостилическим и у палеозойских рыб Coccostei.

воды, глаз точно так же разделен на верхнюю и нижнюю половины, так что жук может смотреть и вниз в воду, и наверх в воздух. У вертячек, таким образом, получается с каждой стороны по паре совершенно отделенных друг от друга глаз.[64]

13. Девственная плева, орган рудиментарный[65] и совершенно бесполезный, развивается независимо у разных групп позвоночных: она описана для некоторых акул (см.: Шимкевич, 1912 : 567), затем из костистых рыб у подкаменщика (Cottus gobio; Guitel, 1913 : 467), наконец, у млекопитающих: у некоторых сумчатых, грызунов, копытных, полуобезьян, приматов. При этом нужно отметить, что тогда как у акул и млекопитающих есть совокупление, у подкаменщиков такового, повидимому, не бывает.

14. Одним из удивительных примеров конвергенции, упоминаемым и Дарвином, является устройство органов зрения у разных типов животных. [Уже у простейшей Erythropsis agilis из Dinoflagellata красно-бурое пигментное пятно снабжено округлым преломляющим телом, аналогичным хрусталику (рис. 17). К этому же семейству Cymtrodinidae относится Pouchetia, которая имеет некоторое подобие роговицы, затем хрусталик и пигментное пятно (рис. 18).] (636) Совершенно независимо глаза с хрусталиком мы встречаем у разных групп животных: у кольчатых червей, членистоногих, головоногих, позвоночных и др.; замечательны сложные глаза головоногих, весьма сходные с глазами позвоночных: и тут, и там, кроме хрусталика, мы видим ретину, роговицу, радужину, снабженную мышцами, реснитчатый отросток (у головоногих ему соответствует эпителиальный отросток) и, наконец, у некоторых веки. [Мюллеровым волокнам сетчатки позвоночных вполне соответствуют у головоногих поддерживающие клетки во втором[66] ганглии (Lenhossek, 1896).] (636) И это несмотря на то что в других деталях мы находим очень большую разницу: так, у головоногих слой палочек в ретине лежит с внутренней стороны ретины, а у позвоночных — с наружной.

[Radl (1912) отмечает общие черты в устройстве глаз и зрительных центров во всем животном мире. А. А. Заварзин (1913 : 162) указывает на замечательное сходство в строении оптических ганглиев насекомых и позвоночных. Некоторые клетки (например, биполярные клетки ретины у позвоночных и наружные клетки первого ганглия у насекомых) удивительно похожи по своей форме. «Такое совпадение в тонком строении высокодифференцированных зрительных центров, — говорит Заварзин (: 173), — несомненно указывает на то, что мы имеем здесь дело не с простой конвергенцией, а каким-то общим для всего животного

[64] Г. Г. Якобсон обратил мое внимание на то, что у взрослых поденок глаз тоже разделен на две части, различно устроенные. См.: Г. Якобсон и В. Бианки (1905 : 859, рис.).

Пользуюсь случаем отметить, что состояние глаз, какое наблюдаем у Gyrinidae, есть результат эволюции в определенном направлении. У жуков (см.: Г. Якобсон, 1905 : 5) очертание глаз наичаще круглое или овальное, иногда с более или менее глубокой выемкой на внутреннем крае (напр., у Cerambycidae); бывает, что эта выемка настолько глубоко врезается в глаз, что разделяет его на две части (Tetrops, Oxylia, Opsilia). Наконец, крайним выражением этой тенденции к удвоению являются глаза у Geotrupes или у Gyrinus, где орган зрения разделяется глубоко вдающимся в него резким краем наличника (clypeus) на две части.

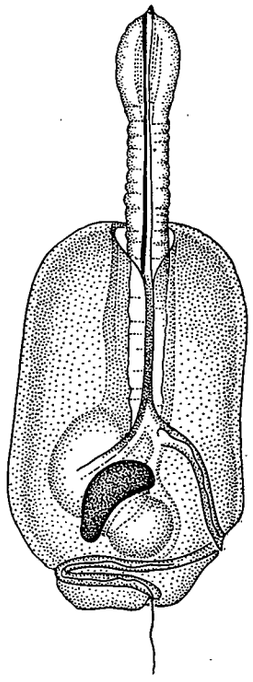
[65] Замечательно, что у молодых самок крота (а они рождаются в Англии в мае) влагалище совершенно замкнуто вплоть до весны следующего года; в апреле, у 11-месячной самки поперек промежности образуется отверстие, ведущее во влагалище. После родов, осенью, вход во влагалище снова закрывается. Следует отметить, что закрытое влагалище есть нормальная стадия развития человеческого зародыша, а у сумчатого Perameles непарное влагалище после совокупления закрывается (см. Wood-Jones, 1914).

[66] [По терминологии Заварзина.] (636)

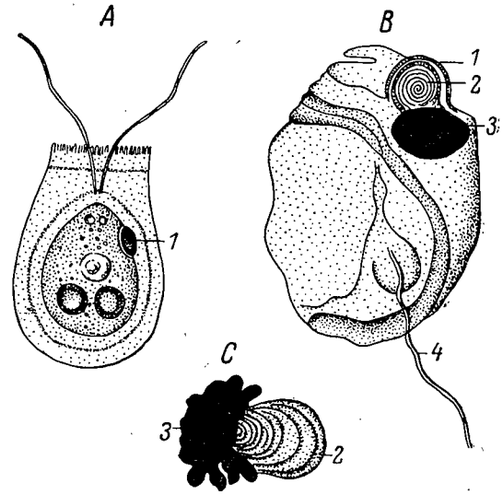
царства структурным принципом, связанным со зрительной функцией».] (634)

[15. Жизнь внутри кишечника хозяина вызывает у паразитов тенденцию к метамеризации тела. Примерами могут служить: Cestoda, Catenata (паразитические перидинеи, например, Haplozoon lineare), инфузории (Anoplophrya), грегарины (Taeniocystis), жгутиковые (Cyclonympha strobila). Taeniocystis и Cyclonympha, говорит В. Догель (1917 : 56), «могут служить одним из лучших примеров того, как одинаковые жизненные условия вызывают у разных животных одинаковые и строго параллельные изменения в организации».] (633)

16. Выдающийся вперед подбородок составляет, как известно, один из отличительных признаков Homo sapiens. Эволюция



[Рис. 17. Erythropsis agilis, жгутиковый с глазоподобным телом, состоящим из стигмы и хрусталика. (По Fauré Frémiet. Из Doflein, 1916)].



[Рис. 18. *A* — Eudorina elegans: *1.* Стигма. *B* — Pouchetia cornuta: *1.* Пластичный слой. *2.* Хрусталик. *3.* Пигментное тело. *C* — Стигма Pouchetia juno: *2.* Хрусталик. *3.* Пигмент. (Из Doflein, 1916)].

той ветви приматов, которая дала начало человеку, шла именно в направлении развития выступа на подбородке. По исследованиям Клаача (Klaatsch, 1909 : 113), не может быть сомнения в том, что названный выступ образовался полифилетически, т. е. независимо у разных рас человека: исходные, примитивные формы совсем не обладали этим признаком.

17. Среди ископаемых плаунов теперь известны образования, аналогичные семенам. Так, у небольшого нижнекаменноугольного плауна Miadesmia, напоминающего Selaginella, открыт орган, *похожий* на настоящее семя. Есть и другие плауны, у которых были семена; таков древовидный палеозойский плаун Lepidocarpon, близкий к лепидодендронам (см. Lotsy, 1909). Без сомнения, говорят Арбер и Паркин (Arber a. Parkin, 1908), современные покрытосемянные произошли от других, менее развитых семянных растений, но самое семя как орган, и притом весьма высоко развитый, получило начало в гораздо более ранние геологические периоды, задолго до появления на свет покрытосемянных.

[Согласно Д. Г. Скотту (Scott, 1923 : 59), семянные растения (голосемянные + покрытосемянные) всегда отличаются от любой из извест-

ных линий сосудистых споровых и не являются их потомками. Таким образом, семена явнобрачных и «семена» тайнобрачных являются параллельными структурами.]

Далее Lotsy (1909) отмечает, что листья возникли у разных групп печеночников; равным образом повторно образовалась среди печеночников способность спор прорастать внутри спорогония.

18. Замечательны физиологические параллели, обнаруживающиеся между животными и растениями. У некоторых насекомоядных растений для переваривания животной пищи соответственные органы выделяют фермент, подобный пепсину (особенно у Nepenthes; см. [Иванов, 1918 : 109; 1919 : 11 сл.]). [Vines (1877, 1887) установил аналогию между урнами Nepenthes и слизистой оболочкой желудка, в которой тоже содержится зимоген, переходящий под влиянием кислоты в активный фермент. Растительный пепсин Nepenthes растворяет в кислой среде альбумин (белок куриного яйца), фибрин, легумин. В результате переваривания получаются пептоны. Высказывались сомнения, не трипсинного ли характера фермент у Nepenthes, но E. Abderhalden и Teruuchi (1906) показали, что сок Nepenthes и Drosera не расщепляет пептидов, т. е. не обладает тем основным свойством, которое характеризует трипсин. Опыты J. White также подтвердили пепсинный характер фермента насекомоядных. «Если это так, — говорит Н. Н. Иванов (:13), — то присутствие пепсина у насекомоядных и экстрацеллюлярный характер переваривания белков позволяют наблюдать у этих растений высокую степень физиологической дифференцировки, какою пользуются лишь высшие животные, так как мы видели выше, что присутствие пепсина у беспозвоночных находится под сомнением».] (632)

[К этой же категории явлений относится тот факт, что *клетчатка*, столь, казалось бы, характерный продукт растительного царства, выделяется также туникатами, где она встречается в оболочке. Далее В. Догель (1923в : 69) обнаружил клетчатку в скелете у паразитических инфузорий Ophryoscolecidae. По исследованиям Schulze (1922) оказывается, что *хитин*, столь широко распространенный в животном царстве (Hydrozoa, Bryozoa, Lingula, Annelida, Hirudinea, Mollusca, Arthropoda), весьма близок по химическому строению к клетчатке.] (629)

[Наконец, отметим, что *хлорофилл* и *гемоглобин* родственны друг другу: трудами Ненцкого, Мархлевского и Залеского установлено, что в молекуле обоих заключается ядро, до известной степени приближающее эти пигменты к краскам индиговой группы. В самое последнее время Е. О. Манойлов (Врачебная газета, 1923, № 15) открыл реакцию для различения мужской крови от женской; примечательно, что та же самая реакция позволила различить мужские и женские растения у двудомных растений: у клена (Acer negundo), крапивы (Lychnis dioica), Vallisneria (Манойлов, 1924).] (629)

[Такой физиологический параллелизм показывает, что образование химических веществ (которые в конечном итоге оказывают действие на морфологию, а также физиологию) подчинено определенным законам. В таком случае не может ставиться вопрос о бесконечных вариациях во всех направлениях.]

Приспособления для ловли живой животной пищи выработались в самых разнообразных семействах растений: у росянок (Droseraceae), у пузырчатковых (Lentibulariaceae), у Nepenthaceae и других; все перечисленные семейства относятся к разным отрядам (именно, росянки к Perietales, пузырчатки к Tubiflorae, а Nepenthes к Polycarpicae).

[19. Опыление при помощи насекомых (энтомофилия) развилось независимо (конвергентно) в различных группах растений: у цикад, хвойниковых, у Ranales. Ранее предполагали, что энтомофилия развилась из анемофилии (опыление при посредстве ветра), но, как указывает Diels (1916 : 769, 770), оба эти способа существуют независимо у голосемянных; равноценны они филогенетически и у покрытосемянных.] (637)

На многочисленных примерах, приведенных в этой главе (а их при желании легко было бы умножить), мы показали, что конвергенция захватывает самые важные органы растений и животных, что явление это весьма распространено и что сплошь и рядом сходство, которое раньше приписывали общности происхождения, есть результат конвергенции.

Ввиду этого, сходство в любых органах у двух групп организмов мы не вправе толковать всегда, как результат общности происхождения, ибо это сходство может возникать и действительно возникает не только на основе генетической, но и конвергентно. Изучая конвергентные явления, мы можем проследить законы (направления) развития в данной группе организмов, как это в гениальном прозрении отметил Кант (см. эпиграф к этой главе). У рептилий, например, мы можем отметить два основных ствола, один, идущий в сторону млекопитающих через посредство Theromorpha, а другой — в сторону птиц через посредство динозавров, птерозавров и крокодилов. Эти сходства вовсе не свидетельствуют в пользу генетической связи названных групп. Если мы их и ставим в системе не очень далеко друг от друга, то этим выражаем только ту мысль, что химическое строение белков их клеток имеет сходные свойства, а потому законы эволюции этих организмов сходны. Когда линии эволюции будут прослежены для большого числа органических групп, можно будет построить естественную систему животного и растительного мира, естественную не в смысле филогенетического родства (происхождение одних групп от других навсегда останется в области догадок), а в смысле «химической» близости их друг к другу. Явится возможность сгруппировать организмы в ряды и системы подобно химическим соединениям или кристаллографическим комбинациям.

Как конвергенции, так и гомологии (сходство на основе родства) обязаны одним и тем же закономерностям. Если, таким образом, эволюция есть номогенез, то случайности и естественный отбор в деле образования новых органических форм, очевидно, не играют никакой роли.

13. Филогенетический атавизм

Филогенетическим атавизмом (в отличие от индивидуального) можно назвать явление, обратное ускорению: проявление у взрослых особей признаков предков.

1. Как известно, в 1893 году бельгийский палеонтолог Долло высказал положение, что эволюция есть процесс необратимый: организм не может вернуться, даже частично, к предыдущему состоянию, которое уже было осуществлено в ряду его предков. Одновременно почти такими же словами эту же мысль формулировал и Гадов (Gadow, 1893 : 100—101): «То, что в течение долгих промежутков времени оказалось филогенетически исчезнувшим, не может возродиться вновь».

В таком категорическом виде это положение, конечно, неприемлемо, ибо мы знаем теперь, что признаки бывают доминантными и рецессивными. Оставаясь долгое время в скрытом состоянии, рецессивный признак может вновь обнаружиться или всплыть при стечении некоторых благоприятных условий.

Если явления атавизма, в виде ли возврата к состоянию более низко организованных форм (каковы, напр., случаи трехпалости у лошади или появления лишних сосцов у женщины) или в виде задержки в эмбриональном развитии (напр., шейные фистулы, заячья губа), не составляют

редкости в индивидуальной жизни, то я не вижу оснований, почему бы атавизму не проявляться и в жизни вида или рода и т. д.

В своей работе «Возрастная изменчивость и эволюция» Б. М. Житков (1922) говорит по этому поводу так: «Вероятно, что организм, если можно так выразиться, ничего не забывает. Он хранит в себе факторы всех признаков всей линии своих предков, и при условиях благоприятствующих древние признаки могут вновь вступать в жизнь — сразу или постепенно».

Приведем несколько примеров обратимости процессов развития, сначала из области жизни особи.

У грибка Saprolegnia mixta, развивающегося на мертвых мухах, Клебс (1905 : 27) поддерживал непрерывный рост грибницы (мицелия) в течение шести лет, поставив организм в оптимальные условия питания. За все это время развития органов размножения не наступало. Но стоит только изменить условия питания к худшему, как сейчас же начинают формироваться воспроизводительные клетки. Если теперь снова предоставить грибку пищу, то на известной стадии «процесс получает обратное течение, зачинавшийся орган воспроизведения превращается в вегетативно растущее слоевище» (: 31).

Данные, полученные учением о скрещивании (менделизмом), показывают, что в старости у организма нередко появляются рецессивные признаки. Вообще *с возрастом наклонность признаков к доминированию ослабевает*. Скрещивая желтозерный горох с зеленозерным, Zederbauer (1914) обнаружил, что нижние, т. е. первые, цветы дают картину более сильного доминирования желтой окраски семядолей над зеленой, чем верхние (т. е. более старые).[67] У помесей крапивы доминирование известного признака наблюдается только на молодых листьях (Correns).

К той же категории относится появление у половозрелых особей проходных лососей (Salmo, Oncorhynchus) брачной окраски, напоминающей окраску молодых (parr).[68] Поэтому нет оснований связывать явление брачной окраски лососей с вопросом о происхождении проходных лососей от морских или пресноводных форм, как это делает В. Чернавин (1921).

Hyatt подметил, что аммониты в старости впадают, так сказать, в детство: виды со сложными перегородками в старости строят более простые перегородки. У родов с неразвернутой раковиной последние обороты бывают слабо завернуты или даже развернуты. Б. М. Житков (1922) привел много других примеров появления в старости примитивных признаков[69] — между прочим и у человека.

[Haecker (1922 : 19—20) приводит следующие примеры обратных процессов. Как известно, у раков Paguridae, которые прячут свое брюшко в раковинах моллюсков, брюшко делается мягким. Линяя этих раков их «домика», Przibram (1917) достиг того, что брюшко у них стало похожим на нормальное брюшко свободноживущих сородичей: оно сделалось твердым, плоским, ясно расчлененным, пигментированным, получило рисунок. У мушки Drosophila наблюдался ряд случаев обратных мутаций, как например, раса с сетчатыми глазами давала мутантов с нормальными глазами (May, 1917). У гороха может быть возврат от формы с розовыми цветами к форме с фиолетовыми.

У одичавших домашних свиней появляется окраска и некоторые другие признаки их диких родичей.]

Переходим теперь к примерам обратимости эволюции в течение филогенеза.

В черепе позвоночных подвижное quadratum есть, как полагают, основное, исконное состояние, из которого развилось неподвижное quadratum. Но можно думать, что известная подвижность этой кости у некоторых динозавров есть явление вторичное: формы с неподвижными quadratum дали начало формам с подвижным (Versluys, 1910, 1912).

В позднеледниковое, или йольдиевое, время в Балтийском море, которое тогда соединялось с Белым через область Ладоги и Онеги, жила рыба, четырехрогий бычок, Myoxocephalus quadricornis, отличающийся, как видно из названия, присутствием четырех костяных бугров на голове. Когда в анциловое время Балтийское море превратилось в пресное озеро, четырехрогий бычок испытал изменения: он превратился в форму relictus, лишенную бугров на голове. Остатки этой формы найдены в ископаемом состоянии в Швеции, к северу от озера Мелар, а в озерах Веттер, Венер и Онежском она живет до сих пор. В литориновое время Балтийское озеро опять осолонилось и получило соединение с океаном, и вот форма relictus снова вернулась в свое первобытное состояние четырехрогой формы. В таком виде она существует и по настоящее время (Берг, 1916в : 1354). Аналогичные видоизменения претерпели в бассейне Балтийского моря ракообразные Limnocalanus grimaldii и Mysis oculata (Sv. Ekman, 1913, 1913—1914).

Plate (1920 : 222) приводит следующие примеры обратимости эволюции: среди западнославонских палюдин Неймайр описал ряд Melanopsis pygmaea, начинающийся гладкими раковинами и возвращающийся в одном боковом ряду к гладким же recurrens. Некоторые конечные стадии штейнгеймских моллюсков из ряда Planorbis multiformis (о нем мы говорили в гл. II) вернулись к основным, например Pl. revertens и конечные стадии Pl. crescens чрезвычайно похожи на Pl. kleini, supremus соответствует tenuis и т. д. Аммониты к концу их периода развития снова вернулись к развернутым формам.

Словом, сомневаться в том, что эволюция иногда бывает обратима, не приходится.

2. П. П. Сушкин (1915) посвятил весьма интересную статью доказательству взгляда, что эволюция обратима. Он указывает на следующие особенности пингвинов (Sphenisciformes): в отличие от всех остальных птиц, не исключая Archaeopteryx, у пингвинов в цевке (tarso—metatarsus) сохраняются в течение всей жизни глубокие борозды между metatarsalia.

Приведем подобный же пример из растительного царства. Семейство резедовых, Resedaceae, принадлежит к покрытосемянным из порядка макоцветных, Rhoeadales. Порядок этот по системе Н. И. Кузнецова относится к числу низших покрытосемянных, именно к группе Polycarpicae. У резедовых гинецей состоит из 2—6 свободных или сросшихся между собой плодолистиков. В последнем случае *завязь сверху не вполне замкнутая, полуоткрытая,* как, например, у резеды. Как известно, самое существенное различие в строении гинеция между голосемянными и покрытосемянными заключается в том, что плодолистики у покрытосемянных образуют *замкнутую полость,* или завязь, в которой расположены семяпочки. И только у одних резедовых среди всех покрытосемянных мы встречаемся с устройством, как бы возвращающим нас к типу голосемянных (Кузнецов, 1914 : 501). Но замечательно, что вместе с тем у резедовых мы видим высокую специализацию в цветке, который у них оказывается двусторонне симметричным.

---

[67] Цит. по реферату в Труд. Бюро по приклад. бот., VII, 1914 : 472—473.

[68] Таким образом, у молодых лососей окраску типа parr (с темными поперечными полосами) можно рассматривать как проявление признаков на основе филогенетического ускорения.

[69] Б. М. Житков ссылается между прочим на следующие, приводимые Дарвином, примеры. Черные бантамские петухи к старости становятся все краснее и краснее. Крапчатый или испещренный сизым петух-доркинг в старости приобретает желтые или оранжевые удлиненные перья вместо обычных голубоватых. И в случае бантамов, и в случае доркингов это возврат к первоначальной форме, именно — к Gallus bankiva, который имеет оперение красное с оранжевым. См.: Дарвин, 1909а : 330; *1951 : 468.*

Но возвращаемся к пингвинам. Если применять закон Долло, говорит Сушкин, то мы должны прийти к заключению, что пингвины отделились от общего ствола раньше Archaeopterух. «Следовательно, все черты сходства пингвинов с остальными птицами должны были развиться параллельно или конвергентно, в том числе и характерные особенности нёба с их циклом развития, и килевая грудина, и даже крылообразный скелет передней конечности» (:13—14). А между тем ископаемый пингвин Cladornis из нижнего миоцена Патагонии имеет нормальную (сросшуюся) цевку. Сушкин поэтому полагает, что примитивное устройство плюсны у пингвинов есть вторичное явление, независимый возврат к состоянию предков. «Черты прошлого, исчезнувшие из картины взрослой организации, могут, таким образом, в потомстве снова появиться в ней, как бы всплывая из глубин онтогенеза. Мы можем сказать, что для данного признака онтогенетический процесс у потомков как бы преждевременно приходит к концу, не дойдя до заключительных глав, которые регулярно проходились у предков. И в счет этого преждевременно обрывающегося онтогенеза былой признак возвращается» (: 19).

Ссылаясь далее на наблюдения Д. Н. Соболева (1913) над возвратом признаков у целого ряда верхнедевонских гониатитов, автор заключает, что при признании обратимости процесса эволюции «исчезает и необходимость объяснять едва ли не большинство сходств параллельным развитием или конвергенцией» (: 29).

Однако очевидно, что атавизм, или возврат признаков, есть явление редкое, исключительное. Весь ход развития органического мира свидетельствует о том. Правда, случаи регрессса не представляют редкости, но регресс — это нечто совсем иное, чем атавизм. Между тем параллелизм и конвергенция, даже в самых резких проявлениях, наблюдаются сплошь и рядом, на каждом шагу; это есть закон эволюции всех организмов, как мы показали выше.

Если последовательно проводить точку зрения обратимости эволюции, то пришлось бы признать, что исходные формы должны быть более специализированы, чем их предполагаемые потомки. Так, если признавать, что сходство динозавров и птиц не есть следствие конвергенции, а есть результат происхождения птиц от динозавров, и если принимать принцип обратимости эволюции в широком масштабе, то пришлось бы допустить, что у всех динозавров цевка была устроена по типу Ornithomimus, а затем у большинства вернулась к предыдущему состоянию, что у всех у них таз был устроен по-птичьи, затем вернулся к первобытному состоянию, а затем принял то состояние, какое мы видим у Saurischia. Словом, пришлось бы сделать ряд весьма мало вероятных допущений, ведущих в конечном результате к тому, что предков нужно было бы считать более специализированными, чем потомков. Это была бы своего рода преформация, но не потенциальная, какую принимают некоторые современные менделисты, а осуществлявшаяся на деле: подобные организмы должны были бы встречаться в ископаемом состоянии. Однако подобного рода взглядам противоречат данные палеонтологии. И П. П. Сушкин, очевидно, не держится такого крайнего мнения, ибо он сам признает, что возвратимость пережитых признаков имеет свой предел, а в весьма многих случаях необратимость может быть признана за правило (: 33—34).

Общая картина эволюции органического мира ясно показывает, что в *общем закон Долло,* несмотря на частные исключения, *справедлив.*

Из вышеизложенного (гл. II—IV) видно, что организм представляет из себя комплекс признаков, развивающихся в значительной степени самостоятельно: одни признаки прогрессируют медленно или даже стоят на одном и том же уровне, другие — опережают свой век и достигают такой высоты, какая будет осуществлена в близких группах через очень

долгое время. Словом, темп эволюции признаков различен. В результате сплошь и рядом получаются организмы, совмещающие в себе черты очень высокой организации с чертами очень низкой, каковы, например, акулы, двоякодышащие, сеймурия, семенные папоротники, бенеттиты. Это явление смешения стилей — архаического и новейшего — очень широко распространено.

Поэтому нет основания считать за возврат к состоянию предков всякий случай, когда у животного мы встречаем черты низкой организации наряду с чертами высшей.

Итак, обратимость эволюции есть явление частного характера, имеющее лишь ограниченную область применения.

Как бы то ни было, в вопросе о закономерности эволюции обратимость заслуживает серьезного внимания. Когда она — в исключительных случаях — наступает, она, как и филогенетическое ускорение, происходит в силу строго определенных законов, и о случайном возвращении признаков не может быть и речи. Раз элемент случайности отпадает, отпадает и роль естественного отбора.

Все, изложенное в главах II—IV, позволяет нам формулировать следующий, как нам представляется, весьма важный закон:

VI (срав. стр. 182). *Развитие признаков как в филогении, так и в онтогении идет разным темпом: одни признаки как бы повторяют старые стадии, другие — предваряют будущие.* То, что не могло осуществиться в процессе онтогении у одних, достигается у других в процессе филогении; так, например, позвоночные осуществляют то, что намечается в онтогении оболочников. В процессе филогенетического развития организмы производят признаки, повторяющие признаки форм, стоящих или на той же ступени развития, или на гораздо более высокой ступени (иногда таких форм, которые в полном развитии появятся лишь впоследствии).

Формулированный сейчас закон есть лишь иное выражение той мысли, что как онтогения, так и филогения протекают *по одинаковым законам* (срав. закон V на стр. 182).

Из закона VI вытекает следующее следствие:

VII. *Организм состоит из совокупности признаков, которые проделывают эволюцию в значительной степени (иногда и совершенно), независимо один от другого.*

Менделизм дает нам аналогичное этому правило наследования наследственных единиц (или групп этих единиц).

V

КОНВЕРГЕНЦИЯ ВНЕШНИХ ПРИЗНАКОВ

[Не следует упускать из виду, что некоторые сильно выраженные изменения, которые никто не почел бы за простые индивидуальные различия, часто повторяются вследствие того, что сходная организация должна подвергаться и сходным воздействиям среды — факт этот может быть подтвержден многочисленными примерами, доставляемыми нашими домашними расами.

Дарвин, 1872, IV; *1939 : 336.*]

Переходим теперь к внешним признакам. С ними-то главным образом и имел дело Дарвин. Однако современные сравнительно-анатомы и эмбриологи не склонны придавать им существенного значения. Но это совершенно ошибочное мнение. Прежде всего разница между внутренними и внешними признаками чисто условная. Зубы, например, это внешние или внутренние признаки? Или жабры?

Касаясь вопроса о конвергенции (изоморфии) у птиц, Гадов в своем капитальном труде об этом классе позвоночных говорит следующее (Gadow, 1893: 64). Легко представить себе, что две группы птиц совершенно различного происхождения могут стать столь близкими по устройству многих органов, что сумма сходств далеко превысит сумму различий. Но из этого было бы, конечно, ошибочно заключать о родстве таких групп. Подвергаться приспособлению и соответственному изменению (изоморфии) могут все решительно органы: вовсе нельзя утверждать, что внешние признаки менее постоянны, чем внутренние, так называемые структурные, или анатомические, хотя такой взгляд и распространен среди анатомов. Считают почему-то, что скелет принадлежит к числу наименее изменчивых систем органов. Но иногда небольшая вырезка на клюве или какое-нибудь определенное маховое перо упорно удерживаются у целых отрядов. Таково мнение Гадова, всецело нами поддерживаемое.

В нижеследующем мы рассмотрим явления конвергенции и параллелизма, поскольку они проявляются во внешних признаках и поскольку их проявление не зависит от географического ландшафта (т. е. вызвано причинами внутренними, автономическими). При этом мы снова указываем на то, что принципиальной разницы между внешними и внутренними признаками нет.

1. Домашние растения и животные

[а) Наблюдения Вавилова над культурными растениями. Вавилов изучал параллельные вариации у различных культурных растений, и ему удалось установить следующий важный закон, который он называет законом гомологических рядов изменчивости (Вавилов, 1922а: 75).

Виды («линнеоны») и роды, более или менее родственные между собою, характеризуются сходными рядами изменчивости с такой закономерностью, что, зная последовательность разновидностей в одном роде или виде («линнеоне»), можно предсказать существование сходных форм и даже сходных генотипических различий в других родах и видах («линнеонах»). Это сходство тем полнее, чем ближе виды («линнеоны») и роды друг к другу. Целые ботанические семейства вообще характеризуются определенным циклом (рядами) изменчивости, которая проходит сходным образом через все роды одного семейства.

Своими наблюдениями и опытами Вавилов проводит идею номогенеза более успешно, чем это делаю я в настоящей работе. Приведем некоторые примеры, заимствованные из упомянутой выше работы.[1]]

1. Замечательны параллельные ряды форм у пшениц. Всего известно 7 видов культурных пшениц.[2] Из них Triticum vulgare (обыкновенная пшеница) и Tr. spelta (полба) — каждая образует формы: 1) остистые и безостые; 2) белоколосые, красноколосые и черноколосые; 3) с опушенным колосом и с гладким, 4) белозерные и краснозерные; 5) озимые и яровые.

Следующие виды, Tr. durum (твердая), Tr. turgidum (английская), Tr. polonicum (польская), Tr. monococcum (однозернянка), [Tr. dicoccum (эммер)], представлены почти исключительно остистыми пшеницами,[3] но в остальном они образуют тот же комплекс форм, что и предыдущие виды.

[Как показал Фляксбергер (1922), карликовая пшеница (Triticum compactum) по своему таксономическому положению не равна другим

[1] [Ср. также: Вавилов, 1923.]
[2] [Мы следуем Фляксбергеру, 1923.] (648 об.)
[3] [Есть полуостистые формы и среди Tr. dicoccum и Tr. polonicum (Фляксбергер, 1923 : 24, 71).] (648 об.)

видам Triticum, но карликовые формы имеются среди других пшениц, т. е. у мягкой пшеницы (Tr. vulgare), у твердой пшеницы (Tr. durum), у Tr. turgidum, у польских пшениц (Tr. polonicum), у Tr. dicoccum. Среди Tr. monococcum и Tr. spelta карликовые формы пока не обнаружены.[4]]

Те же закономерности наблюдаются и у ячменей. Как Hordeum vulgare, так и H. distichum образуют формы:

1) плотноколосые, рыхлоколосые и с колосом промежуточной плотности; 2) черноколосые, желтоколосые, красноколосые (с антоцианом); 3) с колосковыми чешуями опушенными и гладкими; 4) голозерные и пленчатые; 5) озимые и яровые; 6) с гладкими остями и с зазубренными остями.

Далее представители секции Euavena из рода Avena (овес), именно A. sativa (овес), A. fatua (овсюг, или дикий овес, засоряющий посевы льна), A. ludoviciana, A. sterilis каждая дают разновидности с белыми, желтыми, серыми, коричневыми цветочными чешуями, яровую и озимую.

Пырей (Agropyrum repens) и житняк (A. cristatum) образуют каждый формы: 1) остистую и безостую; 2) с колосом гладким и опушенным; 3) желтоколосую и красноколосую (с антоцианом); 4) с кустом лежачим, прямым, полуразвалистым; 5) с соломой тонкой и с толстой; 6) узколистую и широколистую; 7) плотноколосую и рыхлоколосую; 8) с восковым налетом и без налета; 9) с желтыми пыльниками и с красными; 10) низкорослую, высокорослую; 11) с листвой опушенной и гладкой; 12) типа гидрофильного и ксерофильного; 13) [ранне- и позднеспелую.]

2. До сих пор приведены параллельные ряды в пределах одного рода. Но и разные роды культурных растений обнаруживают то же явление. Так, у ржи (Secale cereale) Н. И. Вавиловым обнаружен резкий полиморфизм, повторяющий то, что выше отмечено для пшениц (Triticum).

Н. И. Вавилову удалось открыть ранее неизвестные, но наперед им предсказанные формы ржи, параллельные пшенице. Так, например, в 1917 г., найдя среди памирской пшеницы новые, до того времени неизвестные формы пшениц без ligula у основания листовой пластинки, он a priori, на основании параллелизма рядов полиморфизма, предвидел возможность существования в природе также и форм ржи без ligula. Исследования 1918 г. подтвердили и эти предположения. Такие формы были найдены среди яровой памирской (шугнанской) ржи. Среди той же памирской ржи найдены формы с опушенными колосьями, параллельные таким же, ранее известным формам пшениц.

Далее Н. И. Вавилов указывает на следующие факты. Среди бобовых, у Pisum (горох), Latyrus (чина), Ervum (чечевица), Vicia (горошек), мы находим в каждом роде формы с белыми цветами и с антоциановыми, формы мелколистые и крупнолистые, с восковым налетом и без налета, с самой разнообразной окраской семян: светлозерные, зеленозерные и вплоть до черных, с семенами одноцветными и крапчатыми, с семенодолями зелено-желтыми и красными, формы нормального роста и карликовые, ранние и поздние. Среди семейства тыквенных, Cucurbitaceae, у арбузов (Citrullus vulgaris), дынь (Cucumis melo), тыкв (Cucumis sativus), огурцов (Cucurbita) есть сорта с плодами шарообразными, сплюснутыми и удлиненными, с плодами одноцветными, пятнистыми и полосатыми, с мясом, окрашенным пластидами, бесцветным и с антоцианом в клеточном соку. [У дынь обычно простые листья, а у арбузов зубчатые; но у некоторых разновидностей дынь листья зубчатые и наоборот; известны разновидности арбузов, которые по форме листьев приближаются к дыням. Сходство между такими разновидностями арбузов и дынь бывает столь велико, что почти невозможно определить род. Такой выдающийся ботаник, как Коржинский, ошибочно описал одну из разновидностей дынь

[4] [Параллельные серии наблюдаются также у Aegilops, родственного Triticum (ср.: Попова, 1923).]

как естественный гибрид Citrullus vulgaris и Cucumis melo (Вавилов, 1922 : 63).[5]

Цедербауер (Zederbauer, 1907) дает такую таблицу параллельных вариаций у ели, лиственницы и сосны:

Разновидность	Picea excelsa	Larix europaea	Pinus silvestris
pyramidalis (пирамидальная)	×	×	×
pendula (качающаяся)	×	×	×
nana (карликовая)	×	×	×
prostrata (стелющаяся)	×	×	—
virgata (змеевидная)	×	×	×
nudicaulis (неветвистая)	×	—	—
glauca (листья с синеватой расцветкой)	×	×	×
argentea (листья серебристые)	×	×	×
aurea (листья золотисто-желтые)	×	—	×
variegata (листья смешанные)	×	—	×

[3. Ряды параллельных вариаций можно наблюдать и в отдаленных семействах, даже в отдаленных отрядах и классах как среди культурных, так и среди диких форм. Таковы явления альбинизма, гигантизма, нанизма, фасциации. В своем образовании корни, форма плодов, окраска цветов и плодов и т. д. проходят аналогичный ряд изменений. В самых различных семействах встречаются одни и те же типы корней: продолговатые, цилиндрические, почти ромбические, круглые, уплощенные; эти формы можно наблюдать у моркови и сельдерея (оба из семейства Umbelliferae), свеклы (сем. Chenopodiaceae) и репы (Brassica rapa, Cruciferae) (Вавилов, 1922а : 79).]

[б) Дарвин об аналогичной или параллельной изменчивости и Коп о гомологичных группах или рядах. Как в «Происхождении видов», так и в «Изменениях животных и растений» Дарвин рассматривает «аналогичную или параллельную изменчивость». «Я подразумеваю под этим выражением,— говорит Дарвин, — что сходные признаки иногда появляются у нескольких разновидностей или рас, происходящих от одного и того же вида, и в более редких случаях — у потомков совершенно различных видов» (*1951 : 715*).] Он приводит между прочим следующие примеры. Гладкие персики, или нектарины, произошли от бархатистых независимо в разных местах; при этом замечательно, что сорта бархатистых персиков и нектарин повторяют друг друга: и у того, и у другого есть сорта с отделяющейся и не отделяющейся косточкой, с белой, красной и желтой мякотью, с цветками крупными и мелкими, с пильчатыми и зубчатыми листьями, с железками и без железок на листьях и т. д.[6] При этом сорта гладких персиков произошли вовсе не от соответствующих сортов бархатистых. Такие же параллельные формы есть и у разных сортов абрикоса. Некоторые сорта дынь дают плоды, весьма напоминающие плоды других родов из семейства тыквенных (Cucurbitaceae), например огурцов и т. д. Короткомордость наблюдается у мопса и бульдога;[7] оперенные ноги бывают у кур, голубей и канареек;

[5] [Ср. также параллельные ряды у Cucurbitaceae (Вавилов, 1922б : 185, 199, 210) и у Cruciferae (Синская, 1924).]

[6] Ср. также *1951 : 372*.

[7] Мопсообразные формы встречаются нередко и среди рыб, например у сазана, гольяна, рыбца, щуки, форели, лосося, кефали, угря, трески и др. Особенность эта, как показано опытами Knauthe над овсянкой (Leucaspius delineatus), наследуется по закону Менделя. См.: Gemmil, 1912 : 48—50. [Короткомордые формы известны также у свиней (особенно у йоркширской свиньи) и у волков, воспитанных в неволе (зачаточная короткомордость); форма короткомордости наблюдается у быков (тип frontosus) (см.: Haecker, 1918 : 266—267).]

у некоторых пород домашнего голубя перевязи на крыльях, вместо того чтобы быть просто черными, как у дикого голубя, имеют сходство с перевязями на крыльях у других диких видов семейства голубиных и т. д.

Безрогий (комолый) скот независимо возник в Европе, Африке и в Южной Америке. Комолость известна у коров, овец, яка, зебу. Дарвин исследовал домашних голубей Индии: происшедшие в них изменения замечательно сходны с изменениями наших европейских птиц (1909 : 609, *1951 : 771*). Таксы (собаки с короткими и кривыми ногами) развились независимо в древнем Египте и в Европе (1909 : 12; *1951 : 111*). Аристотель (Hist. anim., II, 1, 499b, 12) упоминает об однокопытных свиньях, встречающихся в Иллирии, Пеонии и в других местах; такие же аномалии у свиней наблюдались и в разных частях света; хотя, говорит Дарвин (1909 : 54; *1951 : 155*), эта особенность хорошо наследуется, едва ли вероятно, чтобы все однокопытные свиньи происходили от одних и тех же предков; более вероятно, что одна и та же особенность вновь появлялась в разных местах и в разное время.

Нас интересует в данном случае лишь закономерность в появлении этих уродств в различных отрядах млекопитающих. Но вместе с Осборном мы считаем, что такие единичные уклонения не могут дать начала новым формам вне условий искусственного разведения.

Osborn (1912 : 191) приводит следующую таблицу тождественных вариаций у разных млекопитающих:

	Человек	Лошадь	Рогатый скот	Овца	Благородный олень	Свинья	Собака	Кошка	Кролик	Морская свинка	Мышь
Развитие рогов у безрогого вида	×[8]	×									
Отсутствие рогов у рогатого вида			×	×							
Придатки у челюстей	×		×	×		×					
Укорочение конечностей	×	×	×	×			×				
Многопалость				×	×	×	×	×		×	
Сильная волосатость	×	×	×	×			×	×	×	×	×
Отсутствие волос		×	×				×				
Курчавость	×	×		×			×				

[Геккер (Haecker, 1918 : 146) дает таблицу параллельных форм альбинизма у домашней мыши, крысы, морской свинки, кролика, зайца, лошади, коровы, овцы, козы, ламы, свиньи и собаки.] (657)

[В отношении происхождений аналогичных или параллельных вариаций Дарвин (*1939 : 384—385; 1951 : 715—716*) различает два случая.

1. Вариации «от неизвестных причин, влияющих на организмы, которые имеют сходное строение и потому изменяются сходным образом». К этой категории принадлежат вышеупомянутые примеры гладких персиков, дынь, схожих с огурцами, голубей с хохолком на голове и перьями на ногах — признаками, не свойственными горному голубю.[9] По мнению Дарвина, «никто не станет отрицать, что все подобные аналогические изменения обязаны своим происхождением унаследованной различными породами голубей от общего предка конституции и наклонности к изменению, при воздействии сходных, нам неизвестных влияний».

2. Вариации, «обусловленные вторичным появлением признаков, свойственных более или менее отдаленным предкам». Это явление Дарвин назвал реверсией. Например, среди самок различных пород голубей иногда появляются экземпляры с окраской наподобие их предка, горного голубя, с черными полосами на крыльях, белым брюшком, полосой на конце хвоста и т. д.]

[8] [R. Wood, 1917].

[9] Горный голубь, Columba livia, считается прародителем домашнего.

Теперь мы знаем, что во всех этих случаях осуществляется расщепление гетерозиготных комбинаций.

[Первый случай, охватывающий аналогичные изменения у видов, «унаследовавших почти одинаковую конституцию от общего предка» (Дарвин, *1939 : 384*), означает на языке менделизма не более чем развертывание неких скрытых факторов. Очевидно, что в таком случае естественный отбор не может играть никакой роли.]

Дарвин полагал, что отмеченные им «аналогичные изменения», стоящие вне сферы действия естественного отбора, есть явление исключительное, редкое, что «признаки, происходящие в силу аналогичных изменений, будут, по всей вероятности, несущественного свойства» (1898 : 102; *1939 : 386*), в общем же эволюция идет по пути случайных вариаций, из которых отбор выделяет те, которые случайно оказались полезными.

Напротив, я полагаю, что то явление, которое Дарвин обозначает термином «аналогичные изменения» и что мы обозначаем как конвергенция, есть основной закон развития (эволюция) органического мира: «стремление к исходному изменению», говоря словами Дарвина, заставляет организмы развиваться в определенном направлении, исключающем возможность безграничной изменчивости. Затем, как мы показали в главах II—IV, конвергенция захватывает самые существенные для жизни организмов признаки.

«Так как все виды того же рода предполагаются происшедшими от одного общего предка, то естественно ожидать, что они будут *порою* (курсив мой, — *Л. Б.*) изменяться аналогическим образом», — говорит Дарвин (1898 : 102; *1939 : 384*). Мы же полагаем, что изменения в одинаковом направлении наступят при определенных условиях всегда.

[На примере Triticum, Agropyrum, Hordeum и др. видно, что параллелизм захватывает массу признаков, которые проявляются закономерно. Эти мелкие признаки как раз и есть те, с которыми, по мнению Дарвина, оперирует естественный отбор и которые, как ясно видно из вышеизложенного и с чем согласен Дарвин, наступают вне участия отбора.] (670)

«Наследственная склонность варьировать в одинаковом направлении», о которой говорит Дарвин, и есть та причина, которая вызывает явления конвергенции. Она не исключительное явление, как думал Дарвин, а основной закон эволюции органического мира. При таком понимании процесса эволюции нужда в гипотезе естественного отбора отпадает.

[Коп (Cope, 1868; 1887 : 95) также говорит о «гомологичных группах или рядах» среди животных. Он сравнивает эти ряды с органическими соединениями — спиртами и их производными. Среди млекопитающих он приводит примеры Marsupialia и Placentalia, среди птиц Altrices и Praecoces, Pullastrae и Gallinae, Clamatores и Oscines; среди Lacertilia — Acrodonta и Iguania, Teidae и Lacertidae; среди Anura — Raniformes и Arcifera; среди рыб — Characini и «группа остальных физостомных рыб». «Это явление обычно связывает роды различных зоологических областей. Напротив, подражательная аналогия связывает роды одной и той же области... Я считаю, что такие совпадения показывают простой тип развития, общий для многих гетерологичных рядов данной зоологической области» (: 96).]

[Далее Коп (Cope, 1887 : 96) приводит подробные списки форм у амфибий, у черепах (Cryptodira и Pleurodira), у Agamidae Старого Света и американских Inguanidae, где представлены следующие «гомологичные ряды».

Iguanidae	Agamidae
1. *Basiliscus plumifrons* Cope, Коста-Рика.	1. *Lophura amboinensis* Schlosser, Амбоина.
2. *Igguana tuberculata* Laur., Центральная и Южная Америка.	2. *Physignathus mentager* Günther, Сиам.
3. *Crotaphytus wislezeni* B. R. G., от Орегона до северной Мексики.	3. *Liolepis belli* Gray, от Китая до южной Индии.
4. *Phymaturus palluma* Molina, Чили.	4. *Uromastix spinipes* Dand., Аравия, Крит, Египет.
5. *Phrynosoma cornutum* Harl., США, Северная Мексика.	5. *Moloch horridus* Gray, Австралия.

Эти сходства затрагивают не только внешние, но и внутренние черты.]

[Та же мысль о гомологичных рядах положена в основу «динамической» системы высших растений, предложенной Хаята (Hayata, 1921). «Я рассматриваю, — говорит он, — естественную систему как динамическую, меняющуюся в зависимости от точки зрения таксонимиста и от способа ее рассмотрения, и я считаю, что ни один вид, род или семейство не имеют постоянного положения в природе, но меняют свои положения и подлежат перестановке в соответствии с критерием их сопоставления».]

[В качестве доказательства своей точки зрения Хаята показывает, что Orchidaceae, например, обычно объединяемые с Burmanniaceae в отряд Microspermae, обнаруживают связи с Musaceae, Zingiberaceae, Marantaceae, Triuridaceae, Iridacea, Amaryllidaceae, Bromeliaceae, Taccaceae, Hydrocharitaceae, Cannaceae, Philydraceae; Betulaceae связаны с Salicaceae, Fagaceae, Juglandaceae, Casuarinaceae, Myricaceae, Ericaceae, Urticaceae. Salicaceae, единственное семейство в отряде Salicales, тесно связаны с Batidaceae (Batidales) тем, что обладают димерным gynoecium, а также с Myricacea и Juglandaceae — тем, что имеют оголенные или безлепестковые цветы. Но, с другой стороны, тесная связь Salicaceae и Tamaricaceae (которые далеко отстоят друг от друга в существующей системе) неопровержима; гинецеи, семяносцы, семяпочки, плоды и семена или даже анатомические признаки, такие как перфорация листьев, весьма сходны у обоих семейств. Если присутствию или отсутствию чашелистника и лепестков придается большое значение в классификации, то тогда Salicaceae нужно поместить вблизи от Myricaceae, Juglandaceae или подобной же группы. Но, с другой стороны, если мы придаем значение устройству завязи, семяпочки, плодов, семян или анатомических признаков, то Salicaceae должны найти свое место около Tamaricaceae из Parietales (Hayata, 1921 : 108).]

В нижеследующем мы приводим ряд примеров конвергенции (или «аналогичных вариаций») внешних признаков.

2. Инфузории, насекомые, моллюски, рыбы, птицы и др.

В желудке и кишках жвачных массами встречаются своеобразные инфузории из семейства Ophryoscolecidae. По исследованиям В. А. Догеля (1923а), виды этих инфузорий, принадлежащие к разным родам (Entodinium, Diplodinium, Metadinium, Ophryoscolex), обнаруживают параллельные типы изменчивости: во всех родах известны виды без шипов, с одним спинным шипом, с одним брюшным шипом, с 2 шипами, с 3, 4, 5, 6-ю, виды крупные и мелкие; наконец, подобным параллельным изменениям подлежит и форма ядра. Если у некоторых родов соответственные виды пока и не найдены, то, несомненно, со временем они будут обнаружены.

[Г. Витенберг (1923) расположил роды трематод семейства Cyclocoeliidae в гомологические ряды, что позволило ему предугадать некоторые формы, впоследствии описанные.] (675 об.)

Ручейники (Trichoptera) из рода Dinarthrum распадаются на четыре подрода, в каждом из которых развитие признаков шло параллельным путем (Мартынов, 1913 : 78; 1915 : 434). В двух родах ручейников, Apatania и Apatelia, есть виды столь сходные, что знаток ручейников Мас

Lachlan выделил их в особый род Apatidea. Между тем, по исследованиям А. В. Мартынова (1918 : 57), туркестанская Apatidea elongata относится к роду Apatania, а туркестанская же Apatidea copiosa — к роду Apatelia. При этом можно даже указать в каждом из родов те виды, которые наиболее близки к интересующим нас видам бывшего рода «Apatidea»: Apatania elongata ответвилась от Apatania bulbosa, а Apatelia copiosa, по-видимому, — от Apatelia mongolica. Но и там, и здесь эволюция происходила в параллельном направлении.

Виды шмелей (Bombus) чрезвычайно варьируют; при этом изменчивость идет параллельно у разных видов: почти у каждого вида бывают формы светлые и темные; у многих видов с белым концом брюшка появляются формы с красным и наоборот.

Весьма обычны тождественные типы аберраций у многих насекомых, например в отношении окраски — у жуков из родов Anisoplia, Cicindela, в отношении длины крыльев — у клопов (forma macroptera и f. brachyptera) и т. д.

Различные роды наземных моллюсков из группы Helices, принадлежащие даже к разным семействам, обнаруживают параллельные вариации в форме раковины (Pilsbry : VII):

Семейство	Род	Вид		
		Шаровидная раковина	Сдавленная раковина	Килеватая раковина
Helicidae	Helix	pomatia	vermiculata	gualteriana
Eulotidae	Epiphragmophora	californiensis	mormonum	circumcarinata
»	Eulota	acustae	euhadra	plectotropis
Camaeidae	Pleurodonte	nux-denticulata	isomeria	caracolus
Polygyridae	Polygyra	«mesodon»	tridentata	obstricta

[Этот список, говорит Пилсбери (: VIII), можно расширить до бесконечности. Даже второстепенные группы, называемые «секциями», часто обладают теми же рядами изменений по форме:

Секция	Шаровидная раковина	Сдавленная раковина	Линзообразная раковина
«Dentellaria»	nux-denticulata	dentiens	lychnuchus
Thelidomus	emarginata	petitiana	lima
Pleurodonte	bronni	anomala	peracutissima
Stenotrema	stenotrema	monodon	spinosa
Axina	montfortiana	magister	siquijorensis]

То же и относительно скульптуры: в разных родах встречаются виды с раковинами зернистыми, спирально-полосчатыми, ребристыми, волосистыми, гладкими и пр.

Североамериканские наземные моллюски (Helicoidei) по внешнему виду очень похожи на европейских и описывались до недавнего времени нередко как виды тех же родов. Анатомически же они весьма различны и ныне выделены в особые семейства. Европейская улитка Helicigona (Isognomostoma) personata Drap. из семейства Helicidae по внешнему виду очень похожа на американских Polygyra (Triodopsis), принадлежащих к другому семейству Polygyridae (Pilsbry: 309). Европейская Helicigona (Arianta) arbustorum (L.) весьма похожа на американских Epiphragmophora, принадлежащих к другому (близкому) семейству Eulotidae.[10]

Целый ряд таких сходств среди моллюсков, принадлежащих к разным семействам и разным местообитаниям, отметила M. Linden (1898). Между Melaniidae есть роды, по форме раковины, окраске и скульптуре напоминающие: 1) башенковидные раковины Terebra, Pyramidella и Cerithium, 2) широкие и плоские раковины Ampullaria, Paludina, Neritina, 3) средней высоты раковины Achatina. Замечательно при этом, что раковины меланий, обладающие формой Terebra, обычно имеют и рисунок, как у Terebra.

[10] По Pilsbry, — к другой группе, но теперь эти группы признают за особые семейства. Eulotidae встречаются в восточной Азии и на западе Сев. Америки; в Европе же только один вид Eulota fruticum. Анатомически Eulotidae сильно разнятся от Helicidae.

Окраска в виде темных поперечных параллельных полос встречается у представителей разных семейств рыб: у Characinidae, Salmonidae, Cobitidae.

У самых разнообразных родов карповых рыб (сем. Cyprinidae) появляются формы с широким телом и формы с узким, например у уклейки, плотвы, ельца и мн. др.

Самцы и самки многих рыб окрашены различно. При этом у нескольких видов морских рыб, принадлежащих к разным семействам, у самок преобладают красные и красно-бурые цвета, у самцов синие (иногда с зеленым). Это наблюдается у австралийского Ostracion ornatum из Plectognathi, у терпуга, Hexagrammus decagrammus из семейства Hexagrammidae, водящегося в северной части Тихого океана, у европейского Labrus mixtus из семейства Labridae. Здесь мы видим параллелизм в половом диморфизме.

Подобно тому как от рода карповых рыб Leuciscus (куда относятся голавль, елец и др.) отделился мелкочешуйный род Phoxinus (гольяны), представители коего отличаются мелкой величиной, мелкой, нередко не палегающей друг на друга чешуей, короткими плавниками, отодвинутым назад спинным плавником, своеобразной окраской, так от рода Rutilus отчленился род Paraphoxinus, отличающийся теми же точно признаками (Берг, 1912б : 82—83). Далматинский Paraphoxinus adspersus удивительно похож на Phoxinus percnurus и общим обликом, и особенно окраской, состоящей из мелких темных, резко очерченных пятнышек. Ни у каких других карповых такой окраски не наблюдается.

По исследованиям Heincke (1898 : LXIX), шпроты (Spratella sprattus) распадаются на те же «расы», что и сельди (Clupea harengus).

В пресных водах Африки и южной и центральной Америки распространены многочисленные виды рыб из группы семейств Characinoidei, родственной карповым (Cyprinidae). Отдельные роды Characinoidei весьма похожи на представителей других семейств. Так, африканский Hydrocyon формой тела, плавников и окраской чрезвычайно напоминает сигов (Coregonus, семейство лососевых, Salmonidae). Некоторые виды африканского рода Alestes очень похожи на уклеек (Alburnus, из сем. карповых) формой тела, рта, удлинением анального плавника, окраской. Обычный в Ниле Citharinus citharus по форме тела и плавников есть настоящий лещ (Abramis). Некоторые из южноамериканских Characinoidei (например, Elopomorphus) похожи на пресноводных сельдей (Alosa), другие (Salminus) — на лососей, третьи (Prochilodus) — на кефалей (Mugil), иные (Characidium fasciatum) — на мелких североамериканских окуневых («darters»). У обеих групп, Characinoidei и Cyprinidae, характер вариаций одинаков; это касается формы тела, положения рта, длины и формы плавников, положения спинного плавника, числа жаберных тычинок, полной и неполной боковой линии, положения киля на брюхе и т. д.

У разных родов названных Characinoidei, не имеющих ничего общего между собой, развиваются одинаковые признаки, например пара конических зубов на нижней челюсти: у африканского Alestes и южноамериканского Brycon; или образование тройного ряда зубов в верхней челюсти из двойного и двойного из простого, происшедшее независимо в разных группах (Eigenmann, 1912 : 109).

[Терентьев (1923) изучал параллелизм у амфибий и обнаружил, что почти все палеарктические виды рода Rana имеют длинноногие и коротконогие подвиды. Это заставляет думать, что совершенно аналогичные группы можно подобным же образом найти для других семейств, как например Cystignathidae и Bufonidae.]

В семействе соколиных можно наблюдать много примеров параллельного развития. Так, общий параллелизм обнаруживается между Herpetotheres (подсем. Herpetotherinae) и подсемействами Falconinae+Poliohieracinae, далее между Micrastur (подсем. Herpetotherinae) и подсемейством Polyborinae (Сушкин, 1902 : 388).

В подсемействе Falconinae можно отметить исчезновение выступа верхнего края praefrontale и удлинение ее наружного края у пустельги (Tinnunculus) и у чеглока (Hypotriorchis subbuteo). Из внешних признаков наблюдается появление одинаковой окраски рулевых у взрослых самцов обыкновенного дербника (Aesalon aesalon) и у некоторых видов пустельги, затем появление однообразной аспидной окраски у старых самцов чеглока Hypotriorchis concolor и у обоих видов кобчика, обыкновенного и амурского (Erythropus vespertinus и E. amurensis), появление поперечного рисунка в различных генетических ветвях настоящих соколов (Falconinae): у пустельги, кобчиков, эфиопско-индийской группы дербников, у кречетов (Hierofalco gyrfalco, H. islandus) и у сапсана (Falco peregrinus). Отдельные особи балобана (Gennaia sacer) по всей области его распространения обнаруживают стремление к появлению у взрослых поперечной полосатости на рулевых и верхней стороне тела, т. е. к вариации в направлении кречета и сапсана, — форм более дифференцированных (Сушкин, 1902 : 389).

[Е. Синская (1924) изучала параллелизм форм у некоторых культурных растений семейства Cruciferae, а именно у Eruca sativa, Brassica napus, Br. campestris, Br. juncea, Br. nigra, Sinapis arvensis. Она нашла среди них множество параллельных форм.

Почти у всех изученных ею видов наблюдаются параллельные вариации следующих признаков: длина стебля, форма лепестков, присутствие антоциана в плодах, степень отклонения siliqua от стебля, различия в зеленой окраске сеянцев, величина семян, альбинизм, антоциан стебля, форма листа, окраска листьев, длина носика плода, окраска семян и т. д. Далее, Синская приводит список видов семейства Cruciferae, как культурных, так и диких, среди которых существуют формы: 1) с гладкими или почти гладкими плодами и с покрытыми пушком, 2) с листьями с ровным краем или слегка зубчатым, с лопастными, сильно зубчатыми или лишенными зубчатости и с заостренными листьями, 3) с гладкими и с опушенными листьями, 4) с длинными и с короткими плодами, 5) с карликовыми и с гигантскими формами, 6) с маленькими и с большими формами, 7) с белыми цветами, с розовыми, с голубыми и фиолетовыми, 8) с белыми или бледно-желтыми цветами и с ярко-желтыми. Рассмотрим один пример. Двадцать пять родов включают виды с гладкими или почти гладкими плодами и с опушенными; среди них — Brassica, Cardamine, Draba, Hesperis, Isatis, Lepidium, Sinapis, Sisymbrium и другие.

Спайнолепестность развилась независимо у двудольных и однодольных растений. Параллельные вариации наблюдаются у кипарисов и можжевельника (Zederbauer, 1907).]

Грибы Gastromycetes распадаются на две группы, Plectobasidiineae и Gastromycetineae. Каждая из этих групп в свою очередь распадается на четыре отдела, в которых развитие идет параллельно в обеих группах (Lotsy, I, 1907 : 718—9, 727—8).

По исследованиям К. И. Мейера (1916 : 166—167), развитие печеночных мхов, Marchantiaceae, пошло по двум параллельным линиям; высшие представители в каждой линии приобрели сходное строение, хотя и образовавшееся разными путями. Эти два ряда следующие: 1) Fimbriaria, Cryptomitrium, Preissia, Marchantia, 2) Plagiochasma, Reboulia, Grimaldia, Fegatella.

[Р. Веттштейн (Wettstein, 1896) обратил внимание на *сезонный диморфизм* у Euphrasia. Встречаются два совершенно различных вида,

Eu. stricta и Eu. brevipila; каждый образует весеннюю, рано цветущую разновидность; первый дает Eu. suecica, второй — Eu. tenuis; сезонные формы, так же как и материнская, легко различаются между собою. Но следует отметить, что Eu. tenuis образует гладкую расу (glabra), неотличимую от Eu. suecica. Это являет собою прекрасный пример параллелизма, развития в определенном направлении и политопического образования разновидностей.]

В предыдущем (§ 1, 2) мы привели лишь небольшое число примеров. При желании их можно было бы увеличить во много раз, ибо подобными примерами полна вся систематика.

[Некоторые из перечисленных форм растут в одной и той же местности; например, на Памире — пшеница без ligula и такая же рожь. Вообще же географические условия на образование названных форм, по-видимому, не влияют. Поэтому мы относим подобные случаи за счет действия внутренних причин.]

3. Ископаемые

В весьма важной работе, касающейся аммонитов волжского яруса, т. е. переходного между юрой и мелом, А. Михальский (1890) отмечает «совершенно особый тип изменений, состоящий в появлении и параллельном развитии некоторых сходных признаков у целого ряда аммонитов независимо от взаимного генетического соотношения последних» (: 4). В результате иногда бывает трудно различить виды различных родов.

Мало того. У генетически не близких родов наблюдаются не только сходные признаки, но и одинаковое *направление, в каком идет дальнейшая изменчивость*. Например, и у Olcostephanus, и у Perisphinctes эволюция совершается в определенном направлении.

«Строго определенное направление» изменчивости, о котором говорит Михальский (: 4, 269), заключается в следующем. У генетически различных групп нижневолжских аммонитов появляется особая скульптура, которой Михальский дает название скульптуры типа Olcostephanus pallasi. Она отличается тем, что многораздельные и частые ребра заменяются по направлению к взрослым оборотам сильно приподнятыми и удаленными ребрами, сначала двураздельного, а затем одиночного характера (табл. IV, фиг. 1—5: Ol. pallasi; табл. IX, фиг. 1—5: Per. apertus). Такого рода структура обнаруживается у O. pallasi, O. acuticostatus, Perisphinctes apertus и P. pavlovi, параллелизм коих, однако, не ограничивается вышеупомянутым признаком, распространяясь также на форму сечения, уменьшение роста и пр. (: 272). Мало того, структура типа Ol. pallasi наблюдается и у целого ряда олькостефанов из неокома, притом заметно удаленных друг от друга, благодаря чему, например, Ol. nodocinctus из неокома очень напоминает некоторые формы нижневолжского Ol. acuticostatus (: 298).

Затем стоит отметить следующий любопытный факт. Обладающий обликом Ol. pallasi портландский Perisphinctes biplex Loriol (из Франции) приближается к трем различным нижневолжским аммонитам, именно к крайним вариациям Ol. pallasi и Perisphinctes pavlovi и к начальным вариациям Ol. acuticostatus (: 304—305).

На явления параллелизма у аммонитов еще ранее обратили внимание Вааген и Неймайр. Первый (Waagen, 1869 : 235) отметил, что два рода, Oppelia («ряд Ammonites subradiatus») и Oecotraustes («ряд Ammonites genicularis»), образуют в тех же горизонтах параллельные виды. Неймайр (Neumayr, 1889 : 111—112), отрицая возможность беспорядочной, идущей по всем направлениям изменчивости, указывает (: 113), что, например, среди аммонитов из семейства Aegoceratidae у различных групп появляются те же типы структуры раковины, причем обычно

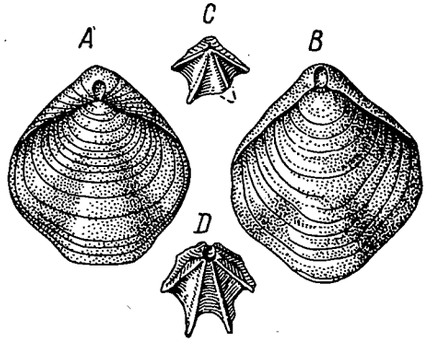
каждый такой тип вместе с тем характеризуется сходным развитием перегородок; из-за этих аналогичных видоизменений определение видов иногда очень затруднено. Так, параллельные ряды вариаций показывают:

1) Schlotheimia, Parkinsonia, Reineckia, некоторые Hoplites;

2) группа Aegoceras henleyi, Cosmoceras, некоторые Hoplites, Acanthoceras.

Далее то же явление обнаруживается и у аммонитов разных семейств, напр., у Arietites, Harpoceras, Cardioceras, Schloenbachia.

Все это, говорит Неймайр (: 114), можно объяснить единственно тем, что организация и конституция названных животных позволяет им варьировать только по ограниченному числу направлений; те же признаки проявляются опять и опять «благодаря механическим влияниям».



[Рис. 19. Параллельные ряды у брахиопод.

A — Athyris subtiliata, сем. Spiriferidae, позднекаменноугольный период Сев. Америки. *B* — Terebratula subsella, сем. Terebratulidae, позднеюрский период, Франция. *C* — Plicigera trigonella, сем. Spiriferidae, среднетриасский период, Италия. *D* — Trigonella fleuriausa, сем. Terebratulidae, позднеюрский период, Ганновер. (Из Abel, 1920)].

Неймайр приводит далее пример одного экземпляра аммонита из рода Arietites (семейство Harpoceratidae), который сначала развивался нормально, а потом, вероятно, в силу механического повреждения, стал по скульптуре и сечению принимать характер Aegoceras из семейства Aegoceratidae, и до такой степени, что никакой палеонтолог не усомнился бы отнести обломок этой части ариетита к роду Aegoceras и даже к одному определенному виду этого рода.

Подобным образом и среди брахиопод мы у Waldheimia находим те же типы изменений, что у Terebratula. [Некоторые верхнеюрские Terebratulidae повторяют каменноугольные и триасские Spiriferidae (Abel, 1920 : 240) (рис. 19).]

В семействе двустворчатых Dreissenidae [(из Lamellibranchiata)] появление раковин крылообразно расширенных наблюдается в разных группах: у конгерий, как из группы mytiliformes, так и у modilliformes, а равно в роде Dreissena (Андрусов, 1897 : 594).

[Abel (1920 : 52—53) указывает, что у различных фораминифер типа нодозарий (Nodosaria) конечные камеры раковинки построены по типу нодозарий, начальные же весьма разнообразны и притом соответствуют типам, которые встречаются у других фораминифер во взрослом состоянии. Можно предполагать, что тип нодозарий получился независимо по крайней мере восемь раз из разных предков. Подобным образом тип Textularia возник независимо трижды.] (687)

Явления параллелизма, широко развитые у гониатитов, подробно исследованы Соболевым (1913). Этот автор называет (: 9) ламарковским термином *градаций* «всякую промежуточную фазу, проходимую изменчивым признаком, изменяющимся в определенном направлении, если эта фаза лишь немногим отличается от предыдущей и последующей». Градации Соболева (: 79) есть не что иное, как мутации Ваагена. Градационным изменениям у аммоней подвергаются размеры раковины, степень ее завернутости, характер скульптуры, а особенно расчленение лопастной линии. «Градационные изменения в различных линиях и группах линий (гониатитов) совершаются часто в одинаковом порядке: в одной линии изменчивые признаки проходят те же градации и стадии, что и в другой. При таком параллельном развитии целый ряд „видов“ какого-либо „рода“ может претерпевать одинаковые и одинаково направленные изменения и, таким образом, приобретать признаки другого „рода“» (: 10—11).

Параллелизм у гониатитов совершенно такого же типа, что и у злаков (см. выше наблюдения Вавилова). Поэтому Соболев справедливо указывает, что вся разбивка гониатитов на роды должна быть пересмотрена, ибо у разных форм, не стоящих в непосредственном родстве, могут вследствие развития в том же направлении обнаружиться сходные признаки, которые придадут разным формам сходный облик и тем побудят соединить в один род формы, не имеющие в сущности ничего родственного.

Указывая на примеры параллельных вариаций, Неймайр, убежденный сторонник теории отбора, говорит (Neumayr, 1889 : 116): «Является вопрос, не достаточно ли сильны все эти причины, чтобы самостоятельно, без участия естественного отбора, совершенно закрепить новый признак. Мы не можем видеть никаких разумных оснований, почему бы это не могло быть на самом деле, и такое предположение нужно считать в высокой степени вероятным». Но тут же прибавляет: «Это, конечно, возможно лишь в отношении тех признаков, которые для организма совершенно безразличны, ибо, будь они чем-либо полезны или вредны, естественный отбор содействовал бы или препятствовал бы их закреплению». Но выше (гл. IV), на примерах развития костной, нервной и кровеносной систем, мы видели, что самые важные для жизни организма органы развиваются в определенном направлении.

4. Параллелизм гетерогенных вариаций, [мутаций] и аномалий

[Мы уже говорили по этому поводу в связи с аномалиями у млекопитающих. Гейтс (Gates, 1921 : 44) дает следующую таблицу параллельных мутаций у Oenothera:

	lata	gigas	semi-gigas	nanella	semi-alta	dedi-lis	cru-ciata	ellip-tica	vires-cens
Oe. lamarckiana	×	×	×	×	—	—	—	×	×
„ biennis	×	—	×	×	—	—	×	—	×
„ grandiflora	—	×	×	×	—	—	—	—	—
„ stenomeres	—	×	—	×	—	—	—	—	—
„ pratincola	—	×	—	—	—	—	—	—	—
„ reynoildsi	—	?	—	—	×	×	—	—	—
„ suaveolens	×	—	—	—	—	—	—	—	—
„ multiflora	—	—	—	—	—	—	—	—	×
„ grandiflora × biennis F_2 и F_3	×	—	?	×	—	—	—	?	—

У различных видов плодовой мухи Drosophila такие же мутации обнаружили Hyde (1915), Sturtevant (1915) и Metz (1914, 1916).]

У Capsella bursa-pastoris, у видов родов Camelina, Veronica, Lactuca, Jurinea, Serratula и других растений нашей флоры рядом существуют формы с цельными и с лопастными или рассеченными листьями. Указывая на эти факты, Н. В. Цингер (1909 : 70) обращает внимание на то, что обе формы часто встречаются в одинаковой обстановке и нет никаких оснований принимать одну форму за более приспособленную, чем другую. Нет основания, говорит он, думать, что формы эти возникли путем накопления при помощи отбора небольших индивидуальных изменений в степени зубчатости листьев. Цингер считает описанное явление примером гетерогенеза, или мутации.

Известно, что признаки, характеризующие собою виды, роды, а иногда и более высокие таксономические единицы, сплошь и рядом проявляются у отдельных особей в качестве аномалий (уродств). Как известно, у мака венчик раздельнолепестной, но де Фриз (de Vries, 1906 : 405) у себя в ботаническом саду имел аномалию Papaver bractea-

tum с сросшимися лепестками, полученную из Франции. Эта аномалия весьма непостоянна, и на одном стебле иногда бывают цветы и с сростнолепестным, и с раздельнолепестным венчиком. Приведя этот пример, де Фриз указывает, что среди вересковых (Ericaceae), принадлежащих к числу низших из сростнолепестных, иногда встречаются, в виде атавизма, роды с раздельнолепестным венчиком, например у Ledum, Pirola и др., а у рододендронов раздельнолепестность наблюдается иногда как аномалия. Де Фриз высказывает предположение, что вересковые произошли от раздельнолепестных, и именно тем же путем, каким у раздельнолепестного мака получаются спайнолепестные аномалии.

Помимо мака, сростнолепестные аномалии наблюдались у мыльнянки, Saponaria officinalis, у ломоноса, Clematis vitalba, у смолевки, Silene annulata, и др. Де Фриз приводит (: 406) и другие примеры параллельных аномалий. У разных родов, имеющих перистые или рассеченные листья, появляются экземпляры с листьями цельными, например у ежевик, земляники, аралий, жасминов, «акаций» (Robinia pseudacacia), грецкого ореха, ясеня и др. И обратно, Коржинский (1899 : 35—39) описывает целый ряд гетерогенных вариаций с разрезными, рассеченными или сильно зубчатыми листьями, именно для дуба, вяза (Ulmus pedunculata), ольхи (Alnus glutinosa), липы (Tilia europaea), клена (Acer platanoides), грецкого ореха (Juglans regia) и других.

5. Духовная сфера

Закону конвергенции подчинена и психическая жизнь.

1. На примере пауков и ласточек В. А. Вагнер обнаружил, что для выяснения природы инстинктов нет надобности ни в «счастливых мыслях», ни в «случайных догадках», которые будто бы осеняли предков современной нам фауны (1910 : 338).

«Архитектура построек пауков вообще, их гнезд и коконов в частности, не представляет чего-либо выработанного видом на свой страх и по своему образцу, вследствие чего постройки видов, ничего общего по своей организации не имеющих, могут будто бы иметь совершенно сходные, а представители одного и того же рода — совершенно различные архитектуры» (: 307). Напротив, нетрудно показать, что, как правило, постройки пауков бывают сходными у близких групп, а у родов, далеко отстоящих в системе, — различными.

«Особенности индустрии пауков, — говорит В. А. Вагнер (: 307), — не представляют собою ничего случайного». Не знаю, как примирить этот совершенно правильный взгляд на происхождение инстинктов у пауков с тем, что говорит тот же автор на следующей странице: «Сложные инстинкты могут вырабатываться, как и морфологические признаки животных, путем естественного подбора, через медленное накопление многочисленных, мелких и полезных уклонений». Где случай исключен, где новый признак, телесный или психический, появляется закономерно, там нет места естественному отбору как фактору эволюции.

Кстати, отмечу, что, как справедливо утверждает В. А. Вагнер, ни инстинкты не произошли от ума, ни ум от инстинктов: оба они произошли независимо, надо думать, из рефлексов и развивались *параллельно*.

2. Как и организмы, языки развиваются в силу определенных фонетических законов. Звуки языка подвержены разного рода видоизменениям, но никому не придет в голову утверждать, что изменений этих бесконечное количество и что из них сохраняются лишь те, которые, скажем, отвечают условиям наилучшего взаимопонимания. Дело происходит вовсе не так. Если бы, говорит Мейе (1911 : 27), не привходило никаких других факторов, то можно было бы, зная одни фонетические

законы, вывести из данного состояния языка его состояние в следующий момент.

Определенная закономерность в развитии языков сказывается между прочим в том, что после разделения индоевропейского праязыка на отдельные языки каждая из групп стала развивать параллельные новообразования. Общие черты в строении современных индоевропейских языков в большей степени обязаны независимому параллельному развитию, чем сохранению индоевропейского типа (: 358). Так, во многих индоевропейских языках образовалось сложное прошедшее, состоящее из причастия и вспомогательного глагола.

3. Конвергенция может распространяться и на мир идей. Имеется ряд случаев, когда те же самые проявления духовной и материальной культуры обнаруживаются независимо у разных народов, например у обитателей Старого и Нового Света. Об этом писали в свое время А. Гумбольдт (1808), Е. В. Тейлор (Tylor, 1866), а затем весьма подробно, но мало вразумительно немецкий этнограф А. Bastian (1865, 1881). В основе этих психических конвергенций лежат тождественные или сходные «элементарные идеи» (Elementargedanken), присущие в одинаковой форме всем народам и с необходимостью, по внутренним причинам, вытекающие из одинаковой психической организации всего человечества (см. об этом Eisenstädter, 1912). Так, основные типы орудий и оружия у всех народов одинаковы; примерами могут служить: лук и стрелы, приборы для добывания огня, обделанные камни в качестве орудий и оружия, удочки и сети для лова рыбы и т. п. Все эти предметы изобретены в разных концах земли независимо друг от друга.

Подобно организмам, элементарные идеи получают дальнейшее развитие под влиянием окружающей среды.

Конечно, независимое возникновение можно приписывать у некультурных народов только элементарным идеям, вроде вышеприведенных; в более же сложных случаях мы имеем дело с заимствованиями.

Приведем несколько примеров независимых совпадений. «Меандровый» (извилистый) орнамент встречается на памятниках классической древности и в Южной Америке. Изобретение бронзового сплава было сделано независимо в Европе и в Америке. Между архитектурой древних египтян и древних мексиканцев наблюдается известное сходство (Eisenstädter : 27). Почитание предков и вера в духов распространены по всему свету. Различные системы отсчета: бинарная (Австралия, Южная Америка), пятеричная, десятеричная, двенадцатиричная, двадцатиричная — возникли независимо друг от друга у разных народов (: 152). Из области науки можно указать на совершенно ясную формулировку Аристотелем основных положений учения о борьбе за существование, к чему независимо пришел Дарвин.[11] Приводят также пример одновременного открытия Ньютоном и Лейбницем исчисления бесконечно малых.

Вывод, какой позволяет нам сделать эта глава, таков. Внешние признаки организмов есть выражение некоей закономерности. Они появляются не случайно. Раз случайность исключена, естественному отбору в деле образования новых форм нет места.

[Хорошо изученные в систематическом отношении виды, каковы, например, культурные злаки, обнаруживают множество мелких наследственных форм. Именно с подобного рода формами и имел дело Дарвин; они-то и дали толчок к созданию теории естественного отбора. Вспомним, что первая глава «Происхождения видов» носит название «Изменения под влиянием одомашнивания». Между тем теперь мы видим, что все эти мелкие формы возникают в разных видах вполне закономерно, вне всякого участия случая и, следовательно, естественного отбора. Весьма

[11] См. Берг. Теории эволюции, в наст. кн.

многое говорит в пользу предположения, что в случаях, подобных параллельным рядам у злаков, Cruciferae, бобовых, мы имеем дело с развертыванием комплекса уже ранее имевшихся признаков.

Многие из мелких форм в физиологическом отношении ведут себя различно, например одни из сортов пшениц, ячменей, овсов подвержены заболеванию ржавчиной (Puccinia) и мучнистой росой (Erysiphe), другие устойчивы к названным вредителям (Вавилов, 1918 : 231—232). О такого рода случаях упоминает и Дарвин: «...в Соединенных Штатах синие сливы страдают от одного заболевания более, чем желтые; наоборот, персики с желтой мякотью более подвержены другой болезни, чем персики иной окраски», «...гусеницы, производящие белые коконы, лучше противостоят смертоносному грибку, чем гусеницы, производящие желтые коконы» (*1951 : 621*). Таким образом, естественный отбор может влиять (и фактически влиял) на географическое распространение названных форм. Но нет никаких оснований думать, что он хотя бы в малой степени мог способствовать образованию благоприятствующих разновидностей, ибо сами-то разновидности были налицо раньше, чем мог вступить в свои права отбор.] (699)

VI

ГЕОГРАФИЧЕСКИЙ ЛАНДШАФТ КАК ОБРАЗОВАТЕЛЬ ОРГАНИЧЕСКИХ ФОРМ

...offnet den freien Blick ins weite Feld der Natur.

(...бросьте свободный взгляд на обширную сферу природы).

Goethe. Metamorphose der Thiere.

Каждый организм в процессе эволюции подвергается, как мы уже говорили, двоякого рода влияниям. Одни, автономические, коренятся в самом организме, другие исходят от внешней обстановки, от всей совокупности среды, или окружающей мертвой и живой обстановки, словом — от *географического ландшафта*. Эти внешние влияния мы обозначаем термином *хорономических* (от греческого слова choros — место, область), или — их можно назвать также *географическими* в узком смысле слова. Под именем природного, географического ландшафта мы понимаем «область, в которой характер рельефа, климата, растительного и почвенного покрова сливается в единое гармоническое целое, типически повторяющееся на протяжении известной зоны земли» (Берг, 1915 : 471). Географические ландшафты слагают собою ландшафтные зоны, примерами коих могут служить зона тундр, зона лесов умеренного климата, зона степей, зона пустынь; другие примеры: гольцовая (альпийская) область гор, глубинная (абиссальная) область океана, область открытого моря (пелагическая) и т. д. Ландшафт влияет на организмы не одним каким-либо из составляющих его факторов, например не высотой над уровнем моря, не температурой, не слагающей почву породой, а именно всей совокупностью элементов, слагающих собою данный ландшафт.

Географический ландшафт воздействует на организмы *принудительно*, заставляя все особи варьировать в *определенном направлении*, насколько это допускает организация вида. Здесь не место случайностям: следствия наступают с такой же фатальной необходимостью, как реакции в химии или явления в физике. Раз географические условия тождественны или сходны, получаются тождественные или сходные результаты. Все пещерные обитатели обнаруживают тенденцию к потере окраски, к редукции глаз, к приобретению длинных придатков, служащих как бы органами осязания, и т. д. Подобного же рода видоизменения, зависящие

от некоторого сходства географического ландшафта, испытывают и формы, живущие на глубинах пресных озер, например ракообразные (Gammaridae) Байкала, как отмечено В. Совинским (1915). Тундра, лес, степь, пустыня, горы, водная среда, жизнь на островах, на глубинах озер и морей и т. д. — все это накладывает особый отпечаток на организмы. Те виды, которые не в состоянии приспособиться, должны переселиться в другой географический ландшафт или вымереть.

Ниже мы приводим несколько примеров воздействия ландшафта на организмы.

1. Рыбы

Занимаясь изучением пресноводных рыб Европы, я обратил внимание на следующее, крайне любопытное явление. По мере движения к югу количество видов и форм рыб, как и в других классах, возрастает. Но при этом оказывается, что вариации даже у далеко стоящих друг от друга родов идут сплошь и рядом в одном направлении. Так, у южноевропейских и кавказских подустов (род Chondrostoma из семейства Cyprinidae) мы по сравнению с подустами североевропейскими и из европейской России замечаем уменьшение числа лучей в спинном и подхвостовом (анальном) плавниках: у североевропейского подуста, Ch. nasus, в спинном плавнике обычно встречаются 9 ветвистых лучей, в подхвостовом 10—11; у многочисленных южноевропейских видов из той же группы обычно в спинном 8—9, в подхвостовом число лучей опускается до 9. Еще более выражено это уменьшение числа лучей у южноевропейских и кавказских подустов, группирующихся около Chondrostoma toxostoma: у них число лучей в спинном и анальном спускается до 7 (Берг, 1914 : 361—366).

Но мало того, точно такое же уменьшение числа лучей у южноевропейских видов мы замечаем и в других родах карповых, стоящих в системе очень далеко от подустов, именно у уклеек (Alburnus), голавлей (Leuciscus) и плотвы (Rutilus). Европейский голавль, Leuciscus cephalus, дает в Италии и на Кавказе подвиды, в первой — cavedanus, во второй — orientalis. Оба отличаются от северных голавлей меньшим числом лучей в спинном и подхвостовом плавниках. Широко распространенная в Европе уклейка, Alburnus alburnus, заменяется в северной Италии близким видом A. alborella, в южной Италии — видом albidus, очень близким к предыдущему, на северном Кавказе — видом A. charusini, аналогичным североитальянскому, в Закавказье — A. hohenackeri, соответствующим южноитальянскому. Отличия этих форм друг от друга идут в одном направлении, именно в сторону уменьшения числа чешуй, лучей в плавниках, длины тела, числа позвонков.

Но этим не ограничивается общность тенденций. Общая линия видоизменения простирается и на окраску: у некоторых южноевропейских и закавказских видов, принадлежащих к родам Alburnus, Chondrostoma и Leuciscus, наблюдается по бокам тела темная пигментная полоска. И, наконец, еще одна замечательная вещь: в западной части Балканского полуострова в родах Chondrostoma и Leuciscus развиваются мелкочешуйные виды, тогда как в прочих частях Европы водятся крупночешуйные виды тех же родов.

Быстрянки (род Alburnoides из семейства Cyprinidae) обнаруживают по мере движения с запада на восток такую закономерность в формах: у типичной, европейской быстрянки (Alburnoides bipunctatus) в подхвостовом плавнике наичаще 14—18 ветвистых лучей, у подвида fasciatus из Крыма, северного Кавказа и западного Закавказья наичаще 13—15 лучей, наконец, у «нации» eichwaldi из восточного Закавказья и Туркестана наичаще 11—13 лучей (Берг, 1916б : 301—303). Таким образом, по мере движения на юг и восток число лучей в подхвостовом плавнике закономерно уменьшается.

Европейская плотва, Rutilus rutilus, в Италии и Далмации заменена видом R. rubilio (Bon.) (=Leuciscus aula Bon. et auct.), который отличается от плотвы меньшей величиной, меньшим числом позвонков, более крупной чешуей в боковой линии и меньшим числом лучей в спинном и анальном плавниках.

Leuciscus agassizi, распространенный в бассейнах верхних течений Роны, Рейна и Дуная, на севере Италии образует подвид savignyi (Fatio, 1882 : 626), который отличается от основной формы точно так же, как Rutilus rubilio от R. rutilus.

Рыбы из родов Leuciscus и Rutilus на юге дают начало мелким формам, каковы для рода Leuciscus: L. borysthenicus, L. agdamicus, L. squaliusculus и др. (Берг, 1912 : 92). От рода Rutilus подобные формы более отчленились, почему выделены в особый род Phoxinellus (: 83—84).

Подобных примеров можно было бы привести очень много. Укажем еще два. Вобла (Rutilus rutilus caspicus), каспийский подвид плотвы, имеет в спинном плавнике наичаще 9 ветвистых лучей вместо 10, как у плотвы и серушки, т. е. и здесь количество лучей у южной формы уменьшается; вместе с тем и число чешуй в боковой линии у воблы обычно 43—44, т. е. меньше, чем у европейской плотвы, где наичаще 44—45. Амурский язь (Leuciscus waleckii) тоже отличается меньшим количеством лучей в спинном плавнике (обычно 7 ветвистых) и меньшим количеством чешуй в боковой линии (наичаще 52—54) по сравнению с сибирским и европейским язем (Leuciscus idus), у которого в спинном плавнике 8 ветвистых лучей, а в боковой линии 56—61 чешуя (: 171, 187).

Все это нам показывает, что в целом ряде видов, далеко стоящих в системе один от другого, наблюдается такая закономерность: количество лучей в плавниках у южных форм меньше, чем у северных. Этот признак, как правило, соединяется у южных форм с меньшей величиной, меньшим количеством чешуй в боковой линии,[1] более яркой окраской. Совершенно невероятно, и невозможно себе представить, чтобы у всех перечисленных видов, принадлежащих к разным родам, *случайно* получались такие вариации, которые у всех видов вели бы к одному и тому же результату.

С точки зрения отбора можно было бы дать такое объяснение. На юге рыбам более полезно иметь мало лучей в плавниках, поэтому в борьбе за существование выживают только те вариации, у которых число лучей случайно оказывается меньше, чем у северных форм. Но такое объяснение неприемлемо по целому ряду соображений.

1) Если бы вариации возникали случайно, то отклонения от среднего на юге были бы столь же часты в сторону уменьшения лучей, как и в сторону увеличения, и из этого материала отбор выбирал бы как более полезные только отклонения с малым числом лучей. На самом деле мы видим, что на юге вариации идут определенно в сторону уменьшения лучей. Приведем пример. У плотвы пределы вариаций числа ветвистых лучей в спинном плавнике 9—11, наичаще бывают 10; у воблы же пределы вариаций 8—10, наичаще 9. Следовательно, отбору, если таковой вообще оказывает влияние, приходится прежде всего считаться с тем фактом, что пределы вариаций на юге иные, чем на севере. Стало быть, существует какая-то законность, в силу которой на юге наблюдается тенденция к меньшему числу лучей. Тенденция эта независима от действия отбора, и отбор может работать только в тех пределах, какие допускаются этой тенденцией.

Итак, говоря коротко, нас занимал вопрос, отбор ли произвел уменьшение числа лучей или отбору приходится иметь дело уже с данным

[1] Мелкочешуйные виды, о которых мы упоминали, образуют совсем особую, строго локализованную группу.

фактом уклона в сторону уменьшения. Вопрос о влиянии отбора на возникновение уклона можно было поднять только в том случае, если бы пределы вариации были на севере и на юге одни и те же, 9—11. Но раз на юге самый размах колебаний другой, то об отборе как первичном факторе не может быть и речи.

Тенденция, как мы видели, подчинена известной закономерности, которую легко проследить, если, кроме плотвы и воблы, рассмотреть другие виды. Оказывается, что однородными изменениями захвачены несколько групп видов, живущих приблизительно в одинаковых жизненных условиях. Следовательно, иной ход эволюции обязан иной географической среде или иному географическому ландшафту.

2) Против вышеизложенного можно было бы, с точки зрения отбора, сделать такое возражение. Преобладание у воблы малолучевых форм объясняется не тем, что таковые формы рождаются в преобладающем количестве; нет, их рождается на юге столько же, сколько на севере, но так как многолучевые формы не приспособлены к жизни на юге, то смертность среди них больше, и в результате оказывается преобладание малолучевых.

Но это возражение несостоятельно. Если бы отбор уничтожал на юге преимущественно многолучевые формы, а на севере — малолучевые, то кривая вариаций у взрослых особей как на севере, так и на юге не носила бы характера кривой Кетле, как это мы видим на самом деле. Поясним примером. Если бы молодь воблы имела пределы вариаций не 8—10, а 8—11 и если бы наичаще гибли вариации 10—11, то мы при статистическом подсчете у взрослой воблы наичаще находили бы 9, затем нередко 8 и крайне редко 10 и 11. На самом же деле, часто уклонений в сторону 8 даже меньше, чем в сторону 10, а экземпляров с 11 лучами у воблы совсем не отмечено.[2] Следовательно, вобла рождается уже с таким распределением отклонений, какое мы находим у взрослых.

Отмеченная выше закономерность касается не только пресноводных рыб, она распространяется и на морских. Как указал D. S. Jordan (1905 : 202—217), у близких родов морских рыб северные формы имеют большее количество позвонков, чем южные. Это справедливо для весьма большого количества родов из самых разнообразных отрядов, не имеющих между собою ничего общего, как, например, для камбал и для анчоусов; так, северные камбалы имеют до 50—60 позвонков, у тропических количество позвонков спускается до 35; виды тропического рода анчоусов Stolephorus имеют 40—42 позвонка, а распространенные в умеренных широтах анчоусы Engraulis — 44—47. Под экватором прибрежные рыбы имеют обычно 24 позвонка, тогда как морские рыбы под широтой в 60° — гораздо больше, до 60. Преобладающее число в 24 позвонка мы находим у целого ряда тропических (или главным образом тропических) рыб, каковы Sparidae, Chaetodontidae, Gerridae, Gobiidae, Pomacentridae и мн. др., а у Plectognathi количество позвонков опускается до 14; но у Lophius из тех же сростночелюстных, обитающего в умеренных широтах, число позвонков достигает 30. Следует иметь в виду, что количество чешуй в боковой линии обычно стоит в известном соотношении с числом позвонков.

Приведем еще один пример для рыб. Шпроты или кильки (Spratella spattus) Балтийского моря отличаются от шпротов Немецкого моря так же, как соответственные формы сельдей (Clupea harengus): голова у шпротов восточной части Балтийского моря ниже, рыло длиннее, чем у шпротов Северного моря; таковы же отношения между сельдями Балтийского и Северного морей (Heincke : LXIX—LXX).

[2] Цифровые данные для воблы см. у Правдина, 1915 : 49, 65 (считаю нужным отметить, что обозначения этого автора $8^1/_2$, $9^1/_2$ и т. п. я отношу к 8, 9 и т. д.).

2. Воздействие ландшафта на телесные признаки человека

1. Известный американский антрополог Фр. Боас (1911) произвел недавно замечательные исследования над изменениями, какие претерпевают в телесных (антропологических) признаках потомки переселенцев из Европы в Америку. Выходящие из ряда вон результаты, к каким пришел Боас, не обратили до сих пор на себя внимания зоологов и ботаников, а между тем они способны пролить много света на интересующий нас вопрос.

Боас исследовал евреев и сицилийцев, родившихся в Америке, евреев — 4.105 мужчин и 1.888 женщин, сицилийцев — 1.767 мужчин и 1.746 женщин. Восточноевропейские евреи, потомки коих подверглись в Америке исследованию, имеют череп округлый, брахицефалический, головной указатель у них в среднем 83. Потомки их (дети переселенцев), родившиеся в Америке, сделались более длинноголовыми: у них средний головной указатель 81. Этот результат сам по себе весьма замечателен, но еще более удивителен он, если его сравнить с тем, что оказалось для сицилийцев. Сицилийцы у себя на родине длинноголовы, их головной указатель 78; в Америке же их потомки делаются круглоголовыми, приобретая указатель 80.

Таким образом, у потомков евреев и сицилийцев в Америке развитие идет в противоположных направлениях, приводя вместе с тем в конечном выводе к типу с почти одинаковым головным указателем 80—81. И евреи, и сицилийцы под влиянием американского географического ландшафта приближаются к некоторому однообразному типу. Явление это чрезвычайно напоминает мимикрию.

Влияние американских условий на потомков переселенцев растет пропорционально времени, которое протекло между переселением родителей в Америку и рождением ребенка: чем больше родители прожили в Америке до рождения ребенка, тем ребенок более отличается от европейского типа. Так, головной указатель у сицилийских мальчиков, возрастом от 5 до 12 лет, переселенцев в Америку, оказался 79.5, у сицилийцев (возрастом 5—10 лет), родившихся в Америке менее чем через 10 лет по переселении матери в Америку, 80.9, а у родившихся 10 и более лет по переселении матери — 81.8.

Обнаруженные у потомков переселенцев изменения касаются не только головного указателя, но и роста,[3] веса, длины головы, ширины головы, ширины лица. У евреев, родившихся в Америке, рост, вес, длина головы увеличиваются, ширина головы и ширина лица уменьшаются. Напротив, у сицилийцев, родившихся в Америке, рост уменьшается, длина головы уменьшается, ширина лица тоже, а ширина головы увеличивается.

Третий тип, тоже исследованный Боасом, включает чехов, словаков, поляков и венгров. Они тоже показывают изменения, и, что замечательно, *все* в одном направлении: у них у всех головной указатель уменьшается.

Весьма любопытно, что родившееся в Европе поколение переселенцев, сколько бы оно ни прожило в Америке, не обнаруживает никаких изменений. Еврейские дети, переселившиеся в Америку даже в возрасте одного года от роду, не показывают различий в головном указателе по сравнению с восточноевропейскими евреями: головной указатель у них около 83. Но этот указатель сразу падает до 82 для детей, родившихся сейчас же по переселении родителей, и до 79 — во втором поколении, т. е. у внуков переселенцев. «Другими словами, влияние американской среды сказывается на потомках сейчас же; оно медленно растет по мере увеличения времени между переселением родителей и рождением

[3] Относительно увеличения роста у переселенцев в Америку мы находим некоторые намеки у Дарвина (1908 : 158).

ребенка» (Boas : 61). То же, mutatus mutandis, и у сицилийцев [(см.: Boas, таблица на стр. 61)].

Следует обратить внимание на то, что процесс изменения признаков захватывает все особи.

Подобный пример представляют и баски. Французские баски, подобно окружающему их здешнему французскому населению, брахицефалы, имея головной указатель в среднем 83; напротив, в пределах Испании этот народ оказывается долихоцефалом (указатель 79), как и соседние испанцы.[4] Надо думать, что основной тип басков был круглоголовый, ибо во Франции они более круглоголовы, чем французы Беарна, в Испании же менее длинноголовы, чем соседи-испанцы.

Эти наблюдения показывают нам необыкновенную пластичность человеческого организма. После исследований Боаса невозможно придавать брахицефалии и долихоцефалии то значение в классификации человеческих рас, какое этим признакам приписывалось раньше. Рипли, например, считал (1900 : 52) форму черепа чрезвычайно удобным классификационным признаком потому, что головной указатель «застрахован от всяких влияний физической среды». Ни климат, ни пища, ни экономическое положение, ни образ жизни не способны, по мнению Рипли, воздействовать на форму черепа.[5] Как эти соображения кажутся устаревшими при свете новых данных!

Американские иммигранты, надо думать, изменяют форму черепа в сторону приближения к черепу туземцев. Но это же справедливо и для других признаков.

Благодарным объектом в этом отношении являются евреи, которые рассеяны по всему свету среди чуждых им рас. И вот оказывается, что физический тип евреев всюду более или менее приближается к типу окружающего их населения. Мы не хотим этим сказать, что физический тип евреев как определенной таксономической единицы изменяется; евреи остаются антропологически евреями, но некоторые признаки изменяются в определенном направлении, именно — в сторону приближения к коренному населению.

Сделав эту оговорку, отметим некоторые относящиеся сюда факты.

Кавказские евреи крайние брахицефалы, подобно народам, среди которых они живут: головной указатель дагестанских евреев 86.3. Напротив, североафриканские и арабские евреи, подобно окружающим народам, долихоцефалы, имея в среднем головной указатель 78.2 (Fishberg, 1911 : 49).

В Дагестане около половины евреев гипербрахицефалы, в Европе — мезоцефалы и суббрахицефалы, в Сев. Африке — гипердолихоцефалы и долихоцефалы, а в Йемене 72% гипердолихоцефалов.

Что касается Европы, то сравнение черепов евреев и не евреев показывает параллелизм в головном указателе; Fishberg склонен думать (: 56), что причина сходства головного указателя евреев с указателем тех народов, среди которых они живут, лежит в смешении евреев с туземцами. Но это совершенно невероятное предположение, отвергаемое другими авторами, писавшими по тому же вопросу.

По поводу данных Боаса Е. Ауербах (Auerbach, 1912 : 607—608) развивает следующие соображения. Johannsen полагает, что череп имеет тем более склонности к долихоцефалии, чем больше его абсолютная длина.[6] Стало быть, у особей с крупной головой, т. е. высокого роста, долихоцефалия будет выступать яснее, чем у низкорослых.[7] В Америку

[4] Ripley, 1900 : 191 и карта на стр. 189. Этот автор (: 197) полагает, что испанские баски есть помесь с испанцами. Но ввиду известной замкнутости басков это весьма мало правдоподобно.

[5] Ср. также стр. 50.

[6] Такого же мнения держится и Пирсон.

[7] Против этого, однако, возражают, указывая на пример итальянцев (см.: C. Bresciani-Ferroni, 1913) и баварцев (см.: Fehlinger, 1913 : 22).

переселяются из Восточной Европы как раз евреи более крупного роста;[8] следовательно, ничего нет удивительного в том, что у их потомства в Америке наблюдаются более длинные черепа, чем у восточноевропейских евреев. Все это совершенно верно. Но только здесь упущено Ауербахом то обстоятельство, что Боас измерял не только евреев, родившихся в Америке, но и тех американских евреев, которые родились в Европе, и вот эти последние оказались более круглоголовыми, чем первое поколение, родившееся в Америке. Так что переселяются ли в Америку более высокие или более низкорослые евреи, это безразлично: важно, что потомство их делается более долихоцефаличным. Это отмечено на первых же страницах книги Боаса.

Полученные Боасом результаты можно было бы толковать так, что круглоголовые евреи и длинноголовые сицилийцы, родившиеся в Америке, подвержены сравнительно большой смертности. Таким путем именно влиянием естественного отбора можно было бы объяснить сравнительную длинноголовость американских евреев и короткоголовость американских сицилийцев. На возможность такого объяснения указывает Боас (: 75). На счет той же причины (селективной смертности) относит изменения в форме черепа Fehlinger. В доказательство он приводит (: 20—21) то обстоятельство, что у евреев с возрастом количество длинноголовых увеличивается. Но дело в том, что уменьшение головного указателя с возрастом наблюдается как у европейских евреев, так и у их потомков в Америке. И нет никаких доказательств тому, чтобы большая длинноголовость американских евреев была обязана большей смертности здесь короткоголовых. А кроме того, среди сицилийцев вовсе не замечается, чтобы с возрастом короткоголовость увеличивалась.

[Окраска волос и глаз евреев Восточной Европы, хотя и оказывается более темной, чем у соседних народов (не евреев), однако гораздо светлее, чем у евреев Сирии и Палестины (исследованных Вайсенбергом): у последних черные и карие глаза наблюдаются у 80%, тогда как у европейских евреев, по Элькинду, только у 49%. Как по пигментации, так и по головному указателю «европейские евреи занимают какое-то промежуточное место между евреями Палестины и христианским населением Европы»; головной указатель европейских евреев на 1—2 единицы ниже, чем у нееврейского населения, и на 3—4 единицы выше, чем у евреев Палестины. Подобное приближение евреев к европейцам отмечается и для лицевого указателя (в Европе несколько более широколицы) и носового (в Европе несколько более широконосы). Также «семитическая» форма носа у переднеазиатских евреев гораздо чаще встречается, чем у европейских. Как выяснил Элькинд (Elkind, 1908),[9] «с точки зрения антропологической современное состояние наших сведений о физических особенностях европейских евреев позволяет утверждать, что мы имеем в них тип, занимающий какое-то промежуточное положение между евреями Средиземноморья, с одной стороны, и христианским населением Европы — с другой, и вместе с тем тип довольно однообразный, характеризующийся определенными отличительными особенностями, несмотря на наличность областных различий».] (713)

Кроме наблюдений Боаса, за самое последнее время мы получили поразительные данные Болька (1914) о параллельном повышении роста у голландцев и голландских евреев за последние десятилетия. Автор исследовал 422 629 призывников в Голландии за годы 1898—1907; при этом оказалось во всех провинциях заметное повышение роста (: 37).

[8] То же справедливо и относительно шотландцев: шотландские иммигранты в Америке в среднем почти на два дюйма выше, чем их родичи в Шотландии (Ripley : 89).

[9] «Versuch einer anthropologischen Parallele zwischen Juden und Nicht-Juden». Zeitschr. f. Demogr. und Statistic der Juden, IV, 1908 (не видел, цитируется по: Bunak, 1922).

Но еще более удивительные результаты получаются, если для сравнения обратиться к середине XIX столетия. В городке Zaandam у Амстердама в 1858 году из 138 девятнадцатилетних юношей 69 (т. е. 50%) были ниже 157 см, а в 1907 году из 240 только 6 ниже 157 см, а 141, или 58.7%, выше 170 см, т. е. средний рост за полстолетия увеличился здесь более чем на 13 см. Подобного рода изменения обычно приписывают улучшению материальных условий жизни; однако благосостояние голландцев, по словам Болька, теперь таково же, что и 50 лет тому назад. Причина описываемого явления пока загадочна.

Но, что нас интересует больше всего, это параллельное увеличение роста у столь различных рас, каковы голландские евреи и голландцы. В Амстердаме средний рост призывников равнялся (: 46):

	1850	1900	Разница
Голландцы	158.5	169.4	+10.9 см
Голландские евреи . .	156.5	162.9	+6.4

Замечательно, что то же самое явление, увеличение роста, наблюдается и в Дании, Швеции и Норвегии. Так, средний рост призывников в Дании был в 1852—1856 гг. 165.4 см, в 1909—1910 гг. 169.5 см, в Швеции в 1841—1845 гг. 167.3 см, в 1887—1894 гг. 169.5 см, в Норвегии в 1854—1859 гг. 168.6, в 1904—1905 гг. 170.5 см.[10] То же самое отмечено за последние годы в Германии,[11] а в частности для Бадена еще ранее указано Аммоном.

На берегах Балтийского моря живет издавна ряд народов, по языку и другим признакам далеко отстоящих друг от друга. Это славяне, латыши, эсты, финны, шведы, датчане, германцы. Все эти народы, к какой бы расе они ни принадлежали, белокуры и голубоглазы.[12]

Это пример своеобразной «мимикрии».

Байрон говорит: as the soil is, is the heart of man (какова почва, такова и душа человека). Но, оказывается, не только душа человека зависит от «почвы», но и весь его физический склад носит ясный отпечаток общей физико-географической обстановки.

Некоторую аналогию с данными Боаса представляют опыты Гебеля над растениями. Если семя Ranunculus purshii (=R. multifidus), имеющего трираздельные листья, высеять в воде, то получается растение с нитевидно-рассеченными листьями, очень похожими на листья водного Ranuncuis divaricatus; эти видоизменения, понятно, не наследственны, т. е. при перемене среды растение возвращается в прежнее состояние.

Приведем еще один пример из мира растений. На Амуре и в Манджурии распространены две липы: 1) Tilia amurensis Kom., весьма близкая к европейской (и западносибирской) T. cordata Mill., и 2) T. mandshurica Rupr. et Max., заменяющая на Дальнем Востоке западноевропейскую T. argentea. «Замечательно, — говорит В. Л. Комаров (1907 : 30), — что обе встречающиеся в Манджурии липы отличаются от ближайших к ним европейских форм одним и тем же постоянным признаком, более редкими и менее высокими зазубринами, снабженными длинным твердым остроконечием». Это совершенно аналогично уменьшению числа лучей плавников у карповых юга Европы по сравнению с севером.

Мы не хотим, конечно, сказать, что формы, перенесенные в новый ландшафт, всегда будут изменяться соответственным образом. Мы знаем ряд растений, занесенных из Америки в Европу и тем не менее упорно сохраняющих свои признаки. Таков, например, Erigeron canadense и многие другие (de Vries, 1906 : 426). Есть формы, упорно сохраняющие

[10] K. Wieth-Knudsen. Arch. f. Rassen- und Gesell-Biologie, IX, 1912 : 192.

[11] Auerbach, 1912 : 626.

[12] На этот случай обратил мое внимание В. П. Семенов-Тян-Шанский.

свою индивидуальность, по крайней мере за тот короткий промежуток времени, какой мы их изучаем. Некоторые хвойные Сибири, представляющие подвиды европейских деревьев, будучи перенесены в Западную Европу, сохраняют присущие им фенологические особенности. Камбала (Pleuronectes platessa) Северного моря растет быстрее балтийской; будучи пересажена из Гельголанда в Киль, она тем не менее сохраняет свой быстрый рост, — признак, весьма характерный для подвида Северного моря. По исследованиям Гайдукова, синезеленые водоросли, будучи помещены в лучи спектра, окрашиваются в дополнительный цвет: в зеленом — делаются красными, в красном — зелеными; перенесенные в нормальные условия, они первое время дают при размножении клетки, окрашенные в дополнительный цвет.

Sumner (1915 : 697) перенес калифорнийскую полевую мышь, Peromyscus maniculatus subsp. sonoriensis, из Victorville в Berkley. Оба пункта в Калифорнии, но первый в пустыне, где годовое количество осадков 150 мм, а относительная влажность в среднем за год 45%; между тем Беркли лежит на берегу моря, получает в год 650 мм осадков и имеет относительную влажность 83%. В Berkley водится другой подвид калифорнийской мыши, именно subsp. gambeli. И вот оказалось, что ни перенесенные в Беркли особи sonoriensis, ни их дети, ни их внуки не показали никакого заметного приближения к типу местного подвида, gambeli; они за время опыта продолжали принадлежать к subsp. sonoriensis (разница между этими подвидами заключается в цвете).

Итак, возможно, что для некоторых форм воздействия ландшафта должны некоторое время накопляться, чтобы затем сразу проявиться усиленной изменчивостью. Некоторые же формы реагируют быстро. С другой стороны, раз ландшафт остается неизменным, многие формы не имеют повода изменяться. В пирамидах древнего Египта открыт целый ряд растений и сейчас произрастающих на берегах нижнего Нила и нисколько не отличающихся от современных.

3. Домашние животные

Я искал аналогов среди домашних животных тому, что описано Боасом для людей. Мне удалось найти только одно, весьма любопытное указание, и проф. Е. А. Богданов сообщил мне, что других наблюдений по этому вопросу не имеется. Неймайр (Neumayr, 1889 : 128, прим.), со слов проф. Вилькенса, передает, что швейцарский рогатый скот, будучи перевезен в Венгрию, принимает здесь некоторые признаки венгерского скота, именно длинные рога и высокие ноги. Сам Wilckens (1885 : 11—12) в своем несколько раньше вышедшем труде о среднеевропейских породах рогатого скота рассказывает следующее.

В Венгрию, именно в удельное имение в Ingarisch-Altenburg, был доставлен скот из Algäu (Баварские Альпы). Вилькенс исследовал два поколения, родившиеся в Венгрии от чистокровных альгейских родителей. Оказалось, что у них рога увеличились в длину, стали крепче и приняли своеобразную форму — все признаки, характеризующие местную венгерскую породу (как известно, весьма близкую к нашему серому степному скоту); вместе с тем череп стал сравнительно у́же, а молочность меньше.

Вилькенс заключает отсюда, что «своеобразная форма тела альгейского скота, под влиянием климата и почвы Венгрии, изменяется в сторону венгерского скота». То же утверждает Кронахер (Kronacher, 1917 : 127—128).

Конечно, количество особей, исследованных [Вилькенсом], ничтожно. Но само наблюдение не вызывает сомнений.

[Шортгорны, воспитываемые в Уругвае (Artigas), принимают облик туземной расы рогатого скота, так называемой «criollos». Симменталь-

ские коровы, разводимые в чистом виде в Гессе (Фогельсберг), через три поколения оказались не отличающимися от туземных фогельсбергских (Kronacher : 128, 129).] (725)

Животноводам известно, что в сухих степях и пустынях лошади — стройные, нервные, быстроногие, сравнительно невысокие. Напротив, влажный климат и сырая пища способствуют образованию тяжеловозов. Будучи перенесены в сухие местности, тяжеловозы, как говорят, подсушиваются, теряя свои характерные особенности. Тонкорунные овцы происходят из сухих и теплых мест; если их перевести во влажный климат, шерсть становится грубее и длиннее.

4. Дальнейшие примеры

1. [В параллель с данными Боаса можно поставить наблюдения И. Шмидта (Schmidt, 1920) над живородящей рыбой Zoarces viviparus (бельдюга). Здесь тоже было обнаружено воздействие среды на потомство. Исследования проводились в Датских водах, в Исе-фиорде и Роскилд-фиорде у северного побережья Зеланда. Среднее количество позвонков у популяций Zoarces viviparus в различных местах этих фиордов различно: со станции № 34 оно равно 108.0, со станции № 69 114.6.] (722). [В 1916 и 1917 годах были проведены следующие опыты по пересадке. В начале лета, когда половые органы еще незрелы, было взято много особей со станции № 31 в четырех больших деревянных ящиках. В конце опыта в ящиках в общей сложности находилось 119 беременных самок; у 1190 исследованных зародышей этих самок оказалось 114,5 позвонков, тогда как у матерей, не подвергавшихся пересадке, в 1916 году было 113.1 позвонков, а в 1917 — 113.2.] (Ф — 55) [«Следовательно, ясно, что внешние условия, измененные посредством пересадки, решительно увеличили среднее число позвонков в популяции» (: 184).]

[Далее можно отметить, что количество позвонков есть признак, определяемый внутренними причинами, то есть, иными словами, есть наследственный признак. Из таблиц Шмидта видно, что матери с большим числом позвонков (например, 116) дают потомство с их увеличенным числом (а именно 114.14), тогда как в потомстве от матерей с меньшим числом позвонков (например, 110) наблюдается уменьшение их числа (а именно 111.58).[13]]

[Другой аналогичный случай известен уже давно. J. Boll перенес в 1870 г. из Техаса в Швейцарию (в кантон Аргау) коконы бабочки Saturnia luna (по современной номенклатуре, Actias luna), красивого мотылька шелкопряда, из семейства Saturnidae. В Америке гусеница этого вида питается листьями Carya, или Juglans nigra. В мае 1871 г. из перезимовавших в Швейцарии коконов вышли бабочки, ничем не отличавшиеся от типичных, американских. Некоторые из бабочек отложили яйца; гусеницы этого европейского поколения питались листьями Juglans regia. В конце июня они превратились в куколок, из коих вылупились 35 бабочек. К величайшему изумлению, эти бабочки оказались настолько отличными от своей материнской американской формы, что они были описаны как новый вид, Saturnia bolli. Различия касаются как формы, так и рисунка и окраски: тело и крылья крупнее и менее стройные, сяжки же тоньше, красная продольная полоса на брюшке исчезла; окраска не желтовато-зеленая, а лимонно-желтая; карминно-красной полосы на передних крыльях нет, напротив, появилась на пе-

[13] [Нет ничего удивительного в том, что потомство от матерей, взятых в нормальных условиях, имеет количество позвонков, отличное от числа позвонков исследованных матерей, ибо отец в каждом отдельном случае неизвестен. Так как имеющийся материал обширен, говорит Шмидт, мы можем предположить, что число позвонков у родителей в основном равно среднему их числу в данной популяции, а именно 113.2.]

редних крыльях черная поперечная полоса (Wagner, 1889 : 307—310).]

2. В плиоценовое время на юго-востоке Европы существовало несколько больших солоноватых озер, с течением времени постепенно опреснявшихся. Об опреснении можно судить по исчезновению солоноватоводных моллюсков из более новых отложений этих озер. И вот в этих озерах наблюдается удивительное преобразование раковины у моллюсков, принадлежащих часто к разным семействам и даже классам. На раковине у Vivipara, Melanopsis, Bythinia, Neritina, Unio появляются своеобразные узлы, ребра и утолщения, как это можно наблюдать в Славонии, в Румынии, на острове Косе и в других местах. Неймайр (Neumayr, 1889 : 128; Neumayr u. Paul, 1875 : 102) приписывает это видоизменение опреснению озер. Нет никакого основания принимать здесь действие естественного отбора, говорит упомянутый автор (1875 : 102).

Но такой же эффект может получиться и благодаря осолонению бассейна. Так, по описанию Долла (Dall), у разных родов моллюсков из плиоценовых и четвертичных озерных мергелей, отложившихся в усыхавших озерах Юты, Невады и Калифорнии, можно наблюдать постепенное усложнение скульптуры раковины. Это явление обнаруживается, как выражается Долл, «единодушно», к каким бы систематическим группам ни принадлежали рассматриваемые моллюски. В последовательных слоях мергелей усложнение скульптуры делается все большим и большим, если постепенно подыматься от старых отложений к молодым.

Но то же самое можно наблюдать и на ныне живущих раковинах пресноводных моллюсков, размножающихся в искусственных соленых бассейнах, например в Неваде (цит. по: Baker, 1911 : 30). В озере Юта (Utah) с солоноватой водой живет прудовик (сем. Lymnaeidae) Galba (Polyrhytis) utahensis, у которого раковина не гладкая, как у всех прочих ныне живущих Lymnaeidae, а с ясными продольными складками и ребрами (у некоторых экземпляров, впрочем, скульптура почти отсутствует). Вид этот очень похож на прудовика, описанного из нижнеплиоценовых отложений Юты под именем Lymnaea kingi и относимого Бэкером к тому же подроду Polyrhytis. Замечательно, что Polyrhytis по скульптуре раковины так же относится к Lymnaea, как Costella к Physa (Baker, 1911 : 29, 86, 102, 458—460); эта последняя Бэкером не включается в семейство Lymnaeidae (обычно же род Physa относят к подсемейству Physini семейства Lymnaeidae).

У Дарвина (1909а : 508; *1951 : 664*) среди многих примеров прямого и определенного действия внешних условий можно найти следующие: молодые устрицы, привезенные из Уэльса и помещенные на банки, где живут местные устрицы, месяца через два начинают принимать облик местных. Если молодых устриц перенести с берегов Англии в Средиземное море, то у них на раковине вскоре образуются выдающиеся радиальные лучи, как на экземплярах из Средиземного моря.

[Все каспийские Cumacea принадлежат к семейству Pseudocumidae, к которому можно отнести только один морской род. Некоторые каспийские Cumacea имеют поразительное сходство с морскими Cumacea, принадлежащими к различным семействам. Так, каспийский Stenocuma diastyloides напоминает некоторые виды морского рода Diastylis, Schizorhynchus endorelloides Sars очень похож на морских Eudorella, а Caspiocuma Sars «подражает» морскому роду Campylaspis Sars, который принадлежит к совершенно другому семейству Cumacea (Capc, 1914).[14]

Дорогостайский (1922 : 107) исследовал Gammaridae, обитающие в оз. Байкал вблизи места впадения р. Селенги. Оказывается, «особенности строения селенгийских форм, которыми они отличаются от типичных, почти того же порядка даже в случае очень далеко отстоящих друг от друга (таксономически) групп Gammaridae». Именно: 1) у всех

[14] Мое внимание на упомянутую статью Сарса обратил А. Н. Державин.

видов, обитающих вблизи дельты р. Селенги, окраска не столь яркая, причем желтые и зеленые оттенки заменены на коричневатые; так, Pallasea grubei имеет зеленоватый цвет, а P. grubei и P. arenicola коричневатый; Carinurus solskii имеет желтоватый цвет, C. solskii obscurus кирпично-красный; черные пятна типичных форм заменены на коричневатые и зеленоватые; 2) дермальные отростки на теле у селенгийских форм сильно редуцированы; 3) поверхность тела, боковых пластинок и конечностей у этих форм более шероховатая, колючки и волоски на теле развиты сильнее; 4) усики не столь длинные и более утолщенные. В других местах оз. Байкал эти формы не обнаружены: по-видимому, они эндемичны для области дельты р. Селенги. Автор подчеркивает особенность местных условий, влияющих на все формы, которые характеризуются наличием илистого и песчаного дна и более высокой температурой, небольшой глубиной, меньшей прозрачностью и, очевидно, особым химическим составом воды.

С. А. Зернов, знаток фауны Черного моря, говорит (1913 : 342), что он, как и К. Милашевич (известный специалист по моллюскам), в состоянии из кучи средиземноморских и черноморских представителей одного и того же вида или несомненно близких, как например устрицы, выбрать черноморские экземпляры. Это справедливо и для многих других представителей черноморской фауны, например для высших раков. «Почти на всех черноморских животных лег какой-то „черноморский отпечаток“: меньший рост (кроме некоторых видов более северного происхождения), более бледная окраска, менее богатая скульптура, меньшая прозрачность и т. д.».] (724)

Глубоководные моллюски (Gastropoda), водящиеся в глубоких пресных озерах Байкал и Танганьика (глубина каждого около 1500 метров), приобрели и там и здесь своеобразную скульптуру, приближающую их к морским родам и к вышеупомянутым плиоценовым формам юго-востока Европы.[15]

Обыкновенный уж, Tropidonotus natrix, на юге (в юго-восточной Европе, на Кавказе, в Передней Азии) дает форму (subsp. persa), отличающуюся присутствием на спине двух продольных узких полос желтого или белого цвета. Точно такую же форму (aurolineatus) образует в Алжире гадюковый уж Tr. viperinus.

3. В интересной работе, посвященной вопросу о морфологическом параллелизме, А. П. Семенов (1900) обращает внимание на следующее. Жук-водолюб Ametor, принадлежащий к сем. Hydrophilidae и найденный в Самаркандской области, имеет облик, чуждый водолюбам и скорее свойственный некоторым представителям семейств Tenebrionidae или Trogositidae. Производя внешнее впечатление большой своеобразности, жук этот тем не менее близок к роду Hydrobius из семейства Hydrophilidae. Но вот что замечательно. В горах той же Самаркандской области встречается жук Hydronebrius, тоже водяной, но из другого семейства — плавунцов (Dytiscidae). Этот Hydronebrius, близкий к р. Agabus, имеет точно такой же, чуждый плавунцам облик, что и Ametor: ту же грубую скульптуру всей поверхности, почти полную матовость, уплощение переднеспинки; [у обоих переднеспинка кзади сужена (тогда как у всех остальных водяных жуков она кзади расширена)] (731 об.). Таким образом, два водяных жука из разных семейств приобрели в Самаркандской области весьма схожий облик, хотя и совершенно отличный от общего облика своих семейств. А. П. Семенов обозначает это явление под именем «морфологического или морфоматического параллелизма», подразумевая под этим термином «склонность у отдельных видов, независимо от их генетической близости, под влиянием суммы аналогичных или

[15] О моллюсках Байкала см.: Линдгольм, 1909; о моллюсках Танганьики у Gunnington, 1920 : 542, 550.

идентичных условий существования, развиваться в одном и том же направлении, приобретая (прогрессивно или регрессивно) комплекс общих признаков» (: 621).

4. У животных песчаной пустыни можно заметить сходства в строении конечностей. Вопросом этим занимался В. А. Фаусек (1906) в Закаспийской области. У многих ящериц песков пальцы ног оторочены роговыми зубчиками. Это наблюдается у Phrynocephalus mystaceus, Ph. interscapularis (сем. Agamidae), Scapteira grammica (сем. Lacertidae), затем у гекконов — Teratoscincus scincus, Crossobamon eversmanni.[16] В этом видят приспособление к движению по сыпучему песку: оторочка мешает животному погружаться в песок, играя роль как бы песчаных лыж. Фаусек думает, что она, кроме того, помогает при разметывании песка (: 14). Описанным приспособлением обладают только ящерицы, живущие в сыпучих песках; оно вырабатывается специально у видов, живущих в песках; причем, как мы видели, независимо от того, к какому семейству принадлежит данный род. В пределах рода, например у Phrynocephalus, виды, не живущие в песках, не имеют вышеописанного приспособления.

Но точно такие же приспособления обнаруживают конечности и других песчаных животных. Так, среди Tenebrionidae, жуков, имеющих весьма характерных представителей в пустынях, есть формы, свойственные исключительно пескам. Так, у Sympiezocnemis gigantea, встречающегося нередко в песках у Ашхабада, лапка (tarsus) и дистальный конец голени 2-й и особенно 3-й пары ног густо усажены длинными хитиновыми волосками. При помощи этих приспособлений жук, как щеткой, отгребает песок. Но, кроме того, оторочка из волосков служит для увеличения упора ног при хождении по песку (Фаусек, 1906 : 19—20).

Точно такое же строение лапки наблюдается и у многих других песчаных жуков: у Trigonoscelis, Sternodes caspius, Argyrophana deserti и др. Весьма развиты волоски на конечностях у песчаного жука Scarites bucida из Carabidae. Далее, у роющих в песке ос мы встречаем такие же приспособления, например у Pompilus kizilkumensis, которого можно встретить в окрестностях Ашхабада (: 31—33). «Одно и то же приспособление для отметания песка — ряды волосков, образующих род щетки или метелки, — может образоваться совершенно самостоятельно и независимо друг от друга в разных родах, разных семействах, разных отрядах насекомых; оно может образоваться или на 1-й, или на 2-й, или на 3-й паре ног, на tarsus или на tibia, смотря по тому способу, каким насекомое пользуется своими ногами при раскапывании песка» (: 34).

Из млекопитающих, у слепушонки, Ellobius talpinus, пальцы покрыты, как щеткой, многочисленными волосками; то же — на передней ноге у песчаного суслика, Spermophilus leptodactylus.

Кроме вышеописанной ноги-метелки или ноги-щетки, у многих песчаных форм мы наблюдаем приспособление для более совершенной опоры в песках. Такова «нога с подошвой» у верблюда, у саджи (Syrhaptes), голени жуков Rhizotrogus (Chionosoma), Cyphonotus, Eutyctus (все из семейства Scarabaeidae), шиповатые голени песчаного таракана Polyphaga (Heterogamia) aegyptiaca (: 53).

5. На Кавказе разные виды шмелей приобретают на спинной стороне тела белые полосы. Так, белыми полосами обладают Bombus (Cullumanobombus) apollineus, B. (Lapidariobombus) incertus и B. (Alpigenobombus) alpigenus. Между тем соответствующие двум первым видам шмели низин белыми полосами не обладают; таковы B. (Cullumanobombus) silantjevi и B. (Lapidariobombus) lapidarius (Скориков, 1922).

[16] А, кроме того, из гекконов у песчаного южноафриканского Ptenopus и из игуан у североамериканской Uma (ср.: Cope, 1896 : 73).

В некоторых местах Южной Америки перепончатокрылые разных групп имеют буроватое опушение, а в Австралии обычно светло-желтая окраска многих перепончатокрылых делается охряно-желтой. Во многих местах обнаружено, что дневные бабочки разных групп имеют сходную окраску, тогда как в других местах те же роды разнятся друг от друга; так, бабочки Явы отличаются темной окраской; по наблюдениям Бэтса, в долине Амазонки многие виды бабочек варьируют в окраске аналогичным образом в зависимости от местности (Шарп, 1910 : 851). Зейц (Seitz, 1891: 317—318) подтверждает это. В лесах южной Бразилии ему встретилось место, где все бабочки отличались яркой синей окраской. Из двадцати видов по крайней мере половина были совершенно синие, а прочие — отчасти.[17] Это однообразие окраски касалось не только бабочек, но распространялось и на жуков, полужесткокрылых и даже на двукрылых. Замечательно, что предпочтение, отдаваемое природой синей окраске, ограничивалось лишь небольшим округом: несколько миль к северу отсюда царство синих прекращалось и начиналось царство красных. Затем Зейц указывает (: 317), что, по наблюдениям Рансоннета и Геккеля, на Цейлоне среди животных преобладает зеленый цвет. Если собрать десятка два насекомых, летающих около какого-либо куста, то вряд ли найдется одно, у которого в большей или меньшей степени не обнаруживался бы зеленый в качестве основного цвета; одновременно можно видеть зеленых бабочек из групп Sarpedon и Paris, Papilio agamemnon и данаид. Удивительно, что и многие морские животные берегов Цейлона отличаются зеленой окраской.

Европейская Colias edusa образует вариетет var. helice; совершенно в таком же направлении удаляется от материнской аргентинской формы, Colias lesbia, ее соответственный вариетет. Уоллес обнаружил у целого ряда Papilionidae и Pieridae с Целебеса своеобразную форму крыльев: передний край дугообразно расширен, причем верхушки крыла выдаются. Вообще бабочки Индии и Индо-Малайского архипелага отличаются своеобразием форм крыльев. Австралийские, напротив, характерны своим опушением груди и головы. В Южной Америке Heliconidae и Neotropidae бросаются в глаза своими стройными формами, стрекозиными крыльями и окраской из параллельных полос. Такая же окраска свойственна многим южноамериканским бабочкам (Seitz, 1891 : 319—322).

Punnett в своей книге «Мимикрия у бабочек» (1915 : 134—135) отмечает, что некоторые типы окраски повторяются в разных родах и семействах бабочек в известных географических районах Южной Америки. В Центральной Америке встречается узор, общий многим Heliconini, Ithomiini, Nymphalini и Pieridae. В восточной Бразилии те же бабочки имеют другой узор, но тоже общий всем им. На верхней Амазонке виден третий тип окраски, свойственный почти всем тем же родам. Наконец, четвертый тип узора находим у почти такой же комбинации родов в Эквадоре, Перу и Боливии.

[В Новом Свете, особенно в Центральной Америке, змеи с красно-черно-желтыми кольцами (так называемая элапоидная окраска) очень распространены, причем эта окраска очень редка в Индо-Малайском районе и практически отсутствует в Африке. Ссылаясь на этот факт (а также на наличие в тропической Америке цепкохвостых млекопитающих, принадлежащих к совершенно различным отрядам), Гадов (Gadow, 1911) в ответ на вопрос, почему это так происходит, говорит: «Потому что американская окружающая среда благоприятствует образованию красного цвета у змей» (: 22).]

Неймайр (Neumayr, 1889 : 127) указывает, что по западному берегу Южной Америки почти все морские моллюски имеют черноватую окраску,

[17] Morpho, Myscelia orsis, Anaea stenyo, Heliconius apseudes, Eurybia, Pythonides и др.

а морские эоценовые брюхоногие в одном из отложений Австралии почти все отличаются чрезвычайно сильно выдающимся ядром, хотя принадлежат к самым различным родам.

Водящиеся в песках среднеазиатских пустынь жуки — представители разных семейств — обычно окрашены в бледно-охристый, беловатый или рыжеватый цвет, и многие обладают более или менее прозрачными покровами. У некоторых песчано-пустынных златок и чернотелок (Tenebrionidae) ярко-металлическая окраска скрыта под слоем чешуек, волосков или под особым пыльцеобразным выпотом (А. Семенов-Тян-Шанский, 1913: 269—270).

Так точно весьма многие африканские животные отличаются желтым или желто-бурым цветом. Например, из бабочек — Hypanis, Crenis, Acraea, Danais chrysippus и многие другие (Seitz, 1891a : 321).

Вообще имеется тенденция в сходных ландшафтах образовывать сходные формы.

6. Планктонные организмы обнаруживают ряд сходных приспособлений, позволяющих им держаться в воде (не тонуть) и подходить под цвет к среде, в которой они живут: они снабжены отростками (радиолярии, коловратки, ракообразные), имеют газовые вакуоли, служащие для плавания (Arcella, Difflugia hydrostatica, многие синезеленые водоросли), скелетные элементы у них утоняются (корненожки, водоросли, моллюски), тело становится прозрачным (медузы, моллюски, ракообразные, личинки рыб, особенно угрей, икра многих рыб, особенно анчоуса, Engraulis, далее коловратки, оболочники, Sagitta, личинки насекомых, напр. Corethra, и т. д.).

5. Растения

Растения показывают множество примеров одинакового развития под влиянием одинаковых внешних условий. В альпийской области гор, в Арктике и Антарктике целый ряд растений принимает подушкообразный рост, напр. Draba alpina, Azorella и др. Из 23 видов крайнего северо-востока Азии 13 образуют подушки. Полярным растениям, принадлежащим к самым разнообразным семействам, свойствен карликовый рост и кожистые, плотные листья.

Растения, растущие на известковой почве, отличаются следующими признаками по сравнению со своими родственниками — обитателями других почв (Варминг, 1902 : 54) : они сильнее опушены, нередко покрыты белым или серым войлоком, несут сизые, сильно рассеченные листья, цветок имеют с более крупным и не так ярко окрашенным венчиком.

Среди водных растений многие совершенно лишены корней (Salvinia, Wolffia, Ceratophyllum, Utricularia vulgaris, Aldrovandia и др.), у многих корни зачаточны или отсутствуют корневые волоски; сосуды и древесина недоразвиты, механическая ткань редуцирована или вовсе не развивается; напротив, воздухоносная система обычно хорошо развита; кожица тонка, волосков и устьиц обычно нет; листья у погруженных в воду цветковых разделяются на нитевидные лопасти (Utricularia, Ceratophyllum, Hottonia и др.); у плавающих побеги с короткими междоузлиями и вообще укорочены, листовые же пластинки очень широки: щитовидны, сердцевидны или яйцевидны (Hydrocharis и др.) (Варминг : 115—116). Представители самых разнообразных семейств водных цветковых образуют зимние почки: Potamogeton crispus, Hydrocharis morsus ranae, Hydrilla verticillata, Sagittaria sagittifolia, Utricularia vulgaris (Griesenhagen, 1911 : 318; Neger, 1913 : 274—275).

Весьма своеобразны ксерофитные растения, т. е. сухолюбы. Многие из них во избежание излишней траты влаги совершенно лишены листьев; таким путем получаются удивительные примеры конвергенции, например американские Cereus и Opuntia, с одной стороны, и африканские молочаи (напр., Euphorbia canariensis с обликом Cereus) — с другой.

Солончаковые растения отличаются толстыми и мясистыми листьями; по большей части они лишены волосков (на песках растут и опушенные виды). Большого роста не достигают; стебли часто стелются по земле. Листья обычно неразделенные, цельнокрайние. Колючек обычно нет.

Мангровая растительность, принадлежащая к самым разнообразным семействам, обнаруживает сходные приспособления.

Можно было бы привести еще много случаев подобного рода в подтверждение нашей мысли, что географический ландшафт оказывает одинаковое действие на подчиненные ему организмы.

Однако здесь мыслимо возражение: организмы, о которых мы говорили, например солончаковые растения, обладают комплексом им свойственных признаков не потому, что активно приспособились к жизни на солончаковой почве, а напротив, потому поселились на такой почве, что уже ранее обладали соответственными признаками. Такая точка зрения не является абсолютно чуждой нашим взглядам; во многих случаях мы сами склонны поддерживать ее (см. гл. III, § 5). Но в тех случаях, когда вопрос идет о влиянии географического ландшафта на организацию животного или растения, мы не можем стать на только что указанную позицию. Мы знаем множество примеров прямого, активного приспособления растений к среде. Культивируя растения в почве, богатой солями, Лесаж обнаружил в органах растений видоизменения в сторону солончаковых: рост уменьшается, листья становятся мельче и толще, палисадная ткань развивается очень сильно, межклетные пространства уменьшаются и т. д. Напротив, некоторые солончаковые растения (Salicornia herbacea, Salsola soda и др.), будучи пересажены на почву с нормальным содержанием солей, теряют многие из своих характерных признаков, например, приобретают более тонкие листья (Варминг : 241—243). Константен показал, что можно сообщить одному и тому же органу, например побегу или корню, определенное морфологическое или анатомическое строение, если воспитывать его сначала в одной среде (напр., в земле), а потом в другой (напр., в воде). Даже один и тот же лист может принимать разное строение в зависимости от среды, в какой растут его части. Так, у телореза, Stratiotes aloides, выставляющиеся из воды части листьев становятся менее прозрачными, темнеют, приобретают устьица и т. д. (Константен).

Боннье проделал такие опыты: отводки одного и того же растения он воспитывал в низине и в горах. Таким путем ему удалось превратить в горах Taraxacum vulgare, Betonica officinalis, Lotus corniculatus, Campanula rotundifolia в формы с признаками альпийских растений. Сухопутную форму Polygonum amphibium можно в течение нескольких недель превратить в водную. Нужды нет, что эти изменения не наследственны. «Различные органы, корни, стебли, листья, волоски, — говорит Варминг (: 310), — у одного и того же вида меняются морфологически и анатомически, смотря по тому, развивается ли данная особь в воде или в воздухе и притом в сухом или влажном воздухе; как раз эти-то обстоятельства и вызывают то строение, которое в общих чертах характерно для сухопутных и водных растений или для ксерофитов и гидрофитов; по крайней мере в этом направлении развивается строение данных видов».

Все эти изменения далеко не случайны. Мы видим здесь прямое действие географического ландшафта, и принципу бесконечной изменчивости и отбора случайных, наиболее приспособленных особей здесь нет места: все особи в данном ландшафте изменяются в определенном направлении.

Н. В. Цингер (1909) произвел следующий замечательный опыт, весьма важный для интересующего нас вопроса. Среди посевов льна встречается сорное растение из семейства крестоцветных, рыжик Camelina linicola, по всем данным происшедший от культурного масличного растения, так называемого рыжика, Camelina glabrata. Яровой рыжик был высеян среди густого посева льна. Оказалось, что сразу же, в первом поколении,

вегетативные органы C. glabrata получают все морфологические и анатомические особенности, характерные для C. linicola: яровой рыжик, взошедший среди льна, имел по сравнению с контрольными экземплярами C. glabrata, посеянными свободно, более тонкие корни, менее ветвистые стебли, более тонкие и более длинные междоузлия, меньшее количество листьев, листья мельче, более узкие и более светло-зеленой окраски, очень слабое опушение стеблей и листьев, почти полное отсутствие вторичной древесины и т. д. — все признаки, отличающие C. linicola (Цингер : 188, 193).

К этому надо заметить, что Camelina linicola представляет форму, признаки вегетативных органов коей закреплены наследственно: если культивировать C. linicola вне льна, то он сохраняет свои признаки неизменными, насколько можно было проследить — до третьего поколения (: 195).

6. Островные формы

Островные формы сплошь и рядом отличаются меньшей величиной и более темной окраской, чем их сородичи на материке.[18] Какой-то фатальный закон приближает островных животных Средиземного моря по окраске друг к другу, делая их чернее, чем на материке Европы; вместе с тем островные формы мельче. Так, корсиканские и сардинские подвиды европейских птиц отличаются более темной окраской и меньшей величиной, особенно — более короткими крыльями. Таковы, например, корсиканские эндемичные формы альпийского чижа (Carduelis citrinella corsicana), обыкновенной пищухи (Certhia familiaris corsa), длиннохвостой синицы (Aegithalus caudatus tyrrhenicus), красной куропатки (Caccabis rufa corsa), или эндемичные корсиканско-сардинские формы ворона (Corvus corax sardus), серой вороны (Corvus cornix sardonius), сойки (Garrulus glandarius ichnuse), щегла (Carduelis carduelis tschusii), зяблика (Fringilla coelebs tyrrhenica), каменного воробья (Petronia petronia hellmayeri) и многих других (Jourdain, 1912 : 330—332). Это справедливо не только для оседлых корсиканских птиц, но и для некоторых пролетных, например для кукушки, соловья, сорокопута. Яйца у корсиканских подвидов мельче, чем у соответственных материковых видов, и среди них преобладают голубые и серые над красными и бурыми.

Подобно птицам, и многие корсиканские насекомые из самых различных отрядов оказываются окрашенными в более черный цвет по сравнению с материковыми (напр., шмели; Скориков, 1922). Более черной окраской отличаются и эндемичные подвиды канарских птиц (Bannerman, 1912 : 567). Особенно удивительны черные островные формы в роде Coereba (Certhiola) из семейства Coerebidae. Птицы эти распространены исключительно в Америке, захватывая почти все Вестиндские острова, а на Багамских островах доходят до 27° с. ш. Островные виды этого рода отличаются чрезвычайно сильно развитым эндемизмом. У некоторых весьма сильно развит меланизм; например, у Coereba atrata с о-ва Сент-Винсент (Малые Антильские), C. wellsi с о-ва Гренады (там же) и у др. У видов разных островов черная окраска развилась независимо.

Род вьюрков, Geospiza из сем. Fringillidae, эндемичный для Галапагосских островов, заключает 33 вида и подвида. Этих вьюрков можно разложить на серию форм, обнаруживающих все большую и большую наклонность к меланизму. Некоторые формы оказываются в обоих полах и во всех стадиях (начиная с молодых) совершенно черными, например G. conirostris (Snodgrass, Heller, 1904 : 275—276).[19]

[18] Что касается величины, то это справедливо, по-видимому, лишь для островов, находящихся по сравнению с материком в более теплом климате.

[19] На тех же островах другой пример меланизма можно видеть у пересмешников, Nesomimus (: 366). Об островном меланизме у крапивника и скворца на Фарерских о-вах см. у Laubmann.

Млекопитающие Британских островов, как правило, темнее материковых, например олень (Cervus elaphus scoticus), козуля (Capreolus capreolus thotti), дикий кот (Felis silvestris grampia), водяная крыса (Arvicola amphibius ater) и др. (Cockerell, 1914 : 178).[20]

Островные формы, как известно, отличаются тенденцией к потере или редукции крыльев. Это мы знаем относительно жуков, мух (напр., Anatalanta на Кергелене), птиц. В Новой Зеландии есть целый ряд килевых птиц (Carinatae), почти утративших киль на грудине и тем как бы приближающихся к бескилевым (Ratitae): так, у трех нелетающих пастушков (сем. Rallidae) Новой Зеландии, у Ocydromus, у находящегося на пути к исчезновению Notornis и у вымершего Aptornis киль очень мал; он почти отсутствует у земляного попугая Stringops и вымершего гигантского гуся Cnemiornis. Мы встречаем в Новой Зеландии и настоящих бескилевых, каковы киви (Apteryx) и вымершие моа (Dinornithidae).

Рост южных форм сплошь и рядом меньше, чем северных. Объясняется это тем, что чем животное мельче, тем поверхность его больше по сравнению с объемом. Поэтому маленькое животное теряет больше тепла, чем большое (Раменский, 1908; Boetticher, 1915 : 2). Мы уже упоминали о меньшей величине островных форм Средиземного моря по сравнению с материковыми. Обычно это объясняют влиянием островной изоляции. Но, очевидно, тут имеет значение и климат: мы знаем, что формы на юге вообще мельчают по сравнению с севером. Это справедливо для зайцев, лисиц, сорок, соек, многих рыб (голавлей, плотвы, уклеек, подустов (см. выше в § 1); в Сев. Америке дятлы (Colaptes) делаются мельче при движении с севера на юг. Затем на островах, лежащих к северу от материка Европы, формы птиц оказываются крупнее, чем на материке. Так, крапивник Фарерских островов, Troglodytes troglodytes borealis Fischer, крупнее материкового (T. tr. troglodytes L.); а исландский крапивник, Tr. tr. islandicus Hart., еще крупнее фарерского. Также скворец Фарерских о-вов, Sturnus vulgaris faroensis Feilden, крупнее материкового (Laubmann, 1915). Из карликовых форм средиземноморских островов особою известностью пользуются ископаемые карликовые слоны о-ва Мальты. Но и среди ныне живущих можно привести ряд островных мелких форм. Сюда относятся, например, еж о-ва Крита, Erinaceus nesiotes Bate, очень маленькая лиса Корсики и Сардинии, Vulpes ishnusae Miller, критский барсук, Meles arcalus Miller, критская белодушка, Martes foina bunites Bate, сардинский заяц, Lepus mediterraneus Wagner, самый мелкий из европейских зайцев, сардинская свинья, Sus meridionalis Major и др. (см.: Miller, 1912). Птицы Корсики, как мы указывали, мельче материковых. Стрекозы берегов и островов Средиземного моря кажутся карликами по сравнению со стрекозами севера Европы. Так, весьма малы обыкновенные европейские Libellula depressa в Далмации, Lestes vierns и Sympycna fusca в Сицилии.[21]

Этому закону, по-видимому, подчиняются и люди: из индоевропейцев в Европе самыми крупными являются северяне — шотландцы и шведы, самыми мелкими — народы средиземноморской расы. Средний рост итальянцев, по Livi, 164.5 см, а в южной Италии и Сардинии 162 см.

Морские рыбы северной части Тихого океана отличаются своей крупной величиной по сравнению с представителями тех же родов и семейств северной части Атлантического. Это справедливо относительно Cottidae, Blenniidae и др. (П. Шмидт, 1904). То же можно сказать и о японских экземплярах стрекоз, например Calopteryx virgo, Anax parthenope [Северные фораминиферы обычно крупнее южных; Miliolina tricarinata из

[20] Но некоторые (очень немногие) светлее, например белка, Sciurus vulgaris leucurus.

[21] Этот же закон оправдывается, по-видимому, и для растений: на Корсике распространена маленькая торица, Spergula arvensis gracilis Pet.

северной Атлантики достигает до 5 мм длины, в Средиземном море их размеры редко превышают 11 мм (Rhumbler, 1911 : 200).]

В Байкале ряд организмов отличается необычайно крупной величиной: диатомеи, планарии, гаммариды, некоторые рыбы (бычки из сем. Cottocomephoridae).

Развитое нами выше учение о *географическом ландшафте* как о формообразователе в органическом мире есть не что иное, как подтверждение взглядов тех эволюционистов, которые, вслед за М. Вагнером (Wagner, 1868; перепечатано 1889 : 64, 97 и др.), настивают на важности *изоляции*.[22]

Географическая изоляция является одним из весьма важных орудий образования новых форм.[23] Чем больше мы углубляемся в изучение географического распространения организмов, тем яснее мы видим, что каждой обособленной в географическом отношении области, каждому ландшафту свойственны свои формы животных и растений. Различия между материнским видом и обособившейся от него в новых географических условиях формой тем значительнее, чем продолжительнее период изоляции и чем своеобразнее новый географический ландшафт (среда).

Географическая изоляция осуществляется благодаря приспособлению организмов: 1) к окружающей *физической обстановке,* а именно к суше, рекам и озерам, морю, к субстрату или почве, к климатическим и высотным зонам; 2) к окружающей *биологической обстановке*; последняя влияет различно, имеем ли мы дело с общественной организацией (напр., лесные сообщества, проходные рыбы, каковы вобла, осетровые, лососи и др., термиты, муравьи, пчелы, человек) или с одиночно живущими организмами.

Итак, географический ландшафт действует в определенном направлении, одновременно и на все подчиненные ему организмы. С этим положением необходимо сравнить то, что мы читаем у Дарвина, в XI-й главе «Происхождения видов» (: 225): «Наша теория не предполагает определенных законов развития, требующих, чтобы все обитатели... изменялись вдруг, или одновременно, или в одинаковой степени» (*1939 : 540*).

VII

КОНВЕРГЕНЦИЯ ВНЕШНИХ ПРИЗНАКОВ НА ОСНОВЕ ПРИСПОСОБЛЕНИЯ К СПЕЦИАЛЬНОМУ ОБРАЗУ ЖИЗНИ

В главе V разработаны случаи конвергенций, коренящиеся во внутренних силах организма, в главе VI показано воздействие на организм ландшафта. Теперь нам еще остается отметить явления конвергенции, обязанные специальному образу жизни. Мы ограничимся лишь немногими примерами, так как область эта более или менее известна (возможно, что сюда же относятся некоторые из примеров, приведенных в гл. V).

1. Животные

Для человека весьма характерна большая длина первого пальца ноги. Из млекопитающих один медведь по способу хождения сходен с человеком (обезьяны при ходьбе балансируют и пользуются для опоры руками).

[22] Считаю нужным отметить, что миграционную теорию Вагнера я вместе с Гартманом (Hartmann, 1906 : 5) и Веттштейном (Wettstein, 1898 : 39) считаю несостоятельной.

[23] Это хорошо выражено в кратком, но чрезвычайно выпуклом определении вида, какое дал Racovitza (1912 : 208): une colonie isolée de consanguins (изолированная колония кровных родственников).

И вот мы видим, что у медведя первый палец ноги удлинен (хотя и не так сильно, как у человека) и сближен с другими.

Сумчатые (Marsupialia) распадаются на ряд семейств, по внешней форме напоминающих некоторые семейства высших млекопитающих (Placentalia). Сумчатая летяга (Petaurus) из семейства Phalangeridae, водящаяся в Австралии и на Новой Гвинее, весьма напоминает грызуна летягу Pteromys из семейства белок (Sciuridae). Отметим кстати, что в семействе Phalangeridae летательная перепонка развилась независимо у трех родов: Petaurus, Petauroides и Acrobates. Австралийский сумчатый муравьед Myrmecobius из семейства Myrmecobiidae похож на настоящих американских муравьедов из семейства Myrmecophagidae из неполнозубых (Edentata или, точнее, Xenarthra).

Австралийский сумчатый крот, Notoryctes typhlops (сем. Notoryctidae), как бы копирует по формам тела обычного крота, Talpa, из насекомоядных; еще больше он похож на южноафриканское насекомоядное, золотого крота, Chrysochloris (сем. Chrysochloridae); сходство это распространяется так далеко, что Коп склонялся даже к взгляду, что здесь мы имеем дело не с конвергенцией, а с кровным родством — взгляд, конечно, неправильный. По исследованиям А. Карлсона (Carlsson, 1904), между Notoryctes и Chrysochloris замечаются следующие черты сходства: у обоих густой и мягкий мех с металлическим отливом, от золотисто-зеленого до медно-красного цвета, зачаточные глаза скрыты под кожей, ушные раковины отсутствуют, одинаковое своеобразное положение конечностей, processus paroccipitales и postorbitales отсутствуют, черепные швы рано срастаются, bulla ossea сильно развита, имеется гребень на praesternum, 1-ое ребро сильно развито, много общих черт в строении скелета кисти и стопы, а также в мускулатуре конечностей и т. д. Строение волос сумчатого крота в деталях соответствует строению волос обыкновенного крота (Friedenthal, 1909). Кроме того, у Notoryctes наблюдаются многие черты сходства с броненосцами (Dasypodidae, из неполнозубых).

Далее среди сумчатых мы находим в семействе Peramelidae аналогов насекомоядных, в семействе Dasyuridae аналогов хищников, грызунов и насекомоядных; так, представители рода Dasyurus своим обликом и образом жизни напоминают куниц; сумчатый тушканчик, Antechinomys, похож на тушканчика; Sminthopsis — на землеройку. Тасманийский сумчатый волк, Thylacynus cynocephalus (сем. Thylacynidae) видом очень похож на небольшого волка; сходство распространяется даже на череп (при сохранении, конечно, характерных черт сумчатого), который чрезвычайно напоминает череп собаки; [1] кости, свойственные сумчатым, редуцированы. У австралийской сумчатой землеройки (Sminthopsis) волосы имеют такое же строение, как у землероек. Коала, или сумчатый медведь (Phascolarctos cinereus), весьма напоминает [обыкновенного] медведя.

Замечательно сходство крупного южноамериканского грызуна Dolichotis из семейства морских свинок, Caviidae, с южноамериканским же (распространенным на север вплоть до Мексики) оленем Pudua из семейства Cervidae.

Многие грызуны (Rodentia) обнаруживают сходство с насекомоядными (Insectivora): мыши очень похожи на землероек (Crocidura), а дикобразы (сем. Hystricidae) — на ежей (Erinaceus). Водящиеся в Индии и на Индо-Малайском архипелаге белки (сем. Sciuridae) весьма напоминают насекомоядных из семейства Tupaiidae. И те, и другие живут на деревьях, и величиной, видом (формой хвоста и пр.), а также повадками и образом жизни чрезвычайно походят друг на друга. Например, белка Rhinosciurus tupaioides очень похожа на Tupaia ferruginea — вплоть до окраски, светлой полосы на плече и удлиненной морды. Уоллес даже видел в тупайях случай мимикрии — единственный среди млекопитающих. Распространенный в Индокитае, на Зондских и Филиппин-

[1] На этот пример указывает и Дарвин (1872 : 374; *1939 : 616*).

ских островах «летающий лемур» Galeopithecus, представитель особого отряда Dermoptera, близкого к насекомоядным, похож на летягу, Pteromys, из семейства беличьих (Scuridae). Раньше его помещали то среди Chiroptera, то среди лемуров. Он близок к тому стволу, который дал начало насекомоядным, и недалек от летучих мышей, но несомненно представляет параллельную ветвь (Weber, 1913 : 411).

Китообразные (Cetacea) и Sirenia (ламантины, дюгони и морские коровы) принадлежат к разным отрядам, не имеющим в сущности ничего общего между собой. Киты есть группа, весьма своеобразная, родственные отношения коей неясны. Травоядные Sirenia довольно близки к копытным. Несмотря на то что анатомически обе группы стоят далеко одна от другой, их организация все же показывает целый ряд сходных черт: веретенообразное тело, отсутствие задних конечностей, превращение передних в род ластов, присутствие хвостового плавника, устройство лабиринта, удлинение легких и превращение их отчасти в гидростатический орган, исчезновение волос и наружного уха.

Кит, Balaena glacialis, своим образом жизни, биполярным географическим распространением и внешней формой напоминает гигантскую северную акулу, Cetorhinus maximus (или Selache maxima). У обоих громадная величина, тупое рыло, громадный рот, маленькие глаза, малый мозг, оба питаются планктоном.

Дипротодонтные зубы, т. е. превращение пары передних зубов в резцы, встречаются у млекопитающих, принадлежащих к самым разнообразным отрядам: у насекомоядных, грызунов, обезьян, Tillodontia (ископаемые эоценовые Placentalia Сев. Америки, в некоторых отношениях похожие на грызунов), у примитивных Edentata и других (Osborn, 1910 : 11).

Превращение задних конечностей в органы для прыгания мы находим у тушканчиков (сем. Dipodidae), у южноафриканского Pedetes (сем. Pedetidae, из грызунов), у американских грызунов из сем Heteromyidae, из насекомоядных у африканских прыгунчиков, Macroscelidae, у сумчатых из семейства кенгуру (Macropodidae) и др. (Abel, 1912 : 257).

В лесах по средней Амазонке встречаются небольшие ночные обезьяны из рода Nyctipithecus (дурукули). Днем они спят в пустых древесных стволах, а ночью выходят на охоту за насекомыми и плодами. Тело их длиной около 30 см, а хвост немного длиннее тела. «Их физиономия, — говорит Г. Бэтс (1865 : 362), — напоминает сову или тигровую кошку: лицо круглое и окаймлено беловатой шерстью, морда совсем не выдается; рот и подбородок малы; уши очень коротки и еле высовываются из-под волос на голове; глаза большие и желтоватые, что придает им неподвижное выражение взгляда ночных хищных зверей. Лоб беловатый, украшенный тремя черными полосками».

В лесах Южной и Центральной Америки (и частью Вест-Индии) встречается ряд цепкохвостых млекопитающих, принадлежащих к самым разнообразным отрядам: кроме общеизвестных обезьян, куда относятся и вышеупомянутые совиноголовые, упомянем еще кинкажу, Cercoleptes, весьма похожего на лемура (индейцы на Амазонке считают его за обезьяну), но относящегося к семейству Procyonidae, близкому к медведям, далее — удивительных древесных дикобразов (сем. Cercolabidae), Cercolabes и Chaetomys, цепкохвостого грызуна Capromys prehensilis из семейства койпу (Octodontidae), древесного муравьеда Cycloturus из семейства Myrmecophagidae, наконец — сумчатых Didelphys и Caenolestes.

В семействе соколов (Falconidae) те виды, которые ловят свою добычу на лету, имеют крыло, по форме и строению приближающееся к крылу стрижа или колибри: крыло длинное и острое, удлинение которого зависит исключительно от значительной длины первичных махов, ибо скелет крыла короткий (Сушкин, 1902 : 378).

По мнению П. П. Сушкина (: 387), семейства Falconidae и Aquilidae, из коих первое более специализировано, произошли от одного общего предка. У Micrastur из сем. Falconidae (подсем. Herpetotherinae) обнаруживается разительное сходство с ястребами (сем. Aquilidae) в результате приспособления к преследованию добычи среди густого леса. В семействе Aquilidae и другие формы, очень далеко стоящие от ястребов, каковы Thrasaëtus, Morphnus, живущие в глухих лесах, приобретают облик ястребов. Каракары (подсем. Polyborinae семейства Falconidae), неотропическая группа соколов, имеют общее сходство с теми из Aquilidae, которые питаются сходным образом (падалью). В частности, Сушкин (: 389—390) обращает внимание на удлинение ротовой щели у высших каракар и связанное с ним изменение в положении оси quadratum. То же наблюдается у весьма многих Aquilidae, питающихся падалью: у грифов, у Haliaëtus. «Здесь мы видим приспособление к заглатыванию больших кусков». Далее можно отметить ложкообразное углубление нёбной поверхности клюва у Polyborus, как у Gyps и Pseudogyps.

Червеобразные, живущие в земле ящерицы из семейства Amphisbaenidae, показывают сходство с червягами, безногими амфибиями (Gymnophiona или Apoda), ведущими сходный образ жизни. У безногой амфисбены хвост зачаточный и анальное отверстие почти на самом конце тела, глаза скрыты под кожей, кожа мягкая, разделенная на кольца, лишенная чешуй, череп компактный. Все эти признаки имеются и у червяг (Gymnophiona), некоторые из коих тоже лишены чешуй, например Typhlonectes. Вследствие того, что кожа разделена на кольца, и у амфисбен, и у червяг передвижение совершается при помощи перистальтических движений тела, как у земляных червей (Lumbricidae). [Rhineura, слепая амфисбена, очень распространенная в некоторых районах Флориды, по форме, цвету, кольцевому расположению кожных пластин и способу передвижения поразительно напоминает земляного червя.]

Змеи из семейств Typhlopidae и Uropeltidae, ведущие подземный образ жизни, тоже очень похожи на Gymnophiona.

Две рыбы, Anableps и Dialommus, населяющие воды Центральной Америки, имеют своеобразное, нигде более среди позвоночных не повторяющееся устройство глаз: у них роговица разделена горизонтальной перегородкой на две части, верхнюю и нижнюю, что позволяет этим рыбам, плавая у поверхности, видеть одновременно и в воздухе, и в воде. Но при этом замечательно, что оба рода принадлежат к разным отрядам: Anableps — из семейства Cyprinodontidae и водится в пресной воде, Dialommus — из семейства Blenniidae и встречается в море у берегов Панамы.

В так называемых телескопических глазах глубоководных рыб имеется придаточная ретина — орган, значение которого пока с достоверностью не выяснено. Такое же образование есть и в телескопических глазах у некоторых ракообразных (Cladocera, Schizopoda), у насекомых (поденки, стрекозы, двукрылые); нечто подобное наблюдается у моллюсков из Heteropoda, у осы Vespa, у слизня Limax, у червя Alciope (Brauer, 1908 : 240).

Южноамериканские сомы из семейства панцирных (Loricaridae), особенно Loricaria (Sturiosoma) rostrata, удивительно похожи на миссисипских и туркестанских лопатоносов (Scaphirhynchus), принадлежащих к совсем другой группе — к осетровым (Acipenseridae из Chondrostei, тогда как сомы из Teleostei). Оба живут на дне рек, питаясь животными ила. У обоих тело с боков и на хвосте покрыто панцирем из костяных пластинок, рыло удлиненное, лопатообразное, глаза маленькие, рот нижний, верхняя лопасть хвостового плавника вытянута в длинный, нитеобразный придаток, хвостовые позвонки приплющены как у Scaphirhynchus platyrhynchus (Берг, 1905 : 26).

Антарктическое семейство рыб Nototheniidae в отдельных представителях чрезвычайно напоминает семейство подкаменщиков, или Cottidae, принадлежащее к другому отряду и свойственное исключительно северному полушарию. В Центральной Азии в горных реках место лососевых (Salmonidae) занимают т. н. расщепобрюхие карповые (Schizothorax, Diptychus и др.), некоторые из коих формой тела, чешуей, окраской и образом жизни весьма похожи на лососевых.

Весьма распространены подобные подражания среди южноамериканских рыб из Characinoidei. Небольшой Poecilocharax bovallii из Британской Гвианы настолько похож на зубастого карпа (Cyprinodontidae), что Эйгенман, лучший знаток харацинид, только с трудом отнес этот род к Characinoidei. Представители рода Characidium, живущие на перекатах в песке или в скалах на порогах, очень похожи на североамериканских окуневых из группы Etheostomatini, которые ведут такой же образ жизни: Characidium vintoni похож на Hadropterus, Ch. blennioides — на Etheostoma coeruleum, Ch. pellucidum (а также Ch. pteroides, Ch. catenatum) — на Ammocrypta pellucida (Eigenmann, 1912 : 288). Но Characinoidei подражают не только другим группам рыб, но и своим сородичам. Так, гвианская Moenkhausia lepidura из группы Tetragonopterus очень похожа на живущую нередко совместно с ней Creatochanes caudomaculatus из той же группы; молодь Anostomus anostomus до неузнаваемости похожа на молодь Leporinus arcus (Eigenmann, 1912 : 112).

Г. Г. Якобсон сообщил мне следующие данные о распространении жуков из подсемейства Carabini. Род Carabus в Старом Свете не выходит за пределы палеарктики, тогда как Calosoma пользуется гораздо более широким распространением. И вот на горах Абиссинии и на Килиманджаро, где род Carabus отсутствует, Calosoma принимает облик Carabus (Якобсон описал из обл. Галла бескрылую калосому Carabops). Также в горах Мексики калосомы весьма напоминают Carabus.

В северо-западном Тибете встречаются две жужелицы, Carabus (Carabus) roborowskii и C. (Rhigocarabus) morawitzianus; несмотря на принадлежность к разным подродам, настолько сходные, что известный энтомолог Моравиц принял их за один вид (Семенов, 1900 : 624—625).

Бразильский клоп Ghilianella из семейства Reduviidae весьма похож на молодого богомола: он имеет палочкообразное тело и чрезвычайно длинные и тонкие ноги, как у комаров-долгоножек (Tipulidae). У другого клопа, из того же семейства Ploearia pallida, живущего на острове Woodlark, тоже весьма длинные и тонкие ноги, как у Tipulidae, и, что всего замечательнее, ноги эти имеют окраску как у Tipulidae — из чередующихся черных и белых пятен.

Калифорнийская бескрылая скорпионова «муха» Bittacus apterus, из семейства Panorpidae (отряд Mecoptera) охотится на долгоножек, на которых очень похожа по внешнему виду (как и вообще представители рода Bittacus похожи на долгоножек).

Личинки ручейников (Trichoptera) из рода Helicopsyche строят спиральные чехлики из камешков и песка, удивительно похожие на раковинки моллюсков. Личинки некоторых златоглазок (Chrysopa) из сетчатокрылых похожи видом на личинок божьих коровок и, что замечательно, охотятся за своей добычей так же, как и те. [Живущая в воде гусеница бабочки Cataclysta lemnata (Европа) устраивает себе домик из водного растения ряски (Lemna) или из кусков тростника, длиной 3—4 см. Постройки эти очень похожи на постройки личинок ручейников Agrypnia, которые строят свои домики в тех же водоемах, из того же тростника.] (755)

Насекомые, живущие в волосах, шерсти и мехе млекопитающих, бескрылы, имеют удлиненное, суживающееся кпереди тело, сжатую голову; края туловища и головы не образуют выступов. Таковы мухи из семейств Streblidae и Nycterebiidae, паразитирующие на летучих мышах.

Таков жук Platypsyllus castoris, живущий на бобре. Таковы, наконец, оригинальные клопы Polyctenidae, паразиты летучих мышей, которых долгое время принимали за мух из семейства Nycterebiidae или за пухоедов (Mallophaga). Эти клопы — небольшие, 2.5—4 мм длиной, насекомые, обитающие в числе 10 видов в тропиках. Они образуют семейство, близкое к Cimicidae, куда относится обыкновенный постельный клоп (Horwath, 1911).

Замечательно, что как у клопов Polyctenidae, так и у мух Streblidae голова разделена на две части: 1) конечную, полулунную, подвижную, и 2) основную; обе соединены сочленением. Polyctenidae лишены глаз, подобно весьма многим паразитам. У видов Старого Света наблюдается своеобразное видоизменение коготков, какое встречается также у мух кровососок (Hippoboscidae). На голени у Polyctenidae есть светлые кольца; такие же кольца имеются и у некоторых Nycterebiidae, которые, как мы указали, тоже паразитируют на летучих мышах. Затем у Polyctenidae мы наблюдаем образование, совершенно чуждое прочим клопам: это ктенидии или гребешки — ряды шипиков на известных частях тела. Ктенидии особенно распространены у насекомых, водящихся в меху млекопитающих, каковы блохи, Nycterebiidae, некоторые Streblidae, Platypsyllus; жук Silphopsyllus desmanae Olsufjev, 1919 водится на выхухоли и др. Эти гребешки служат для прикрепления насекомого среди волос.

Общеизвестны [так называемые «клешни» (chelae)] скорпионов и некоторых других отрядов класса паукообразных, с одной стороны, и десятиногих раков — с другой. [Кириченко обратил мое внимание на то, что у некоторых клопов из сем. Phymatidae, распространенных в Индии и Индокитае (Carcinocoris, Carcinochelis), передняя пара ног превращена в клешни (Handlirsch, 1897 : 219—221, Taf. IV, Fig. 1—3).] (752)

Своеобразные конечности в виде складного ножа развились независимо у ракообразных Squilla (из Stomatopoda), у богомолов (Mantis), у сетчатокрылых (Mantispidae). [Якобсон сообщил мне о том же типе конечностей у мухи Ochthera mantis.]

Кремневый скелет некоторых солнечников (Heliozoa) очень похож на таковой же скелет радиолярий.

Конвергенция на основе приспособления к специальному образу жизни может распространяться и на психическую область. Упомянем о сходствах в образе жизни и инстинктах, выработавшихся совершенно независимо у общественных животных, каковы термиты, муравьи, пчелы, осы, человек. Замечательный пример психической конвергенции показывают термиты и муравьи, относящиеся, как известно, к совершенно различным группам. Сходство это распространяется на детали. Общеизвестны, например, грибные сады или питомники, устраиваемые южноамериканскими муравьями (Atta и др.). Точно такие же питомники найдены и у некоторых африканских термитов. Для устройства грибных садов муравьи Atta взбираются на деревья, нарезают там листья и сносят в гнезда. То же самое проделывают и термиты. Подобно муравьям, они выступают колоннами, в сопровождении солдат. Самый способ нарезки листа и уноса его тождествен у муравьев и термитов (Эшерих, 1910). Затем можно указать на сожительство насекомых с грибами, выработавшееся независимо в разных группах насекомых: у жуков-короедов, живущих в древесине (Xyleborus, Xyloteres), а затем у мух, производящих галлы (Cecidomyidae) (см.: Neger, 1913 : 503).

Willey (1911 : 131—132) приводит еще такой пример: самец сома Arius и самец южноамериканской жабы Rhinoderma darwini оба выводят молодь из икры во рту.[2]

[2] [О вынашивании молоди во рту североамериканским сомом Felichthys felis см.: Gudger (1918).]

2. Растения

Американские кактусы, многие африканские молочаи и южноафриканские стапелии (Stapelia), принадлежащие к трем очень далеким в системе семействам, обнаруживают весьма похожую и вместе с тем оригинальную внешнюю форму — результаты приспособления к определенным внешним условиям {(Варминг, 1902 : 3)}. [То же верно и для некоторых водных растений, таких как Nymphaeaceae, Limnanthemum из Gentianaceae и Hydrocharis из Hydrocharitaceae, очень похожих друг на друга.]

«Луизианский мох» Tillanadsia usneoides, американское цветковое растение из семейства ананасных (Bromeliaceae), массами покрывающее наподобие лишаев стволы деревьев, имеет большое сходство с лишаем Usnea barbata. Американское паразитное цветковое растение Scybalium fungiforme из сем. Balanophoraceae по внешнему виду необычайно напоминает гриб. У паразитической Rafflesia arnoldi (Суматра) стебель, листья и корни представляются тонкими нитями, напоминающими грибницу гриба (во время цветения рафлезия развивает цветы до полутора метров в диаметре). Водяные цветковые из семейства Podostemaceae [(отряд Rosales)], обитающие в быстрых речках, по внешней форме и внутреннему строению напоминают водоросли (напр., Fucus), лиственные и печеночные мхи и лишайники.]. Так Podostemon olivaceum, живущее на скалах водопадов Южной Америки, имеет вид слоевища печеночного мха (Скотт, 1914 : 25—32).

[Bostrichia moritziana, пресноводная водоросль из семейства Florideae, «по своему морфологическому строению аналогична Podostemon subulatum и встречается на стремнинах горных речек Гвианы, занимая там те же площади, что и Podostemacea, Oenone imthurni» (Willis, 1902 : 420; см. также : 331). Tristicheae, одна из наименее видоизмененных групп Podostemaceae, своими морфологическими чертами, расположением и анатомией листьев удивительно похожа на многие лиственные и печеночные мхи (: 421).]

Листья кордаитов (группа, близкая к хвойным) имеют такие же приспособления для борьбы с ветром, как и современные однодольные: у тех и у других по верхней и нижней поверхности листа проходят параллельные жилки плотной волокнистой ткани (Скотт, 1914).

Бесхлорофильная Cuscuta из сем. Convolvulaceae сходна с такой же паразитической Cassytha из Lauraecae (Neger, 1913 : 137—138). Не менее замечательны аналогичные преобразования, испытываемые листьями растений из самых разнообразных семейств в случае приспособления к водному образу жизни: погруженные листья принимают нитевидно-рассеченную форму, например, у Myriophyllum elatinoides (сем. Haloragaceae), Hottonia palustris (Primulaceae), Utricularia (Lentibulariaceae), Ranunculus fluitans и R. aquatilis, у американской Cabomba aquatica (Nymphaeaceae) и мн. др. У некоторых наряду с рассеченными погруженными листьями имеются и поверхностные цельные (напр., у обоих упомянутых Ranunculus и Cabomba) (Neger : 261).

Казуарины, деревья или кустарники, распространенные главным образом в Австралии и на Индо-Малайском архипелаге, имеют сходство с хвощами и с голосемянной Ephedra. Тонкие ветви казуарин выходят из пазух мелких чешуевидных листьев, обычно сросшихся в зубчатое влагалище, совсем как у хвощей. Междоузлия длинные, членистые, легко разламывающиеся на членики, как у хвощей, и большею частью снабженные на поверхности продольными выдающимися ребрами, как у хвощей. А между тем казуарины не имеют ничего общего с хвощами, это — примитивные цветковые, обладающие двумя семядолями и стоящие в самом низу группы однопокровных (см. стр. 145—146).

Подобных примеров конвергенции на основе приспособления к одинаковому образу жизни можно было бы привести очень много. Это широко

распространенное явление, без сомнения, происходит строго закономерно, вне участия естественного отбора.

VIII

МИМИКРИЯ И РОДСТВЕННЫЕ ЯВЛЕНИЯ

1. Мимикрия

[В связи с мимикрией естественный отбор является реальным фактором, но его функция состоит в сохранении и усилении уже существующего сходства, а не в создании этого сходства посредством накопления незначительных вариаций, как это часто думают.

Punnett, 1915: 152.]

Под именем мимикрии понимаются разные вещи, а потому дадим сначала определение этого понятия.

В отличие от защитной окраски и защитного сходства мимикрия представляет собою следующее. Некоторые безвредные животные внешним образом сходны с другими животными, населяющими ту же местность и обладающими благодаря ли ядовитости, жалящим органам или другим признакам неуязвимостью для преследователей.[1] Так, например, индийская кукушка Hierococcyx varius и по фигуре и по окраске настолько похожа на индийского ястреба, Nisus badius, что вводит в заблуждение небольших птиц.[2] Некоторые из короткокрылых жуков (Staphylinidae), живущие в гнездах муравьев, удивительно напоминают внешней формой своих хозяев; мухи из рода Volucella, откладывающие свои яйца в гнезда шмелей, необычайно похожи на шмелей, и т. д.

Происхождение этих подражаний, распространяющихся как на внешнюю форму, так и на окраску, обычно объясняют следующим образом. Случайные отклонения подражателей в сторону моделей были для безвредных подражателей полезны и потому закреплялись отбором. Но такое совпадение случайностей совершенно невероятно. Еще менее вероятно совпадение совпадений случайностей. Так, мухи из рода Volucella, о которых мы только что упоминали, встречаются и в Новом Свете. И вот и там, и здесь они подражают шмелям.[3] Далее, V. bombylans распадается на несколько разновидностей, из коих каждая подражает своему виду шмеля. Мыслимо ли здесь видеть случайное появление у мух признаков шмеля! Это столь же вероятно, как предположение, что, вынимая из перемешанных букв русского алфавита одну букву за другой, мы получим, например, слово Архангельск. Очевидно, у многих видов Volucella вообще под влиянием каких-то ближе не исследованных условий (о чем см. ниже) обнаруживается склонность к эволюции в сторону внешних форм шмеля.[4]

[1] Jacobi, 1913 : 64. Автор этой новейшей, весьма обстоятельной монографии, посвященной мимикрии, стоит на точке зрения общепринятой теории. [Прекрасная книга Punnett (1915) о мимикрии стала мне известной только после выхода в свет русского издания «Номогенеза».] (760)

[2] И наша кукушка, Cuculus canorus, очень похожа на ястреба, о чем свидетельствует хотя бы народная поговорка: «променял кукушку на ястреба». О мимикрии среди птиц см.: Р. Шарп, 1912 : 247.

[3] R. Pocock (1911 : 847) давал в Зоологическом саду в Лондоне Volucella bombylans разным птицам, но они не ели ее или, если и ели, то как бы нехотя. Если правда, что эта муха несъедобна для птиц, то вся польза от мимикрии пропадает. Впрочем, Покок высказывает предположения, что мы имеем здесь дело с случаем т. н. мюллеровой мимикрии (о ней см. ниже).

[4] Отметим, что некоторые виды Volucella не подражают шмелям. С другой стороны, один из видов рода двукрылых Mesembrina, живущего на экскрементах, похож на шмеля, другой — нет.

Помимо этого, в опровержение ходячей теории мимикрии мы можем привести следующие доводы.

1) Как правило, модель и подражатель живут рядом. По Уоллесу (Wallace, 1889), такое совместное нахождение образца и имитатора есть первое условие для осуществления мимикрии. Однако известно немало случаев, когда тот и другой обитают на разных материках. Например, африканская трясогузка Macronyx croceus «подражает» североамериканскому трупиалу Sturnella magna [(трупиалы принадлежат к сем. Loteridae — это семейство, заменяющее в Новом Свете скворцов и иволг)] (763 об.), а другой африканский вид, Macronyx ameliae, очень похож по окраске на южноамериканского Sturnella difilipii (Keeler, 1898 : 239—240). Красноокрылый американский трупиал, Agelaeus, «подражает» африканскому сорокопуту Camephaga phoenicea. Другие трупиалы, Icterus, окрашенные в смесь черного и желтого цветов, очень походят на иволгу, но трупиалов нет в Старом Свете, а иволг — в Америке. Новозеландская кукушка, Urodynamis taitensis, очень походит на североамериканского ястреба, Accipiter cooperi (Мензбир, 1904 : 141, 142).

В лесах Аргентины, у Палермо, встречаются рядом две бабочки, из коих одна по окраске и полету поразительно напоминает европейскую Vanessa (Araschnia) prorsa, а другая похожа на forma levana того же вида. Мало того, там, где у V. prorsa имеется на передних крыльях угловатый выступ, подобного рода образование есть и у аргентинской бабочки. И тем не менее американский род — Phyciodes — даже не родствен европейскому. Если бы оба эти рода встречались у нас, говорит Seitz (1891a : 319), то никто не задумался бы признать здесь самый типичный случай мимикрии.

Африканская бабочка Charaxes brutus (из Nymphalidae) весьма похожа по цвету и рисунку на бразильскую бабочку Dasyophthalma rufina (из Brassolidae). Замечательно сходство между Limenitis zayla из Сиккима и Adelpha erotia из Южной Америки (также с Apatura lukasi из Южной Америки); все три — из Nymphalidae (Eimer, 1897 : 140, fig. 66, 67). Две нимфалиды, одна яванская, Rhinopalpa sabina, другая африканская (с Золотого Берега), Palla decius, сходны величиной, формой, окраской.

Один из африканских видов ос из рода Bembex чрезвычайно похож на южноамериканский род Monedula.

Южноамериканские саранчовые из семейства Proscopiidae до неузнаваемости похожи на некоторых палочников (Phasmodea), хотя до сих пор Proscopiidae и палочники никогда не были встречены вместе (прибавим, что Proscopia удивительно напоминает высохшие травинки, среди которых она живет). Здесь очевидно, что сходство между саранчовым и палочником получилось лишь потому, что оба обладают способностью изменяться в определенном, сходном направлении. Эта способность изначальна, и естественный отбор здесь ничему помочь не может.

Классическим примером мимикрии со времен Уоллеса (Wallace, 1865) является бабочка Papilio polytes, весьма обыкновенная в Индии и на Цейлоне. У этого вида есть три формы самок: 1) похожие на своих самцов, 2) похожие на Papilio aristolochiae и 3) похожие на P. hector. Как P. aristolochiae, так и P. hector считаются несъедобными. Но вот что наблюдал Punnett (1911 : 8, 9) на Цейлоне: высоко в горах Papilio hector становится редким, а P. aristolochiae здесь весьма изобилен. Между тем самка P. polytes, подражающая P. hector, здесь гораздо изобильнее, чем подражающая P. aristolochiae. Напротив, на северо-востоке Цейлона подражатель P. aristolochiae столь же част, как подражатель P. hector, хотя сам P. aristolochiae здесь весьма редок; а с другой стороны, в Перадении (тоже на Цейлоне), где P. aristolochiae весьма изобилен, его подражатель очень редок. Эти факты несовместимы с обычной теорией мимикрии: не имеет смысла подражать бабочкам, которые настолько редки в данной

местности, что попадаются во много раз реже, чем подражатели. Почему, спрашивает Punnett, подражатель P. aristolochiae изобилен там, где P. aristolochiae почти отсутствует, и редок там, где много P. aristolochiae?

Недавно Fryer (1914 : 235) произвел опыты спаривания у разных форм самок P. polytes. Оказалось, что из яиц самки, похожей на самца, выходили, не говоря о самцах, которые нас здесь не интересуют (они все однотипны): или 1) такие же самки как она сама, или 2) такие же самки и подражающие в равном числе, или 3) только подражающие самки. Из яиц самки, подражающей P. aristolochiae, выходили: или 1) похожие на самца и имитирующие в равном числе, или 2) похожие на самца и подражающие в отношении 1 : 3, или 3) только подражающие. Из яиц самки, похожей на P. hector, выходили: или 1) самки, похожие на самца, и самки, имитирующие в равном числе, или 2) самки, похожие на самца и имитирующие в отношении 1 : 3, или 3) только имитирующие. Мы имеем здесь, очевидно, расщепление признаков по типу менделевского наследования. Имеются две пары факторов, Aa и Bb. При этом A есть фактор, вызывающий у самки подражание P. aristolochiae, B — фактор, действующий лишь в присутствии A и тогда вызывающий подражание P. hector. Поэтому имеется 9 генотипических форм самцов (из них лишь одна фенотипическая) и 9 генотипических форм самок (из коих лишь три фенотипические):[5]

Самцы	Самки, похожие на самцов	Самки, похожие на P. aristolochiae	Самки, похожие на P. hector
aaBB	aaBB	AAbb	AABB
aaBb	aaBb	AAbb	AaBB
aabb	aabb	—	AABb
AaBB	—	—	AaBb
AaBb	—	—	—
Aabb	—	—	—
AABB	—	—	—
AABb	—	—	—
AAbb	—	—	—

Как указывает Punnett (1915) и в чем с ним совершенно согласен и Goldschmidt (1920a), здесь и речи не может быть о влиянии естественного отбора: факторы, обусловливающие сходство с P. aristolochiae и с P. hector, есть и у самца, но они у него не проявляются. Очевидно, что вообще явления мимикрии относятся к этому же типу: мы имеем дело лишь с перекомбинациями факторов, которые уже ранее были налицо в той группе, к которой принадлежит как подражатель, так и модель.

2) Вообще сходство лишь в том случае можно объяснить действием отбора, если оно полезно. Но мы знаем целый ряд примеров совершенно бесполезной мимикрии.

Долго обсуждали вопрос, действительно ли птицы едят бабочек или нет. В кишечнике птиц очень редко можно обнаружить остатки бабочек; McAtee говорит, что из 48000 желудков птиц, исследованных в Соединенных Штатах, только у пяти найдены остатки дневных бабочек. И вот противники теории мимикрии стали утверждать, что бабочки вовсе не служат предметом преследования со стороны птиц. Eimer (1897 : 274) считал, что истребительная деятельность птиц в отношении бабочек сильно преувеличена. Он ссылается на Piepers, который за 28 лет пребывания на Индо-Малайском архипелаге только четыре раза мог наблюдать преследование дневных бабочек птицами. Но это оказалось неверно. Г. Бриан наблюдал в Калифорнии, как одна из тамошних птиц (Euphagus cyanocephalus из сем. Icteridae) массами поедала крапивницу Eugonia californica. Мэндерс (Manders, 1911) прямыми наблюдениями и опытами, поставленными в природе на Цейлоне и в Индии, показал, что

[5] Обозначения заимствованы у Goldschmidt, 1920a : 358.

птицы истребляют бабочек в гораздо большей степени, чем обычно принимают; по его расчетам (: 741), на Цейлоне на лесной дороге протяжением около ста верст сотня щурок, или пчелоедов (Merops), могла бы истребить всех бабочек одного вида (Catopsilia pyranthe) в две недели. Но при этом замечательно, что птицы — на Цейлоне и в Индии по крайней мере — не делают никаких различий между «съедобными» и «несъедобными» видами: с одинаковым удовольствием поглощают они как «невкусных» Danais и Euploea, служащих моделями, так и «вкусных» Hypolimnas и Papilio, столь неудачно подражающих первым. Так что весь этот маскарад ни к чему. Ни одна насекомоядная птица на Цейлоне не отдает предпочтения какому-либо виду бабочек перед другим: для нее все хороши. Кроме того, при всем сходстве некоторых подражателей с моделями, например самки Hypolimnas misippus с Danais chrysippus, на лету их нетрудно отличить одну от другой, ибо Hypolimnas летает близко к земле, а Danais chrysippus — повыше. Но не на лету их легко смешать, и самец H. misippus нередко принимает D. chrysippus за самку своего вида (: 703). Еще легче отличить по полету Prioneris sita (подражатель) от Delias eucharis. Поэтому Manders полагает, что птицы после немногих опытов очень легко могут научиться различать несъедобные модели от вкусных подражателей. Но мало того. Оказывается, что «несъедобные» бабочки Danais и Euploea, наиболее часто служащие предметом подражания, т. е. лучше всего защищенные, становятся жертвой птиц чаще, чем представители какой-либо другой группы, и именно вследствие своей распространенности и доверчивости.[6] Так что подражать им совершенно бесполезно. То же подтверждает для Цейлона и Fryer (1911 : 618): «древесная ласточка» (wood-swallow, Artamus fuscus) специально охотится за Danais и Euploea, так как они летают медленнее других. Мимикрию самок Papilio polytes считают для них бесполезной (Fryer, 1914 : 250).

Мелкая ночная бабочка, моль Tinea pronubella, по окраске и рисунку «подражает» крупной (тоже ночной) Agrotis pronuba (Eimer, 1897 : 265) — очевидно, совершенно бесполезная мимикрия.

У некоторых бабочек только одна пара крыльев «подражает» крыльям другого вида. У других же мимикрия касается только верхней стороны; так, самка Pareronia ceylonica (сем. Pieridae) с распростертыми крыльями весьма похожа на Danais vulgaris (сем. Danaidae) и на другие виды этого рода; но на лету они совершенно различны, ибо окраска нижней стороны крыльев у обеих форм неодинакова (Punnett, 1911 : 2, pl. II. fig. 1, 2). Помимо того, модель и подражатель сплошь и рядом могут быть сразу различены по характеру полета, напр., Papilio clytia var. dissimilis от видов рода Danais, или Papilio polytes и его полиморфные самки — от P. hector и P. aristolochiae (: 2, 8).

Неужели можно хотя бы одну минуту думать, что муравей поддастся, подобно Красной Шапочке, обману и примет живущего в его гнезде жука-стафилиниду (напр., Dinarda) за своего собрата? Сошлемся на опыт Дарвина: «Я несколько раз переносил, — говорит он (1909а : 486; *1951 : 640*), — муравьев одного и того же вида (Formica rufa) с одного муравейника на другой, населенный, по-видимому, десятками тысяч муравьев, но чужих сейчас же замечали и убивали. Потом я посадил несколько муравьев, взятых из очень большого гнезда, в бутылку с сильным запахом Assa foetida и через сутки вернул их домой; вначале товарищи угрожали им, но вскоре они были узнаны и их пропустили. Следовательно, каждый муравей несомненно узнал своего товарища, независимо от его запаха». Или какую пользу извлекает бескрылая муха Termitoxenia, обитательница термитников в Индии, на Яве, Суматре и в Африке, от своего сходства с термитами? Или жук Termitoniimus — стафилинида, живущая в гнездах термитов?

[«Африка, — говорит Punnett (1915 : 150), — по-видимому, лишена Pieridae, которые подражают видам из других групп. Но никакие бабочки не преследуются птицами сильнее. Если птицы являются причиной, по которой подражательные сходства возникают через посредство совокупного отбора небольших вариаций, то как объяснить редкость или отсутствие подражающих Pieridae в Старом Свете?»]

Встречающиеся и у нас бабочки с прозрачными крыльями из семейства Sesiidae подражают осам (см. об этом: Jacobi, 1913 : 86—87). Указывая на этот факт, Н. Я. Данилевский (1885 : 165) справедливо замечает, что если сходство бабочки с осой защищает бабочку от птиц, питающихся бабочками, то оно не может служить ей для защиты от птиц пчелоядных. Не все ли равно насекомому, какою птицей быть съеденным, бабочкоядной или пчелоядной?

3) Следовало бы думать, что подражать могут только съедобные бабочки несъедобным. На самом деле известно немало случаев, когда несъедобные бабочки подражают несъедобным же. Так, в Южной Америке в четырех семействах: Danaidae, Neotropidae, Heliconidae, Acraeidae, имеются виды, хотя все и противного вкуса, но сходные друг с другом по окраске и форме крыльев.[7] Казалось бы, что здесь мы имеем полное крушение теории мимикрии. Но нет! Фриц Мюллер дал такое хитроумное объяснение: птицы научаются только путем опыта, какие бабочки съедобны, а какие нет; и вот бабочки действуют по принципу «все за одного и один за всех»: испытав на одном виде его несъедобность, молодые птицы не будут трогать и остальных. Это «общество взаимного страхования» пополняется еще съедобными видами из семейства Pieridae, подражающими несъедобным геликонидам (Вейсман, 1918, рис. 16—19).

Но вот Manders, специально занимавшийся на Цейлоне вопросом о «мюллеровой мимикрии», показал всю иллюзорность этих соображений (что, впрочем, очевидно было и ранее). Как полагают сторонники «мюллеровой мимикрии», например Poulton, только *молодые* птицы пробуют съедобность бабочек, взрослые же имеют уже в этом отношении опыт. На Цейлоне имеются случаи, когда несъедобные бабочки подражают несъедобным; это известно для нескольких видов Euploea. Но птицы выводятся на Цейлоне в мае, июне и начале июля, и их опыты в среднем могут производиться до октября; лёт же Euploea продолжается начиная с марта по декабрь. Через три дня по появлении на свет бабочка начинает откладывать яйца. Таким образом, если даже признать правильной теорию Мюллера, то все же громадное количество бабочек ускользнет от опытов молодых птиц и успеет отложить яйца (Manders, 1911 : 743—744). Но, помимо этого, наблюдения показали, что дронго (Dicrurus) и другие птицы поедают «несъедобных» Euploea (и таких же Danais) в больших количествах.

4) Есть ряд бабочек, очень сильно преследуемых птицами, но почему-то не обнаруживающих никакой склонности к мимикрии. Между тем селекционисты допускают наличность бесчисленного количества вариаций, и непонятно, почему, например, Hypolimnas misippus имела возможность приобрести сходство с данаидой, а живущая вместе с ней Catopsilia — нет. Скажут, потому что у Hypolimnas была налицо склонность варьировать в направлении сходства с Danais, а у Catopsilia — не было. Но это как раз и есть то, что мы утверждаем: возможность (потенция) мимикрии у некоторых форм имеется раньше, чем в состоянии вступить в свои права проблематичный отбор.

[6] Из птиц особенно много бабочек (Danais, Euploea, Hupolimnas и др.) истребляют дронго Dicrurus (Manders : 725).

[7] Это «кольцо мимикрии» можно видеть на цветной таблице II, рис. 12—15 у А. Вейсмана (1918).

5) Затем еще одно соображение. Бабочкам, которые подражают другим, ядовитым, бабочкам было бы гораздо проще приобрести не окраску моделей, а их «иммунитет», т. е. ядовитость. Если бы в выработке форм играл значение отбор, то вероятность, что у данного организма появятся ядовитые свойства соков тела, ничуть не меньше, чем появление у него чрезвычайно сложной окраски, имитирующей окраску другого вида.

Предыдущими рассуждениями мы вовсе не хотели доказать, что мимикрия *всегда* бесполезна. Нашей целью было обнаружить, 1) что *нередко* польза от мимикрии весьма проблематична, 2) что объяснение *происхождения* мимикрии путем борьбы за существование несостоятельно. Но раз мимикрия возникла, то она, конечно, может для организма оказаться полезной.

2. Аналогичное явление среди растений

Следующее явление в растительном мире можно поставить в параллель с мимикрией.

Посевы льна регулярно засоряются целым рядом видов растений, в диком виде не встречающихся и свойственных обычно только посевам льна. Таковы, например, рыжик Camelina linicola Schim. et Spen., торица Spergula maxima Weihe, Spergula linicola Boreau, плевел Lolium remotum Schrank, льняная гречиха Polygonum linicola Sutulov и др.

Льняная гречиха, Polygonum linicola, ведет свое начало от широко распространенной P. lapathifolium, дикой гречихи. Льняной рыжик, Camelina linicola, произошел от ярового рыжика, C. glabrata Fritsch, культурного (масличного) растения, встречающегося, однако, и в посевах льна (Цингер, 1909 : 184). Родоначальником Spergula maxima является обыкновенная сорная Sp. vulgaris Boenn (: 261); подобно этому Sp. linicola происходит от Sp. sativa Boenn. Льняной плевел, Lolium remotum, есть производное от L. temulentum L., всюду засоряющего яровые хлеба, особенно овес и ячмень.

Все «льняные» растения, хотя и принадлежащие к разным семействам, произрастая в посевах льна, приобретают облик льна. Лен на волокно высевают густо, чтобы он рос в стебель, давая меньше коробочек. Сообразно с этим и вышеупомянутые растения обычно имеют тонкий, неветвистый, вытянутый вверх стебель и узкие, светло-зеленые листья, как у льна. Плоды этих сорных трав по весу, а частью и по форме подходят к плодам льна, будучи значительно тяжелее, чем плоды соответственных диких видов (см.: Цингер, 1909 : 182—183, 282; Сутулов, 1915 : 8).

Все родоначальники льняных видов есть формы сильно варьирующие. Они именно потому и смогли стать засорителями льна, что их зародышевые клетки заключают в себе некоторые факторы, общие с льном. Попав в соответствующую обстановку, дикая гречиха обнаружила эти факторы и превратилась в P. linicola, то же случилось с яровым рыжиком, Camelina glabrata, и другими. Как признает Цингер (1909 : 99), видоизменение вегетативных органов C. glabrata, повлекшее образование C. linicola, произошло вне участия отбора, «под влиянием одних внешних условий», и лишь увеличение веса семян у C. linicola есть результат отбора: семена льняного рыжика настолько крупны, что по размерам приближаются к семенам льна и при обычных условиях не могут быть от них отделены, тогда как менее крупные семена культурного рыжика, C. glabrata, легко отделяются. Путем отбора из C. glabrata могла получиться сорная раса, настолько крупносемянная, что семена ее стали очень трудно отделимыми от семян льна, почему C. linicola и стала постоянным спутником льна (Цингер, 1909 : 183—184).

Но этот признак, крупносемянность, потенциально существовал уже ранее у предков всех льняных растений. Очевидно, льняные растения

вне льна состоят из ряда элементарных видов, в пользу чего свидетельствует сильная изменчивость, о которой говорят все авторы. Когда растение, обладающее уже в потенции крупными семенами, попадает в лен, здесь искусственный (хотя и бессознательный) отбор, практикуемый льноводом, способствует лишь к выделению уже готовых форм.[8] Искусственный отбор здесь выделил не экземпляры с наиболее крупными семенами (подходящими по весу к семенам льна), а выбрал крупносемянный элементарный вид из смешанного материала.

Кроме упомянутых сорных видов, за последнее время описано еще несколько. Н. В. Цингер (1913) исследовал погремок, Alectorolophus apterus Fries, засоряющий посевы озимой ржи и происшедший от лугового погремка A. major Reichenb. (сем. Scrophulariaceae). Луговой погремок при созревании раскрывает коробочки и высевает семена, снабженные крылышком. Сорный погремок оставляет коробочки закрытыми, и семена высыпаются при молотьбе совместно с зерном ржи. Лишенные крылышка семена сорного погремка остаются вместе с зернами ржи во время провеивания. Р. Г. Бетнер (1917) описал сорную яровую расу воробейника, Lithospermum arvense (сем. Berraginaceae), засоряющего яровые посевы, особенно овес. Его период вегетации в отличие от дикорастущего (озимого) воробейника ограничивается одним сезоном; всходит он весной вместе с яровым злаком и ко времени уборки ярового хлеба (середина июля) заканчивает весь цикл развития. Между тем дикорастущий воробейник растягивает время цветения и плодоношения до августа и сентября.

Подобное соображение применимо и к открытому Веттштейном сезонному диморфизму некоторых луговых трав, распадающихся на две формы: одну луговую, приносящую семена до покосов, и другую, живущую не на сенокосных лугах, созревающую после покоса.

[Н. И. Вавилов (Vavilov, 1922a : 85) наблюдал поразительный случай мимикрии, или конвергенции, у мотыльковых растений.[9] В России и Западной Азии вика (Vicia sativa) часто встречается как сорняк среди посевов чечевицы (Ervum lens). Есть разновидности вик, похожие на обычную чечевицу по форме, окраске и размеру семян. «Многие из этих разновидностей цветут и созревают одновременно с чечевицей и в совершенстве подражают своим „моделям“ — чечевице». С другой стороны, обнаружены разновидности чечевицы, сходные по своим семенам с обычными черносемянными виками. «Роль естественного отбора в этом случае, — говорит Вавилов, — совершенно ясна. Год от года человек бессознательно отделял с помощью сортировочных машин сорта вик, похожих на чечевицу по размеру и форме семян и созревающих одновременно с чечевицей. Те же вариации, несомненно, существовали задолго до самого отбора, и появление их сортов, независимо ни от какого отбора, происходило в соответствии с законами изменчивости».]

Западноавстралийское растение Loranthus quandang, паразитирующее на акации, по величине, цвету и форме листьев так напоминает хозяина, что в природе очень трудно различить паразита от акации. Подобного рода факты наблюдал недавно Веттштейн в Бразилии: здесь паразитные Loranthaceae подражают своим хозяевам лавровым[10] (Porsch, 1915 : 538—539).

3. Мимикрия и конвергенция

Если две бабочки сходны друг с другом в окраске, подражают друг другу, то, очевидно, обе они заключают сходные комплексы факторов

[8] Мы называем отбор растений, засоряющих лен, искусственным, ибо в природе вне участия человека подобное явление не могло бы иметь места или, если и могло, то в самых исключительных случаях.

[9] Ср. также Барулина, 1920.

[10] Loranthaceae, собственно, полупаразиты. К этому же семейству относится и омела, Viscum album.

окраски. Сходные условия заставляют эти факторы и у того, и у другого вида проявиться. С точки зрения сторонников естественного отбора сходство есть результат случайного приобретения одним видом признаков другого. Мы же полагаем, что факторы сходства имелись с самого начала как у подражателя, так и у модели, и лишь нужен известный импульс для обнаружения их.

Это хорошо видно из следующего. Некоторые насекомые подражают по окраске, темной с желтым, осам Vespa, которые сильно жалят. Но, во-первых, подобный тип окраски возник первоначально вовсе не у Vespa, а у многих перепончатокрылых, организованных более низко, чем Vespidae; мы находим его у Tenthredinidae, Sirecidae, Cephidae, многих Ichneumonidae у Scoliidae, а также у Apidae. Во вторых, кроме перепончатокрылых окраска черная с желтым встречается еще у двукрылых, панорп, бабочек, сетчатокрылых, жуков, стрекоз, даже у тараканов. «Поэтому, — говорит Гандлирш (Handlirsch, 1906—1908 : 1342), — у насекомых вообще имеется предрасположение к „осообразной“ окраске, и нет ничего удивительного, что она может обнаружиться у представителей разных отрядов».[11] Точно так же у разных групп насекомых имеется тенденция к шмелеобразному опушению и окраске (: 1343).

Проницательный Бэтс, создатель теории мимикрии, понимал это. «Быть может, — говорит он (Bates, 1862 : 508), — те причины, которые вызывают мимикрию, не в состоянии воздействовать на формы, не обладающие уже с самого начала общим сходством; это сходство может зависеть от одинакового образа жизни, от внешних условий или от случайного совпадения».

[Punnett (1915 : 148—149) предполагает, что «существование мимикрии есть выражение того факта, что окраска зависит от определенных наследственных факторов, общее число которых не очень велико. Так как многие из этих факторов являются общими для различных групп бабочек, можно ожидать, что определенные типы окраски у одной группы будут иметь себе параллели у другой группы». Это мнение разделяет и Вавилов (1922а : 85): «Мимикрию можно рассматривать как общее явление повторения форм, характерное для всего органического мира; те обычно впечатляющие формы мимикрии, которые обнаруживают, например, у бабочек, являются прекрасной иллюстрацией закона гомологических изменений».]

В главе VI-й было изложено, как географический ландшафт кладет своеобразный отпечаток на обитающие там организмы, вызывая явления конвергенции и параллелизма. Совершенно к этой же категории относится и мимикрия. Особенно показательны в этом смысле льняные растения (см. выше : 268).

Иногда бывает весьма трудно решить, с чем мы имеем дело — с мимикрией или конвергенцией. Вот несколько примеров.

У берегов островов Рюкю, среди коралловых рифов живут два угря из семейства змеевидных (Ophichthidae); это Leiuranus semicinctus (Lay et Bennett) и Chlevastes colubrinus (Boddaert), распространенные на запад до Индо-Малайского архипелага и даже далее. По окраске они удивительно схожи друг с другом (Jordan and Snyder, 1901 : 866—867; Jordan, 1905, fig. 233), напоминая вместе с тем по форме тела и внешнему виду ядовитых морских змей, с которыми живут в одних и тех же местах. Некоторые готовы были видеть здесь мимикрию, но Фр. Вернер находил в желудке ядовитых морских змей угрей Chlevastes colubrinus, которые

[11] Осовидную форму и окраску мы наблюдаем, например, у австралийских жуков из рода Esthesis (сем. Cerambycidae), у бразильской бабочки Isanthrene profusa (сем. Syntomididae), у южноевропейской бабочки Memythrus tabaniformis var. rhingiaeformis (сем. Aegeriidae), у европейской мухи Sphecomyia vespiformis (сем. Syrphidae).

были похожи на змей формой тела, окраской и рисунком (см.: Брем, V : 595—596).

Два далеко отстоящих в системе жука из семейства жужелиц, Eupachys glyptopterus и Taphoxenus rugipennis, водящиеся в Монголии, оба хищники, весьма сходны. То же — две новоземельских жужелицы, Amara alpina и Feronia imitatrix (Семенов, 1900 : 623—624).

Многие виды американских змей подражают в окраске великолепно окрашенным американским ядовитым змеям из рода Elaps, [имеющим такие же черные, красные и желтые кольца или полосы. Змеи Elaps рассматриваются, конечно, как защищаемые своей предупреждающей окраской. Но, отмечает Гадов (Gadow, 1911 : 3), как модель, так и подражатели ведут скрытый образ жизни, выходя на охоту с наступлением темноты, главным образом на других змей. С другой стороны, врагами Elaps являются индюки и свиньи пеккари. Ни в том, ни в другом случае предупредительная окраска не приносит никакой пользы. Неядовитые змеи, похожие на Elaps, распространены в Америке гораздо шире, чем Elaps: так в Мексике встречается только два вида Elaps и не менее десяти видов «подражателей». По соседству, в Соединенных Штатах, неядовитые «подражатели» (из рода Coronella) встречаются в районах, где нет ни одного вида Elaps; при этом область их прежнего распространения была много больше, чем близких к ним видов теперь. Наконец, у Elaps многочисленны вариации узора, и все эти узоры и сочетания цветов встречаются также у подражателей, но редко в той же местности. Сходство между Elaps и некоторыми видами Coronella поразительно. Однако наиболее распространенное сочетание цветов и узоров у Elaps fulvius как раз те, которые не в состоянии приобрести Coronella. Исследования коралловых змей Гадовым показали, что как Elaps, так и их подражатели имеют одинаковые вариации цветов и узоров. Эти вариации «следуют не беспорядочно, а определенным образом, скорее по этапам, последовательность которых столь явственно постоянна, что их можно заранее предсказать. Это есть случаи не беспорядочной изменчивости, а ортогенетических изменений» (: 11). «Подражательная аналогия» между ядовитыми Elaps и безвредными змеями Центральной Америки была описана Копом еще в 1868 г. (Cope, 1887 : 105, pl. III.]

Орехотворки (Cynipidae, насекомые из перепончатокрылых) имеют, как известно, врагов из числа орехотворок же, откладывающих яйца в чужие галлы. Оказывается, что орехотворки-нахлебники очень похожи на орехотворок-хозяев. Так, в галлах на ежевике в Сев. Америке встречается орехотворка-хозяин Diastrophus и орехотворка-нахлебник Aulax. Эта последняя обнаруживает в высшей степени замечательное сходство в величине, окраске и скульптуре покровов с родом Diastrophus. Она представляется настоящим двойником своего хозяина и не обнаруживает почти никаких различий от него, кроме резких родовых признаков (Osten-Sacken, 1863; цит. по: Шарп, 1910 : 386).

4. Защитная окраска

Помимо мимикрии, в природе наблюдается другое сходное явление. Это — окраска животных под цвет окружающей среды. Так, полярные позвоночные окрашены в белый цвет, пустынные животные — в серо-желтый, травяные кузнечики (Locusta) — в зеленый, камбалы под цвет грунта и т. д. Все это примеры *защитной окраски*.

Происхождение ее, конечно, объясняют действием отбора на случайные вариации. Но отбор здесь не при чем, как это ясно из следующих примеров.

Тюрбо (Bothus, или Rhombus maximus), рыба из группы камбал, способен, по наблюдениям Пуше (Pouchet), менять свою окраску в соответствии с окраской окружающей среды: если его поместить в сосуд с тем-

ными стенками, он делается темным, в светлом сосуде — светлым. Но если тюрбо ослепить, он теряет способность приспособляться к обстановке. Способность менять цвет усиливается под влиянием привычки: вначале тюрбо нужно пять дней, чтобы из светлого сделаться темным; этот же экземпляр в светлом сосуде делался светлым уже через два дня, а будучи перенесен в темный сосуд, он получил темную окраску через два часа. В фиордах Норвегии водится треска, живущая среди зарослей ламинарий; она отличается красно-бурой окраской, напоминающей цвет ламинарий. Между тем океанская треска серая. Петерсену (Petersen, 1902) удавалось через сравнительно короткий промежуток времени изменять окраску трески в зависимости от окраски окружающей среды. *Perccottus glehni,* амурская рыба из семейства Eleotridae, близкого к Gobiidae, меняет окраску из черной на бледно-желтоватую в течение 5—10 минут, если ее поместить в сосуд из белого металла (Берг, 1912а). Таких примеров можно было бы привести много.

Что у камбал защитная окраска ни в малейшей степени не вызывается действием отбора, это, помимо вышеприведенных наблюдений Пуше, доказывается еще следующим. У всех камбал (Pleuronectiformes), у которых глаза вполне смещены на одну сторону, слепая сторона или совсем белого цвета, или во всяком случае окрашена гораздо светлее, чем зрячая. Но у тех камбал, у которых перемещение глаз оказывается неполным (напр., у Reinhardius hippoglossoides), обе стороны окрашены или одинаково, или слепая сторона чуть светлее. Любопытно, что у видов с полным смещением глаз иногда попадаются экземпляры, у которых произошло неполное перемещение названного органа, и в этих случаях обе стороны окрашены одинаково. Это описано для тюрбо (Rhombus maximus, R. maeoticus, R. rhombus), морского языка (Solea) (см.: Gemmil, 1912), а также для Pleuronectes pinnifasciatus (П. Шмидт, 1916). Таким образом, у камбал защитная окраска стоит в связи с функцией органа зрения и вовсе не находится под контролем отбора.

То же самое отмечено в последнее время и относительно тритона Molge palmata (Ch. Oldham, 1915): особи, живущие в бассейне с темным дном, имеют темно-зеленую окраску, на желтом дне тритоны делаются желтыми, на белом они светлеют. Причина изменения окраски лежит в сокращениях и расширениях кожных пигментных клеток. Ослепленные тритоны не в состоянии приспособляться к цвету окружающей среды.

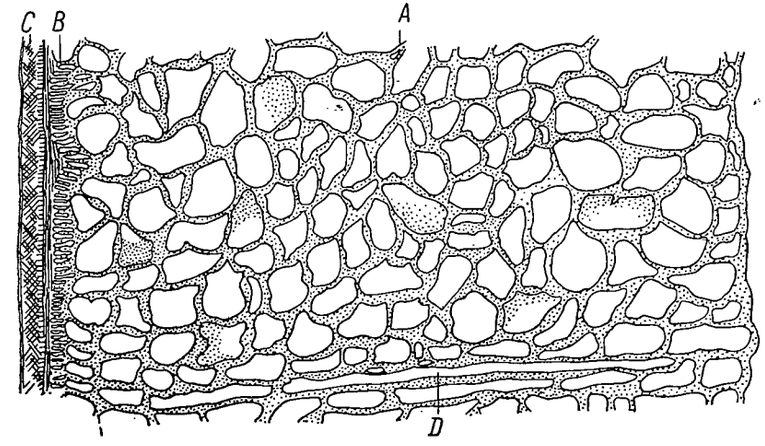
[Пржибрам (Przibram, Becker, 1919) произвел ряд опытов, которые показали, что окраска животных может зависеть от химического воздействия окраски окружающей среды на «цветовые» ферменты организма. К числу таких ферментов можно отнести тирозиназу, имеющую важное значение для образования темных пигментов. Этот фермент, впервые полученный из гриба Agaricus melleus, а затем из различных животных, имеет свойства в присутствии воздуха превращать (окислять) тирозин и другие хромогены в темные пигменты, меланины. Интенсивность действия тирозиназ на животные пигменты меняется под влиянием разных физических и химических агентов. Приспособление животных к окраске окружающей среды Пржибрам приписывает до известной степени воздействию светочувствительных ферментов на пигменты животных. Стало быть, в явлениях приспособительной окраски мы, по крайней мере отчасти, имеем дело со своего рода цветной фотографией, о которой в свое время писал физик О. Винер (1911). Очевидно, что все перечисленные процессы протекают закономерно и здесь нет места случайности.

С другой стороны, мы знаем, что многим организмам свойственны определенные типы цветовых вариаций: у млекопитающих и птиц часто встречается альбинизм, у насекомых бурые и зеленые вариации и т. д. Понятно, что естественный отбор способствовал распространению этих *готовых* вариаций в соответствующей обстановке: зеленых животных поместил среди зеленых растений, желтых в пески, белых в снеговые обла-

сти. Поэтому мы ничего не можем возразить против слов А. Вейсмана (Weismann, 1909 : 51): «Многие птицы — скворцы, грачи, ласточки и др. — иногда дают белые особи, но белая разновидность не удерживается, так как легко становится жертвой плотоядных. Это относится к белым оленям, лисам, ланям и т. д. *Белая окраска, следовательно, возникает по внутренним причинам и сохраняется, только когда она полезна»* (курсив мой — *Л. Б.*). Другими словами, у названных животных имеем налицо фактор (ген) белой окраски и возникновение и проявление его не стоит ни в какой зависимости от естественного отбора. Последний способствовал лишь тому или иному географическому распределению особей, обладающих данным признаком.] (781—782). Если не совсем таков, то приблизительно таким должен был быть процесс выработки защитной окраски и во многих других случаях.

5. Защитное сходство

Защитным сходством называют те случаи, когда животное или растение походит всем своим обликом (а не только окраской) на окружающие предметы. Например, южноафриканское растение Mesembryanthemum calcareum (из семейства Aizoaceae, близкого к кактусам) имеет листья, необычайно похожие на поверхность кусков известкового туфа, среди которого это растение живет (Marloth).[12] Ядовитая рыба из семейства



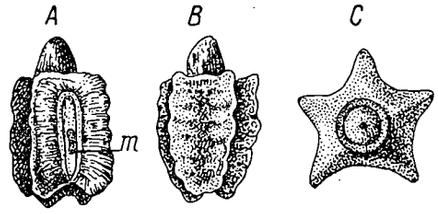
[Рис. 20. Часть продольного среза через скорлупу яйца Phyllium crurifolium (×100).

A — наружная зона; *B* — средняя зона; *C* — внутренняя зона; *D* — удлиненные альвеолы. (Из Henneguy, 1904).]

Scorpaenidae, Emmydrichthys vulcanus Jordan, встречается у берегов Таити среди обломков черной лавы и своим цветом и формами необычайно сходна с кусками лавы (рис. см. у Jordan, 1905 : 180). [Другая тихоокеанская рыба из сем. Scorpaenidae — Synanceja verrucosa L. отличается сходством с кораллами, среди которых она живет (Jordan, 1905 : 229).] Австралийские морские коньки Phyllopteryx, живущие между водорослями, формой тела и придатками весьма напоминают водоросли. Моллюск Littorina obtusata, прикрепляющийся на Fucus vesiculosus, чрезвычайно похож на пузырьки этой водоросли (Piaget). В Северном море

[12] [На это сходство и на его защитное значение впервые обратил внимание W. Burchell в 1811 г. (см.: Poulton, 1909 : 273). Этот же автор наблюдал в Южной Африке растение («Crassula»), скрывающееся благодаря своему сходству с птичьим пометом (: 276).]

на губке Halichondria panicea живет моллюск Archidoris tuberculata, цветом и формою весьма похожий на губку. Малайский и сиамский паук Ornithoscatoides decipiens удивительно напоминает, сидя на листе, свежий птичий помет. То же известно и для многих гусениц. Так, из числа гусениц Петроградской губернии молодые гусеницы Acronycta alni и Thyatira batis чрезвычайно похожи на птичий помет (Порчинский, 1885 : 80—81, 70—71, табл. X, фиг. 8, 6c). Яйца палочников и листотелов (отряд Phasmotodea) удивительно похожи на семена, причем сходство не ограничивается одним внешним видом (рис. 20): микроскопическое строение стенки капсулы у яйца Phyllium crurifolium напоминает разрез растительной ткани [(Henneguy, 1904 : 294—295). Внешность яиц поразительно напо-



[Рис. 21. Яйцо Phyllium crurifolium, напоминающее плод Umbelliferae.

A — со стороны микропиле (m), *B* — с противоположной стороны; *C* — вид сверху. (Из Henneguy, 1904)].

минает плоды Umbelliferae (рис. 21).] Как и семена, яйца эти роняются насекомым прямо на землю, где и лежат иногда до двух лет. Примеры бабочки Kallima [13] и листотела Phyllium общеизвестны.

Это явление, несомненно, гораздо более сложное, чем мимикрия и защитная окраска. Нужно прямо сказать, что пока мы для случаев защитного сходства, как и для многого другого, не имеем рационального объяснения. И в этом лучше сознаться, чем убаюкивать себя лжеобъяснениями вроде того, что путем случайных вариаций могло в конце концов выработаться сходство, например, гусеницы или паука с птичьим пометом. Всякое другое объяснение с точки зрения вероятности будет гораздо более приемлемым, хотя, нужно сказать, что все предложенные толкования не могут охватить всей совокупности явлений. Eimer (1897) говорит, например, что у разных бабочек из группы Kallima направление развития окраски и жилкования крыльев вообще идет в сторону сходства с листом, и можно подобрать целый ряд форм, у которых это сходство достигает постепенно все большего и большего совершенства. Таким путем сходство Kallima с листом явилось бы и по этой теории результатом случайности, но и эта случайность была бы все же гораздо более вероятна, чем то напромождение случайностей на случайности, какое вынуждены принимать селекционисты (напр., Plate, 1913a : 208).

В некоторых случаях, несомненно, сходство обязано тому, что животное инстинктивно выбрало себе местопребывание, подходящее по окраске или по внешности к цветам или формам его тела. Но это объяснение годится только для очень немногих случаев.

6. Устрашающая окраска

Несостоятельность объяснения так называемой устрашающей окраски путем естественного отбора прекрасно выяснена Данилевским (1885, ч. 2: 165—166). Неужели возможно предположить, говорит он, что птицы столь глупы, что скоро не убедились бы, что эти гусеницы со страшною позою и ужас наводящими глазками — в сущности весьма лакомая для них добыча. Ведь решаются же птицы садиться на чучела, приучаются бояться человека. «А в таком случае весь многотысячелетний труд подбора у гусениц не только должен был бы обратиться в ничто, но не мог бы даже и возникнуть, ибо по мере образования этих устрашающих особенностей и птицы к ним бы привыкли, так что никакой выгоды никогда бы не было. Ведь этому приноровлению птиц к формам гусениц гораздо легче осуществиться, чем, например, параллельному ходу изменчивости у клевера и шмелевидных насекомых, ибо в первом случае приноровление совершается интеллектуальными способностями птиц, могущими приноровляться к обстоятельствам, а во втором зависит от совершенно невероятного, при неопределенной изменчивости, параллелизма развития».

Это совершенно верное соображение в корне уничтожает всю аргументацию Вейсмана (1918 : 60 сл.). Мало того, его можно в значительной степени распространить и на всю теорию мимикрии и защитных приспособлений, какую дают Дарвин, Уоллес и Вейсман. Всякое сходство, по их теории, должно развиваться постепенно, но столь же постепенно изощрялись бы и совершенствовались бы предполагаемым отбором и органы чувств врагов, например птиц; таким образом, все ухищрения обманывающих животных пропали бы даром. Это все равно как в технике военно-морского дела: одни все более увеличивали толщину брони на судах, а другие в то же время совершенствовали бронебойную силу снарядов.

Предыдущие примеры имели целью показать, что явления сходства, или конвергенции, среди организмов, вызванные сходством условий существования, чрезвычайно распространены и многообразны. И мимикрия есть один из частных случаев конвергенции, приписывать которой особое происхождение и значение нет оснований. Под мимикрией, как мы видели, понимают такое сходство между двумя организмами, которое приносит одному из них пользу. Если пользы усмотреть нельзя, то в таком случае говорят о конвергенции.

IX

ПОЛИФИЛЕТИЗМ, ИЛИ ПРОИСХОЖДЕНИЕ СХОДНЫХ ФОРМ ОТ РАЗНЫХ КОРНЕЙ

1. Полифилетизм в сравнительной анатомии и систематике

В главе IV на примере двоякодышащих и амфибий, птерозавров и птиц, Saurischia и Ornithischia, бенеттитов и цветковых и многих других мы убедились, что группы, которых выводили одну из другой, считая происходящими от одного ствола (монофилетичными), на самом деле ведут свое начало от разных предков, т. е. полифилетичны. Так, прежде признавали, что все динозавры представляют единую группу: из Saurischia развились Ornithischia; но теперь оказалось, что вывести Ornithischia из Saurischia невозможно, что две названные группы есть ветви параллельные. Стало быть, сходство между ними не есть результат кровного родства, а следствие эволюции по определенным законам, т. е. на основе номогенеза, а не случайностей.

Класс головоногих полифилетичен: аммонитиды и наутилиды развились независимо одни от других (Hyatt). Тип членистоногих ведет начало от разных корней: ракообразные и паукообразные, как полагают, от вторичнополостных мезомерных (со средним числом члеников) червей, а трахейные, т. е. многоножки и насекомые, от вторичнополостных мно-

[13] Из наших русских бабочек Libythea celtis, распространенная на юге, сходна с листом Celtis, которым питается ее гусеница (Н. Я. Кузнецов в кн.: Шарп, 1910 : 849).

гочленистых червей (полимерных). [Кембрийские Brachiopoda (Walcott, 1912) отчетливо распадаются на три группы — Protremata, Atremata и Neotremata. Невозможно вывести эти группы из какого-либо реально существовавшего общего предка. И нет никаких промежуточных звеньев между брахиоподами с раковинами из роговидного вещества и с известковыми раковинами и даже между отдельными родами. Фактически мы видим здесь параллельное развитие различных родов (Wilckens, 1919).] Разные классы и отряды грибов могли произойти от разных групп: от амебоидных организмов, от бесцветных жгутиковых (Flagellata), от равножгутиковых зеленых водорослей, от красных водорослей [(Н. Буш)].

[Ранее полагали, что семенные растения произошли от Pteridophyta, а семенные папоротники (Pteridosperma или Cycadofilices) рассматривались как связующее звено между ними. Но сейчас совершенно очевидно, что большинство каменноугольных «папоротников» были не папоротниками, а Pteridosperma, т. е. настоящими голосемянными. Это обстоятельство заставило палеонтологов пересмотреть свои взгляды на происхождение семенных растений. Папоротники не известны ранее позднего девона. С другой стороны, в среднем девоне встречаются настоящие голосемянные, как например Palaeopitys. Позднедевонский Callixylon был более высокоорганизованным, чем Pteridosperma. «Если судить по анатомическим признакам, — говорит Д. Скотт (Scott, 1923 : 59) по поводу упомянутых фактов, — то, надо думать, семенные растения обогнали споровые в период самой ранней из известной нам наземной растительности». Pteridophyta и голосемянные есть два параллельных самостоятельных типа. У нас нет причин полагать, что Pteridosperma произошли от папоротников, ибо черты папоротников в строении их листьев по большей части, согласно Скотту, обусловлены параллельным развитием.

Если мы теперь обратимся к происхождению покрытосемянных, то можем привести мнение Веленовского (Velenovsky, 1905 : 31) о том, что голосемянные и покрытосемянные есть две параллельные ветви, которые бок о бок развивались с незапамятных времен от различных, независимых предков. Как мы убедились (гл. IV), происхождение покрытосемянных, согласно с Кузнецовым (1914, 1922), является дифилетичным, причем Polycarpicae произошли из Bennettitales, а Monochlamydeae от проблематичных «Protogymnospermae». Карстен (Karsten, 1918) разделяет тот же взгляд на полифилетизм покрытосемянных. «Не вероятнее ли, — спрашивает он, — что покрытосемянность возникала несколько раз из голосемянности, точно так же, как гетероспорость многократно возникала из гомоспорости у папоротников?» Однако в отличие от Кузнецова он полагает, что предками покрытосемянных были две различные группы Gnetales: от голосемянных, похожих на Ephedra, произошли Monochlamydae, а от похожих на Gnetum — Polycarpicae. Готан (Gothan) (у Potonié, 1921 : 488) аналогичным образом считает, что Polycarpicae и Monochlamydae есть два различных типа, имеющие независимое происхождение. В качестве доказательства полифилетизма покрытосемянных он приводит то обстоятельство, что они появились одновременно в различных частях земного шара и сразу разделились на отдельные группы. Согласно тому же автору (Potonié, 1921 : 483), Pteridophyta состоят из четырех совершенно независимых рядов, а именно — Psilophytales (Rhynia и Hornea), Lycopodiales, Articulatae (=Equisetales) и Filicales.]

Чем дальше углубляется познание строения растений и животных, чем ближе мы знакомимся с палеонтологией, тем примеров полифилетизма обнаруживается все более и более. Между тем принцип полифилетизма в корне подсекает селекционное учение. Поэтому сравнительно-анатомы господствующей школы обычно бывают сторонниками монофилетизма, приписывая каждому типу, классу, отряду происхождение от одного родоначальника: так как на волю случая приходится возлагать очень большие требования, то, по справедливому замечанию Spemann (1915 : 80), предпочитают беспокоить случай как можно реже.

Так поступает, например, Геккель: он производит всех позвоночных (включая, конечно, и ланцетника) от одного предка, от проблематичных Prochordonia (Haeckel, 1895 : 4), которые дали начало и позвоночным, и оболочникам и в свою очередь происходят от Enteropneusta (: 13, 15). Между тем эта концепция явно неприемлема, как мы показали выше (стр. 189—190); не подлежит сомнению, что образование хорды, жаберных щелей, спинной нервной системы могло произойти, в отдельности и в совокупности, у разных групп животных: у Balanoglossus, у оболочников, у ланцетника, у миногообразных, у предков настоящих рыб. Поэтому не только Chordata, но и Vertebrata есть группы полифилетические: эволюция их совершалась не из одного корня, а шла в форме параллельных линий, из коих одни развивались быстрее, другие медленнее.

Известный палеонтолог Абель полагает, что самая идея о «полифилетическом возникновении» каких-либо систематических групп должна быть изгнана ввиду ее бессмысленности. Если оказывается, что группа, которую раньше считали монофилетической, включает в себя формы с различной филогенией, то нужно ее разбить на столько систематических единиц, сколько отдельных филогенетических линий входит в состав ее (Abel, 1919 : 5).

Создать новое имя дело не хитрое. Но факт остается фактом: *сходные* формы получились от разных стволов, а это именно и имеется в виду, когда говорят о полифилетизме. Каждый новый класс, подкласс, отряд, подотряд и т. д., устанавливаемый по причине происхождения от особого корня, есть новое доказательство несостоятельности селекционизма и подтверждение справедливости номогенеза.

Если мы обратимся к истории классификаций растений и животных, то мы увидим, что количество типов, классов, отрядов и т. д. беспрерывно растет; и в громадном большинстве случаев это умножение таксономических групп есть результат убеждения авторов в невозможности вывести одну группу из другой, т. е. свидетельствует в пользу полифилетизма. Приведем пример.

Во времена Дарвина рыбы классифицировались по системе гениального И. Мюллера (1844), который признавал в классе рыб шесть подклассов: 1) Leptocardii, ланцетник; 2) Marsipobranchii, миногообразные; 3) Elasmobranchii, акулообразные; 4) Ganoidei, ганоидные; 5) Teleostei, костистые, с 6 отрядами; 6) Dipnoi, двоякодышащие. Вскоре Leptocardii были выделены в особый подтип Acrania (бесчерепные), а миногообразные — в особый надкласс Agnatha (бесчелюстные) с классом Marsipobranchii; Teleostei же разбиты на много отрядов (Cope, 1871). Затем Gill, Jordan и Regan признали акулообразных за особый класс, а среди Teleostei различили свыше 20 отрядов. Наконец, мною (1922) предложено следующее деление низших черепных — позвоночных (Craniata), водных и с конечностями (если они есть) типа плавников:

A. Ichthyomorphi. Рыбообразные. Без парных конечностей; челюстей или совсем нет, или во всяком случае на челюстях нет зубов.

Ряд I. Marsipobranchii (или Cyclostomi). Миногообразные.
Класс 1. *Myxini.* Миксины.
» 2. *Petromyzones.* Миноги.

Ряд II. Placodermi. Есть твердые скелетные образования.
Класс 3. *Ostracodermi.* Подклассы: Anaspida, Pteraspida, Cephalaspida. — Силур, девон.
» 4. *Pterichthyes.* — Девон.

B. Pisces. Настоящие рыбы. Парные конечности, если они не редуцированы, всегда имеются. Есть челюсти с зубами.

Ряд III. Coccostei.
Класс 5. *Coccostei.* — Девон, карбон.

Ряд IV. Chondrichthyes. Хрящевые рыбы (без настоящей кости).
Класс 6. *Selachii.* Акулообразные.
» 7. *Holocephala.* Химерообразные.
» 8. *Acanthodii.* Девон — пермь.

Ряд V. Osteichthyes. С костью в черепе и в позвоночнике. Челюсти, хотя бы отчасти, одеты костями.
Класс 9. *Teleostomi.* Высшие рыбы. Подклассы Crossopterygii (из ныне живущих: Polypterus, Calamichthys) и Actinopterygii. В последнем две группы: Chondrostei с 2 отрядами и Teleostei с около 30 отрядами.
Класс 10. *Dipnoi.* Двоякодышащие.

Многообразные не есть ни потомки бесчерепных (ланцетник), ни предки настоящих рыб. Placodermi и Coccostei — это своеобразные палеозойские рыбообразные и рыбы, из которых невозможно вывести другие классы. Хрящевые рыбы представляют собою отдельную ветвь, параллельную ряду Osteichthyes. Этот последний ряд нельзя вывести из акулообразных: у Chondrichthyes уплотнение позвоночника достигается пропитыванием хряща известью, у Osteichthyes — замещением его костью. Acanthodii есть весьма специализированная боковая ветвь (о них см. стр. 153). Dipnoi, возможно, берут начало от одного корня с Teleostomi, но представляют слепую ветвь развития, притом настолько специализированную в направлении наземных позвоночных (см. стр. 190, 192), что их нужно выделить в особый класс. Таким образом, мюллеровский класс Pisces пришлось разбить на десять, и это по крайней мере на 9/10 есть результат того, что старый класс Pisces был полифилетичен.

Но и вышеприведенная система, даже отвлекаясь от неполноты палеонтологического материала, есть система искусственная, ибо наши классы, без сомнения, есть единицы полифилетические: можно ли думать, что, например, классы Selachii или Teleostomi монофилетичны, т. е. каждый происходит от одного родоначальника или от одной группы?

Вообще, строгое проведение монофилетического принципа должно привести к абсурду. В самом деле, тогда необходимо было бы признать, что все млекопитающие (или даже все позвоночные) или все покрытосемянные произошли от одной особи. Ибо, если они берут начало от многих особей, то в этом случае развитием будет руководить не гомология, а аналогия или конвергенция. Но совершенно немыслимо себе представить, чтобы, например, все позвоночные получились от одной пары.

Полифилетизм до известной степени признавал и Дарвин. Он полагал, что «животные произошли от не более как четырех или пяти прародителей, а растения от такого же или еще меньшего числа предков» (1898, гл. XIV; *1939 : 663*). По крайней мере все представители одного класса произошли от одного предка, [но вероятнее всего «все живые существа произошли от одной первоначальной формы»] (1909 : 9 и 614—615; *1951 : 107—108, 777*). Однако этот взгляд в настоящее время не будут поддерживать и крайние сторонники теории естественного отбора. Не только типы, классы и отряды нередко оказываются полифилетичными, но то же самое бывает справедливо и для более мелких таксономических единиц. А этим подрывается значение Дарвинова закона дивергенции признаков.

Систематикам сплошь и рядом приходится делить род, состоящий из многих видов, на несколько родов. Так, рыбы из рода Cottus (сем. Cottidae, бычки или подкаменщики), понимаемого в объеме Британского каталога (1860), разбиты теперь на множество родов: Cottus, Myoxocephalus, Ceratocottus, Gymnacanthus и др. Горные вьюрки из рода Montifringilla в объеме Британского каталога (1888) разделены на пять родов (Бианки, 1907, 1908) и т. д. При этом обычно предполагается, что признаки, в которых эти новые роды сходны между собой, являются наследием от их общего предка или родоначальника, те же признаки, которыми они различаются один от другого (т. е. дифференциальные при-

знаки), есть новейшее приобретение. Иначе говоря, думают, что сходство есть нечто старое, отличие — новое. Это следует и из Дарвинова закона расхождения признаков.

Однако палеонтология сплошь и рядом не подтверждает такой концепции. Как мы видели в гл. III, стр. 168, роды, понимаемые в обширном объеме, нередко бывают *полифилетичны,* т. е. ведут начало не от одного предка, а от нескольких (такие-то сборные роды и приходится разбивать на несколько родов, называемых естественными). Но это значит не более и не менее, как то, что в данном случае различия между более мелкими родами есть явление первичное, зависящее от различий между родоначальными формами, тогда как явления сходства, в общем преобладающие в облике, выработались в значительной степени независимо, в процессе эволюции, т. е. есть результат конвергенции.

Приведем несколько палеонтологически доказанных примеров полифилетизма родов.

Формы двустворчатых, соединяемые в род Dreissena, развиваются независимо, по крайней мере из двух различных ветвей рода Congeria, как проследил палеонтологически Н. И. Андрусов (1897 : 613). Названный автор приводит указание Оппенгейма (1891), что в Семиградии, Греции и, по-видимому, в Италии гладкие Hydrobia независимо дали начало килеватым Purgula. [Брахиоподы Straphalosia развились полифилетически из каменноугольных Productus (Яковлев, 1920 : 264).]

Среди аммонитов Phylloceras, Lytoceras, Arietites, Perisphinctes, Hoplites и многие другие показывают явления полифилетизма, иначе говоря, отдельные группы видов, входящие в состав каждого из этих родов, обнаруживают параллелизм в развитии. Из брюхоногих полифилетическими оказываются Pleurotomaria, Trochus, Paludina, Turritella, Nerinea, Cerithium, Nassa, Pleurotoma, Murex, Conus; из двустворчатых Ostrea, Pecten, Trigonia, Pholadomya, Hippurites; из головоногих Orthoceras и Nautilus; из брахиопод Spirifer, Rhynchonella и Terebratula; из млекопитающих Mastodon, Elephas и мн. др. (Депере, 1915 : 127, 144); [ср. также: Яковлев, 1920]).

Чрезвычайно любопытен следующий пример, касающийся нескольких бескрылых пастушков, т. е. птиц из сем. Rallidae (Gadow, 1893 : 101). На острове Маврикия водился ныне истребленный нелетающий пастушок Aphanopterux bonasia. Похожая птица с острова Родригес, истребленная только в XVIII столетии, носит название Erythomachus leguati. На острове Чатам, к востоку от Новой Зеландии, открыты полуископаемые кости очень близкого рода Diaphorapterux. Кости всех этих родов были исследованы Гадовым. Если бы, говорит он, все они были найдены на одном и том же острове, то никто не признал бы их за иное, как за виды одного и того же рода. Общею основою, давшею начало всем трем упомянутым родам, были пастушки типа, какой можно вообразить из признаков теперешних родов Porphyrio + Tribonyx + Ocydromus. Вероятно, от такого пастушка мезозойской эры, когда распределение материков было совсем иное, и произошли наши роды. Морфологически, говорит Гадов, Aphanopterux, Erythromachus и Diaphorapterux образуют один род, ибо из одного основного материала получились одни и те же конечные формы. Но генетически мы имеем дело с тремя аналогичными, изоморфными или конвергентными родами.

Африканские страусы (Struthio) и американские нанду (Rhea) имеют сходный облик и много общего в организации. Но наряду с этим обнаруживают такие коренные различия, что Фюрбрингер (1888 : 1565) помещает их в разные отряды. Между Struthio и Rhea, говорит названный автор, имеются генеалогические различия, восходящие к весьма далеким временам; *различия между обоими птицами некогда были гораздо более резкими и заметными снаружи.* «Но схожие условия жизни, среди кото-

рых ряд веков существовали оба вида, постепенно замаскировали коренные различия и создали довольно значительное сходство во внешнем облике» (: 1442).

Итак, принцип полифилетизма ведет нас к следующему заключению, на первый взгляд парадоксальному: сходство в организации двух форм может представлять собою нечто вторичное, благоприобретенное, новое, различия же — нечто первичное, унаследованное, старое. Этот закон есть антипод Дарвинова закона *дивергенции*. Я не хочу отрицать последнего. Но наряду с ним и даже господствуя над ним стоит закон *конвергенции*.[1]

Если, как показано в гл. III и IV на множестве примеров, конвергенция касается самых существенных органов и ведет к сходству между весьма далеко отстоящими друг от друга группами, то что удивительного в том, что от двух разных родов получаются путем конвергенции (т. е. развития в определенном направлении) формы, которые мы условно относим или относили к одному роду?

Замечательно, что палеонтология совсем не указывает переходных форм между типами и классами и, пожалуй, даже между отрядами. Так, мы не только не знаем переходных форм между позвоночными и беспозвоночными, между рыбами и четвероногими, но даже между хрящевыми рыбами (Chondrichthyes, т. е. акулами и т. п.) и высшими рыбами (Osteichthyes); несмотря на удивительную близость между рептилиями и птицами, переходных форм между ними пока нет. Раньше это объясняли неполнотой геологической летописи, но поразительно, что чем больше расширяются наши познания по части ископаемых форм, тем все дальше и дальше вглубь удаляются генетические связи, становящиеся как бы неуловимыми. Правда, мы знаем целый ряд групп, которые в своей организации показывают как бы смешение особенностей двух разных отрядов или классов; подобные группы принято называть переходными. Так, двоякодышащих считали за переходный этап от рыб к амфибиям, Acanthodii за ступень от акулообразных к высшим рыбам, бенеттитов за связующее звено между голосемянными и двудольными и т. д. Но ближайшее рассмотрение показывает, что мы имеем здесь дело вовсе не с искомыми промежуточными звеньями, а, напротив, с конечными ветвями развития. Замечательно, что все такие переходные формы совмещают черты высокого развития с чертами очень низкого; прогрессивные признаки получены ими, как мы выяснили выше (гл. III), в порядке филогенетического ускорения. Можно считать за правило, что все формы, чересчур сильно подвинувшиеся вперед по пути эволюции и совмещающие в себе признаки высокие с признаками очень низкими, все такие формы *обречены на гибель*. Подобно тому как естественный отбор сохраняет норму в пределах вида, так точно он поступает и в пределах более высоких таксономических групп, например классов: группы, чересчур отставшие, а равно и слишком поспешившие по пути прогресса, он отсекает, сохраняя, так сказать, золотую середину.

Повторяем, смешение признаков разного стиля вовсе не доказательство переходности: вообще организмы, как это можно вывести из данных менделизма, или учения о скрещивании, состоят из факторов, которые развиваются в значительной степени независимо один от другого. Палеонтология и сравнительная анатомия подтверждают это блестящим образом.

«Все развитие животного мира, — говорит Депере (1915 : 192), — представляется нам как бы пучком бесчисленного множества филогенетических ветвей, которые, параллельно и не сливаясь между собою, развиваются в течение более или менее длинного ряда геологических эпох. Каждая из этих ветвей с различной скоростью доходит до мутаций крупной величины с весьма специализированными признаками, исчезающих, не оставив по себе потомков. Когда ветвь исчезает вследствие вымирания, она, так сказать, замещается другой ветвью, развитие которой до сих пор было более медленным и которая в свою очередь проходит фазы зрелости и старости, необходимо ведущие ее к гибели».

[1] Об этом уже говорилось в начале IV-й главы (стр. 182).

Весьма основательные соображения относительно полифилетизма и конвергенции развивает А. Н. Бекетов (1896 : 9—10). Нет никакого основания предполагать, говорит он, чтобы органическая жизнь зародилась лишь в одном каком-нибудь пункте земли. Так как далее нельзя думать, чтобы и условия жизни были с самого начала всюду одинаковы, то появившиеся первичные организмы не могли быть совершенно одинаковы в своей организации.

С другой стороны, генетическое сродство между организмами, по мнению Бекетова, сильно преувеличено. «Настоящих переходных форм между группами органических существ мало или вовсе нет. Даже между родами и видами они далеко не так часты, как то многие утверждают». Для объяснения отсутствия переходных форм Дарвин прибегает к предположению, что переходные формы были мало приспособлены, а потому погибли в борьбе за существование. А между тем, [по Бекетову : 9] «как бы ни произошла органическая материя, она во всяком случае произошла из заранее данных элементов, при данных внешних условиях и при заранее определенной цели, которая есть сама жизнь. Словом сказать: предстояло строить из данного материала и при данных условиях. Можно ли при этом удивляться, что все организмы сходны между собою в главнейших и основных чертах». Для сравнения Бекетов указывает, что и в Америке, и в Величке, и в Илецкой Защите каменная соль кристаллизуется кубами, но никто не скажет, что все соляные кристаллы произошли от одного, что они состоят в кровном родстве между собою. По этим основаниям Бекетов признает число родоначальников или «первородичей» весьма значительным.

Близких взглядов держался и известный палеофитолог Zeiller (1900). Большинство главных групп растительного мира, говорит он (: 373), столь же резко разграничены с самого начала известной нам геологической летописи, как и сейчас.

Все вышеизложенное не позволяет нам присоединиться к взгляду Дарвина, который объяснял отсутствие переходных форм тем, что такие формы, не будучи столь многочисленны, как основная, не выдерживают борьбы за существование (1898, гл. VI : 113; *1939 : 399*); кроме того, усовершенствованные потомки каждого отдельного вида постоянно будут стремиться вытеснить и истребить своих предшественников и своего первого родича (там же, гл. IV; *1939 : 355—359*). Подобным образом и В. Л. Бианки (1907а : 373) полагает, что «все таксономические единицы, от подвидов и видов и вплоть до классов и типов, образованы путем *вымирания* большего или меньшего числа связующих звеньев». По моему мнению, границы между таксономическими единицами лишь в редких случаях обязаны вымиранию; это может оказаться справедливым, да и то в очень редких случаях, лишь для мелких единиц, каковы нация, подвид, вид, род. Обычных же причин, вызывающих перерыв между двумя соседними группами, две.

Это, во-первых, *полифилетизм*, т. е. образование из двух разных корней; в этом случае, следовательно, связующих звеньев с самого начала не было;

во-вторых, *преобразование значительного числа особей в другую форму;* при этом способе, касающемся мелких таксономических единиц, каковы natio, subspecies, species, как правило, вымирание не может играть какого-либо существенного значения в деле образования перерывов между двумя соседними формами.

С другой стороны, допуская множественность корней для отдельных групп растительного и животного царства — не только для крупных

групп в виде типов, но и для более мелких, — мы всецело поддерживаем взгляд В. Л. Бианки (1907а : 375) на необходимость дробления рода до того предела, когда все гетерогенные виды будут из него удалены.

2. Политопное образование низших таксономических единиц

В пределах вида можно привести достаточное количество хорошо засвидетельствованных случаев образования в разных местах тождественных форм, т. е. морф, аберраций, наций, подвидов. Эти случаи носят название *политопного,* или независимого, образования. Здесь мы имеем один из случаев полифилии.

Лососевые, принадлежащие к роду Salmo и близким (Salvelinus, Oncorhynchus), являются обычно проходными рыбами, т. е. входят из моря в реки для икрометания. Но в некоторых случаях морские особи остаются на всю жизнь в пресной воде, давая начало карликовым формам, чрезвычайно похожим на форелей. При этом образование этих форелеобразных форм происходит политопно. Мы имеем здесь случай сразу и конвергенции, поскольку дело идет о разных видах, и полифилетизма. Формы, о которых мы говорим, наследственны по крайней мере при неизменности внешних условий. Они отмечены у:

1) кумжи, Salmo trutta, и ее подвидов в Европе, на Кавказе, в Туркестане. В озерах Европы и Кавказа получается форма, носящая название morpha *lacustris* (озерная форель), в речках Европы, Кавказа и Туркестана — morpha *fario* (ручьевая форель) (Берг, 1910 : 46—48);

2) мазу, Oncorhynchus masu, в Японии и в Приморской области;

3) нерки, Oncorhynchus nerka, в Японии и в Северной Америке; эта форма описана как Salmo kennerlyi;

4) гольца, Salvelinus alpinus malma, в Приморской области, на Сахалине, Курильских островах, в сев. Японии; эта форма, описанная как Salmo, pulvius, носит в Николаевске-на-Амуре название форели.

Совершенно исключается возможность, чтобы эти пресноводные формы образовались в одном месте, а потом распространились по всему своему ареалу. Напротив, морская форма, напр. гольца, дала начало в пресной воде тождественным морфам и на материке Азии и в Японии.

Есть аналогичные примеры и в растительном царстве. В разных местах Альп из щавеля, Rumex acetosella, образовалась карликовая форма, morpha minima Wallr.

Приведу еще один удивительный пример образования тождественных форм в разных местах. Недавно (1916) мною описаны параллельные формы, какие дает в озерах сев. России, затем Швеции и, наконец, Сев. Америки морской четырехрогий бычок, Myoxocephalus quadricornis, рыба из семейства Cottidae, отдаленный сородич пресноводного подкаменщика (Cottus gobio).

Морской бычок, Myoxocephalus quadricornis, водится в Балтийском море, в Северном Ледовитом океане и в Беринговом море. Он достигает длины до 325 мм и отличается присутствием четырех сильных костяных бугров за глазами, откуда и его название «четырехрогий». В озере Меларен (что у Стокгольма) и в Ладожском встречается одна и та же морфа lönnbergi, отличающаяся более слабым развитием бугров и меньшей длиной тела. Наконец, в Онежском озере, а также в шведских озерах Веттерн, Венерн, Фрикен и в Великих озерах Сев. Америки найдена морфа relictus, у которой бугры обычно совсем отсутствуют или же развиты очень слабо; длина тела уменьшается до 100 мм. Понятно, что морфа lönnbergi образовалась независимо в России и в Швеции, морфа relictus — независимо в Сев. Америке, Швеции и России. Случаи, когда в двух разобщенных областях параллельно, из однородного материала, образуются две почти тождественные формы, А. П. Семенов-Тян-Шанский (1910 : 29) назвал изокинетическим состоянием форм.

Изокинетические превращения, подобные вышеописанным у бычков, испытали и некоторые ракообразные. В Балтийском море встречается мизида Mysis oculata; в озерах Ладожском и Онежском, в некоторых озерах Финляндии, северной Германии, Дании, Ирландии, а затем в Великих озерах Сев. Америки она заменена формой relicta, отличающейся меньшей величиной и более слабым вооружением на telson и на хвостовых конечностях (Ekman, 1913). Взрослые Mysis relicta напоминают собою молодых Mysis oculata. Весьма замечательно, что и Myoxocephalus quadricornis m. relictus отличается от своих морских сородичей меньшей величиной и более слабым вооружением. Взрослые озерные Myox. relictus очень похожи на молодых морских четырехрогих бычков. Параллелизм с мизидами полный. Аналогом упомянутой мизиды является морской веслоногий рачок Limnocalanus grimaldii, который в пресных озерах северной Европы и Сев. Америки дает форму macrurus (см.: Ekman, 1913, 1914 : 99).

Таким образом, во всех упомянутых случаях мы видим независимое образование одинаковых форм в разных местах.

Европейская улитка Helix arbustorum (или, по современной номенклатуре, Helicigona arbustorum) распадается на множество местных форм, очень похожих друг на друга, но, по-видимому, образовавшихся самостоятельно (Pilsbry, 1894 : 306).

Собаки древних перуанцев распадаются на породы, обнаруживающие удивительное сходство с европейскими: среди мумий собак из Перу обнаружены: 1) овчарки, которые в Старом Свете получили начало, как полагают, от индийского волка (Canis pallipes, 2) таксы, с сильно искривленными передними ногами (таксы Старого Света происходят об абиссинского волка, Canis simensis), 3) бульдоги, которых в Старом Свете производят от тибетского волка, C. niger (Богданов, 1913 : 124—125, 127).

Из ботаников за политопное образование *видов* стоит Брике (Briquet, 1910), изучавший флору Корсики. По взглядам этого автора, Cerastium thomasi получил начало из C. arvense независимо в Абруццах и на Корсике, то же Myosotis pyrenaica — в Пиренеях и на Корсике из M. silvatica, Silene alpina — в Альпах и на Корсике из S. inflata и т. д. (см.: Lotsy, 1908 : 486). Другие авторы не согласны с Брике, объясняя корсиканские местонахождения путем заноса и переселения. Однако Энглер, отрицая политопное происхождение видов и родов, склонен признавать таковое для разновидностей. Но и он допускает, что Viola parvula образовалась из V. palustris независимо в Корсике, в Сицилии, Греции и на Крите, (а кроме того, как замечает Lotsy : 488, на Канарских островах, в сев. Африке, в Испании и вост. Азии).

Точно так же Эттингсгаузен (Ettingshausen, 1894 : 309) принимает, что из тождественного материала могли получить начало в нескольких местах тождественные виды растений; такого рода «полигению» он считает допустимой для видов, широко распространенных и притом имеющих корни в третичных или даже меловых формах.[2]

И у нас, и в Западной Европе обыкновенная сорная торица, Spergula arvensis L. (точнее, Sp. vulgaris Boenn.), в посевах льна превращается в Sp. maxima Weihe, отличающуюся большим ростом, более крупными семенами и неспособностью широко раскрывать коробочки и высевать зрелые семена (Цингер, 1909 : 261). Другой, очень близкий вид сорной торицы, именно Sp. sativa Boenn., в посевах льна дает начало Sp. linicola Boreau — форме с крупными, голыми семенами, имитирующими семена льна. Льняная торица, Sp. linicola, была впервые найдена во Франции среди посевов льна в долине Луары, а затем обнаружена Н. Цингером и

[2] Впрочем, для некоторых примеров, приводимых Эттингсгаузеном, его гипотеза безусловно неприемлема. Это относится к биполярному распространению p. Carex. Для явления биполярности мною предложено другое объяснение (см.: Берг, 1920).

в России. Не может быть сомнения в том, что обе льняные торицы, и Sp. maxima, и Sp. linicola, возникли из материнских видов независимо в России и в Западной Европе. (Дикая Sp. sativa, по-видимому, произошла от дикой Sp. vulgaris). Оба вида культивируются. Каждый из упомянутых диких видов дал в посевах льна по *сорному* виду: именно, Sp. vulgaris образовала Sp. maxima, а Sp. sativa — Sp. linicola, Цингер, 1909 : 280).

Теперь приведем пример современного политопного образования родов. По мнению известного знатока малощетинковых червей Михаельсена (Michaelsen, 1905), от разных видов рода олигохет Notiodrilus ответвились в разное время и в разных местах виды рода «Microscolex»: на одном из островов группы Крозе Михаельсен обнаружил два вида родственных червей — одного с половыми органами типа Notiodrilus, другого с половыми органами как у Microscolex, но зато, что касается своеобразной окраски, расположения щетинок, железистого видоизменения покровов в области половых пор, формы простат и проч. — оба вида были сходны. Отсюда Михаельсен сделал вывод, что Microscolex произошел здесь же, на месте, от Notiodrilus. Следовательно, в других местах виды Microscolex образовались из другого вида Notiodrilus. Таким образом, Microscolex возник по крайней мере дважды от разных родоначальников и в разных местах, т. е. полифилетически. Stephenson (1921) приводит еще ряд подобных же примеров для олигохет из того же семейства Megascolecidae. В восточных Гималаях есть олигохета Perionyx annulatus. По присутствию микронефридий этот вид следовало бы отнести к Megascolex, но вместе с тем P. annulatus обладает целым комплексом признаков, характерных для Perionyx, да кроме того он встречается в центре области распространения рода Perionyx. Стефенсон полагает, что здесь, в Гималаях, от Perionyx отщепился свой представитель рода Megascolex, который, таким образом, оказывается дифилетичным. Но этого мало, есть основания думать, что на Цейлоне несколько видов Megascolex получились из Notoscolex. Подобные же отношения между Megascolex и Notoscolex существуют и на Новой Зеландии. Таким образом, виды, анатомически принадлежащие к одному и тому же роду Megascolex, произошли от двух разных, менее специализированных родов, и этот процесс совершился по крайней мере три раза. Михаельсен выходит из этого затруднения, сливая вместе роды Notoscolex и Microscolex, как он соединил в одно роды Microscolex и Notiodrilus. Но подобных примеров среди олигохет можно привести еще много, и слияние всех подобных «незаконных» родов в один не разрешило бы вопроса. Путь эволюции у олигохет в подсемействе Megascolecini в общем предопределен: он может касаться известных изменений в нефридиях — линия Megascolides, или в щетинках — линия Diporochaeta, или, наконец, в простатах — линия Woodwardia. Если все эти изменения произойдут, мы получим представителя рода Megascolex. Таков именно был путь эволюции рода Spenceriella, по предположению Стефенсона (Stephenson, 1921 : 120): в этом роде три вида, один в Индии, два в Виктории (Австралия); нет ничего невероятного в том, что они произошли независимо, от родов Megascolides или Diporochaeta, каковые оба встречаются и в Индии, и в Австралии.

3. [Повторное образование близких форм]

Е. Кокен (Koken, 1902 : 13) дал название «повторного видообразования» следующему явлению, наблюдаемому в филогении некоторых групп: от общего ствола от времени до времени отщепляются ряды форм, весьма похожие, но не имеющие прямой, генетической связи друг с другом. Так, от моллюска Pecten (гребешки) трижды ответвились формы, имеющие нижнюю створку углубленную [а верхнюю плоскую] (808 об.) и носящие родовое название Vola: в первый раз в лейасовое время, во второй — в меловое, в третий — в олигоценовое; в промежутках Vola отсутствует (Philippi, 1899). В этом случае определенное направление в эволюции сказывается с необычайной ясностью. Такие же случаи описаны для брюхоногих моллюсков (Кокен), для плеченогих из Craniidae (Huene), для морских лилий (Jaekel). Меловая Rhynchonella plicatilis повторяет палеозойский тип Uncinulus, Rh. astieriana — триасовых Halorella (Diener, 1910 : 115).

[Случаи повторного образования родов для Foraminifera описывает Rhumbler (1913 : 397): полифилетические роды Ammodiscus (известны с силура по настоящее время) и Spirillina (с кембрия по настоящее время) возникали несколько раз; от рода Girvanella (силур — настоящее время) несколько раз ответвлялись сходные формы (развивавшиеся в тождественном или сходном направлении).] (810)

В палеонтологии известны и другие случаи образования сходных форм, но не от общего ствола. Так, усоногое ракообразное Pyrgoma известно из девона и из третичных отложений. Настоящие нуммулиты известны из юры и из третичных отложений, но отсутствуют в мелу (Diener, 1910 : 116).

Конечно, мы не знаем, каково было строение мягких частей у всех упомянутых животных; возможно, что организация их, несмотря на сходство скелетных частей, была различна. Случай с американскими наземными моллюсками, раковины коих очень похожи на европейских гелицид, а внутренняя анатомия весьма отлична, призывает к осторожности. Но во всяком случае даже одно сходство в раковинах ясно свидетельствует о развитии в параллельном направлении, а это именно нас здесь и интересует.

4. Опровергает ли полифилетизм эволюционную теорию?

Как мы видели, Дарвин считал, что все животные произошли от 4—5 прародителей, а растения от такого же числа, если не меньшего. По аналогии он готов был бы даже заключить, что все органические существа, когда-либо жившие на земле, вероятно, произошли от одной первичной формы, в которую впервые вдохнул жизнь творец (1898, гл. XIV; ср. также: 1909 : 9; *1939 : 663, 1951 : 107)*. [С совершенно иной точки зрения защищает монофилетизм K. Schneider (1912): в каждой простой форме потенциально заключается более сложная; эта последняя «развертывается» из нее в процессе онтогении и филогении. «Поэтому, — продолжает он (: 140), — должна существовать *одна* первоначальная форма, в которой были заключены или „завернуты“ (eingewickelt) все остальные; все морфологические потенциалы уже были заключены в первичной клетке (Urzelle)». Это точка зрения преформизма.] (812)

Это один крайний взгляд. Представителем другой крайности был Линней, который в 1751 году в своей Philosophia botanica писал: «species tot numerarus, quot diversae formae in principio sunt creatae», т. е. видов столько, сколько различных форм было создано в начале.[3] В 1758 году Линней, в 10-м издании Systema naturae, описал 4162 вида животных; в настоящее время их, считая с ископаемыми, известно свыше полумиллиона. Растений Линнею в 1753 году (Species plantarum) было известно 5247 видов. Теперь (к 1920 г.) одних современных растений насчитывают около 273 тыс. (из них 155 тыс. цветковых) (Кузнецов, 1922). Словом, Линнею, когда он писал свой знаменитый афоризм, было известно не более десяти тысяч видов растений и животных. При современном со-

[3] Замечательно, что за пять лет до того, в 1746 году, Мопертюи (Maupertuis. Venus physique) высказывался в пользу монофилии: «Ce que nous reste a examiner, c'est comment d'un seul individu, il a pu naître tant d'espèces si differentes» (цит. по Bateson, 1913). («Нам остается рассмотреть, каким образом от одного индивидуума могло родиться столько различных видов»).

стоянии науки мы должны сказать, что оба они, и Линней, и Дарвин, были неправы, но все же Линней, с чисто количественной точки зрения, был ближе к истине. Ибо поддерживать взгляд, что животные произошли от 4—5 родоначальников, немыслимо: число первородичей должно исчисляться тысячами или даже десятками тысяч.[4]

Отсутствие переходных форм между более крупными, а иногда и мелкими таксономическими единицами, отсутствие доказанных случаев экспериментального образования новых признаков, или генов (все до сих пор известные и хорошо исследованные случаи гетерогенезиса [(мутаций)], относятся к выпадению генов, или факторов, а не к образованию новых: экспериментально известен только регрессивный гетерогенез, но не прогрессивный),[5] все это побудило некоторых авторов к весьма пессимистическому взгляду на возможность эволюции в таком виде, как она рисовалась Дарвину. Еще до воскрешения менделизма Zeiller (1900: 382) говорил: «Вместо постепенного превращения одних в другие, они (виды) проявляют ярко выраженную индивидуальность, оставаясь неизменными на протяжении всего их существования или по крайней мере изменяясь в строго определенных пределах, чаще всего очень узких. Именно это и наблюдается во флоре каменноугольного времени, о котором имеется достаточно фактов и где отсутствие переходных форм ни в коем случае нельзя отнести за счет недостаточного количества собранных материалов: виды, как и роды, следуют друг за другом путем замещения, а не путем постепенных превращений, и это, по-видимому, происходит одинаково на всех уровнях» (пер. ред.).

Lotsy в ряде работ (1912, 1913, 1914, 1917) проводит взгляд, что все разнообразие растительного мира есть результат комбинаций известного числа постоянных, не изменяющихся первичных элементов. Наследственной изменчивости нет. Раз образовавшиеся элементарные виды («жорданоны») постоянны (константны). Новые же образуются путем скрещивания; гомозиготные комбинации сразу дают начало новым видам, гетерозиготные — производят таковые в результате расщепления. Этот взгляд, по мнению Лотси, позволяет провести параллель между живой и мертвой материей. Наконец, и Bateson (1914: 640) склоняется к взгляду, что весь процесс эволюции может быть изображен как «распаковка» (unpacking), или развертывание, некоего первичного комплекса, уже заключавшего в самом себе все разнообразие живых существ. Также представляет себе эволюцию и Davenport (1916).

По поводу мнений Лотси и Бэтсона мы вместе с Осборном (1915: 239) должны сказать, что они совершенно не считаются с палеонтологией. Прибавлю еще, что они не принимают во внимание и данных биогеографии. А между тем эти дисциплины с ясностью обнаруживают, что образование новых генов (факторов) в процессе геологической истории и географического расчленения видовых комплексов *действительно совершается.*

Процесс эволюции нам представляется в таком виде: большое число, тысячи, а вернее, десятки тысяч первичных зачатков совершали процесс эволюции в общем более или менее конвергентно (параллельно). Некоторые группы вымирали, другие путем замещения давали начало новым формам. Кроме того, мелкие таксономические единицы (роды, виды, подвиды) получали начало также и путем расхождения, дивергентно. Таким

[4] Белоголовый (1911: 222) говорит даже о «миллионах исходных точек».

[5] Впрочем, в последнее время получены и некоторые прогрессивные мутации. Так, Бартлету (Bartlett, 1915: 138) удалось вывести из Oenothera Reynoldsi mut. debilis новую мутацию bilonga, отличающуюся очень длинными плодами, самыми длинными в подроде Onagra. По-видимому, это — прогрессивная мутация. Другой пример прогрессивного гетерогенеза это — образование ячменя Неклюдова (Hordeum vulgare leiorhynchum Nekludovi) из донского ячменя (H. vulgare nigrum tanaiticum Rgl) (Регель, 1912: 506).

образом, наша точка зрения есть нечто среднее между монофилетизмом, к которому склоняется Дарвин, и тем абсолютным полифилетизмом, какой вначале признавал Линней, а вслед за ним защищает Лотси.

Конвергентное развитие несовместимо с принципом естественного отбора: первое есть развитие на основе закономерностей, второе — на основе случайностей. До сих пор считалось, что эволюция органического мира идет дивергентно; сходства между организмами приписывали гомологии, т. е. кровному родству между ними; на конвергенцию же смотрели как на явление редкое, случайное и внешнее, не имеющее существенного значения в ходе эволюции организмов.

Но выше мы показали на примере очень многих групп растений и животных, что общее направление эволюционного процесса основано на конвергенции, которая захватывает вовсе не одни внешние, а самые существенные для организма признаки и органы. Мы привели, кажется, достаточно примеров и доказательств. Число их можно было бы увеличить во много раз, но для того, чтобы исчерпать явления конвергенции, пришлось бы изложить всю сравнительную морфологию и анатомию всех растений и животных, как ныне живущих, так и ископаемых. Ибо, повторяем, все развитие основано на законностях и подчинено поэтому конвергенции: возникают не какие попало формы, из которых отбору будто бы приходится выбирать наиболее приспособленные, напротив — образуются те органы, которые должны образоваться в силу конституции организма и влияния внешних условий.

Сходство в организации двух форм вовсе не заставляет нас принимать общность происхождения их; сходство, конечно, *может быть* результатом происхождения от общих предков, но *может быть* лишь следствием известного единообразия законов природы. Подобно этому, формы выветривания пород в пустынях всего света одинаковы, но это не понуждает нас к выводу, что сходные формы, например, гор произошли от одной общей формы. [Из того, что поваренная соль и алмаз кристаллизуются в кубической системе, нельзя заключить о родстве этих тел или о происхождении их от одной общей формы.] (815)

К чему же нас приводит рассмотрение вопроса о полифилетизме?

Оказывается, что этот «порок», столь пятнающий чистоту филогенетического древа, есть основное свойство эволюционного процесса как у животных, так и у растений. Полифилетизм характерен не только для высших групп, но и для низших таксономических единиц.

Из этого можно сделать только один вывод. Очевидно, тот способ образования новых форм, какой предполагал Дарвин, а именно — путем расхождения (дивергенции) признаков, этот способ на самом деле в природе не осуществляется в таком масштабе, какой рисовался Дарвину. Развитие органического мира идет в общем не дивергентно, а конвергентно, не по всем направлениям, а в определенных направлениях. Далее, полифилетизм говорит нам об отсутствии переходных форм между отдельными группами: сколько бы мы ни углублялись в историю данной группы, различие ее от соседней не делается меньшим; общего корня нет; различия оказываются изначальными, сходства — вторичными. Все это, и конвергентность, и отсутствие переходов, свидетельствуют в пользу взгляда, что эволюция идет *путем преобразования громадных масс особей в новые формы,* о чем мы подробно говорим в следующей главе.

Если изображать наглядно процесс эволюции органического мира, то следует представить его не в виде роста дерева, развивающего все новые и новые ветви, а в виде переворачиваемой книги, где одна страница (форма) сменяет другую: перевернутые страницы отходят в историю, открытые — до поры до времени продолжают жить.

X

ОБРАЗОВАНИЕ НОВЫХ ВИДОВ

Учение о географическом ландшафте как одном из факторов образования органических форм (гл. VI) ведет нас прямо к вопросу о видообразовании. Из предыдущего видно, что признаки, характеризующие какую-либо группу: 1) повторяют то, что уже имелось у прародичей данной группы, или 2) предваряют то, что будет осуществлено у более высоко организованных групп (или уже имеется у них), или, наконец, 3) представляют отличительную особенность данной группы (из чего, понятно, не следует, чтобы признаки этой последней категории не обнаруживались, в той или иной комбинации, конвергентно и у других групп).

Повторение *старых* признаков покоится на основе наследственности, предварение *будущих* — есть результат развертывания уже существующих задатков. Образование *новых* [*форм*] удобнее всего проследить на процессе географического обособления.

1. Способ происхождения новых географических форм

1. Не произошли ли географические формы (виды, подвиды, нации), подобно членам одной семьи, от одной пары или даже от одной особи? Другими словами, не монофилетичны ли географические формы?

В первых изданиях «Происхождения видов» Дарвин склонялся к такому предположению, допуская, что случайное благоприятное уклонение у одной особи могло дать начало новому виду. Но в последующих изданиях он изменил свою точку зрения, признав, что уклонения, из которых образуются новые виды, должны быть не единичными (Darwin, 1882 : 72; *1939 : 336*). Во всяком случае, по Дарвину, играют роль лишь *индивидуальные* уклонения (там же: 84; *1939 : 364*) [1] [и только *немногие* обитатели какого-либо района не уничтожаются естественным отбором (Дарвин, *1939 : 349*).[2]]

Наше мнение по этому вопросу таково. Начало новым формам дают не единичные и не индивидуальные отклонения.

При возникновении новых географических форм (видов, подвидов, наций) *образованием новых признаков захватывается громадная масса особей, обитающих в определенной географической области.*

О случайном появлении признаков не может быть и речи. Таким образом, *в процессе образования географических форм естественный отбор не играет роли.*

Приведем несколько примеров. Пескарь (Gobio gobio) широко распространен в Европе и в Сибири. Но на юге России, в Крыму, на Кавказе и в Туркестане, а также на севере Италии пескарь обнаруживает изменчивость в определенном направлении: на горле начинает появляться то меньшее, то большее количество чешуи, тело и хвостовой стебелек становятся выше. В результате появляется подвид lepidolaemus и его нации (см. в моей работе — 1914 : 422—461), а также другие, близкие подвиды. Замечательна громадная площадь, охватываемая этой вариацией.[3]

[1] [Значительная степень изменчивости, а под этим термином всегда разумеются и индивидуальные различия, будет очевидно обстоятельством, благоприятствующим естественному отбору (*1939 : 344*).]

[2] [Однако в письме к Морицу Вагнеру (от 13 октября 1876 г.) Дарвин писал: «Я полагаю, что все особи вида могут медленно изменяться в пределах какого-либо района, примерно таким же образом, как и в результате деятельности человека, которую я назвал процессом бессознательного отбора» (Darvin, 1888 : 159; *Дарвин, 1950 : 251*). О бессознательном отборе см.: Darvin, 1882 (*Дарвин, 1939 : 344*).]

[3] Фактически, по-видимому, северный пескарь G. gobio typ. произошел от южных форм. Но это не меняет существа дела в нашем рассуждении.

То же можно сказать и относительно быстрянок (Alburnoides bipunctatus), да и относительно большинства рыб, когда они будут ближе изучены географически.

Можно, конечно, и здесь привлечь к объяснению селективную смертность: на юге, скажем, вымирают все пескари, у которых горло голое. Но дело в том, что это объяснение, проблематичное само по себе,[4] ничего не объясняет в интересующем нас вопросе: тенденция к развитию чешуи на горле в связи с совокупностью других признаков есть нечто *первичное и притом закономерно появляющееся во всей области распространения южного пескаря.* Отбору приходится работать уже с готовой тенденцией, а не с хаотическими случайными признаками, появляющимися без всякой закономерности. Сторонники селекции смотрят на закономерность как на результат отбора, мы же в предыдущих главах уже показали, что закономерность, т. е. определенная тенденция, существует как нечто первичное, вне участия отбора, до того как он мог вступить в игру и показать свое влияние.

В предыдущих главах мы показали, каково влияние географического *ландшафта:* он воздействует на всех особей или во всяком случае на громадное большинство особей, населяющих определенную географическую область. Укажем, например, на потемнение окраски, наблюдаемое у многих южноевропейских форм (наст. раб.: 254). Совершенно очевидно, что окраска эта появилась не в результате единичных отклонений. Это есть *новообразование,* захватившее всю массу южных особей данной формы. Напротив, те меланистические вариации, какие стали наблюдаться в последние десятилетия у бабочек Европы (примером их может служить Amphidasys betularia aberr. doubledayaria), есть единичные отклонения; {они, правда, могут получать значительное распространение, но не заключают ничего нового: фактор черноты имелся уже и у основной, материнской, формы, по крайней мере для черной аберрации монашенки Lymantria monacha. Гольдшмидт (Goldschmidt, 1918 : 44) мог установить, что это есть доминантная форма от белой монашенки.}

{В Англии с середины прошлого столетия стало наблюдаться среди разных родов бабочек, особенно среди Geometridae, но также среди Noctuidae, появление черных и темных аберраций. В последние годы черные формы стали появляться в больших количествах и местами вытесняли старые, нормальные. Так, около 1850 года у Манчестера внезапно появилась совершенно черная, дотоле неизвестная аберрация березовой пяденицы Amphidasys betularia, названная var. doubledayaria; в последующие годы эта форма была обнаружена в очень многих местах Англии, а затем в Бельгии и Германии; местами в Англии var. doubledayaria совершенно вытеснила основную форму, например в Huddersfield, где до 60-х годов черные были совсем неизвестны. Причины этого явления неизвестны. Bateson (1913 : 135—142) говорит, что, по-видимому, существует некоторая отдаленная связь между появлением черных вариаций и развитием промышленности в городах, начиная со второй половины прошлого столетия. Но это вряд ли так.

Г. Г. Якобсон любезно обратил мое внимание на то, что меланистические аберрации за последние 25—30 лет стали замечаться и среди жуков, именно у самых обыкновенных видов Chrysomelidae, где они не могли бы укрыться от взоров собирателей, если бы появились ранее. Таковы, например, Melasoma populi (L.) aberr. janaceki Reitt. 1892, описанная из Моравии и найденная потом в Йокогаме, или Chrysomela polita L. aberr. epipeeuralis Jacobson 1895, описанная из с. Гремячки Рязанской губ., а затем в виде еще более черной формы, aberr. kafkana Reitt. 1895, найденная в Чехии.}

[4] Кроме того, отметим, что на севере *никогда* у пескарей не замечается, даже в зачаточной степени, покрытия горла чешуей.

{Напротив, географическим формам (подвидам, нациям) свойственно наличие *нового* фактора, которого не имелось у основной формы. Это доказывается тем, что при скрещивании основной формы с географической или одного подвида с другим получаются гибриды промежуточные, как это обычно бывает при скрещивании линнеевских видов, причем в потомстве совсем или почти совсем не наблюдается расщепления. Между тем при скрещивании морф и аберраций с основной формой, а равно и элементарных видов («жорданонов») между собой, наследование идет по законам Менделя,[5]} [наблюдается альтернативное расщепление (при скрещивании betularia с doubledayaria вновь получается генерация, состоящая из betularia и doubledayaria; Gerschler, 1915)]. Это с очевидностью обнаружено опытами Штандфусса (Standfuss, 1896). Он скрещивал, например, самца бабочки Callimorpha dominula L., широко распространенной в Европе, с самкой subsp. persona, которая водится в Италии, и обратно самку первой — с самцом второй. Получались формы промежуточные между той и другой. Такие же результаты оказались и при скрещивании других видов с их подвидами (Штандфусс: 128, 129). То же самое обнаружил Sumner (1920) при скрещивании подвидов грызуна Peromyscus. Между тем при скрещивании основного вида с аберрацией его же получались в потомстве не промежуточные формы, а основной вид и аберрация (Штандфусс: 131—132). Например, при скрещивании самца бабочки Spilosoma lubricipeda с самкой aberr. zatima в потомстве получились: lubricipeda, aberr. intermedia и aberr. zatima (все они в Англии и Голландии летают вместе). Из них были скрещены самец и самка aberr. intermedia, которые дали все три вышеупомянутые формы. Между ними опять были произведены скрещивания, которые дали:

1) zatima ♂×lubricipeda ♀ = 4 lubric., 2 interm., 3 zatima,
2) lubric. ♂ × zatima ♀ = 11 zatima,
3) interm. ♂×interm. ♀ = 25 lubric., 15 interm., 35 zatima,
4) lubric. ♂ × zatima ♀ = 2 lubric., 15 interm., 83 zatima,
5) lubric. ♂×lubric. ♀ = 34 lubric., 1 zatima.

{Словом, картина, аналогичная той, какая известна для форм Papilio polytes (см. выше, стр. 265). Наблюдения Fryer'a над полиморфными самками этой бабочки имеют непосредственное отношение к занимающему нас сейчас вопросу, и на них мы снова ссылаемся.[6]

Это же положение, что географические формы у бабочек при скрещивании дают промежуточные формы, а негеографические расщепляются, подтверждает и Гольдшмидт (1920а: 113). Он производил наблюдения над Callimorpha dominula. У нее иногда встречается (напр., под Берлином) желтая аберрация; при скрещивании с материнской формой она в F_2 расщепляется по Менделю, оказываясь рецессивной. Напротив, итальянский подвид, C. dominula persona, тоже с *желтыми* задними крыльями, при скрещивании с типичной C. dominula из Германии, имеющей задние крылья *красные*, дает в F_1 помесь с *оранжевыми* задними крыльями. При этом плодовитость F_1 оказалась сильно пониженной.

Таким образом, при скрещивании аберрации (и морфы) ведут себя несколько иначе, чем виды, подвиды и, конечно, нации. Желтая Callimorpha dominula под Берлином есть, как указывает Гольдшмидт, нечто совсем иное, чем желтая C. dominula persona в Италии. То же справедливо и для меланистических форм. В Германии встречается иногда меланистическая форма бабочки Melanagria galathea. Но на юге Европы и в Малой Азии распространен темный подвид procida, самые черные представители коего обозначены как «aberr.» turcica. Но, очевидно, говорит Штандфусс (: 118—119), что черная германская аберрация M. galathea есть нечто совсем иное, чем черные южные подвиды.

Словом, географические формы заключают в себе новый фактор, а негеографические — есть лишь иная перегруппировка уже существующих факторов.} По-видимому, географические формы есть результат воздействия внешних факторов, т. е. ландшафта, негеографические — происходят в силу причин внутренних. Если это так, то понятно, почему подвиды и нации занимают сплошной ареал: воздействие ландшафта должно сказаться сразу на массе особей.

Выше мы говорили, что при образовании подвидов преобразованию подвергается масса особей. Иногда это справедливо в отношении *всей массы*, но нередко бывает и так, что новый признак обнаруживается у значительного числа особей, а у других из той же местности он может отсутствовать. Так, у типичной плотвы чешуй в боковой линии обычно 45, у ее нижневолжского подвида, серушки, обычно 43, а у воблы 44, но пределы вариаций таковы (Правдин, 1915: 64):

плотва (Rutilus rutilus rutilus) 43—46; 45 чешуй у 48%, 44 — у 37%,
серушка (R. r. fluviatilis) 42—45; 43 чешуи у 50%,
вобла (R. r. caspicus) 42—47; 44 чешуи у 38%, 43 — у 34%.

Или у европейского ельца (Leuciscus leuciscus leuciscus) в анальном плавнике наичаще 8 [ветвистых] (820) лучей (пределы вариаций 7—9), а у его сибирского подвида (L. l. baicalensis) наичаще 9 (пределы вариаций 8—11) (Берг, 1912б: 103, 110). Затем изменение признака совершается постепенно, по мере того как мы передвигаемся от области распространения материнского вида к району, занятому подвидом.

Все это тем не менее не колеблет нашего положения, что географическим формообразованием сразу захватываются громадные массы особей: *норма* всего комплекса оказывается измененной.

По вопросу о способе образования подвидов русские ботаники высказывали взгляды, аналогичные вышеприведенным. В. Л. Комаров (1901: 84) говорит, что новые подвиды, или «расы», по его терминологии, лишь в очень редких случаях образуются на почве индивидуальных отклонений, {ибо перекрестное опыление и гибридизация быстро сглаживают возникшие у отдельных индивидуумов особенности}. «Для возникновения новой расы необходимо, чтобы характерные ее свойства появились сразу у целого рода неделимых, вернее, даже у всех неделимых, населяющих данную географическую область». По справедливому мнению Комарова, это имеет место везде, где, например, происходят изменения климата: «Они отражаются на всех обитателях данной местности, убивают одних, перерабатывают других, наконец, приготовляют возможность для переселения новых граждан из соседних областей». «Процесс происхождения новых рас (или подвидов, по нашей терминологии — *Л. Б.*) есть процесс переработки целых поколений определенным воздействием физико-географических условий, и изменения обоих идут всегда параллельно и с одинаковой степенью резкости». «Процесс образования новых рас (т. е. подвидов — *Л. Б.*), приуроченный к вековым изменениям климата и других условий жизни растений, является по существу своему медленною и незаметною для нас переработкою физиологических отправлений организма, влекущих за собою медленное, но коренное преобразование и морфологического строения его» (: 85).

Такого же взгляда держится и И. К. Пачоский. Этот авторитетный ботаник не соглашается с весьма распространенным мнением, что виды возникают в одном месте и затем путем миграций расширяют область своего распространения; возникновение нового подвида как акт, совершающийся под влиянием общих причин, происходит на значительной, иногда на всей площади, занятой расщепляющимся материнским подвидом (1910: V—VI; 1914: XXVI).

[5] Для элементарных видов это, по-видимому, не всегда справедливо. Так, по наблюдениям Розена, при скрещивании элементарных видов крупки Erophila verna получились промежуточные формы.

[6] Ср. также данные о полиморфизме самок у Papilio agamemnon.

Отмеченное выше явление — «эпидемический» характер видообразования, массовое, стихийное обнаружение новых признаков сразу на громадной территории — имеет в вопросе об эволюции первостепенное значение. Согласно взглядам сторонников естественного отбора, из громадной массы особей только немногие способны подняться на высшую ступень путем борьбы за существование (Plate, 1913 : 512, 604); по нашему же мнению, процесс видообразования захватывает громадное число особей. Мы особенно упираем на это, ибо Дарвин в гл. IV «Происхождение видов» (1898 : 71; *1939 : 348*) говорит: «Я полагаю, что естественный отбор будет действовать очень медленно, только через длинные промежутки времени и *только на небольшое число обитателей данной страны одновременно*».[7]

Если бы вариация не захватывала сразу громадной массы особей, то сплошь и рядом она оказывалась бы, с точки зрения отбора, не имеющей никакого значения. Так, пчелам выгодно иметь длинный хоботок, ибо в этом случае они могут высасывать мед из цветов клевера. Но видоизменение в сторону увеличения длины хоботка должно касаться множества особей, ибо, работая с индивидуальной изменчивостью, отбор здесь не может повести ни к какому прогрессу. Поясним примером. Хохловым (1916: 23) измерена длина хоботка у 1800 русских пчел, принадлежащих к шести породам. По убывающей длине хоботка эти породы располагаются так: абхазская (6.73 мм), карсская, крайнская, украинская, итальянская, орловская (6.28 мм). Средняя длина хоботка у абхазской пчелы 6.73 мм, пределы вариации 7.15 мм и 6.33 мм. Пчелы с хоботком в 7.15 мм имеют, конечно, преимущество в жизненной борьбе, но оно совершенно компенсируется для жизни улья тем, что есть и невыгодные вариации в обратную сторону, причем из 300 исследованных абхазских пчел наибольшая длина хоботка встречена у двух, а наименьшая — тоже у двух. Таким образом, работая с индивидуальной вариацией, отбор не может дать ничего нового. Выгода для породы получится лишь в том случае, если увеличение длины захватит большую массу особей, больше половины. Но это будет уже вариация в определенном направлении, в которой не место элементу случайности. Это обстоятельство — массовое изменение длины хоботка — мы как раз и наблюдаем, если перенесемся в другой географический район, в Абхазию. Здесь по сравнению с Орловской губернией условия почему-то более благоприятные для увеличения длины хоботка у пчелы, и это явление проявляется *в массовых размерах*: у абхазской пчелы преобладающая длина хоботка 6.60—6.90 мм, тогда как у орловской 6.16—6.38 мм. На красном клевере могут работать пчелы с длиной хоботка не менее 6.70 мм; и вот у абхазской породы таких пчел 61%, а у орловской всего 1.3% (Хохлов : 31).

2. Что видообразованием должна сразу захватываться большая масса особей, об этом можно еще судить по результатам действия отбора. Выше (стр. 131) мы уже показали, что роль отбора заключается в *сохранении нормы*. Поэтому изменение может произойти только в том случае, если *норма*, т. е. среднее состояние комплекса особей, окажется измененным. Между тем, по мнению Дарвина, в силу принципа расхождения признаков (divergence of characters) «изменения, наиболее между собою различные, наиболее расходящиеся, сохраняются и будут накапливаться естественным отбором». «Группа животных, организация которых представляет мало разнообразия, не выдержала бы конкуренции с другой группой, организация которой более разнообразна» (1898 : 75; *1939 : 353—354*).

[7] Но с другой стороны, в «Изменениях животных и растений» (1909 : 443; *1951 : 594*) Дарвин говорит: «В изолированных местностях продолжительное пребывание в различных условиях жизни может вызвать появление новых рас и без помощи отбора». Ко времени опубликования этой книги Дарвин значительно изменил свой взгляд на роль отбора (см. об этом выше, стр. 106).

В доказательство консервативного действия отбора приведем еще некоторые примеры.

J. A. Harris (1913 : 686) исследовал смертность большого количества семян фасоли (Phaseolus vulgaris) при полевых культурах и нашел, что наиболее подвержены смертности самые тяжелые и самые легкие семена. Лучше всего выживают семена среднего веса. Средний вес большого количества выживших семян не отличается от среднего веса той серии, откуда они взяты; но только изменчивость выживших меньше. Крупные и мелкие семена менее способны развиться в готовое растение, чем семена нормального веса.[8]

Все это и многое другое заставляет нас прийти к выводу, что наиболее шансов сохраниться имеют вовсе не уклонившиеся особи, а напротив — *наиболее подходящие к норме*. Это стоит в связи с принципами конвергенции признаков и «эпидемической» мутационной изменчивости, о чем мы говорили выше: раз изменения наступают закономерно, не случайно, они должны обнаружиться у громадного большинства особей; но раз изменения не происходят, раз время для изменений еще не приспело, отдельные изменившиеся особи обречены на гибель: прочая масса организмов не пойдет за ними.

Весьма нередко как доказательство действия отбора упоминаются наблюдения Bumpus (1899) над воробьями. Во время одной бури в Новой Англии погибло 136 воробьев, которые были подробно изучены в отношении изменчивости. Сравнение с воробьями этой местности показало, что погибли как раз особи, уклонявшиеся от типичного, среднего образца воробьев данного места, т. е. имевшие не средней длины хвосты, крылья, клювы, а как раз особенно длинные или короткие. Выжили, говорит Плате (Plate, 1913a : 184), те, которые наиболее приближались к норме.

Но это как раз и опровергает принцип отбора. Следовало бы ожидать, что выживут в борьбе за существование именно уклоняющиеся экземпляры: какое-нибудь из имеющихся отклонений от нормы ведь могло бы оказаться случайно полезным. Таким путем могло бы быть положено начало новой форме. Но, оказывается, этого именно нет: в случае с воробьями как раз наиболее приспособленной оказалась громадная масса *средних* особей. Отсюда совершенно ясно, что отбор не может отобрать наиболее приспособленных, ибо наиболее приспособленные уже существуют раньше в лице большинства особей.

Таким образом, чтобы иметь шансы сохраниться, полезный признак, или приспособление, должен сразу проявиться *у громадной массы особей*; такие особи будут наиболее устойчивы против неблагоприятных влияний; крайние же уклонения погибнут.

Данные Bumpus не представляются единичными. H. Crampton (1904) измерил 1090 куколок бабочки Philosamia cynthia, собранных в декабре 1899 года в Нью-Йорке. Часть их погибла, оставшиеся дали бабочек. При этом оказалось, что отмерли куколки как раз наиболее отклонявшиеся от нормы. Этот случай особенно любопытен тем, что куколки не в состоянии активно пользоваться своими органами (цит. по: Przibram, 1910 : 213).

Напомним далее о том массовом изменении, какое претерпели в новых географических условиях формы черепа у потомков евреев и сицилийцев, переселившихся в Америку, [а также об опытах с Zoarces viviparus] (см. гл. VI, § 2 и 4).

Словом, отбор есть фактор, сохраняющий норму и уменьшающий изменчивость. Поэтому он не может служить орудием образования новых форм. Раз так — новые географические формы должны получаться массовым путем.

[8] Следует, однако, отметить, что у некоторых серий бобов (1913 : 758) менее способными к развитию были крупные семена, у других — мелкие.

Сам Дарвин со свойственной ему добросовестностью указывает (1898, гл. IV: 61; *1939 : 336*), что бывают случаи, когда вся масса особей данного вида или значительная часть их изменяется в определенном направлении (или, по выражению Дарвина, «сходным образом», similarly) «без всякого участия какой-бы то ни было формы отбора». Причину Дарвин видит в том, что «сходная организация должна претерпевать и сходные воздействия среды» (ср. также: гл. XIV : 286 и 1909, гл. XXIII, начало; *1939 : 616* и *1951 : 656*).

Если новая образующаяся форма («разновидность», по Дарвину) проявится, как полагает Дарвин, в лице единственной особи или небольшого количества особей, то она путем скрещивания растворится в общей массе родительской формы. Конечно, совершенно исчезнуть она не сможет, так как, раз новый признак будет наследственным и мы имеем дело с разновидностью (а не с видом), то наступает альтернативное, или менделевское, наследование. Плате (Plate, 1913 : 445—446) приводит такой пример. Пусть имеется 6 черных мышей, свободно скрещивающихся только между собой; из них два гомозиготных самца, две таких же самки, один гетерозиготный самец и одна гетерозиготная самка. При всевозможных комбинациях скрещивания мы будем иметь на 25 гомозиготных черных 10 гетерозиготных черных и 1 гомозиготную белую. Это соотношение будет сохраняться во всех поколениях.[9] Сам Плате приходит к пессимистическому выводу, что «новая раса, выступающая в виде отдельных особей, не может сделаться господствующей, если она не обладает какими-нибудь преимуществами в организации». Притом Плате взял пример, когда новообразование захватывает целую *треть* всего состава, тогда как, по Дарвину, мы должны принимать сотые или тысячные доли процента. Чтобы спасти гипотезу естественного отбора, Плате принужден прибегнуть к содействию «географической, биологической и половой изоляции».

Словом, можно сделать такой вывод: новая форма сделается господствующей, если она *сразу*, при своем возникновении, окажется господствующей. Это и есть другое выражение для нашего положения, что новые формы образуются «эпидемически».

2. Новообразования в языках

По тому же типу, что и у подвидов, идет образование новых форм в *языках*: здесь тоже новообразование захватывает очень большие группы особей, и притом одновременно; индивидуальные же отклонения исчезают со смертью той особи, у которой они возникли. Все особенности говора, характеризующие какое-либо наречие, проявляются у всех детей данной области одновременно и независимо. Этим объясняется удивительное однообразие основ фонетики и, частью, морфологии, наблюдаемое у громадного числа индивидов, составляющих данную языковую единицу. Так, русский язык характеризуется повсюду, на всей территории его распространения, полногласными сочетаниями *оро*, *оло*, *ере*, *ело*; в южнославянских языках и чешскословацком мы вместо этих сочетаний всюду находим *ра*, *ла*, *рь*, *ль*, в польском и других западнославянских везде *ро*, *ло*, *рже*, *ле*; например, русскому *ворона* соответствует древнеболгарское *врана* и польское *wrona* (примеры взяты у Шахматова, 1916 : 19). Другой пример: южновеликорусское наречие в отличие от северновеликорусского и малорусского характеризуется *аканием*; явление это очень древнее, восходящее к эпохе, предшествующей сожительству восточнорусов с се-

[9] Несколько более благоприятным окажется случай, если материнская форма будет рецессивной, мутант же доминантным. Но и тогда, при тех же благоприятных условиях, какие мы имеем в примере Плате, на 25 материнских (рецессивных) особей будет 10 с признаком DR и один с DD. Но, повторяем, частота новых уклонений здесь чрезмерно преувеличена по сравнению с требованиями теории отбора.

вернорусами в бассейнах Оки и верхнего течения Волги; развилось оно раньше обособления белорусского наречия (т. е. раньше XII века), ибо аканье известно и в белорусском наречии (: 53—54). Мало правдоподобно, чтобы аканье развилось из одного центра, а затем постепенно распространилось на всю массу южновеликоруссов.[10] Гораздо вероятнее, что этот признак сразу охватил целую громадную группу русского населения. Другое звуковое явление, хорошо подтверждающее только что высказанную мысль и характерное для всего русского языка, это выпадение глухих, *ъ* и *ь*, то есть полное исчезновение их в одних случаях и переход в *о* и *е* — в других; оно произошло во второй половине XII века и, может быть, в первые десятилетия XIII века *одновременно на всем пространстве, занятом русскими говорами* (там же: 84—85). Около этого времени, XII—XIII века, утратилось в русском языке употребление двойственного числа, беспредложного местного падежа, аориста, достигательного наклонения, имперфекта, давнопрошедшего времени, склонения и употребления по родам сравнительной степени прилагательных, склонения и изменения по родам причастий и т. д. Словом, произошла как бы перечеканка, или переливка русского языка одновременно на громадной территории. Вскоре, в конце XIII или начале XIV века, определилось также возникновение новой народности, великорусской.

Подобным образом в XV-м столетии в испанском языке исчез звук *ш*, заменившийся с того времени повсеместно звуком *х* (исп. j).

В подтверждение наших соображений сошлемся на авторитет известного французского лингвиста Мейе (1911 : 22).[11] «Существуют, — говорит он, — новшества, имеющие глубокие причины и появляющиеся у *всех детей*, родившихся в той же местности от туземных родителей в течение определенного промежутка времени. Начиная с определенного момента *все дети* (курсив мой, — *Л. Б.*), рожденные в той же местности, имеют ту или другую артикуляцию, отличную от артикуляции старших, и не способны произнести старую артикуляцию». Так, с известного времени в северной Франции дети вместо *l* (мягкого) стали употреблять йрек (т. е. *й*), например, слово vaillant (отважный) стали произносить не *вальян*, как раньше, а *вайан*. Это произношение теперь распространилось повсеместно в северной Франции, но есть еще места, где лица, родившиеся около 1850 года, еще умеют произносить *l*, а более молодое поколение — уже не умеет. Другой пример: двойственное число сохранилось в Аттике до конца V столетия до н. э., но авторы, родившиеся между 440 и 425 годами, как Платон и Ксенофонт, уже начинают обнаруживать колебания в употреблении двойственного числа, а затем оно исчезает совершенно. «Изменения такого рода, будучи общими *всем поколениям, начиная с определенного момента* (курсив мой, — *Л. Б.*), переходят и к младшим поколениям; они, следовательно, накопляются и, смотря по быстроте их распространения, изменяют язык в более или менее продолжительное время». Они происходят, говорит французский лингвист (: 23), «не от желания нового; наоборот, они происходят, несмотря на усилия точно воспроизвести язык взрослых».

Как у животных и растений, так и в языках наблюдается, что у одних комплексов (видов, языков) новообразования быстро сменяют одно другое, а у других признаки держатся более стойко, или, как выражается Мейе, «целый ряд поколений сохраняет почти неизменным тот же говор».

Мы не можем отказать себе в удовольствии привести из названного труда еще следующее место, где с необыкновенной ясностью выступает

[10] А. А. Шахматов (1916 : 83—84) держится иного взгляда: начало изменениям в языке кладут отдельные личности, и распространение этих нововведений зависит от того, найдут ли они «отзвук в психической и психофизической природе окружающей языковой среды».

[11] Мое внимание на его книгу обратил Л. В. Бианки.

параллелизм в развитии языка и процессе видообразования у организмов, как мы его понимаем в настоящей работе. Отметив только что приведенные факты из истории языка, Мейе продолжает (: 23) :

«Таков нормальный тип эволюции языка. Он является результатом естественной преемственности поколений и тождества стремлений и способностей, наблюдаемого в среде лиц ряда поколений в данный период времени. Хотя изменения этого типа происходят *независимо в каждом говоре данной местности,* не следует упускать из виду, что они имеют место в *различные, но близкие моменты времени с незначительными уклонениями во всех местах, занятых в общем однородным населением* (курсив мой, — *Л. Б.*), говорящим на том же языке и живущим в одинаковых условиях. Так, *l* превратилось в *й* во всей северной Франции, двойственное число в греческом языке исчезло еще в доисторический период в эолийском диалекте, в ионическом диалекте Малой Азии и в дорическом диалекте о-ва Крит, а в четвертом веке до н. э. в аттическом, в дорическом, в лаконском, в беотийском, в дельфийском, т. е. в городах континентальной Греции. *Причины таких изменений, вообще неизвестные, свойственны не одному месту, а действуют в обширных областях*» (курсив мой, — *Л. Б.*).

По моему мнению, подобного рода видоизменения в языке обусловлены вариациями в органах речи, т. е. имеют анатомическую основу. Эти явления, таким образом, входят в круг ведения естествоиспытателя: они вполне гомологичны тем новообразованиям, каким во времени (геологически) или в пространстве (географически) подвергаются формы организмов.

3. Гетерогенные вариации, или мутации де Фриза

Теперь нам нужно разобрать вопрос, не получаются ли новые формы тем путем, которому Кёлликер (Köllicker, 1864) дал название *скачкообразной изменчивости* (sprungweise Veränderungen), Дарвин (1868, гл. XI; русск. пер. 1909) *почковой вариации* или *sports*, Данилевский (1885, ч. 1, 401—411) *крупных внезапных самопроизвольных изменений,* Коржинский (1899) *гетерогенных вариаций* и де Фриз (1901) *мутаций.*

Примером мутаций может служить цельнолистная земляника, Fragaria monophylla, — новый вид, сразу полученный в 1761 г. Дюшеном от семян обыкновенной лесной земляники (Fragaria vesca) и оказавшийся устойчивым. Об этом упоминают и Дарвин (: 255), и Данилевский (: 406), и Коржинский (: 8—9), и де Фриз (1901, : 136, рис.; 1906 : 365, рис.).

Мы не будем разбирать здесь вопрос, получаются ли новые формы путем накопления медленных, незаметных изменений, как обычно принимают,[12] или же быстрым скачком, внезапно, как полагает де Фриз. Мы коснемся лишь количественных отношений, в каких появляются мутации де Фриза. И это нам позволит разрешить вопрос, образуются ли в природе новые признаки путем гетерогенных вариаций.

Как правило, мутации появляются на очень небольшом количестве экземпляров. «Вполне точных и внушающих доверие наблюдений над появлением какой-либо гетерогенной вариации более чем в одном экземпляре одновременно мне решительно неизвестно», — говорит Коржинский (: 77). Гетерогенные вариации нередки в культуре; здесь они сохраняются; дикорастущие растения, хотя тоже дают отклонения, но отклонения эти обыкновенно вымирают (: 78). Но даже и среди культурных форм мутации нередко или вовсе не достигают цветения (напр., Broussonetia papyrifera var. dissecta), или цветут редко и скудно, или, наконец, если и цветут, то совсем не дают семян или очень мало (: 82).

В опытах де Фриза (Vries de, 1901 : 157, 178), произведенных над 53 500 экземплярами Oenothera lamarckiana, мутации обнаружены лишь у 834 экземпляров, или у 1.5% исследованных особей, т.е. у ничтожного

[12] Из палеонтологов на этом особенно настаивает Osborn, 1912, 1915.

количества. Всего получено семь форм мутантов; при этом численность каждой из них никогда не доходила до 2% от количества высеянных Oe. lamarckiana.[13]

Очевидно, это не тот способ, каким образуются новые наследственные формы в природе, где процессу видообразования подвергается сразу громадное количество особей.

Сам де Фриз замечает (de Vries, 1906 : 344), что среди природных элементарных видов, например у Draba (Erophila), нельзя подметить одной какой-либо материнской формы, которая бы, подобно Oenothera lamarckiana, дала начало прочим видам: там количественное отношение разных элементарных видов приблизительно одинаково. Следует ли отсюда заключить, спрашивает де Фриз, что основная форма Draba вымерла? Или она скрыта среди массы других форм Draba? «Если бы наши мутанты, Oenothera gigas и Oe. rubrinervis, росли в диком виде *в таких же количествах,* что и Oe. lamarckiana, то возможно ли было бы сказать, какая из них произвела другие?» (курсив мой, — *Л. Б.*). В таких же количествах! В этом и заключается вся суть дела.

Мутации у львиного зева (Antirrhinum) и у мухи Drosophila — у обоих, как и у Leptinotarsa, менделирующие в отношении одного фактора — тоже появляются в очень малом количестве особей: [на 1000 семян Antirrhinum в опытах Баура приходилось 2% гетерозиготных мутаций и всего 0.5% гомозиготных]. (830 об.)

Де Фриз говорит (1901 : 179; 1906 : 349), что те мутации, которые ему удалось получить из Oenothera lamarckiana, не имеют определенного направления; они наступают беспорядочно. Одни из этих мутаций сильнее (Oe. gigas), другие слабее (Oe. albida), чем родительная форма; одни имеют более широкие листья (lata), другие узкие (oblonga); одни имеют более крупные цветы (gigas), другие более интенсивно желтые (rubrinervis), третьи более мелкие цветы (scintillans), четвертые более бледные (albida); коробочка может быть или длиннее (rubrinervis), или толще (gigas), или более закруглена (lata), или мельче (oblonga), или совсем без семян (brevistylis); у rubrinervis есть наклонность стать однолетней, у gigas — двулетней (: 351) и т. д. «Если для того, чтобы обеспечить появление одного полезного нового признака, природа должна одновременно произвести десять или двадцать или еще больше плохих (мутаций), то следует признать возможность улучшений, происходящих благодаря чистому случаю», — говорит де Фриз (1906 : 430).

Между тем те вариации, которые дают начало новым жизнеспособным формам, идут в определенном направлении, как мы показали в предыдущих главах. Впрочем, и в отношении мутаций нет основания придерживаться по сейчас затронутому вопросу первоначального мнения де Фриза.[14]

Те мутации, которые наблюдал~~и~~ де Фриз у Oe. lamarckiana, как теперь выяснилось, есть почти наверно результат гибридной природы этого растения. По крайней мере Дэвису (Davis, 1916) путем скрещивания Oe biennis и Oe. franciscana удалось получить помесь [(Oe. neolamarckiana)], чрезвычайно похожую на Oe. lamarckiana. Этот последний вид не входит и не входил в состав американской флоры;

[13] Мне непонятно поэтому, почему де Фриз (1901 : 177; 1906 : 346) в числе своих «законов изменчивости» выставляет: «Новые виды возникают в большом числе особей». Это положение, с которым я принципиально согласен, вовсе не вытекает из опытов де Фриза над энотерой. Необходимо, впрочем, отметить, что в позднейших опытах Bartlett (1915) над Oe. pratibola наблюдалось, что из 500 растений процессу мутации подвергались 499.

[14] В позднейшей работе (1914 : 16—17) де Фриз, защищая свой взгляд на мутации как на изменения, не имеющие определенного направления, высказывает, хотя и с оговорками, предположение, что отбор, устраняя вредные мутации, может произвести впечатление, будто мутации идут в определенном направлении. Ср. также: de Vries, 1901 : 144.

он стал известен только с 1797 г., когда впервые был описан в Париже по экземплярам, выращенным в ботаническом саду при парижском Museum d' Histoire Naturelle. К тому же приводят результаты менделистического анализа продуктов скрещивания Oe. lamarckiana (Renner, 1917, 1919; Müller, 1918).

Вообще вопрос с «мутациями» Oenothera lamarckiana оказывается теперь много сложнее, чем это принимал де Фриз в 1901—1903 годах, когда он опубликовал свою Mutations theorie.[15] В настоящее время не может быть сомнения в том, что Oe. lam. есть форма *гетерозиготная*. Но назвать ее гибридом обычного, менделевского, типа нельзя: продуктами ее расщепления являются так называемые «мутанты».

Сам de Vries еще в 1903 году (:504) признавал, что Oe. lamarckiana есть «полумутант», происходящий от комбинации гаметы, подвергшейся процессу мутации, с гаметой, мутации не подвергавшейся. От такой комбинации получается гетерозиготная форма, кажущаяся тем не менее константной. Замечательные наблюдения Реннера (1916) привели его к выводу, что Oe. lamarckiana образует всегда два сорта гамет, которые он называет один — velans, другой — gaudens. Путем самооплодотворения Oe. lamarckiana может давать начало следующим комбинациям: gaudens×gaudens, (2×) gaudens×velans, velans×velans.

Из этих комбинаций гомозиготные (gaudens×gaudens и velans×velans) нежизнеспособны; выживают только гетерозиготные, т. е. gaudens×velans, которые и образуют то, что называется Oe. lamarckiana. Что это так, доказывается между прочим тем обстоятельством, что 50% семян у Oe. lamarckiana нежизнеспособны. Таким образом, константность Oe. lamarckiana лишь кажущаяся, зависящая от гибели гомозиготных комбинаций; поэтому обозначать Oe. lamarckiana как «константный гибрид» (де Фриз) в отличие от менделевских гибридов неправильно. Но вместе с тем очевидно, что это и не обычный менделевский гибрид, ибо, как замечает Lotsy (1917a : 328), гаметы, какие дали начало «гибриду», те же самые, что были и у родительских форм. Heribert Nilsson, Renner и Müller (1918) считают Oe. lamarckiana сложным гибридом менделевского типа. Muller, по аналогии с мухой Drosophila, допускает участие «летальных» факторов, а также — обмена факторов между хромосомами. Напротив, Lotsy (1917a : 300) высказывает предположение, что Oe. lamarckiana есть не настоящий гибрид, а прививочный (т. е. нечто подобное химере Cytisus Adami, см. выше, стр. 118), у которого, однако, произошло слияние ядер обоих составляющих компонентов. Лотси признает Oe. lamarckiana за *ядерную химеру* (приблизительно она соответствует Solanum darwinianum). У нее оба компонента ядра ведут себя самостоятельно и дают начало тем же самым гаметам, которые их произвели. Как известно, в настоящее время удалось построить Oe. lamarckiana из ее компонентов: при скрещивании Oe. biennis×Oe. lamarckiana получается две константные формы, Oe. lata и Oe. velutina; скрещивая теперь lata с velutina, можно снова получить lamarckiana. Кроме того, те же lata и velutina получаются в качестве продуктов разложения от скрещивания не только biennis с lamarckiana, но и muricata с lamarckiana; из этих последних laeta и velutina тоже можно восстановить lamarckiana.

Некоторые из мутантов Oe. lamarckiana ведут себя так же, как и сама Oe. lamarckiana, и могут тоже быть названы ядерными химерами.

Лотси высказывает предположение, что вообще появление мутаций есть следствие гетерозиготности исходных форм. И, возможно, что это правильно.

[15] Ср., напр., то, что говорит де Фриз (1912) о мутациях энотеры (русск. пер. 1914 : 34 сл.).

Далее, де Фриз исследовал до сотни видов в отношении их способности к мутациям. Результат был отрицательный, и только у Oe. lamarckiana обнаружены мутации. Отсюда ясно, что Oe. lamarckiana есть форма совсем особенная. Де Фриз предполагает (1901 : 151), что из растений исследованного им района лишь Oe. lamarckiana находится в периоде мутаций.

Наконец, Heribert Nilsson еще в 1912 году показал, что мутанты Oe. lamarckiana *не константны*: некоторые дают начало материнской форме, иные же — другим мутантам. Так, leptocarpa дает nanella; nanella дает oblonga; oblonga дает albida, elliptica и rubrinervis; scintillans дает lamarckiana, lata, nanella и oblonga и т. д. Это показывает, что мутанты де Фриза вовсе не всегда постоянны, а некоторые из них расщепляются. Нильсон приходит к выводу, что в мутациях Oe. lamarckiana мы имеем дело *с явлениями сложных перекомбинаций признаков, уже имевшихся в исходной форме.*

[В настоящее время обнаружено, как указывает R. Goldschmidt (1923), что целый ряд мутантов через некоторое время, путем обратной мутации, возвращается к состоянию исходной формы. Для Datura опыты Blakeslee показали, что возврат происходит даже вегетативным путем.

Далее мутанты мухи Drosophila в большинстве случаев гораздо менее жизнеспособны, чем материнская (основная) форма, и чем более велик мутационный скачок, тем жизнеспособность мутантов менее. Из доминантных мутантов, составляющих всего около 10%, большинство в гомозиготном состоянии вообще не жизнеспособно, а из рецессивных мутантов большая часть тоже оказывается мало приспособленной к жизненной борьбе. Эти факты, говорит Goldschmidt, показывают, что мутация вообще говоря представляет собой видоизменение гена в сторону ненормальности. Вообще вероятность получения жизнеспособного гена путем мутации весьма мала.] (837)

Из предыдущего ясно, что ни индивидуальные наследственные отклонения вроде мутаций энотеры, ни подобные же, но менделирующие мутации типа львиного зева, колорадского жука или плодовой мухи, ни тем более индивидуальные ненаследственные формы (флуктуации) не могут дать начала *новым* формам (нациям, подвидам, видам). Для получения новых стойких форм необходимо массовое преобразование всего или почти всего комплекса особей на данной территории: только тогда вариация будет прочно закреплена наследственностью.[16]

А массовое преобразование форм происходит, насколько мы знаем, при двух условиях.

Во-первых, при изменении географической среды в пространстве, т. е. при географической изоляции, где мы имеем дело с процессом *хорономическим*. Примером могут служить восточноазиатские пихты: в лесах Манджурии и на юге охотской области распространена Abies nephrolepis, в Японии на о-ве Хонсю A. veitchii, на Сахалине и Хоккайдо A. sachalinensis, на Камчатке A. gracilis. Все эти виды, по мнению Комарова (1901 : 215), некогда составляли один.

Во-вторых, при процессах *автономических*, когда изменения появляются при переходе из одного геологического яруса в другой. Пример — уже упомянутые (гл. II, § 3) ряды палюдин. К этому и переходим в следующем параграфе.

4. Мутации Ваагена

Палеонтолог Вааген (Waagen, 1869 : 186), основываясь на своих исследованиях над юрским аммонитом Opellia subradiata, установил впер-

[16] Повторяем, мы не разбираем вопроса о том, возникают ли новые формы скачкообразно или постепенно. Здесь нас интересуют мутации лишь с точки зрения количества, в каком они появляются в природе.

вые понятие *мутаций* и выяснил различие его мутаций от того, что мы теперь называем подвидом (отметим, что мутации Ваагена не имеют ничего общего с мутациями де Фриза). Вааген говорит, что «вариететы» (по теперешнему — подвиды), которые ботаниками и зоологами обозначаются как «местные» (локальные), «географические», «пространственные», есть образования временные, ограниченные определенным геологическим горизонтом и не появляющиеся в более высоких (молодых) горизонтах; они имеют второстепенное систематическое значение. В отличие от географических вариететов мутации есть преобразования вида, наблюдаемые во времени, при переходе из одного геологического горизонта к другому. Они постоянны.

Восходящий ряд мутаций в последовательной свите горизонтов есть *коллективный вид* Ваагена (=Formenreihe Бейриха = phylum многих современных палеонтологов).

То, что Вааген называет мутацией, есть результат, по-видимому, одних внутренних (автономических) причин. Такого мнения держался и сам Вааген: он приписывает происхождение мутаций «присущему организмам закону» (das Gesetz der Entwickelung, das dem Organismus innewohnt: 239), причем указывает, что такое понимание расходится с взглядами Дарвина. Свое мнение Вааген основывает на том, что в разных местах Европы, где обнаружены одни и те же мутации, не могли быть одинаковые внешние условия; а между тем формы получились тождественные.

Напротив, «географические вариететы», или подвиды (subspecies) происходят от воздействия одних внешних географических факторов.

Таковы различия между мутациями Ваагена и подвидами. Общими же признаками как для мутаций Ваагена, так и для подвидов являются: 1) массовый характер преобразования, 2) развитие в определенном направлении.

О том, что и для мутаций Ваагена необходимо массовое видоизменение, говорит следующее замечательное наблюдение Неймайра. Аммониты из ряда Phylloceras heterophyllum показывают все большее и большее усложнение лопастной линии по мере того как мы будем переходить от более старых отложений к более молодым; здесь наблюдается эволюция в определенном направлении. Но в то же время среди особей одного и того же вида, встречающихся одновременно, среди так сказать ровесников по возрасту, индивидуальных отклонений чрезвычайно мало. «Я изучал, — говорит Неймайр (Neumayr, 1889: 59—60), — долго и самым основательным образом филлоцератид; через мои руки прошло материала по этой группе больше, чем было в распоряжении какого-либо другого палеонтолога; и я пришел к выводу, что мало есть форм, у которых были бы столь ничтожны различия между одновременно живущими особями каждого вида; если и имеются различия, то они касаются каких угодно других признаков, но только не лопастной линии. И несмотря на это, в последовательных отложениях лопастная линия меняется коренным образом».

Так говорит Неймайр. Очевидно, мы в одновременных отложениях потому не встречаем вариаций в лопастной линии, что изменение захватывает сразу всю *массу особей*.

Подобно Ваагену, и Неймайр (: 60) держится мнения, что образование подвидов есть нечто существенно отличное от формирования мутаций.[17]

[17] Подобным образом и известный зоогеограф Ортман (Ortmann, 1896b: 63; 1896a: 31—32) полагает, что естественным отбором можно объяснить превращение одного вида в другой (т. е. мутации Ваагена), или эволюцию во времени, но не расщепление одной формы на две или более форм, т. е. эволюцию в пространстве, которая обязана пространственной изоляции. Но мы выше отметили, что и мутации своим происхождением не обязаны отбору.

Ни в образовании мутаций Ваагена, ни в образовании географических форм (видов, подвидов, наций) естественный отбор не играет роли, ибо и те, и другие изменения (1) захватывают сразу громадную массу особей и (2) идут в определенном направлении, а и первое, и второе несовместимо с принципом отбора случайных уклонений.

Мутационное образование форм идет *периодически, скачками*. Есть эпохи, когда творческая сила природы проявляется в образовании неистощимого калейдоскопа органических форм, и есть времена, когда эта сила работает по будничному или как бы дремлет. Внешнее выражение сказанного мы находим в самом делении на эры, периоды, эпохи и т. д. Крупные подразделения основаны на *резкой* смене флор и фаун. Но с другой стороны, мы имеем детальное расчленение юры на зоны, каждой из коей свойствен свой вид аммонитов; в это время видообразовательная работа природы шла более спокойным темпом.

Вышеизложенная мутационная теория видообразования объясняет нам целый ряд явлений, ранее загадочных. Именно:

1) *полифилетизм* как мелких, так и крупных групп; причиной его является самый способ образования новых форм — полифилетический, путем преобразования больших масс особей или сплошь всего состава вида;

2) *внезапное появление видов*;

3) *отсутствие переходов между видами*; виды образуются: или а) в процессе геологического, мутационного преобразования, захватывающего всю массу особей или крупную площадь распространения данного вида, или в) в процессе географической изоляции; если при этом последнем процессе комплекс особей окажется резко морфологически отделенным от наиболее ему родственного комплекса, мы говорим о виде, если нерезко — о подвиде.

В подтверждение пунктов 1—3 сошлемся на мнение известного палеофитолога Цейлера (Zeiller, 1900): «Если рассматривать вид в широком смысле слова, если исследовать специально виды вымершие и, следовательно, позволяющие проследить все их вариации во всем объеме, то можно видеть, что эти вариации, дойдя до известного предела, останавливаются, не переходя за границы, отделяющие их от самых близких видов. То же справедливо и для родов» (: 383—384). Если проследить последовательность родов или видов, имея дело с формами, по-видимому родственными и замещающими друг друга исторически, то, как бы полны ни были палеонтологические данные, всегда серия оказывается прерванной: в конце концов промежуточных форм мы не находим (: 384).

Это отсутствие переходных форм и есть следствие образования видов путем мутаций. Признавая прогрессивную эволюцию, Zeiller полагает, что преобразования форм происходили если и не внезапно, то во всяком случае очень быстро (: 384).

Мнение о скачкообразном характере эволюции не представляется в сущности новым. Его поддерживали многие авторитетные натуралисты. Несмотря на различия во взглядах, его держались и Жофруа Сент-Илер, и Кювье. Бэр в 1876 году (: 436) писал: «В какой форме следует себе мыслить трансмутацию? Я отвечаю не колеблясь: как скачкообразную; ход развития испытывает некоторое изменение, и в соответствии с этим результат значительно модифицируется».

Вообще, [принцип] (841 об.) Аристотеля (De incessu animalium, c. 2 et 8) и Лейбница natura non facit saltus (природа не делает скачков) следует понимать с большим ограничением. И, пожалуй, с не меньшим правом можно утверждать, что natura facit saltus (природа делает скачки). Всякий прогресс осуществляется скачками. *Ритм*, какой наблюдается в физическом мире, а равно в области идей, есть не что иное как проявление закона прерывистости развития. Рождение и смерть особей, видов, идей — есть процесс катастрофический. Появлению на свет всех этих категорий предшествует длинный скрытый пе-

риод развития, протекающий на основе некоторых законов, а затем сразу наступает скачок, saltus, выражающийся в появлении их на свет, распространении по поверхности земли и завоевании себе места «под солнцем». Точно так же постепенным, внутренним процессом подготовляется смерть, которая тоже наступает внезапно. Процесс перехода газа в жидкость есть изменение скачкообразное. Развиваемое в последнее время в физике учение о квантах показывает, что энергия, выделяемая каким-либо источником, продуцируется не беспрерывно, а испускается порциями, как бы пачками, «квантами». Незадолго перед войной Пуанкаре высказал взгляд, что дифференциальное исчисление, весьма удобное как метод, вместе с тем не служит отображением процессов, фактически совершающихся в природе, где величины стремятся к нулю не путем бесконечно малых изменений, а скачкообразно, прерывисто.

Итак, мы с неменьшим правом, чем Лейбниц, можем выдвинуть противоположное утверждение: natura facit saltus. В течение известных, иногда больших промежутков времени организмы остаются в неизменном (стационарном) положении, а затем наступает мутационный период, когда видообразование идет особенно интенсивно.

Весьма ясно обнаруживается «катастрофический» характер образования новых форм — в палеонтологии. Изменчивость, говорит Коп ([Cope, 1887 : 79], 1896 : 25), проявляется пароксизмами. После эпохи спокойного развития мы в начале многих геологических периодов вдруг замечаем внезапное появление множества новых групп организмов. Так, в пермское время внезапно расцветают[18] Stegocephala, в триасовое — рептилии, в нижнемеловое — покрытосемянные; на границе нижнего и верхнего мела господствующее положение занимают костистые рыбы (Teleostei), в нижнетретичное — млекопитающие. Такие фазы оживленного формообразования [Коп (Cope, 1868; 1887 : 112) назвал *периодами метаморфоза,* а] (844) Вальтер (1911 : 44) *анастрофами.*

В заключение этого отдела приведем противоположное мнение Дарвина.

«Так как естественный отбор действует исключительно посредством накопления незначительных, последовательных, благоприятных изменений, то он и не может производить значительных и внезапных превращений; он подвигается только короткими и медленными шагами. Отсюда правило natura non facit saltus, все более и более подтверждающееся по мере расширения наших знаний, становится понятным и на основании этой теории» (1898 : 315; *1939 : 652*). «Я полагаю, что естественный отбор будет действовать очень медленно только через длинные промежутки времени и только на небольшое число обитателей данной страны одновременно» (1898 : 71; *1939 : 348*). «Почему природа не переходила внезапными скачками от одного строения к другому? На основании теории естественного отбора мы ясно понимаем почему. Естественный отбор действует только пользуясь каждым слабым последовательным уклонением; он никогда не может делать внезапных, больших скачков, а всегда продвигается короткими, но верными, хотя и медленными шагами» (: 125; *1939 : 414*).

[С другой стороны, Миварт (Mivart, 1871 : 111) говорит: «Все же можно выдвинуть доказательства в пользу того, что время от времени внезапно появлялись новые виды с одновременно проявляющимися изменениями, причем эти виды за весь период таких изменений оставались устойчивыми».]

[18] Появляются они раньше.

5. Отграничены ли виды резко один от другого?

Понятие о виде заимствовано натуралистами из философии. По определению Аристотеля, вид есть истинная сущность вещи, это — «не сводимая ни на что другое особенность, делающая вещь тем, что она есть». «Видом, — говорит Аристотель, — называю в каждом, что оно (собственно) есть, и — первую сущность»

Бюффон определил вид таким образом: это «постоянная последовательность подобных друг другу и размножающихся особей». Виды, говорит он, отделены друг от друга промежутком, которого природа не может преступить (les espèces dans les animaux sont toutes séparées par un intervalle, que la nature ne peut franchir). [Таково же было мнение и Канта (Kritik der reinen Vernuft, 2 edit., 1787 : 689). В действительности виды в природе обособлены друг от друга и потому сами по себе должны образовать quantum discretum (нечто отдельное).] (849). Из новейших авторов подобного взгляда держатся Bateson (1913), Lotsy (1913, 1916 : 99) и др.

Напротив, Дарвин (1898 : 39; *1939 : 308—309*) термин вид считает «совершенно произвольным, придуманным ради удобства, для обозначения группы особей, близко между собою сходных и существенно не отличающимися от термина „разновидность“, обозначающего формы, менее резко различающиеся и колеблющиеся в своих признаках. Равно и термин разновидность в сравнении с индивидуальными различиями применяется произвольно и только ради удобства». Подобным образом, по мнению известного ихтиолога-систематика D. S. Jordan (1905 : 293), «слово вид есть просто условный термин, объемлющий таких членов известной группы, которые, будучи сходны друг с другом, явственно отличаются от других групп и не связаны, насколько известно, с другими группами посредством переходных форм. Существование таких переходных звеньев мы имеем право предполагать во всех случаях. Мы уверены лишь в том, что они ныне не существуют в наших коллекциях, постольку таковые были тщательно изучены».

По этому поводу необходимо заметить следующее. В естествознании понятие вида эмпирически выработалось так. Группу особей, сходных между собою более, чем с какой-либо особью другой группы, назвали видом. Отсюда ясно, что для того, чтобы узнать, имеем ли мы дело с видом или нет, необходимо *сравнение* с другой группой; если сравнение покажет наличие достаточно ясно уловимой разницы, то мы имеем дело с видом; нет — тогда перед нами не вид, а другая таксономическая единица. Следовательно, те, кто утверждают, что вид есть нечто «искусственное», отвлеченное, созданное для удобства музейной практики, что при достаточно большом материале все виды можно было бы соединить в один, что «природа не знает никаких делений» — все, полагающие так, впадают в circulus vitiosus (порочный круг): видом мы называем именно такие группы особей, которые *отличаются* одна от другой. А что в природе имеются группы особей, относительно коих можно утверждать, что они не связаны переходами с другими группами, это ясно всякому естествоиспытателю.

Лотси (Lotsy, 1916 : 106) определяет вид так: у организмов, размножающихся половым путем, это «*совокупность всех гомозиготных особей, обладающих одинаковой наследственной конституцией*», или — одинаковым комплексом (этого термина, однако, Лотси избегает, предпочитая говорить о composition genetique (генетической композиции)). Эта совокупность представляет *собою элементарный вид,* который постоянен (Lotsy, 1914 : 189). Наследственной изменчивости не существует. Ни те комплексы, которые назвал Линней видами, ни виды Жордана, ни чистые линии Иоганнсена не есть настоящие элементарные виды, ибо гомозиготность их частью не доказана, а частью и не существует на деле.

Поэтому для линнеевских комплексов Лотси (1916 : 108) предлагает название *линнеонов,* для жордановских — *жорданонов.* Для первых характерно морфологическое сходство его компонентов, для вторых — передача по наследству признаков при самооплодотворении или при скрещивании с особью, обладающей одинаковой конституцией. Но как для линнеонов, так и для жорданонов, «чистота» их наследственных комплексов не является доказанной. «Чистыми линиями» могут быть только самоопыляющиеся организмы, далее не расщепляющиеся в процессе гибридологического анализа, а равно не дающие «мутаций» (де Фриза). По мнению Лотси, как линнеоны, так и жорданоны получаются путем скрещивания элементарных видов, т. е. абсолютно чистых форм.

Мы выше (стр. 286) уже привели возражения против теории Лотси. Согласно этой теории, в сущности нет эволюции, нет образования новых признаков: все признаки, присутствующие у высших организмов, уже содержатся в совокупности примитивных организмов. Напротив, мы показали выше, что в процессах географического образования форм (т. е. подвидов) происходит новообразование признаков. Возможно, хотя для меня является еще недоказанным, что новообразование признаков происходит и в процессах мутаций (Ваагена).

Мы признаем за виды только такие комплексы *форм* (элементарных видов, аберраций, морф, подвидов), которые обладают следующими двумя признаками:

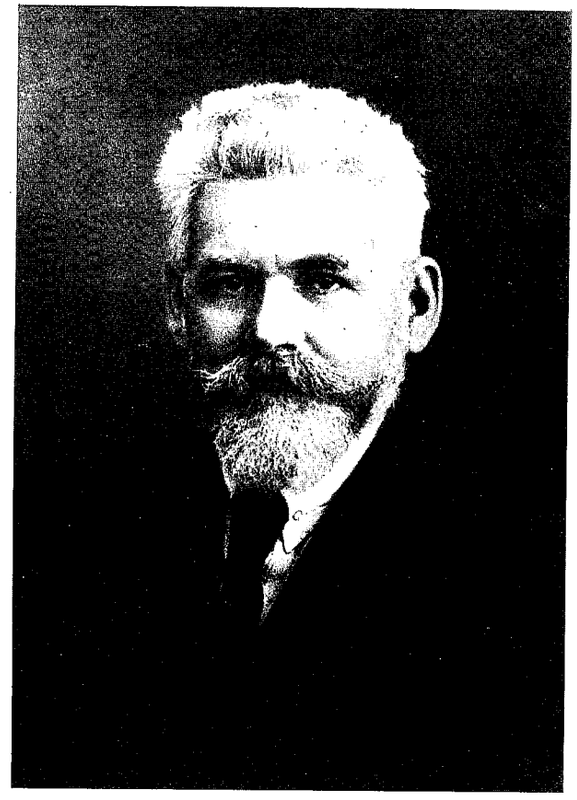
1) они морфологически *резко отграничены* от соседних комплексов форм,

2) они генетически отличаются от соседних комплексов наличием *нового* признака.

В отличие от настоящих или линнеевских видов («линнеонов»), с которыми мы сейчас имеем дело, жордановские виды («жорданоны») есть результат перекомбинации тех же факторов; вся совокупность жордановских видов, входящих в состав какого-либо линнеона, не обладает ни одним новым признаком. О том, как совершается образование жорданонов, нам прекрасно говорят наблюдения проф. Вавилова, о которых мы упоминали выше (гл. V, § 1). [Виллис (Willis, 1922 : 216—217) очень справедливо замечает, что мы не можем рассматривать жорданоны как стадии в эволюции линнеонов: «Ясно, что виды не могут состоять из многих первоначально возникших „микровидов“, а что образование этих последних должно происходить в жизни вида позднее, чем образование самого вида, и только *после* своего образования вид расщепляется на микровиды, а не образуется путем накопления микроразличий».]

Подобно жорданонам, морфы и абберации тоже не заключают в себе ничего абсолютно нового. Напротив, один линнеевский вид всегда отличается от другого наличностью чего-либо *нового;* точно таким же свойством обладают и подвиды (subspecies), которые, однако, от материнских форм ограничены *нерезко.*

Ввиду этого мы не можем считать за основную систематическую единицу элементарный вид в той форме, как его понимают Лотси (совокупность гомозиготных особей с одинаковым комплексом генов) и Р. Регель (1912 : 508): «низшая константная систематическая единица, основанная на отдельном самостоятельном наследственном факторе, [на единице наследственности, Erbeinheit, гене], определяемом при скрещивании на основании закона Менделя путем гибридологического анализа». Такие «элементарные виды» ячменей, пшениц и др. образуют лишь подчиненные комплексы: они скрещиваются друг с другом свободно и дают потомство, расщепляющееся по законам Менделя и обычно плодовитое. Напротив, линнеевские виды при скрещивании друг с другом дают потомство, *обычно* отличающееся промежуточными свойствами и не рас-



Лев Семенович Берг в 1929 году.

щепляющееся в потомстве; плодовитость таких гибридов *обычно*[19] или понижена, или равна нулю. В этом отношении разница между жорданонами и линнеонами весьма велика. Напротив, материнский вид и подвид, насколько нам пока известно, в отношении скрещивания и плодовитости гибридов ведут себя точно так же, как два различных линнеона (см. выше: 290).

Обычно помеси между видами носят промежуточный характер. Таковы, например, помеси между карасем и сазаном, между лещем и плотвой, между стерлядью и осетром, между лошадью и зеброй, между быком и бизоном, между тетеревом и глухаркой, между фазаном и курицей и т. д. Обычно помеси эти бесплодны. Или же бесплодны бывают лишь самцы, а самки при скрещивании с самцами исходной формы плодовиты (так, например, бывает при скрещивании зубра с коровой). Или же плодовитость помесей весьма понижена. У плодовитых видовых помесей бывает так, что в потомстве расщепления совсем не получается и они остаются постоянными, например при скрещивании разных видов ив. *Некоторые* видовые гибриды в потомстве расщепляются по Менделю, например исследованные Бауром и Лотси помеси видов львиного зева (Antirrhinum) или изученные Вихлером помеси гвоздик (Dianthus armeria и D. deltoides). Наконец, у некоторых видовых гибридов имеется как бы соединение менделистической наследственности с промежуточной; такова наследственность у описанных Федерлеем помесей у различных видов бабочек из рода Pygaera.[20] Во всяком случае нужно признать, что норма при скрещивании видов, если только скрещивание удается, это промежуточная наследственность и бесплодие в первом поколении.

Если бы за основную систематическую единицу взять подвид, как это предлагают некоторые и как это обычно у ботаников, то можно было бы определить ее как комплекс форм, отличающихся наличием *нового* признака. Но тогда признак резкой разграниченности одного комплекса от другого в понятии вида отпал бы. Между тем в характеристике вида необходимо указание на его обособленность.

Можно различать две группы комплексов. Одни — если рассматривать всю совокупность особей и форм — заключают нечто новое; это — нации, подвиды и виды, т. е. формы географические. Другие ничего нового не заключают; это — элементарные виды, аберрации, морфы; они представляют собою лишь те или иные комбинации доминантных и рецессивных признаков.

Формы, обладающие абсолютно новым признаком, получают начало в результате видообразовательных процессов, т. е. географических воздействий и, возможно, геологических мутаций. По-видимому, в процессе видообразования мутационным процессом захватываются сразу и негеографические формы (морфы, аберрации, элементарные виды). Так по крайней мере обстоит дело с географическими воздействиями: подвиды образуют те же морфы и аберрации, что и материнская форма (напр., у сибирских ельцов есть такие же широкие и узкие морфы, что и у материнской формы, т. е. европейского ельца Leuciscus leuciscus). Между тем географические формы (подвиды, «нации») подвергаются вариациям, так сказать, за свой страх и риск.

Весьма благодарную задачу для палеонтологии составило бы выяснение вопроса, захватывает ли мутационный процесс (Ваагена) одновременно с основной формой также и подвид.

Так как мутация знаменует собою всегда скачок, перерыв, то понятно, почему виды в нашем смысле слова резко разграничены один от другого.

---

[19] Мы особенно упираем на то, что здесь мы имеем дело с явлением широко распространенным, но тем не менее поддающимся и исключениям.

[20] См. об этом: Филипченко, 1919.

Подвиды всегда связаны переходами с видами, но могут от них с течением времени отчлениться. Это происходит в двух случаях: 1) если подвид начнет свой собственный цикл эволюции, 2) если переходные формы вымрут. Вымирание таких переходных форм вовсе не есть роковой процесс, как представлялось Дарвину, а происходит, по-видимому, от причин случайных: например, от физико-географических изменений в области распространения данной переходной формы (трансгрессий, вулканических извержений, оледенений и т. п.). Никаких внутренних причин, которые влекли бы за собою гибель переходных форм, нет. Мы имеем здесь в виду формы, переходные между видом и подвидом. Все прочие переходные формы, например между материнской формой и морфой или аберрацией, не имеют никакого видообразовательного значения. Наконец, переходные формы, получающиеся в процессе гибридизации, имеют известное видообразовательное значение, но весьма малое.

«Varieties are only species», — говорит Дарвин в одном из своих писем. «Вариететы есть не что иное как малые виды». Это и верно, и неверно. Под именем вариететов прежде смешивали и географические, и негеографические формы. Для первых (подвидов и нации) суждение Дарвина правильно, для вторых — нет.

Образование новых видов идет и путем *дивергенции*, и путем *замещения*. Первым именем можно обозначить тот способ, каким подвиды отчленяются от видов, хотя, нужно заметить, эта «дивергенция» идет совершенно иным путем, чем предполагал Дарвин, — именно посредством массового преобразования. Путем замещения (субституции) виды дают начало, в процессе мутаций (Ваагена), одни другим, причем более молодой вид *замещает* собой материнский, — тоже путем массового преобразования. Оба эти процесса никакого отношения к борьбе за существование не имеют, хотя и производят впечатление, «будто усовершенствованные потомки каждого отдельного вида постоянно стремятся вытеснить и истребить своих предшественников и своего первичного родича» (Darwin, 1872 : 93). С таким же правом можно было бы говорить, что молодое человеческое поколение, выступающее на сцену после своих отцов, стремится «истребить своих предшественников».

Из данного выше (стр. 304) определения вида следует, что в понятие вида необходимо включать и все те формы, которые связываются с основным комплексом при посредстве переходов. Другими словами, объем вида должен быть расширяем до своих естественных границ, т. е. до тех пор, пока он не окажется резко разграниченным от соседних комплексов. Поэтому понятие вида включает в себя понятие морфы, аберрации, подвида (и, конечно, нации, т. е. подвида второго порядка). Такой *вид в широком смысле слова* мы называем предложенным Коржинским (1893) термином proles. К proles и относится данное нами выше определение вида. Вид же в узком смысле слова, или species, есть proles без подвидов, морф и аберраций. Итак, proles = (species + subspecies + natio) + (morpha + aberratio).

Если бы развиваемая нами точка зрения на объем вида имелась в виду ранее, то легко можно было бы избежать споров относительно того, резко ли отграничены виды друг от друга или нет: каждый вид в широком смысле слова, или proles, резко отграничен от другого proles, но вид в узком смысле слова, или species, конечно, связан постепенными переходами со своими подвидами, морфами и аберрациями. Так, proles Leuciscus cephalus (=голавли) резко отграничен от соседних proles, например от ельцов, Leuciscus leuciscus, но европейский голавль, Leuciscus cephalus cephalus (= вид в узком смысле слова, или species), конечно, нерезко отделяется от своего кавказского подвида, Leuciscus cephalus orientalis.

Когда Дарвин говорит, что понятие вида (species) не отличается существенно от понятия разновидности, он имеет в виду отношения species к subspecies; и тогда он прав. Но положение Дарвина перестает быть

справедливым, если его распространить на отношения proles к proles: как мы уже указали, голавли от ельцов разграничены резко, но европейский голавль нерезко отграничен от кавказского.

Отметим, наконец, что некоторые proles не образуют подвидов; в таком случае, если откинуть негеографические формы, понятие вида (species) совпадает с понятием proles.

Вид (а также подвид и нация) занимает определенную географическую территорию, ибо акт видообразования состоит в превращении в новую форму сразу большого количества особей на сравнительно большой, сплошной территории; впоследствии вид может на значительной площади вымереть («реликтовый вид»), так что область его распространения окажется вкрапленной среди других видов; но во всяком случае вид в своем распространении никогда не следует слепо другому близкому виду; только морфы и аберрации в отношении распространения подчинены видам.

Из вышесказанного, а также из фактов, приведенных в главе VII, ясно, что географический ландшафт оказывает весьма существенное влияние на формообразование. Поэтому-то я (1910; 1916 : XVII—XIX) вслед за многими другими систематиками (В. Л. Комаров, 1901; А. П. Семенов-Тян-Шанский, 1910; В. Л. Бианки, 1916, и др.) настаивал на важности географического критерия для характеристики видов и подвидов: географический ландшафт есть один из номогенетических факторов.

Понятно, он действует не непосредственно: внешняя среда может творить формы только на основе и при посредстве физиологической конституции организма. Здесь справедливы слова Гёте: «Natur hat weder Kern, noch Schale, Alles ist sie mit einem Male» (у природы нет ни ядра, ни скорлупы, она есть все одновременно). Но *импульс* к формообразованию может исходить как изнутри, так и от внешней среды.

Н. Я. Кузнецов прав, когда говорит (1921) : «Форма мыслима лишь как продукт внутренней физиологической деятельности», — ибо воздействие географического ландшафта первым делом сказывается на физиологических отправлениях организма; иначе этого себе и представить нельзя. Но я не могу согласиться с нашим уважаемым лепидоптерологом, когда он, исходя из справедливого положения, что «вид есть формологическое выражение, т. е. выражение в форме внутренних физиологических условий жизни организма», приходит к отрицанию видообразовательного значения за географическим ландшафтом, приписывая эту роль только тому фактору, который мы назвали автономическим. Сам Н. Я. Кузнецов находит несомненным, что «под давлением *внешней* и внутренней сред вид колеблется (варьирует)» (курсив мой, — *Л. Б.*).

Нельзя не согласиться с Н. Я. Кузнецовым, что каждая таксономическая единица, подобная виду, подвиду или племени, прежде всего характеризуется морфологическими признаками, но морфология-то есть результат как внутренних (автономических), так и внешних (географических) причин. В тех случаях, когда мы можем ясно и определенно выделить влияние географического ландшафта (а так и обстоит дело в случае species, subspecies, natio), мы обязаны отметить это.

ЗАКЛЮЧЕНИЕ

[Конечно, в этом вопросе, как и во всех вопросах, касающихся природы, нам приходится иметь дело с действием определенных и постоянных естественных законов, но имеется уже достаточно сведений, чтобы показать, что эти пока неизвестные естественные законы или закон никогда не разрешатся в пользу «естественного отбора».

Mivart, 1871 : 75.]

Подведем итоги сказанному в предыдущем.

Борьба за существование есть факт, против которого спорить не приходится. Но она вовсе не связана с естественным отбором единичных, наиболее приспособленных особей, как полагал Дарвин. Борьба за существование не прогрессивный фактор, а консервативный: она не выбирает наиболее уклоняющиеся особи, уничтожая все остальные, а, напротив, — *охраняет норму и уменьшает изменчивость* (наст. раб., гл. I, § 9; гл. X, § 1). Следовательно, для того, чтобы осуществить *изменение,* недостаточно действия естественного отбора, необходимо изменить норму.

Поэтому ясно, что эволюция идет вовсе не путем трансмутации отдельных особей, как полагал Дарвин (ибо этим ничего не достигается: естественный отбор все равно такие особи отметет), а путем преобразования всего наличного состава особей или во всяком случае значительной части их. Эволюция носит *массовый* характер и совершается вовсе не на основе отдельных случайно благоприятных отклонений.

Мы подходим, таким образом, к вопросу о роли случая.

Если бы все вышесказанное относительно отбора было даже неправильно, если бы естественный отбор мог, подобно искусственному подбору, выбрать случайное счастливое уклонение, то и тогда теория естественного отбора, или селекционизм, была бы несостоятельна и вообще неприемлема с точки зрения современного учения о наследственности. В самом деле: селекционизм требует, чтобы изменчивость организма была бесконечно велика; иначе отбор не имел бы, на что опереться. Но мы знаем, что велика (хотя не безгранично) изменчивость индивидуальная, а также флюктуационная (модификационная), но *она не имеет никакого наследственного значения.* Прекрасно по этому поводу выражается Гейнке (Heincke, 1898 : CI), много лет изучавший изменчивость у сельдей: «Индивидуальная изменчивость, как бы велика она ни была, не есть ни доказательство в пользу превращения видов, ни повод или средство для такого превращения. Она существовала и будет существовать, доколе есть на земле организмы, и независимо от того, изменяются ли виды или остаются вечно теми же самыми. Она есть вообще функция жизни». *Наследственные* же вариации, или мутации (де Фриза), есть вещь очень редкая, и о том, чтобы их было бесконечное количество, не может быть и речи. Таким образом, селекционизм, или теория случайно полезных наследственных вариаций, требует предпосылок, которые в природе не осуществляются. Всякий защитник селекционной теории должен прежде всего доказать, что живым существам присуща способность давать начало бесконечному числу наследственных вариаций, т. е. мутаций. Но всякий биолог знает, что доказать это невозможно, подобное предположение опровергается как палеонтологией, так и всем современным учением о наследственности.

[Впрочем, как мы указывали выше, известные доселе мутации по большей части заключают в себе нечто ненормальное и потому не могут служить основой для образования новых видов.] (856)

[Дарвин всюду говорит, что изменчивость, с которой имеет дело отбор, есть изменчивость индивидуальная (см. отдел «Individual differences» в гл. II Origin of Species; *1939 : 301—303*). Но вместе с тем он считал, что эта изменчивость наследственна. Но это, как мы знаем теперь, неверно.

Таким образом, приходится признать, что естественный отбор имеет дело с мутациями. Эти же последние, как мы показали, не имеют видообразовательного значения.

Другой тип вариаций, которым посвящает много места Дарвин, — это те, которые наблюдаются у домашних животных и растений. Согласно теперешнему пониманию дарвинизма, следовало бы принимать наличие здесь мутаций. Однако на самом деле это не так. Мутации вовсе не так часты среди культурных растений и животных, как полагали ранее. Что прежде признавалось за мутации, то теперь оказывается результатом разложения продуктов скрещивания элементарных видов (жорданонов), из которых состоит данный линнеон. По крайней мере мутации культурных растений прекрасно укладываются в гомологические ряды Вавилова. Для всех этих форм отбор не может иметь никакого эволюционного значения: все они *готовы*; мы присутствуем лишь при перегруппировке уже существующих генов, но не при образовании новых.[1]] (848)

Баур, который, надо отметить, признает селективную роль борьбы за существование, прекрасно отдает себе отчет в том значении, какое должно иметь в нашем вопросе количество мутаций: «Селекционная теория, — говорит он (1919 : 343), — утверждается или гибнет в зависимости от того, удастся ли обнаружить, что мутации достаточно часты и достаточно разнообразны, чтобы осуществить действительный процесс отбора, или же — что этого нет».

Так как борьба за существование ведет не к сохранению отдельных благоприятствуемых особей, а, напротив, охраняет норму, то все теории, которые признают селективное значение естественного отбора, отпадают: кроме теории Дарвина, сюда относятся теория мутаций де Фриза и теория гибридизации Лотси (1914).

О том, что не случайности руководят процессом эволюции, можно судить по весьма любопытному явлению филогенетического ускорения (см. гл. II): признаки, которыми отличаются высокоорганизованные группы, появляются задолго до этого в виде зачатков у низших. Отсюда видно, что эволюция в значительной степени *предопределена,* что она есть в значительной степени *развертывание или появление уже существующих зачатков.* Другое следствие из явления филогенетического ускорения таково: есть признаки, которые развиваются на основе внутренних, присущих самой природе организма, или, как мы их называем, *автономических,* причин, независимо от всякого влияния внешней среды. Эти автономические причины связаны со стереохимическими свойствами белков протоплазмы данного организма, побуждающими к развитию в определенном направлении. Понятно, что признаки, возникшие на основе автономической, будут тоже, как правило, приспособительными.

Но кроме такого развертывания уже существующих задатков происходит еще *новообразование* признаков, которое совершается под воздействием географического ландшафта, тоже преобразующего формы в определенном направлении. Эти воздействия мы называем хорономическими или географическими.

Если мы палеонтологически проследим историю нескольких групп растительного или животного царства, то увидим, что развитие признаков как в филогении, так и в онтогении идет разным темпом: одни признаки как бы повторяют прежние стадии, другие — предваряют будущие. То, что не могло закрепиться в процессе онтогении у одних, достигается в филогении у других. Так, покрытосемянные осуществляют то, что в несовершенном виде намечается у хвойниковых (напр., у вельвичии). Сказанное выражает собою в сущности ту мысль, что развитие, как индивидуальное, так и филогенетическое, идет по законам, и именно по тем же самым законам. И там, и здесь мы видим пред собою *номогенез.* Сама

[1] [Ср. также по этому вопросу мнения Jennings, 1922 и Goldschmidt, 1923.] (848)

наследственность теряет, при нашем толковании, свою загадочность: так как развитие происходит по законам, то, очевидно, те формы, которые по своей конституции (химическому строению) наиболее близки, каковы, например, родители и дети, должны обнаруживать наибольшие морфологические сходства.

Автономические закономерности можно проследить, изучая формы, развивавшиеся *конвергентно,* каковы, например, динозавры и птицы, птерозавры и птицы, бенеттиты и цветковые. Хорономические закономерности обнаруживаются путем изучения воздействия географического ландшафта на организмы.

Одним из лучших доказательств закономерности развития и вместе с тем опровержением селекционизма служит явление конвергенции. Изучая более пристально это явление, мы убеждаемся, что конвергенция захватывает самые существенные черты строения организма: системы костную, кровеносную, нервную и т. д. Таким путем мы убеждаемся, что эволюция протекает на основе закономерностей. Дарвин изображал эволюцию как процесс *дивергенции*, как расхождения признаков. На самом деле первенствующее значение принадлежит *конвергенции,* или схождению признаков.

Процесс эволюции следует представлять себе таким образом. Значительное количество, десятки тысяч, первичных организмов развивались параллельно, испытывая конвергентно приблизительно одинаковые превращения и совершая этот процесс одни быстрее, другие медленнее. Так, млекопитающие состоят из очень многих ветвей, каждая из коих проходила самостоятельно через (предполагаемые) стадии червеобразную, рыбообразную, амфибиеобразную, рептилиеподобную и т. д. Следовательно, развитие органического мира идет полифилетично.

Все предыдущее показывает, что процесс эволюции идет закономерно, что он покоится на основе *номогенеза. Как* проявляются эти закономерности, это мы видим, но *почему* они таковы, это пока скрыто от нас. Равным образом, почему организмы в общем прогрессируют в своей организации, мы не знаем.

Дарвин тоже принимал, что в основе его случайных изменений лежит закон. Если бы действительно эволюция была Дарвиновым tychogenesis (от tyche, случай), то законы ее были бы подобны [тем] (858) законам физики, которые, как теперь признают, имеют статистический характер; [таковы законы необратимых процессов, т. е. теплопроводности, электропроводности, диффузии, трения, химических реакций, которые все вытекают из второго принципа термодинамики.] (858) Но в физике в результате случайностей получается закономерность только в силу громадного, почти неизмеримого количества молекул, с которыми оперирует природа: в одном кубическом сантиметре воздуха каждую секунду происходит такое число случайных столкновений газовых молекул, какое для написания требует 28 цифр. В пространстве, где число молекул выражалось бы единицами, физические законы перестали бы действовать: так, не оправдывался бы даже второй принцип термодинамики. Вот если бы у организмов наследственных вариаций было бы такое же число, что и случайных столкновений молекул, то среди них могли бы оказаться случайно и полезные, и тогда естественный отбор мог бы их выбрать и закрепить. Но так как подобного количества мутаций нет, то теорию «тихогенеза» приходится отбросить. И тем не менее эволюция организмов есть номогенез, т. е. развитие на основе закономерностей. Но природа этих закономерностей, очевидно, не статистического характера, [а динамического, подобно законам, управляющим обратимыми процессами, каково тяготение, электрические и механические колебания, акустические и электромагнитные волны.[2]] (858)

[2] [О различиях между динамическими и статистическими законами см.: M. Planck, 1914.]

В заключение дадим схематический обзор того, как представлял себе эволюцию Дарвин (слева) и как ее следует мыслить на основе номогенеза (справа):

1) Все организмы развились из одной или немногих первичных форм, т. е. монофилетично или олигофилетично.	1) Организмы развились из многих тысяч первичных форм, т. е. полифилетично.
2) Дальнейшее развитие шло дивергентно.	2) Дальнейшее развитие шло преимущественно конвергентно (частью дивергентно).
3) На основе случайных вариаций, 4) коим подвергаются отдельные, единичные особи,	3) На основе закономерностей, 4) захватывающих громадные массы особей, на обширной территории,
5) путем медленных, едва заметных беспрерывных изменений.	5) скачками, пароксизмами, мутационно.
6) Наследственных вариаций масса, и идут они по всем направлениям.	6) Наследственных вариаций ограниченное число, и они идут по определеным направлениям.
7) Фактором прогресса служит борьба за существование и естественный отбор.	7) Борьба за существование и естественный отбор не являются факторами прогресса, а, кроме того, будучи деятелями консервативными, охраняют норму.
8) Виды в силу своего происхождения путем дивергенции связаны переходами друг с другом.	8) Виды в силу своего мутационного происхождения резко разграничены один от другого.
9) Процесс эволюции состоит сплошь в образовании новых признаков.	9) Эволюция в значительной степени есть развертывание уже существующих задатков.
10) Вымирание организмов происходит от внешних причин: от борьбы за существование и переживания наиболее приспособленного.	10) Вымирание есть следствие как внутренних (автономических) причин, так и внешних (хорономических).

ЗАКОНОМЕРНОСТИ В ОБРАЗОВАНИИ ОРГАНИЧЕСКИХ ФОРМ

Для селекционера основное, кардинальное значение имеет вопрос: есть ли появление признаков у растений и животных дело случая, или оно происходит на основе закономерностей. Другими словами, можно ли предвидеть новообразования или нельзя. Если предвидение возможно, работа селекционера получает прочное научное обоснование, если нет — она идет ощупью, вслепую, по воле случая.

Приведем пример. Допустим, что с хозяйственной точки зрения было бы желательно получить форму проса с голыми зернами, т. е. с зернами, которые не срослись с цветочными пленками и при обмолоте легко отделяются от них. Вероятно, что такая форма проса встретится случайно столь мало, что практическому работнику совершенно не пришлось бы рассчитывать на это. Однако известны голозерные ячмени и такие же овсы. После работ Н. И. Вавилова мы имеем право видеть в голозерных формах законно появляющиеся в семействе злаков жорданоны, и надежда найти или получить на опытной станции голозерное просо не представляется химерой. И, действительно, Н. И. Вавилов (1924) нашел в Бухаре и Афганистане голое просо.[1] Таким образом, разыскание закономерностей в образовании органических форм имеет не только очень важное теоретическое, но и существенное практическое значение. [. . . с. 224]

Закономерности в развитии органических форм можно проследить на данных: 1) морфологии, 2) онтогении и филогении, 3) географического распространения, 4) физиологического и экологического параллелизма. [. . . с. 256]

I. ЗАКОНОМЕРНОСТИ В МОРФОЛОГИЧЕСКИХ ПРИЗНАКАХ

1. Современное состояние вопроса об изменчивости растений и животных

Не может быть сомнения в том, что морфологическим (систематическим, анатомическим) отличиям организмов соответствуют химические различия в строении составляющих их органических соединений. [. . .]

Рейхерт показал, что гемоглобин, как и крахмал, специфичен для каждого вида, представляя у разных видов стереоизомеры. Среди людей есть четыре типа, отличающиеся по агглютинационной способности, т. е. по способности красных кровяных шариков склеиваться от действия чужой сыворотки (см.: Кольцов, 1923 : 344—354): эти типы разнятся,

[1] Такие формы были известны и раньше под названием «тонкопленчатых» (var. leptodermum), но на них не было обращено достаточного внимания, и не учитывалось, что тонкопленчатые, легко обрушивающиеся проса по существу являются аналогами голого ячменя и голого овса (прим. редакции журнала «Тр. по прикладн. бот. и сел.»).

стало быть, по химическому составу их крови. Принимая во внимание сказанное, мы можем отсюда вывести заключение, что эволюции форм должна соответствовать трансмутация химического состава белков.[2] Развитие же химических соединений идет закономерно, по совершенно определенным путям. В соответствии с этим можно отметить, что и в онтогении при созревании семян более насыщенные кислоты, входящие в состав масел, дают начало менее насыщенным, типа линоленовой (С. Иванов, 1924 : 486).

Подобно тому как в превращениях названных органических веществ нет элемента случайности, так точно и в эволюции видов, родов и т. д. господствуют закономерности.

Но не только динамика органических химических соединений сходна с динамикой образования форм растений и животных, — сходства замечаются и в статике: разновидности, виды, роды организмов можно расположить, по удачному сравнению Н. И. Вавилова (1920), в гомологические ряды наподобие, например, углеводородов. [. . . с. 224—226]

Рыб семейства карповых (Cyprinidae) можно разделить на три группы: 1) с глоточными зубами однорядными, 2) с двурядными, 3) с трехрядными. В каждой из этих групп повторяются одинаковые признаки: чешуя крупная и мелкая, усики есть и их нет, анальный плавник длинный и короткий, тело высокое и низкое, колючка в спинном плавнике есть и отсутствует и т. д. Мало того, в южноамериканском семействе рыб Characinidae, которое принадлежит к тому же отряду, что и карповые, и замещает карповых в реках Южной Америки, повторяется в разных родах та же комбинация признаков, что и у Cyprinidae. У разных семейств рыб, водящихся в коралловых рифах, встречаются, как указывает Р. Гессе (Hesse, 1924 : 228), одни и те же типы формы тела, плавников и окраски. [с. 229, 231, 235] Подобных примеров можно было бы привести много.

2. Мимикрия

Явления конвергенции в значительной степени, а явления мимикрии (в узком смысле этого слова) целиком могут быть подведены под понятие гомологических рядов. [. . . с. 268]

По данным А. И. Мальцева (1924), льняная горчица (Brassica dissecta Boiss. = Sinapis ucrainica Czern.), засоряющая посевы льна на юге России, всходит, цветет и созревает одновременно со льном. При созревании стебли этой горчицы принимают ту же буровато-желтую окраску и так же вытягиваются и сбрасывают листву, как и стебли льна. «Сходство усиливается еще тем обстоятельством, что короткие, чаще голые и самостоятельно не раскрывающиеся 4—6-семенные стручки этой горчицы в общем имитируют даже форму плодов льна». При очистке семян льна крупные семена этой горчицы не отделяются от семян льна: будучи ежегодно высеваемы, они таким образом как бы насильно попадают в культуру благодаря сходству как в вегетативных органах, так и в плодах и семенах со льном.

Всходы многих сорных растений настолько похожи на всходы культурных растений, что почти неотличимы. Так, всходы Fumaria очень похожи на всходы моркови, всходы Aethusa и Conium — на всходы петрушки, всходы Lappa и Onopordon на всходы многих тыквенных (Мальцев, 1924 : 97).

И среди животных повторение у видов разных родов одних и тех же признаков нередко описывалось как мимикрия. Так, в Сибири на восток от Иртыша, в Японии и в Китае обыкновенна крупная божья коровка,

[2] Этот взгляд хорошо аргументирован в интересной статье А. В. Благовещенского (1925), полученной мною, когда моя работа была уже закончена.

Coccinella (Harmonia) axyridis, образующая много разновидностей (Dobrzhansky, 1924); у нее есть между прочим var. 19-signata. В тех же местах, хотя и не так часто, встречается листоед (жук из далекого семейства Chrysomelidae) Paropsides 12-punctulatus, очень похожий на упомянутую божью коровку; у этого листоеда имеется var. hieroglyphicus, надкрылья которой окрашены как у var. 19-signata той же божьей коровки (Г. Якобсон, 1900). [... с. 271, 270]

Для всех перечисленных случаев так называемой мимикрии мы можем, оставаясь на почве фактов, сказать, что в одном и том же ландшафте организмы имеют склонность развертывать одинаковые признаки. [... с. 228]

3. О дивергентной эволюции

В главе IV-й «Происхождения видов» излагается, как путем дивергенции из разновидностей получаются виды, из видов — роды, из родов — семейства, из семейств — отряды (Origin of Species, 6-th edition, 1872 : 96). В конце концов потомки одного вида образуют класс.[3] Этот процесс дивергенции представляет основу Дарвиновой теории: в самом заглавии его книги сказано, что виды происходят из разновидностей путем естественного отбора в процессе борьбы за существование.

Конечно, Дарвину был известен и обратный процесс, именно образование «разновидностей» из вида: в первой же главе «Происхождения видов» рассматривается вопрос о происхождении разновидностей домашних животных. Дарвин весьма убедительно доказывает, что, например, все породы домашних голубей берут начало от одного дикого родича, Columba livia (и его подвидов). Но еще Линней признавал, что разновидности могут происходить из видов, и этот процесс (назовем его дисперсией) для теории Дарвина не был существенным: ему важно было показать, как, напротив, из мелких таксономических единиц («разновидностей») получаются путем борьбы за существование и естественного отбора более крупные единицы, сначала виды, потом роды и т. д., словом — как происходит эволюция путем дивергенции, с каковой неразрывно связано представление о постепенном повышении, усовершенствовании, специализации организации. Иначе говоря, путем дивергенции осуществляется, по Дарвину, прогрессивная эволюция.

Между тем все, что мы можем наблюдать в современную эпоху (а также за историческое время), — это разложение данного сборного вида на его составные элементы, т. е. процесс дисперсии, или иначе — осуществление нейтральной (комбинативной) эволюции.[4] Так, сборный вид пшениц (линнеон), Triticum vulgare, путем подбора удалось разложить на сотни мелких, наследственных элементарных форм (жорданонов). Обратного же процесса, превращения жорданонов в линнеоны, пока еще никому не удалось наблюдать.

Правда, при появлении мутаций (де Фриза) происходит как будто образование новых генов, но, во-первых, это не дает еще права говорить о сформировании нового линнеона, а, во-вторых, весьма спорно, имеем ли мы дело при мутациях с появлением нового гена, или же — что вернее — с проявлением скрытого признака в процессе разложения гетерозиготной комбинации (о чем ниже).

При процессе нейтральной (комбинативной) эволюции в сущности не происходит образования никаких новых признаков: «новые» признаки существовали и раньше, но не проявлялись. Поэтому при осуществлении нейтральной эволюции новообразования являются кажущимися: «Alles ist neu, und doch immer das Alte», — как сказал Гёте. По-видимому, к этой

[3] «All the descendants of the same species form a class».

[4] Наконец, третий тип эволюции — это регрессивная.

же категории относятся новообразования (подвиды, нации), формирующиеся в процессе географической изоляции.

Если под эволюцией понимать не вообще процессы трансформизма живого, а лишь случаи истинного новообразования, то под понятие эволюции в строгом смысле этого слова не подойдет ни нейтральная (комбинативная) эволюция, ни регрессивная эволюция. Однако во избежание недоразумений мы будем пользоваться термином «прогрессивная эволюция».

Что процесс прогрессивной эволюции происходит — это бесспорно, так как доказывается геологией. Но механизм этого явления для нас в настоящее время столь же темен, как и до появления в свет «Origin of Species» (1859). Главный аргумент Дарвина, исходный пункт его рассуждений — образование новых форм домашних животных путем подбора — ничего не говорит ни в пользу прогрессивной эволюции, ни в пользу видообразовательного значения селекции.

В самом деле, не может быть в настоящее время сомнения в том, что все разнообразие домашних пород растений и животных, если отбросить скрещивание, покоится на том факте, что родоначальные виды этих животных и растений в диком состоянии представлены целой массой элементарных видов (рас, «жорданонов»). В природе эти расы не могут удержаться в чистом виде; человек же, путем подбора, может их выделить. Таким образом, все формы, «создаваемые» селекционером, уже находятся в готовом виде в природе — надо только уметь их найти или выделить, и в этом-то уменье и заключается секрет успеха таких селекционеров, как Бербанк.

Не следует думать, чтобы дикие родичи только домашних растений и животных были склонны к полиморфизму. То же свойство присуще, по-видимому, вообще всем диким видам. Так, большое количество мелких форм образуют ель (Picea excelsa), Draba verna, Alchemilla, Rubus, сельди, сиги и многие другие. Кукушка (Cuculus canorus) слагается из множества рас, каждая из коих характеризуется свойственной ей величиной яиц, их формой и окраской, а также инстинктом подкидывать свои яйца в гнезда других видов птиц с подходящими по внешнему виду яйцами. Некоторые расы географически обособлены; так, кукушка, которая кладет свои голубые яйца в гнезда горихвостки, весьма распространена в Финляндии, но редка в Англии. Но обычно разные расы встречаются в одном месте, и между ними возможно свободное скрещивание. Если бы заняться подбором, то легко можно было бы разложить вид Cuculus canorus на ряд чистых рас.

Селекция, стало быть, показывает нам, как линнеевский вид разлагается на расы. Но никто еще не видел обратного процесса — превращения расы в вид путем подбора. Совершенно правильно замечает Виллис (Willis, 1922 : 216—217), что мы не можем рассматривать жорданоны как стадии развития линнеонов: напротив, сначала существует вид (линнеон), а потом он уже распадается на ряд мелких форм (жорданонов). Жорданон есть продукт линнеона. Как образуются виды, это вопрос особый (о нем подробно говорится в «Номогенезе», где излагается, что вид образуется путем массового преобразования всего комплекса особей старого вида или значительной части особей), но во всяком случае нельзя думать, чтобы продукты разложения вида (линнеона), каковы элементарные виды (жорданоны), путем медленного накопления мелких и незаметных случайных отличий отдельными экземплярами превращались в новые линнеоны.

Разновидности (varieties), говорит Дарвин, это виды в процессе образования, или «начинающиеся виды» (Origin of species, 1872, гл. IV, отдел Divergence of character: 86, *1939 : 350*). Но из «разновидности» может получиться вид только тогда, когда она не разновидность, т. е. или в процессе географического обособления, следовательно, когда мы имеем перед собою подвид (subspecies), или в процессе массового

геологического преобразования, путем мутационного превращения (в смысле Ваагена) одной формы в другую.

То, что Дарвин говорит о дивергенции (: 87, 91; *1939 : 351, 355*), относится к выделению чистых рас из смешанной популяции; этот процесс не стоит ни в какой связи с той дивергенцией, которая существенна для его эволюционной теории, требующей, чтобы потомки какой-либо формы более различались между собою, чем их родоначальники (в этом и заключается принцип дивергенции). Между тем очевидно, что смешанная популяция, из которой мы выделяем чистые линии, уже заключает в себе все те формы, которые мы собираемся виделять, и о дивергенции тут не может быть и речи, подобно тому, как никто не говорит о дивергенции, когда при опытах скрещивания от гороха с желтыми семенами получаются семена желтые и зеленые, ибо гены как желтых, так и зеленых семян уже заключались в поколении F_1.

4. Роль мутаций

Дарвин всюду говорит, что изменчивость, с которой имеет дело естественный (и искусственный) отбор, есть изменчивость индивидуальная (см. гл. II «Origin of species», отдел «Individual differences», *1939 : 301—305*). По мнению Дарвина, индивидуальные различия часто бывают наследственны. Но мы знаем в настоящее время, что индивидуальные вариации вообще говоря не наследственны; бывают же они таковыми лишь в тех случаях, когда они представляют из себя мутации де Фриза. Однако мутации де Фриза, как мы показали в «Номогенезе», не имеют эволюционного значения, ибо они или наступают в единичном числе экземпляров (а для того, чтобы новые формы закрепить, необходимо массовое преобразование), или, если их много, то можно быть уверенным, что в данном случае мы имеем дело не с генотипически чистым материалом, а с разложением гетерозиготных комбинаций. Мутанты обычно образуются путем утраты гена; понятно, что основывать прогрессивную эволюцию на подобных мутациях невозможно. Вообще же, как теперь обнаружено и на что указывает Р. Гольдшмидт (1923), целый ряд мутаций через некоторое время, путем обратной мутации, возвращается к состоянию исходной формы. Так, для Datura опыты Blakeslee показали, что возврат происходит даже вегетативным путем. Большое количество мутантов обнаружено за последнее время у мухи Drosophila (Морган, 1924). Однако в большинстве случаев эти мутанты менее жизнеспособны, чем материнская (основная) форма, и чем более велик мутационный скачок, тем жизнеспособность мутантов менее. Из доминантных мутантов дрозофилы, составляющих всего около 10%, большинство в гомозиготном состоянии вообще нежизнеспособно, а из рецессивных мутантов большая часть тоже мало приспособлена для жизненной борьбы. Эти факты, говорит Гольдшмидт (1923), показывают, что мутации вообще говоря представляют собою видоизменение гена в сторону ненормальности.

Правда, с этим не соглашается Баур в своей работе о расах Antirrhinum majus (Baur, 1924). По его наблюдениям, число мутантов у этого вида львиного зева не менее 10% и они не заключают в себе ничего уродливого или патологического, не выходя за пределы нормы. Этим мутациям Баур склонен придавать большое значение в проблеме прогрессивной эволюции: из них путем естественного отбора получаются виды (: 145—146).

Однако рассмотрение данных, собранных в книге Баура, заставляет усомниться в правильности толкования им рас A. majus как мутаций. В самом деле, мутации A. majus, по словам Баура (: 146), повторяют признаки, имеющиеся у диких видов рода Antirrhinum. Те же наследственные факторы, которые определяют собою мутации у A. majus,

лежат в основе различий между дикими видами того же рода и дикими расами того же вида. Поэтому ближе всего предположение, что в «мутациях» львиного зева, наблюдавшихся Бауром, мы имеем дело не с чем иным, как с признаками, укладывающимися в гомологические ряды Вавилова. Если это так, то никаких «мутаций» здесь нет, а есть хорошо нам известный процесс дисперсии, или нейтральной эволюции. Сам же Баур свидетельствует, что в Испании и Пиренеях Antirrhinum majus встречается в большом количестве рас. Садовые расы этого вида почти исключительно характеризуются рецессивными факторами. Равным образом большинство мутаций Баура рецессивны (: 3).

О том, какая осторожность нужна с так называемыми мутациями, показывает следующий пример. Р. Э. Регель (1908) обратил внимание на «гладкоостые мутанты» шестирядного и двурядного ячменей. Эти формы, лишенные зубчиков на остях, встречаются как примесь среди посевов обыкновенных ячменей с зазубренными остями в Персии и в Закавказье, попадаются также в южной России и в других местах. Регель считал, что мы имеем здесь дело с мутациями типа утери гена (именно, гена зазубренности). Между тем Н. И. Вавилов (1922в, Тр. по прикл. бот.), скрещивая большое число различных рас зазубренных ячменей, обнаружил в их потомстве расщепление: наряду с зазубренными и гладкоостые, иногда в пропорции 3 : 1. Так, скрещивание зазубренных рас Hordeum distichum var. nutans colchicum R. Regel ♀ с H. vulgare var. coeleste Walpersi Körn. ♂ дало 149 зазубренных растений и 53 гладкоостых. Признак гладкоостности рецессивный. Таким образом доказано, что гладкоостые ячмени могут возникать путем гибридизации некоторых зазубренных рас, вне всяких процессов мутации. В Персии и Закавказье как раз и встречаются те расы зазубренных ячменей, какие в опытах Н. И. Вавилова дали начало гладкоостым.

Вообще каждая мутация, полученная искусственным путем, должна прежде всего быть самым тщательным образом испытана, прежде чем признаваться за таковую, и возможно, что прав Лотси (1916 : 165), утверждающий, что всякая мутация (типа де Фриза) есть следствие гетерозиготности исходных форм. Для прогрессивной эволюции мутации путем выпадения гена не имеют значения; необходимо, чтобы «рецессивный признак превратился в доминантный» (Lotsy).

5. Способ образования новых видов (и подвидов)

Но можно было бы спросить, как же в таком случае идет образование новых форм, раз мутации де Фриза не имеют в этом вопросе значения?

Новообразование идет путем массового преобразования громадного количества особей, что происходит в процессе образования мутаций Ваагена. Как мы увидим ниже, эти новообразования могут захватывать сначала отдельных особей, но для прогрессивной эволюции такие единичные события не могут иметь значения. Массовое преобразование есть явление геологического порядка: оно связано с изменением фауны данного горизонта и происходит в известные промежутки времени, чтобы затем опять на долгое время прекратиться.

Это и есть путь прогрессивной эволюции. Как видим, процесс этот совершается вовсе не путем дивергенции, как рисовал себе Дарвин, а путем массового преобразования. Другой момент, на котором подробно останавливается Дарвин, — разновидности культурных растений и животных, — как изложено выше, не имеет отношения к прогрессивной эволюции, всецело входя в область нейтральной эволюции.

До сих пор мы говорили о закономерностях, обнаруживающихся в появлении так называемых внешних признаков. Но внутренние («анатомические») особенности организмов развиваются тоже на основе закономерностей, о чем подробно говорится в гл. IV и V «Номогенеза».

II. ЗАКОНОМЕРНОСТИ В ПРОЦЕССАХ ОНТОГЕНИИ И ФИЛОГЕНИИ

1. Филогенетическое ускорение

О том, что развитие организмов совершается не на основе случайных вариаций, говорит любопытное явление филогенетического ускорения. Так как на автора «Номогенеза» нападали наиболее сильно именно за главу о филогенетическом ускорении и так как автор упомянутой работы считает все эти нападки за результат сплошного недоразумения, то уместно привести здесь некоторые разъяснения.[1]

Под именем филогенетического ускорения мы понимаем появление у организма признаков более высокой организации, отсутствующих у той группы, к которой он принадлежит, но характерный для организмов, стоящих более высоко в системе.[2]

Филогенетическое ускорение может проявляться:

1) в онтогении, т. е. индивидуальном развитии: у молодых особей появляются признаки, которые с возрастом исчезают, но снова появляются у взрослых особей в геологически более новых группах организмов, часто стоящих выше в системе (но нередко вовсе не являющихся потомками тех, у кого отмечено филогенетическое ускорение). Так, на молодых оборотах раковин аммонитов или на начальных камерах фораминифер или на молочных зубах лошадиных мы видим признаки, которые у взрослых исчезнут, но снова появятся в более молодых отложениях у взрослых аммонитов, фораминифер, лошадиных.

Во всех этих случаях онтогения не повторяет филогению, как следовало бы по «биогенетическому» закону Геккеля, но предваряет ее.

Случаи, когда онтогения предваряет филогенетический процесс, и были описаны А. П. Павловым (1901) под именем филогенетического ускорения и предварения признаков. В качестве примера им между прочим приводится следующий.

У ископаемых лошадиных молочные передние коренные зубы всегда устроены более сложно, чем окончательные зубы. При этом молочные зубы предвосхищают те формы зубов, которые со временем появятся во взрослом состоянии у более специализированных лошадиных.

В «Номогенезе» приведен целый ряд таких примеров, относящихся

[1] Автор имеет в виду здесь устные беседы со своими коллегами. В печати, насколько мне известно, появилась только одна научная критика «Номогенеза». Она принадлежит покойному В. М. Шимкевичу и помещена в сборнике «Экскурсионное Дело», № 4—6, 1923. По поводу филогенетического ускорения здесь не сообщается (: 293—294) ничего существенного. Шимкевич полемизирует со мной и с Бэром по поводу приведенных мной соображений великого эмбриолога о том, что «глаза у цыпленка стоят гораздо ближе друг к другу; получается сходство с человеческим лицом». Как будто бы я ответствен за содержание взятой у Бэра и помещенной в кавычки цитаты! Приводя эту цитату (стр. 73 «Номогенеза»; наст. изд.: 157), я хотел лишь отметить приоритет Бэра на идею о филогенетическом ускорении — и больше ничего. Может быть, не лишне указать, что та глава из сочинения Бэра, из которой в «Номогенезе» приведен отрывок, была в 1855 году переведена на английский язык не кем иным, как Гексли. Знаменитый переводчик в предисловии отзывается о труде Бэра, как о сочинении, «которое содержит самую глубокую и здравую философию зоологии, и даже биологии вообще, какая только когда-либо появлялась».

Примеч. редакции. Вторично статья акад. В. М. Шимкевича была опубликована в 1928 г. в сборнике «Теория номогенеза» в издании Гос. Тимирязевского научно-исследовательского института под редакцией Б. М. Козо-Полянского, Москва : 1—159, содержащем кроме того критические статьи проф. А. М. Никольского и П. В. Серебровского.

[2] Во избежание недоразумений считаю нужным отметить, что это определение принадлежит мне и мой глубокоуважаемый учитель академик А. П. Павлов не несет за него никакой ответственности. Самые же термины accélération phylogénique, précession des caractères и phase prophétique предложены А. П. Павловым (1901).

как к ископаемым организмам (аммониты, белемниты, вивипары и др.), так и к ныне живущим. К случаям последнего рода принадлежат: индивидуальное развитие асцидий, двукрылых, мозга низших позвоночных, мозга ящериц, зародышей человекообразных обезьян. Во всех этих случаях на ранних стадиях более низкоорганизованных существ (напр., обезьян) появляются признаки, которые свойственны во взрослом состоянии более высокостоящим в системе организмам (каков, в данном случае, по отношению к обезьянам человек).

Приведем здесь два конкретных примера предварения онтогенией филогении.

У молодых аммонитов из группы Virgatites zaraiskensis, которую Михальский относил к роду Perisphinctes, появляются бугорки, которые с возрастом исчезают, превращаясь в ребра. У взрослых аммонитов из группы Virgatites virgatus, которую Михальский относил к роду Olcostephanus, совершенно такие же бугорки имеются и во взрослом состоянии. Можно было бы думать, что группа V. zaraiskensis произошла от группы V. virgatus, но этого не может быть, ибо V. zaraiskensis более древняя группа, чем группа V. virgatus (Д. И. Иловайский, 1925, : 346—348). [... с. 137—138]

Излишне, конечно, распространяться, что в онтогении, кроме филогенетического ускорения, существует и другое явление, которое обычно называют повторением филогении онтогенией. Но те факты, которые мы только что отметили, заставляют нас быть сугубо осторожными в толковании данных онтогении. Из того, что у зародыша одногорбого верблюда (Camelus dromedarius) имеются зачатки двух горбов (Antonius, 1922, p. 308), было бы ошибочно заключать, как делали некоторые (C. Keller), что одногорбый верблюд есть не особый вид, а продукт одомашнения двугорбого (Camelus bactrianus) или что вообще одногорбый верблюд произошел от двугорбого. Из того, что молодые львы или пумы пятнисты, не следует, что они есть потомки пятнистых или полосатых форм, вроде леопарда, тигра и др. В семействе кошек вообще развит пятнистый и полосатый тип окраски. Эта окраска у одних видов сохраняется в течение всей жизни, у других же с возрастом исчезает. Я не сомневаюсь, что путем подбора можно было бы вывести расу львов, у которых пятнистость сохранялась бы и во взрослом состоянии, или таких же пятнистых пум (тем более что зачаточная пятнистость встречается иногда и у взрослых пум и львиц).[3] Тогда можно было бы сказать, что обычная окраска молодого льва «предвещает» окраску новой взрослой расы.

Из того факта, что у молодых тыкв плоды опушенные, как у некоторых разновидностей огурцов, а у взрослых тыкв плоды гладкие, нельзя делать заключения, что тыквы произошли от опушенных разновидностей огурцов, ибо в семействе тыквенных встречаются плоды опушенные не только у огурцов, но и у арбузов, дынь и других родов. Можно сказать с уверенностью, что путем подбора возможно было бы получить тыквы, опушенные и во взрослом состоянии. Эта опушенная разновидность тыквы дала бы нам возможность говорить о «предварении» признака опушенности у молодых тыкв.

2) Во вторых, филогенетическое ускорение может проявляться в процессе филогенетического развития, когда менее совершенные формы осуществляют признаки, характерные для более высокостоящих (более специализированных, более совершенных групп). Этот второй тип филогенетического ускорения, как указал мне В. Н. Беклеми-

[3] Об этом можно говорить с уверенностью, если принять во внимание разнообразие окраски и рисунка у домашней кошки, а также те видоизменения, каким эта окраска подвергается с возрастом. У меня есть котенок, у которого с одной стороны окраска в виде поперечных полос, как у тигра, а с другой — в виде пятен, как у леопарда.

шев, есть в сущности один из случаев параллелизма, но случай совершенно особенный, на который в литературе пока не обращено достаточного внимания. Между тем для понимания хода эволюции он имеет весьма важное значение. Приведем некоторые примеры.

Схема эволюции от папоротникообразных к семенным идет в направлении постепенного сокращения гаметофита и выдвигания спорофита. В результате процесс оплодотворения совершается на спорофите, на цветке, а не вне спорофита, как у споровых.

У разноспоровых плаунов, например у Selaginella, наблюдается удивительное приближение к типу голосемянных. Между тем, без сомнения, не плауны дали начало голосемянным.[4] У Selaginella мы видим дифференцировку на микроспоры, соответствующие пыльцевым зернам голосемянных и развивающиеся совершенно так же, как у голосемянных, и макроспоры, каждая из коих соответствует материнской клетке первичного белка (эндосперма женского заростка) голосемянных и зародышевому мешку покрытосемянных. Микроспорангии (= пыльцевые мешки) и макроспорангии (= ядро семяпочки) сидят в колосьях, причем те и другие помещаются в одном и том же колосе — получается аналог двуполого цветка: листья, несущие микроспорангии, соответствуют тычинкам, листья с макроспорангиями — плодолистикам. Заростки, как мужские, так и женские, чрезвычайно редуцированы, лишены хлорофилла. Споры не покидают спорангия, и образование заростка происходит, а у некоторых видов и процесс оплодотворения совершается в то время, когда макроспоры (обычно числом 4) находятся еще в макроспорангии, — в чем ясно видно приближение к образованию семени. В довершение сходств с семейными у некоторых видов Selaginella, как увидим далее, процесс оплодотворения происходит на самом спорофите, как у семенных, а не вне его, как у папоротникообразных. Таким образом, мы видим у разноспоровых плаунов резкое отступление от той простой схемы размножения, какая наблюдается у равноспоровых плаунов (напр., у Lycopodium), и вместе с тем обнаруживаем приближение к типу семенных, каковым, однако, плауны не дали начала. Разноспоровые как бы предвещают то, что в полной мере будет осуществлено у цветковых (семенных). Заметим, что разноспоровые плауны известны уже из верхнего девона (Bothrodendron), а тоже разноспоровый Selaginellites, некоторые виды которого почти не отличимы от Selaginella, — из карбона.

У лепидодендронов, палеозойских разноспоровых плаунов (Lycopodiales), наблюдается еще один шаг по направлению к семенным: у некоторых в макроспорангии заключалась всего одна макроспора, не покидавшая спорангия, который к тому же был окружен разрастанием спорофилла, подобным интегументу (покрову) семяпочки (Lepidocarpon, Miadesmia). Получились образования, аналогичные семенам (в некоторых отношениях, впрочем, несколько отличные от семян, напр., по отсутствию собственных сосудистых пучков). Д. Скотт (Scott, 1924 : 146) говорит, что эти палеозойские плауны «сделали попытку соперничать с современными семенными растениями, образовав органы, заменяющие семена». Хотя, продолжает Скотт, получились устройства вполне целесообразные, тем не менее все это соперничество кончилось ничем, ибо настоящие семенные растения, с которыми их имитаторы, семенные плауны, не имеют ничего общего, продолжали развиваться за свой страх и в конце концов взяли верх. Равным образом и другой авторитетный палеофитолог, Berry (1920 : 334), считает, что плауны не стоят в родстве ни с какими другими более высокоорганизованными растениями, и в частности, не дали начала семенным.

[4] Таково мнение и Веттштейна (Wettstein, 1923 : 414) и Д. Скотта (Scott, 1924 : 146). Впрочем, Seward и Potonié производили хвойных из *Lycopodiales*.

Подобных примеров можно привести множество. Вся история растительного и животного царства полна ими: эволюцию организмов можно представить в виде пучка линий, из которых громадное большинство оканчивается «слепо», не сливаясь с главным потоком эволюции, но, тем не менее, в лице своих наиболее высоко организованных форм, имитирующих гораздо более совершенные типы.

Так, гетероспория (наличие микроспор и макроспор) развилась независимо от плаунов еще у Isoëtinae, у разноспоровых папоротников (Marsiliaceae, Salviniaceae), у ископаемых хвощей (каламарий). Между тем эта дифференцировка ведет в конечном результате к тому типу органов размножения, какой имеется у голосемянных и покрытосемянных (если бы, понятно, подобная линия развития была завершена). [... с. 148, 140—142]

Подобно тому как филогенетическое ускорение наблюдается в морфологических признаках, его можно подметить и в химических. Алкалоиды, представляющие из себя стойкие циклические соединения, свойственны лишь более высоко организованным растениям: по А. В. Благовещенскому (1925 : 19), их нет ни у водорослей, ни у мхов, ни у папоротников; по-видимому, они есть у хвощей и плаунов; изобилуют алкалоиды среди покрытосемянных; известны из голосемянных у тиса и у эфедры. Но замечательным образом встречаются у высших грибов: у спорыньи Claviceps, головни Ustilago, мухомора Amanita. Как мы увидим ниже (гл. IV), грибам свойственны и другие признаки высокой организации, не гармонирующие с их в общем низким положением в системе. Вместе с тем грибы — это слепая ветвь развития. В связи с этим любопытно указать, что, по мнению А. В. Благовещенского, повышенная продукция кольчатых соединений, куда относятся алкалоиды, является указателем на затухание данной филогенетической линии (: 24). [... с. 233—234, 285, 152, 190—198, 155, 156]

Поразительный пример филогенетического ускорения представляют простейшие (Protozoa). Эти существа обычно считаются за «одноклеточные» организмы. Вместе с Добеллем (1911) мы считаем, что это в корне неправильная точка зрения.[5] Простейшие, словно в насмешку над своим названием, представляют необычайно сложно построенный мир организмов, сконструированный по совершенно особому, «неклеточному» типу, но вместе с тем в поразительной степени имитирующий Metazoa. Протисты, говорит Добелль, не проще, чем прочие организмы, они лишь устроены по-иному. Из того, что они малы, вовсе не следует, чтобы они были «низко организованы», «одноклеточны», «просто устроены», «примитивны». Они организованы по-другому, чем Metazoa и Metaphyta.

В нижеследующем мы отметим некоторые черты высокой организации у простейших. Если мы при этом говорим о филогенетическом ускорении, то не потому, что считаем, что простейшие устроены ниже, чем многоклеточные, а потому, что Protozoa известны уже из докембрийских отложений,[6] в которых представителей наиболее высоко организованных типов наверно не было. А между тем простейшие — очень сложно организованные существа, имитирующие более высоко в системе стоящие группы. [... с. 149—150]

Уже давно известно, что у простейших есть сократительные волоконца, или мионемы, иногда снабженные зачаточной поперечной поло-

[5] Простейших, говорит Dobell (: 272), столь же мало можно сравнивать с клетками Metazoa, как с отдельными органами Metazoa. Под именем клетки смешивают совершенно различные вещи: 1) целые организмы — у простейших и вообще у протистов; 2) части организмов — клетки у многоклеточных животных и растений; 3) потенциальный организм — оплодотворенное яйцо (: 276). Протисты — неклеточные организмы.

[6] Радиолярии из альгонкинских отложений Бретани (L. Cayeux, 1894). Радиолярии известны затем из силура.

сатостью и как бы имитирующие поперечнополосатые мышцы. Вся совокупность мионем инфузорий представляет собою точный сколок мускулатуры червей и других Metazoa, говорит Догель (1925 : 67). Средняя кишка у паразитической инфузории Cycloposthium окружена двойным слоем мионем, кольцевых и продольных, а задняя — тоже окаймлена кольцами мионем, образующих у анального конца род сфинктора.

По исследованиям Догеля (1925 : 62), у Diplodinium имеется внутренний скелет из залегающей под кутикулой пластинки (состоящей из вещества, весьма близкого к клетчатке). Пластинка эта, служащая частью для опоры всего тела, частью для поддержания стенок глотки, состоит из соприкасающихся ячей или призм с плотными стенками. Расположение этих ячей чрезвычайно напоминает известное расположение костяных балочек в головках длинных костей (напр., бедра) у млекопитающих. Мало того, местами ячеи скелетной пластинки у Diplodinium образуют утолщения, к которым прикрепляются пучки мышечных волоконец — получается сходство с гребнями на костях позвоночных, служащими для той же цели.

Сократительная вакуоля у инфузории Paramaecium представляет, по описанию Д. Н. Насонова (1924), часть весьма сложного выделительного аппарата, обладающего собственными стенками и в известной степени имитирующего выделительную систему червей. В частности, сократительная вакуоля соответствует мочевому пузырю червей; у некоторых инфузорий в стенках ее имеются, по Догелю, тончайшие мионемы, способствующие опоражниванию вакуоли, представляющей образование постоянное и снабженное собственными стенками.

Ротовое отверстие у Cycloposthium окаймлено венцом из соединенных пучков ресничек; подобного рода аппарат имеется и у некоторых червей, например у коловраток. При помощи двух толстых мускульных пучков околоротовой мерцательный аппарат названной инфузории может быть втянут в глубь тела, подобно тому как мерцательный венчик коловраток втягивается посредством ретракторов внутрь (Догель).

У некоторых паразитических инфузорий (напр., у Pycnothrix), помимо обычных у инфузорий эктоплазмы и эндоплазмы, есть еще третий промежуточный слой, содержащий мускульные волоконца и ядро. Слой этот Догель по аналогии с мезодермой называет мезоплазмой. Таким образом, и среди инфузорий есть двуслойные и более высокоорганизованные — трехслойные, подобно тому как среди Metazoa есть два таких же типа (трехслойные — начиная с червей).

В. А. Догель (1923) описал образование сперматозоидов из мужского ядра во время конъюгации у Cycloposthium. Живчик, снабженный явственной головкой, некоторым подобием perforatorium[7] на переднем конце и длинным хвостом, сливается с женским ядром, находя к нему дорогу через рот и глотку партнера, подобно тому, как это делают, например, сперматозоиды у кораллов или актиний. Таким образом, процесс оплодотворения у названной инфузории совершается способом, весьма похожим на то, что наблюдается у многоклеточных организмов, и весьма отличным от того, что описано для прочих инфузорий. Между тем не может быть никакого сомнения в том, что инфузории не дали начала многоклеточным.

2. Как следует понимать явление филогенетического ускорения?

Данное явление мы иначе обозначили как предварение филогении онтогенией. Предварение возможно объяснить только таким образом, что

[7] Перфораторием у живчиков Metazoa называют заостренный передний конец, при помощи которого живчик внедряется в яйцо.

в каждом данном случае происходит развертывание задатков, уже имевшихся в потенции у данного организма. Никто не будет возражать против того, что, раз в однополом цветке ивы или осоки или кукурузы появляется под воздействием паразитов двуполость, то, значит, тенденция к двуполости заключена в самом цветке, подобно тому как, раз в потомстве гибрида наблюдается появление некоторых «новых» признаков, мы отсюда выводим, что в материнском поколении имелся определенный набор генов, расщепление коих и вызвало появление quasi-новых признаков. С этой точки зрения ничего мистического явление филогенетического ускорения не заключает. И во всяком случае обратное явление — повторение филогении онтогенией, которое тоже наблюдается в природе, нисколько не понятнее человеческому уму: почему, раз амфибии произошли от рыб, головастик должен в своем индивидуальном развитии проходить стадии филогенетического превращения рыб в амфибий? Ведь когда изготовляют, скажем, автомобиль, нет надобности первоначально построить телегу примитивного типа, переделать ее затем на усовершенствованную коляску, эту перестроить на первобытный локомобиль и т. д.

Если бы филогения только повторялась онтогенией, то, очевидно, никакой эволюции не могло бы быть: повторялось бы все время одно и то же. Но для того, чтобы могла осуществиться прогрессивная эволюция, где-то на протяжении онтогении должен появиться *новый признак, способный к дальнейшему прогрессу*. То есть тут уже онтогения не повторяет филогении, а создает нечто новое, намечающее путь для нового направления эволюции, другими словами, онтогения здесь как бы предвещает филогению.

Если Геккель говорит, что «филогенез есть механическая причина онтогенеза», то я совершенно отказываюсь понимать, о какой «механике» здесь может идти речь и путем каких умственных операций можно подойти к объяснению, почему филогенез может быть *причиной* онтогенеза. С гораздо большим правом и основанием можно было бы сказать, что онтогенез есть причина филогенеза, ибо филогенез есть последовательность и совокупность онтогенезов. «Онтогенез не повторяет филогенеза, а создает его», — говорит Garstang (1922 : 82). О филогенезе можно говорить лишь в том случае, если в порядке последовательности онтогенетических процессов наступит *изменение*; совокупность изменений в онтогенезе и есть филогенез. Онтогенез есть нечто первоначальное, а филогенез — производное. Как производное может быть причиной первоначального? В приведенном примере: телега — коляска — автомобиль, очевидно, что всякое усовершенствование (т. е. изменение в онтогении) есть причина постепенного превращения, или филогения, автомобиля из телеги, но никак нельзя сказать, что «превращение телеги в автомобиль есть причина тех процессов, кои происходят каждый раз при осуществлении проекта автомобиля». Последняя фраза есть явный абсурд.

Такие выражения, как онтогения повторяет филогению или онтогения предваряет филогению, есть условные метафорические описания тех процессов, которые мы наблюдаем при индивидуальном развитии организмов. Те же самые факты можно описать и при помощи совсем других сравнений. Так, вместо того чтобы сказать, что зародыши амфибий и рептилий *повторяют* в жаберном аппарате то, что было некогда у рыб, можно с таким же правом сказать, что взрослые рыбы *предвосхищают* то, что будет осуществлено у зародышей амфибий или рептилий или других более высоко организованных позвоночных. Это может показаться парадоксальным, но на самом деле эта формулировка не менее и не более парадоксальна, чем общепринятая.

Для тех, кто поспешно назовет мою вышеприведенную формулировку абсурдом или т. п., позволю себе привести следующее определение, какое

дал знаменитый палеонтолог Коп в 1871 г. так называемому биогенетическому закону: «Хорошо известно, что как у животных, так и у растений, вообще говоря, молодые стадии более совершенных типов представлены или имитированы с большей или меньшей точностью взрослыми стадиями более низких типов».

Можно давать и другие формальные толкования явлению предварения признаков в онтогении: не будет ошибкой сказать, что здесь мы имеем дело с задержкой развития на ранней стадии.

Предыдущие рассуждения имеют целью показать, что явление филогенетического ускорения нисколько не более «непонятно», чем так называемый биогенетический закон. Но и предварение, и повторение филогении онтогенией станут нам вполне понятными, если мы скажем, что законы развития органического мира одинаковы, имеем ли мы дело с индивидуальным развитием (онтогенией), или с развитием одних форм от других (филогенией[8]). У высших позвоночных в известные моменты их эмбриональной жизни существуют жаберные щели не потому, что они произошли от рыб, а потому, что вообще тот материал, из которого природа производит позвоночных, таков, что на известной стадии развития организм позвоночного должен обладать жаберными щелями.

3. Закон ускоренного появления у молодых особей прогрессивных признаков

Не следует смешивать явление филогенетического ускорения с ускорением развития, нередко наблюдаемым в онтогении.[9] Под именем филогенетического ускорения, или предварения признаков, мы подразумеваем появление у зародышей или у молодых провизорных органов, свойственных более высоко стоящим формам, или же появление у низкоорганизованных форм органов, присущих более специализированным группам. Другими словами, здесь идет дело о появлении новых признаков. Между тем при ускорении развития (онтогенетическом ускорении, как можно назвать это явление) идет речь о более раннем появлении или о более быстром развитии органов, имеющихся как у взрослых особей данного вида, так и у всей близкой систематически группы; ничего нового здесь не появляется, и вопрос идет лишь о времени и темпе.

Но одно обстоятельство в вопросе об ускорении развития все же заслуживает нашего внимания, ибо оно чрезвычайно любопытно. Как отметил Менерт (Mehnert, 1898), к более ранней закладке имеют тенденцию те органы, которые достигают своего высшего развития у более высоко организованных форм, или иначе — в онтогении ускоренно развиваются прогрессивные органы. Приведем пример. У парнокопытных в конечностях развиты 3-й и 4-й пальцы, а 1-й, 2-й и 5-й рудиментарны. Есть основание думать, что парнокопытные происходят от форм, у которых все пять пальцев были нормально развиты. Но в онтогении, например, коровы или свиньи, мы наблюдаем, что прогрессивные 3-й и 4-й пальцы развиваются ускоренно, а прочие отстают в развитии.

[8] Номогенез, 1922 : 88 (см.: 170). В таком же роде высказывался ранее О. Гертвиг (Hertwig, 1888). Приблизительно такие же соображения имеются и у Д. Н. Соболева (1914 : 104), где говорится, что так называемый биогенетический закон «обозначает только то, что сходные живые системы при сходных условиях проходят сходные стадии развития». В этой формулировке я возразил бы против указания на необходимость сходных условий развития: законы развития органического мира производят сходные результаты даже при наличии различных условий. Так, что может быть различие условий, в которых протекает развитие заростка папоротника и зародышевого мешка покрытосемянных? Я сожалею, что в свое время упустил вышеприведенное место из работы Д. Н. Соболева (1913) и не процитировал в «Номогенезе».

[9] Как это делает Н. Н. Яковлев (1901 : 547—551), разбирая данные Румблера и А. П. Павлова.

Подобным образом ускоренно развивается головной отдел всех черепных животных: глаза, слуховой пузырек, большой мозг млекопитающих, сердце и аорта, зачаток легких и т. д. Затем из данных Гарбовского (1903) следует,[10] что повторение в онтогении древних признаков слабее, чем рекапитуляция признаков новых.

Сводя воедино эти данные, а равно и соображения о филогенетическом ускорении, можно сказать, что вообще прогрессивные признаки как в онтогении, так и в филогении появляются прежде у молодых особей (или на ранних ступенях развития).

Прогрессивную эволюцию можно представить себе как иррадиацию прогрессивных признаков с молодой стадии на взрослую.

К области онтогенетического ускорения относятся также факты физиологического ускорения: нередки случаи, когда молодые особи, личинки приступают к размножению, как это известно для личинок некоторых мух (где развитие происходит без оплодотворения — педогенез), или для личинки амблистомы, аксолотля (неотения). Описан случай, когда кокосовая пальма, цветущая обычно очень поздно, через много лет после первого всхода, приступила к цветению в стадии сеянца, развив три простых листа и не успев окончательно отделиться от ореха.

Итак, нужно отличать два типа ускорения — филогенетическое и онтогенетическое. Различия и сходства между ними мы выяснили выше. Ускоренное появление прогрессивных признаков у молодых стадий можно сопоставить с тем, что изменчивость (физиологическая) больше у зародышей, чем у взрослых.[11] Еще Бэр (1828) обратил внимание на то, что изменчивость зародыша цыпленка весьма значительна, гораздо больше, чем у курицы. Она тем заметнее, чем стадия развития моложе. Особенно велики различия между первичными бороздками разных зародышей: «С трудом можно представить себе, как такие различные вещи приводят к одному и тому же результату, и почему наряду с нормальными цыплятами не получается уродов» (русск. перев., 1924 : 18). Менерт подтвердил данные Бэра на целом ряде позвоночных (Mehnert, 1899).

Ввиду такой склонности зародыша к изменчивости нет ничего удивительного, что и прогрессивные изменения легче осуществляются на зародышевой стадии развития.

Есть основание думать, что в прежние геологические эпохи изменчивость была гораздо значительнее, чем в последующие времена (Воронов, 1890; Rosa, 1905). Роза говорит о прогрессивном уменьшении изменчивости. Ссылаясь на этот взгляд, А. В. Благовещенский (1925) подкрепляет его соображениями, почерпнутыми из области химической эволюции растений. Старые, дряхлеющие группы, каковы хвойные, Compositae (частью), Labiatae, Solanaceae и др., характеризуются склонностью к образованию циклических соединений, каковы, например, алкалоиды, терпены, неспособные принимать дальнейшее участие в реакциях обмена. Наоборот, в молодых группах циклические соединения отступают на задний план. По мере хода эволюции в организме «все больше накопляется инертных, неспособных к реакции обмена и к образованию новых соединений комплексов; в связи с этим уменьшается и размах изменчивости организма» (: 27).

Эти соображения показывают нам, что в прежние эпохи истории органического мира прогрессивные признаки могли еще с большей легкостью, чем теперь, намечаться на молодых, эмбриональных стадиях развития.

[10] См.: А. Северцов, 1912 : 56.

[11] Кроме физиологической изменчивости, К. Peter (1911) различает еще морфологическую. Последняя, по данным Ю. А. Филипченко (1924), у молодых особей насекомого Isotoma и у гороха меньше, чем у взрослых.

4. Дивергенция у молодых и конвергенция у взрослых

Коснувшись вопроса о так называемом биогенетическом законе, нельзя не отметить, что стремление всюду видеть его проявления было причиной того, что многие существенные факты из онтогении были упущены и неправильно истолкованы.

По Геккелю, в начальных стадиях развития организмы более сходны между собою, чем в последующих. Мнение это совершенно неправильно, ибо никакого сомнения не может быть в том, что, напр., собака и кошка во всех стадиях своего развития являются собакой и кошкой и, как правильно отметил О. Гертвиг, яйцо собаки не менее разнится от яйца кошки, чем взрослая собака от взрослой кошки. Мы, правда, часто не в состоянии в настоящее время различать молодые стадии разных животных, но это вовсе не резон, чтобы утверждать, что таких различий и на самом деле нет. Способность различать достигается лишь со временем, и мы знаем, например, очень много случаев, когда под именем одного вида описывались представители разных родов.

Мало того, можно утверждать, что сплошь и рядом животные в молодом возрасте более разнятся между собой, чем во взрослом. Вот примеры. [... с. 140]

Между зародышами хищников, летучих мышей, грызунов во время образования амниона наблюдаются существенные различия, которые с дальнейшим течением эмбрионального развития сглаживаются. Из двух первых бластомеров мыши один превращается в зародыш, а другой — в трофобласт; между тем первые два бластомера лягушки оба идут на построение зародыша. Итак, у мыши из одной клетки первой пары бластомеров получается целый организм, а у лягушки — половина. Таким образом, различия на этой стадии эмбрионального развития ничуть не меньше, чем между взрослой лягушкой и взрослой мышью (Peter, 1920: 82—83).

Триасовые гималайские аммониты Ceratites vyasa, C. devaseana и C. truncus по своему последнему (взрослому) обороту почти неотличимы. Напротив, первые (молодые) обороты их явственно разнятся, настолько, что эти три вида нужно отнести к двум разным подродам (Diener, 1905 : 677—680). В таком же роде отношения между триасовыми гималайскими Ceratites ravana и C. padma (Diener : 680). Подобным образом под именем взрослого нижнемелового аммонита Crioceras duvali описаны три или четыре вида, молодые стадии которых хорошо различимы (Nolan, 1894).

Во всех этих случаях молодые особи как бы обнаруживают стремление приобрести новые, быть может прогрессивные, признаки, взрослые же не идут по этому направлению. [... с. 234]

Все эти факты, а число их можно было бы значительно увеличить, показывают, что у молодых особей двух видов нередко наблюдается дивергенция признаков, а у взрослых — конвергенция. Это противоречит «биогенетическому закону» Геккеля и принципу расхождения признаков Дарвина («мелкие различия, отделяющие разновидности одного и того же вида, постепенно будут стремиться к возрастанию, пока они не сравняются с более значительными различиями, существующими между видами одного рода или даже между отдельными родами»; Происхождение видов, гл. IV, *1939 : 365*).

Мало того, мы уже привели в «Номогенезе» множество примеров, показывающих, какую вообще в эволюции громадную роль играет конвергенция. Явления филогенетического (и онтогенетического) ускорения, а также явление дивергенции у молодых и конвергенции у старых в конце концов разрушают всеобщность так называемого биогенетического закона Геккеля, подобно тому как те же явления, а также широкое распространение конвергенции подрывают всю схему эволюции Дарвина, построенную на господстве принципов дивергенции и естественного отбора.

5. Ход эволюции на основе филогенетического ускорения

Изучая подробно какой-нибудь вид с точки зрения слагающих его таксономических единиц, мы сплошь и рядом убеждаемся, что в пределах образуемых им вариаций (наследственных или не наследственных, этого вопроса мы здесь не касаемся) имеются и такие, которые в других, соседних видах или родах служили бы для систематики достаточным поводом к установлению нового вида и даже рода. Приведем некоторые примеры.

1. Морская рыба четырехрогий бычок (Myoxocephalus quadricornis, по старой номенклатуре Cottus quadricornis) отличается весьма характерным и постоянным признаком — присутствием четырех костяных бугров («рогов») на голове. По этому признаку четырехрогий бычок был ранее выделен даже в особый род (Oncocottus). Но вот оказывается, что в Ладожском озере водятся четырехрогие бычки со слабо развитыми буграми, а в Онежском — у бычков бугры совершенно отсутствуют (M. quadricornis morpha relictus: см.: Берг, 1916). Таким образом, вариации у четырехрогого бычка имеют такую величину, что при иных условиях мы эти формы приравняли бы таксономически к особым родам.

Другой пример. Antonius (1922) в настоящее время доказывает, что все собаки произошли от одного вида — именно от волка и его подвидов, а не от скрещивания нескольких видов (линнеонов) р. Canis, как полагали ранее. Если этот взгляд справедлив, то выходит, что основной вид, Canis lupus, удалось в течение тысячелетий путем гибридологического анализа разложить на ряд форм, которые, будучи встречены в диком виде, без сомнения, были бы описаны как особые роды. Домашние голуби, как принимал Дарвин, и в чем согласны все последующие авторы, происходят от одного вида, именно от дикого сизого голубя, Columba livia. Резкие вариации домашнего голубя общеизвестны. О них Дарвин (Измен. жив. и раст. в домашн. состоянии, гл. V : 94; *1951 : 201*) говорит: «Я без всякого колебания утверждаю, что некоторые домашние расы сизого голубя разнятся друг от друга по строению не меньше, чем наиболее ясно выраженные естественные роды» (семейства голубиных). Так, особые роды можно было бы создать для улучшенного английского дутыша, для гонцов и чистых, для польского, для трубастого, для коротконосых без бородавок.

Тропический папоротник Nephrolepis, разные виды которого культивируются, дает в культуре большое количество вариаций. Эти вариации повторяют признаки, вообще весьма распространенные среди папоротников и служащие для различения видов и даже родов (Benedict, 1916).

Уродства, аберрации и мутации, даже индивидуальные вариации в пределах данного вида нередко характеризуются признаками, какие в соседних группах служат для различения видов и даже родов. Я уже писал об уродствах у плотвы, окуня и др. с удлиненными, как у летучих рыб, плавниками. Н. Я. Кузнецов любезно сообщил мне, что бабочка из семейства ночных (Noctuidae), Hadena secalis (= H. didyma), гусеница коей вредит корням и стеблям пшеницы и ржи, в своей индивидуальной изменчивости окраски и рисунка копирует окраску и рисунок разных видов родов Hadena и рода Mamestra (из того же семейства). У колокольчика Campanula medium иногда попадаются раздельнолепестные цветки; близкий род Michauxia характеризуется нормально раздельнолепестными цветками. У Potentilla reptans иногда встречаются цветки с 4 лепестками и чашелистиками (вместо 5); этот тип цветка (четырехчленный) нормально характерен для близкого вида P. procumbens (Веттштейн). В одном соцветии орхидеи Gomesa polymorpha можно встретить вариации цветков, которые специфичны для других видов того же рода (G. divaricata, G. crispa, G. planifolia). У экземпляра североамериканской лиственницы Larix occidentalis, растущего в Лесном, по словам

В. Н. Сукачева (1924 : 38—39), в 1910 г. (первый год плодоношения) и 1912 г. появились шишки, у которых края семенных чешуй загнуты наружу. Между тем из всех лиственниц этот признак нормально свойствен одной лишь японской Larix Kaempferi. Далее, на Байкале у помесей L. dahurica и L. sibirica В. Н. Сукачев наблюдал появление шишек с точно такими же чешуями, нормально не свойственными ни даурской, ни сибирской лиственницам.

2. Рассматривая приведенные примеры, мы не в состоянии сказать, какие из названных вариаций идут в сторону прогресса, а какие нет. Можно, однако, привести случаи, когда в пределах одного рода некоторые виды резко отличаются признаками высокой специализации. Таков род акул Mustelus; у водящейся в Средиземном море M. laevis имеется зачаточная плацента: от стенок матки отходят сосудистые выросты, которыми зародыш прикреплен к матери и через посредство коих он питается. Плацента, как известно, есть орган, свойственный из позвоночных лишь высшим млекопитающим, плацентарным (а из более низких млекопитающих она найдена у некоторых сумчатых). Тем удивительнее найти подобный орган у рыб, да еще во многих отношениях столь низко организованных, как акулы. Но еще более поразительно, что у другого европейского вида, Mustelus mustelus (или M. vulgaris), плаценты совершенно нет, и зародыш, как и обычно у акул, питается исключительно за счет желтка яйца. Таким образом, здесь в пределах рода у одного из видов внезапно появился признак весьма высокой специализации. У некоторых видов членистоногого Peripatus мы находим плаценту, например у живородящего P. edwardsi, у других же видов этого рода плаценты нет.

Подбородочный выступ у человека есть признак, стоящий в связи со способностью к речи и отличающий человека (Hominidae) от обезьян. Любопытно отметить, что у гиббона Siamang syndactylus наблюдается сильная изменчивость подбородочной области, причем встречаются вариации в направлении образования подбородочного выступа (L. Bolck[12]).

Подобным образом у одного из видов какого-нибудь рода ископаемых рыб внезапно появилась конечность типа, приближающегося к пятипалой, у какой-нибудь примитивной рептилии передняя конечность сформировалась по типу крыла, и т. п.

Подобные примеры для растений приводит D. Scott (1924 : 218—219). Группировка органов размножения в шишки (strobilus) есть шаг вперед в направлении, намечающем осуществление типа цветка. И вот мы видим, что у плаунов (Lycopodium) у одних видов спорангии расположены в пазухе листьев (спорофиллов), ничем не отличающихся от прочих листьев стебля; такой случай мы имеем, например у L. Selago. Напротив, у других видов такого же рода спорангии сидят в пазухе особых листьев, притом собранных в колоски или шишки, например у L. clavatum, L. annotinum и др. По-видимому, говорит Скотт, подобные же особенности отличали разные виды каменноугольного плауна Selaginellites, весьма близкого к современной Selaginella. Эти случаи дают Скотту основание сказать: «Нельзя отрицать, что существенные морфологические изменения могут получать начало в качестве видовых признаков» (: 218).

Приведем пример, на который мы указывали по другому поводу в «Номогенезе» (с. 162 наст. изд.). У высших растений (семенных), как известно, процесс оплодотворения происходит на спорофите. Напротив, у папоротникообразных (Pteridophyta) оплодотворение совершается на гаметофите. Но вот что замечательно: среди плаунов из рода Selaginella есть виды (S. rupestris, S. apus), у которых процесс оплодотворения совершается, как и у семенных растений, на самом растении, в колосках. Так, у Selaginella apus микроспорангии, расположенные наверху, высевают

[12] Русск. антроп. журн., XII, в. 1—2, 1922 : 183.

микроспоры на макроспорангии, находящиеся еще на колосках, т. е. на спорофите. У S. rupestris даже прорастание молодых растений происходит на спорофите. Следовательно, усовершенствование громадного эволюционного значения произошло в пределах одного рода. В связи с этим отметим, что у нижнекаменноугольного плауна Miadesmia, напоминающего Selaginella, открыт орган, имитирующий семя. Можно предположить, что семя у плаунов возникло в пределах одного рода точно таким же образом, как опыление у некоторых видов Selaginella.

Наличие у папоротникообразных макроспор и микроспор, или гетероспория, есть факт чрезвычайной морфологической важности, ибо, как уже было отмечено выше, это тоже этап на пути к выработке типа цветка. И вот Скотт (Scott, 1924 : 219, 224) обращает внимание на следующее замечательное явление: у каламарии (палеозойское хвощевое) Calamostachys у большинства видов споры одинаковые, но у некоторых видов, в остальном не отличающихся от предыдущих, наблюдается гетероспория.

Двуполость цветков есть, по-видимому, признак более высокой организации, чем однополость. И вот мы видим, что у некоторых нормально однополых видов появляются двуполые цветки; так, у Gnetum цветки двудомные, но у G. gnemon в мужских соцветиях встречаются недоразвитые женские цветки. У хвойных иногда попадаются обоеполые шишки. Тополя — двудомные растения, но у гималайского Populus glauca (Haynes, 1906) обычны двуполые цветки с хорошо развитым околоцветником.

Ивы, как известно, двудомны, но у многих видов, принадлежащих к секции Caprea (Salix caprea, S. cinerea, S. aurita и др.), встречаются двуполые цветки.[13] Так, у S. caprea появляются иногда на мужских экземплярах этого растения двуполые цветки; причина — клещи Epitrimerus salicobius. Подобным образом в женских цветках дрёмы Lychnis dioica и L. alba, пораженных головней Ustilago antherarum, появляются тычинки. В мужских колосках осоки Carex praecox заражение головней Ustilago caricis вызывает появление женских цветков. В мужских колосках Zea mays var. tunicata появляются женские цветки под влиянием Ustilago maydis. У бесполых верхушечных цветков кисти Muscari comosum появляется тенденция к двуполости под воздействием Ustilago vaillanti и т. д. (Harrison, 1924 : 468—469).

3. Все предыдущее позволяет набросать следующую схему эволюции.

В пределах вида появляются отдельные экземпляры, — сначала молодые особи, а потом и старые — с признаками, уклоняющимися в сторону высокой специализации. Эти особи отсекаются естественным отбором, охраняющим норму. Но с течением времени новый признак, или комплекс признаков, захватывает громадную массу особей, и таким образом новообразование закрепляется (мутация в смысле Ваагена). Оно представляет собою резкий и заметный шаг вперед в морфологическом отношении: это может быть образование плаценты, конечности типа пятипалой, конечности типа летающей, появление гетероспории, семени, двуполого цветка и т. п.[14] При этом у близких видов, принадлежащих к тому же роду, подобного новообразования может и не наблюдаться.

В доказательство того, что в известный момент истории может произойти быстрая перестройка типа, приведем чрезвычайно любопытные наблюдения И. И. Шмальгаузена над развитием птиц, сообщенные им на Всероссийском съезде зоологов в Москве в мае 1925 г. Изучая развитие

[13] Это бывает не у гибридов; напротив, обоеполые сережки нередки у гибридов ив.

[14] Мы не хотели бы быть неправильно понятыми. Конечно, процесс не следует себе представлять так, как это делал Жоффруа Сент-Илер: из яйца рептилии внезапно вышла птица. Таких чудес, понятно, не бывает: новообразования касаются отдельных органов.

передней конечности у цыпленка И. И. Шмальгаузен (1927) установил, что с 7-го на 8-й день происходит быстрая перестройка конечности зародыша, имевшей до того тип рептилий, на тип конечности птичьей. В это же время перестраивается очень быстро и целый ряд других органов.

Так же происходят и изменения в процесе филогении. При этом снова напоминаем формулированный нами закон: прогрессивные изменения намечаются впервые в молодом возрасте или еще в эмбриональном состоянии.

В предыдущем обрисован процесс происхождения новых родов и зарождения новых отрядов и даже классов.

Из сказанного ясно, что способ образования высших таксономических единиц совершенно таков же, что и низших. И те, и другие получаются мутационным путем (в смысле Ваагена), сразу, путем массового преобразования особей.

Если так, то образование высших таксономических единиц, надо думать, подчинено тому же параллелизму, тем же гомологическим рядам, о которых говорит Н. И. Вавилов в применении к низшим таксономическим единицам. Впрочем, им же указано (1922а : 81) на параллелизм вариаций у весьма далеких семейств: у Cucurbitaceae и у злаков, и даже у еще более удаленных: у хвойных и у покрытосемянных. Гомологические ряды Н. И. Вавилова, равно как и параллелизм морфологических (включая и гистологические) структур А. А. Заварзина (1923, 1924, 1925), есть не что иное, как результат тех закономерностей, которые обнаруживаются в развитии органических форм. Подобным образом и в неорганической природе процессы совершаются в определенной последовательности, какую мы и обозначаем под именем законов.

6. Обратное развитие

Те примеры, которые я привожу в качестве доказательства филогенетического ускорения, Д. Н. Соболев (1924 : 110) толкует в смысле обратного развития. Так, у вельвичии в мужском цветке не потому рудимент семяпочки, что Gnetales, как доказываю я, идут по пути превращения цветка в двуполый, т. е. по пути осуществления типа покрытосемянных, а потому, что у вельвичии мы наблюдаем возвращение к двуполости, какою ранее обладали голосемянные.

Но для доказательства такого мнения нужно привести доводы в пользу того, что древние голосемянные имели двуполые цветки. Однако палеонтология решительно отвергает такое предположение: из ископаемых голосемянных только у беннеттитов двуполые цветки (этот случай я рассматриваю как очевидный пример филогенетического ускорения), но трудно думать, чтобы Gnetales произошли от беннеттитов.[15]

Мы лично не стоим на точке зрения абсолютной необратимости эволюции, допуская, что в иных случаях организм мог возвращаться к состоянию предков (Номогенез : 155; см.: 219). Но обратимость эволюции есть явление редкое, и если мы окинем взглядом всю историю животных и растений, то должны будем прийти к выводу, что в общем ход эволюции необратим. Напротив, по мнению Соболева, «эволюция есть процесс циклический», и случай обратимости эволюции есть явление чрезвычайно широко распространенное. В самом деле, Соболев (1924: 104—130) приводит следующие случаи обратного развития: обезьяны произошли от более человекоподобных форм, примитивные млекопитающие берут начало от более, чем они, специализированных рептилий Theriodontia, хвостатые амфибии произошли от бесхвостых, стегоцефалы

[15] Впрочем, Arber и Parkin (1908) высказывали мнение, что Gnetales могли произойти от форм, близких к Bennettitales, путем редукции органов цветка.

с неокостеневшими позвонками есть потомки стегоцефалов с не вполне окостеневшими, хрящевые ганоиды произошли от костистых ганоидов, современные двоякодышащие рыбы произошли от гораздо более специализированных палеозойских, пермские Acanthodii (рыбы), более примитивные по своей организации, произошли от более совершенных девонских, древнейшая круглоротая рыба Palaeospondylus имела окостеневший скелет,[16] у каменноугольного Hypospondylus произошла редукция скелета,[17] а современные миноги и миксины есть «явно регрессивный тип».[18] Ланцетник и асцидии есть тоже деградированные формы, происшедшие от более высоко организованных. Брюхоногие моллюски появляются раньше, чем стоящие ниже их в системе пластинчатожаберные, и возможно, что брюхоногие есть дегенерировавшие головоногие, а пластинчатожаберные — дегенерировавшие брюхоногие. Весь тип иглокожих тоже, возможно, произошел от более высоко организованных групп. Коловратки есть продукт задержки в развитии высших червей.

Эту нисходящую лестницу органического мира продолжим еще дальше. Соболев не указывает, что в настоящее время есть сторонники взгляда на Protozoa как на деградировавших многоклеточных (Franz, 1920 : 13). В доказательство Франц приводит такие соображения. Не новостью является мысль, что некоторые одноклеточные организмы произошли от многоклеточных. Так, многие ботаники принимают, что Saccharomycetes произошли от более высоко организованных грибов. А. Мейер полагал, что некоторые бактерии могли произойти от аскомицетов. Pascher выводит амебоидных простейших от жгутиконосных, а затем одноклеточных Pleurococcales от образующих нити Ulotrichales. Франц предполагает, что вообще все Protozoa произошли от многоклеточных водорослей (и именно бурых), через посредство Flagellata. С меньшей уверенностью Франц принимает происхождение от многоклеточных организмов для Conjugatae, диатомей, Cyanophyceae. Далее тот же автор отмечает, что Ricciaceae произошли от более высоко организованных печеночников, многообразные от рыб, низшие обезьяны от высших (: 17).

Геккель когда-то выводил человека из амебы. Теперь можно, перевернув филогенетическую лестницу, защищать взгляд, что бактерии и амебы произошли от человека путем постепенной деградации, а жгутиковые водоросли (Flagellata) от высших двудольных. Конечно, в такой резкой форме взгляд этот Соболевым не формулируется, но он с несомненностью вытекает из приведенных им многочисленных примеров обратной эволюции и из универсальности, какую он приписывает своему закону обратимости эволюции.

Если откинуть некоторые явно ошибочные допущения, то a priori нельзя отвергать возможности применения этого принципа в столь широком масштабе, как это делает Д. Н. Соболев, раз в принципе признавать возможность обратимости эволюции (каковую возможность не отрицаем и мы). Вопрос только в том, что говорит наблюдение об этих спекулятивных построениях. Если бы был прав не Долло, отрицающий обратимость эволюции, а Соболев, утверждающий ее, то геологическая история организмов была бы в общем обратной тому, что мы видим теперь: более специализированные типы должны были бы предшествовать тем, которые нами теперь признаются примитивными. Но ничего подобного нет: палеонтология в общем блестящим образом подтверждает закон Долло.

[16] Palaeospondylus вовсе не относится к круглоротым; см.: Дерюгин, 1922 : 69. Скелет у Palaeospondylus был не окостеневший, а пропитанный известью.

[17] Hypospondylus — проблематичная рыба, которую правильнее относить к челюстным (Gnathostomata); см.: Дерюгин : 61, 70.

[18] Миноги вовсе не регрессивный тип, как полагал Дорн, а весьма примитивные рыбообразные; см.: Северцов, 1917.

Но, можно было бы сказать, мы знаем историю организмов только с кембрия, а нет ничего невероятного в допущении, что в докембрийские времена существовали растения и животные, гораздо более высоко организованные, чем их деградированные палеозойские потомки. Возможно. Может быть, правы Достоевский и Ницше, говорившие, что мир повторялся много раз. Но эти соображения не подлежат никакой опытной проверке.

Пока же остается в силе положение Долло, гласящее, что процесс эволюции в общем необратим.

7. Заключение

Из всего того, что изложено относительно филогенетического ускорения, явствует, что явление это для понимания истории органического мира имеет громадное значение. Можно давать ему какие угодно названия (дело не в имени) и предлагать для объяснения его какие угодно гипотезы, но отрицать факты или называть факты абсурдом естествоиспытатель не имеет права. Еще раз резюмируем некоторые из главнейших относящихся сюда данных.

Осуществить тип органов размножения голосемянных стремятся сразу разные группы архегониат, генетически друг с другом не связанные: разноспоровые папоротники, разноспоровые хвощи, разноспоровые плауны, Isoetales, и, наконец, птеридоспермы.

Тип цветка покрытосемянных пытаются осуществить независимо и Bennettitales, и Gnetales.

Тип хордовых осуществляют в том или ином отношении кольчатые черви (Annelides), Balanoglossus, головоногие моллюски, оболочники (Tunicata), ланцетник (Amphioxus) и другие.

Тип рыб с костным скелетом осуществляют, с одной стороны, палеозойские акулообразные рыбы Acanthodii, с другой — высшие рыбы Teleostomi.

Тип наземных позвоночных (Tetrapoda) осуществляется дважды — у двоякодышащих рыб (Dipnoi) и у предков Tetrapoda.

Тип птиц намечается у динозавров, птерозавров и до некоторой степени у крокодилов.

Тип Mammalia осуществляется трижды: у Monotremata, Marsupialia и Placentalia, каковые три подкласса имеют, по Абелю (Abel, 1919), независимое происхождение.

III. ЗАКОНОМЕРНОСТИ ГЕОГРАФИЧЕСКОГО ПОРЯДКА

Среда, или, точнее сказать, географический ландшафт, воздействует двояким образом на подчиненные ему организмы: 1) непосредственно влияя на всю массу особей, 2) отбирая формы, приспособленные для данного ландшафта, причем неприспособленные или гибнут, или переселяются.

1. Преобразующая роль ландшафта

Ранее[1] уже был приведен пример воздействия ландшафта на потомство евреев-эмигрантов в сторону большей долихоцефалии. К той же области явлений относятся результаты наблюдений датского ихтиолога И. Шмидта (Schmidt, 1919) над живородящей аквариумной рыбкой Lebistes reticulatus (Peters) из семейства «зубастых карпов» (Cyprinodontidae), водящейся в тропической Америке. У этой рыбки в спинном плавнике от 5 до 8 лучей, наичаще 7. Самка мечет приблизительно раз в месяц довольно большое количество молоди. Опыт был поставлен следующим образом. Определялось число лучей у обоих производителей, и затем беременная самка подвергалась воздействию разной температуры на каждый период от одного произведения потомства до другого. Стало быть, от одной и той же пары получалось несколько пометов, каждый при своей температуре.[2] Затем подсчитывалось число лучей у потомства.

Результат получился следующий: число лучей у потомства от матери, подвергнутой во время беременности высокой температуре, было больше, чем в том случае, если та же беременная мать жила при низкой температуре, как это видно из следующей таблички:

Число лучей в спинном плавнике у родителей		Среднее число лучей у потомства, выведенного при температуре		
Самец	Самка	19°	25°	28°
7	7	6.66	7.00	7.60
8	8	6.84	7.34	—
6	6	6.50	7.00	—
8	7	6.84	7.14	—
7	5	6.25	6.91	—

При 25° потомство имеет больше лучей, чем при 19°. Для лучшего пояснения приведем данные одного конкретного опыта. Скрещены были два производителя, оба с одинаковым числом лучей в спинном плавнике, именно с 7-ю. Самка выдерживалась сначала в аквариуме с высокой температурой, потом со средней, наконец, — с низкой. У потомства получилось следующее число лучей:

Число лучей	Высокая t°	Средняя t°	Низкая t°
	Число особей потомства с соответсвующим числом лучей		
	Помет 12 марта	Помет 13 апреля	Помет 1 июня
8	9	—	—
7	6	20	25
6	—	—	13
Среднее	7.60	7.00	6.60

Мы видим, что в этом опыте при средней и низкой температуре не получилось ни одного экземпляра с 8 лучами; напротив, при высокой температуре и средней — ни одного с 6 лучами.

Итак, самки Lebistes, подвергнутые во время беременности более высокой температуре, дают потомство с большим числом лучей в спинном плавнике. Этот результат совершенно аналогичен наблюдениям Боаса (1911) над потомством евреев в Америке: дети евреев, родившиеся в Америке, сделались более длинноголовы, чем их родители; между тем родившееся в Европе поколение переселенцев, сколько бы оно ни прожило в Америке, не обнаруживает никаких изменений. И здесь, как и в опыте с живородящими рыбками Lebistes, необходимо воздействие новой среды на беременных матерей.

Не менее любопытны опыты И. Шмидта (1920) над потомством другой живородящей рыбы Zoarces viviparus, принадлежащей к совсем другому отряду, чем Lebistes, именно — колючеперым (эта рыба «бельдюга» водится, между прочим, и в Финском заливе).

Оказывается, что если переместить беременных самок этой рыбы в воду другой солености, то количество позвонков у потомства изменяется.

Вообще говоря, число позвонков у бельдюги есть генотипический, наследственно закрепленный фактор. Это явствует из следующих данных.

[1] Номогенез : 242.

[2] Единичный помет давал от 11 до 57 штук молоди.

И. Шмидт исследовал 871 самку из Исефиорда, в Дании (именно со станции № 31). У каждой бралось по 10 зародышей. Среднее число позвонков у 8710 зародышей оказалось равным 113.20, пределы колебания 122—105. Сравнение числа позвонков у матери с числом позвонков у потомства дало следующие результаты:

Число позвонков у матери	Число исследованных матерей	Число исследованных от них зародышей	Среднее число позвонков у потомства
119	3	30	116.30
118	6	60	115.62
117	31	310	114.79
116	65	650	114.15
115	109	1090	113.85
114	151	1510	113.51
113	185	1850	113.12
112	135	1350	112.95
111	105	1050	112.52
110	47	470	111.60
109	11	110	111.24
108	7	70	111.40
107	2	20	109.25

Отсюда видно, что чем больше позвонков у матери, тем больше их и у потомства, т. е. число позвонков есть генотипически закрепленный признак.[3]

В 1916 и 1917 годах, в начале лета, когда половые органы у бельдюги еще незрелы, было взято много особей со станции № 31, где соленость 20.8‰, и помещено в больших деревянных просверленных ящиках в воду у берега, где соленость около 12‰. В конце опыта в ящиках в общей сложности находилось 119 беременных самок; у 1190 исследованных зародышей этих самок оказалось 114.5 позвонков, тогда как у матерей, не подвергавшихся пересадке в 1916 году, было 113.1 позвонков, а в 1917 — 113.2 Таким образом, перенос матерей в новые условия повлиял на увеличение числа позвонков у потомства.

Некоторые детали этого опыта. Матери с 113 позвонками дали в условиях опыта потомство с 115.3 позвонками, тогда как в натуральной обстановке эти же матери дают потомство с 113.1 позвонками. Матери с 115 позвонками дали в условиях опыта потомство с 115.2 позвонками, нормальное же число позвонков для потомства таких матерей всего 113.9 и т. д., как это видно из нижеследующей таблицы:

Число позвонков у матери	Число позвонков у потомства пересаженных матерей
116	116.14
115	115.22
114	114.59
113	115.34
112	114.14
111	113.91
110	112.59

Соответственное число позвонков у потомства матерей в натуральной обстановке приведено выше. [...с. 247—248]

[3] Вполне понятно, что от матерей с большим количеством позвонков получается в среднем потомство с несколько меньшим количеством, а от матерей с малым количеством потомство в среднем с несколько большим, чем у матери, числом позвонков, ибо число позвонков у самца, оставшееся, понятно, неизвестным, нужно принять в среднем равным среднему числу позвонков у исследованной бельдюги, т. е. 113.

Дарвин тоже приводит примеры «непосредственного воздействия климата» на организмы. Так, перевезенные из Европы в Индию борзые, гончие, пойнтеры, сеттеры быстро изменяются. У сеттеров в Индии во втором поколении (при отсутствии скрещивания с другими породами) ноздри становятся более стянутыми, рыло более острым, рост меньше и ноги слабее (Изм. жив. и раст., гл. I : 28; *1951 : 126—127; 656—673*). Многочисленные примеры такого же рода указываются Дарвином в главе XXIII («Прямое и определенное действие внешних условий жизни») того же труда: один английский сорт яблони, гималайский дуб, Prunus и Pyrus в жарких частях Индии принимают пирамидальную форму (: 505). В Сев. Америке 29 сортов деревьев отличаются от своих европейских родичей одинаковыми признаками: у них листья опадают раньше и перед опадением ярко раскрашиваются, они не так глубоко зубчаты, почки мельче, семена тоже. «Эти различия, — прибавляет Дарвин, — не могли быть приобретены посредством естественного отбора, и их следует приписать продолжительному действию иного климата» (: 509, ср. также : 501). Подобного рода влияния «климата» Дарвин называет «определенным действием», подразумевая при этом процесс, при котором «многие особи одной и той же разновидности во многих поколениях испытывают какую-нибудь особую перемену в условиях жизни, причем все или почти все особи изменяются в одинаковом направлении» (: 501). Дарвин полагал, что этого рода воздействия, а также результаты употребления и неупотребления органов хотя и имеют известное видообразовательное значение, но все же ничтожное, если сравнить их с действием, при котором одна особь изменяется в одном направлении, а другая — в другом.

Но в этом Дарвин ошибался: видообразование есть массовое преобразование особей, и основано оно на «определенном действии». То, что Дарвин считал побочным и второстепенным явлением в процессе эволюции, есть на самом деле существенное и единственное. Естественный отбор, таким образом, теряет свое видообразовательное значение (см. гл. X Номогенеза). Тем не менее его значение — распределителя по лику земли готовых форм громадно.

Следующие примеры показывают, как перенесенные в новый ландшафт животные до некоторой степени принимают облик животных своего нового отечества.

В степях Полтавской губ., в имении Карловка Константиноградского у., разводился около ста лет девонширский скот, относящийся к типу короткоголового скота (Bos brachycephalus). Разводился он без всякого освежения крови, среди степной природы, совершенно отличной от ландшафта на родине этой породы в Англии. В результате девонширский скот в Карловке сделался выше ростом, несколько поджар, вообще приобрел более легкое телосложение, стал позднее развиваться, уменьшил удои молока и приобрел некоторую дикость. «Это остепнение или влияние степи, — говорит А. А. Браунер (1922 : 22—23), — выразилось в приближении к типу местного серого степного украинского скота», который относится совсем к другой группе, именно к группе тура, в частности к Bos primigenius podolicus. [...с. 246—247]

В Англии три года содержали ткачика, Munia flaviprymna, птицу из австралийской пустыни. В результате у него изменился цвет и окраска, которая сделалась более темной; и то, и другое стало как у другого вида, M. castaneithorax, не живущего в пустыне.[4]

Было бы, конечно, неправильно думать, что воздействие ландшафта сказывается всегда столь резко и столь скоро, как в вышеприведенных примерах (число коих, впрочем, можно было бы без труда значительно умножить). Некоторые организмы оказываются неподатливы или не так

[4] Przibram. Experim. Zool., III, 1910 : 202.

скоро податливы ландшафту. Так, эму (Dromaeus novae-hollandiae) и куриный гусь (Cereopsis novae-hollandiae) у себя на родине, в Австралии, кладут яйца летом, в декабре; будучи перенесены в Асканию Екатеринославской губ., они тоже несутся в декабре. Напротив, нанду (Rhea americana) в Южной Америке несется в декабре, а в Аскании весной; черный лебедь в Австралии откладывает яйца в ноябре, в Аскании в феврале. «Оленебык (Oreas canna), из тропической Африки, по своей африканской привычке упорно одевается в легкий наряд и в стужу таврической зимы. Гну же белохвостый (Connochaetes gnu), из субтропической южной Африки, приспособляясь к климату новой суровой родины, надевает на зиму, подобно обитателям умеренного и холодного климата, теплую шубу, которой он лишен на родине» (М. Завадовский, 1923: 309—312).

По-видимому, при воздействии ландшафта на организм лишь развертываются скрытые признаки, новообразования же генов не происходит.

2. Отбирающая роль ландшафта

Естественный отбор распределяет органические формы по лику земли, оставляя те, которые подходят к ландшафту, и вытесняя или истребляя те, которые не подходят. Затем он оказывает громадное влияние на формирование растительных и животных сообществ. [...]

Ландшафт, или, что все равно, естественный отбор, распределяет формы по земной поверхности. В результате получаются зоны тундры, леса, степи, пустыни, тропических лесов и т. д. со свойственными им организмами.

Но этим и ограничивается роль естественного отбора (ландшафта): он распределяет формы, но, понятно, не создает их.

Отбирающая роль ландшафта может осуществляться с тем большей легкостью, что каждый линнеевский вид (линнеон) состоит из большого количества элементарных видов (жорданонов), каждый из коих предъявляет свои требования к ландшафту. Относительно пшениц это ясно из вышесказанного. То же справедливо и для других организмов. Так, вышеупомянутая рыба бельдюга (Zoarces viviparus) имеет различное количество позвонков в зависимости от солености: где в фиорде соленость 21‰, там среднее количество позвонков 113, а где соленость 12‰, там всего 108 позвонков. Как видим, количество позвонков у бельдюги есть наследственный признак. Стало быть, этот вид состоит из целого ряда генотипов, которые и распределяются в зависимости от подходящей для каждого солености: генотип с малым числом позвонков удаляется в воду малой солености, генотип с большим количеством позвонков — в сильно соленую воду.

Считать, что подбор может создать что-либо новое, это все равно, что вместе с иркутским хозяином верить, что на его глазах безостая пшеница (var. lutescens) переродилась в «нашу русскую» (var. ferrugineum).

IV. ЗАКОНОМЕРНОСТИ В ФИЗИОЛОГИЧЕСКИХ И ЭКОЛОГИЧЕСКИХ ОСОБЕННОСТЯХ

Живое вещество как у растений, так и у животных построено в основе сходно. Поэтому неудивительно, что есть целый ряд физиологических процессов, общих животным и растениям. Однако у высших животных некоторые органы обладают высокоспециализированными функциями, которые никак нельзя рассматривать как свойство вообще протоплазмы, и вот замечательно, что точно такие же специальные физиологические особенности встречаются и у высших растений. [1, 2 — с. 218]

3. Пигмент крови гемоглобин и зеленый пигмент растений хлорофилл во многом весьма родственны друг другу. Так как гемоглобин у низших животных (у кишечнополостных, у низших червей) не встречается, то, очевидно, оба эти вещества образовались независимо у растений и животных, а не произошли одно от другого. Кроме того, у разных групп животных гемоглобин получил начало самостоятельно, ибо среди разных классов он встречается спорадически: так, у немертин обычно кровь бесцветна, но у некоторых родов есть красные кровяные клетки, содержащие гемоглобин; у некоторых ракообразных и моллюсков есть гемоглобин, большинство же представителей названных групп лишены его.

4. Известный физиолог Пфеффер полагал, что распадение белковых веществ в растениях совершается по другим законам, чем в животном организме. При этом он опирался на такой факт: при прорастании семян в растении накопляется в большом количестве аспарагин, продукт распада белка; между тем у животных при действии на белки ферментов пищеварительного тракта (напр., трипсина, выделяемого поджелудочной железой) получаются аминокислоты. Однако когда стали изучать процессы, совершающиеся в проростке, более детально, то оказалось следующее: необходимо различать процессы, совершающиеся в разных частях проростка: в семенодолях наблюдается параллелизм с тем, что происходит в кишечнике животных, а в растущих частях — с тем, что делается в крови или клетках, ею омываемых. Так, Э. Шульце в Цюрихе нашел, что в очень молодых проростках, когда растущие органы (стебель и корень) еще малы и преобладающая роль принадлежит семенодолям, среди продуктов распада белков преобладает такая же смесь аминокислот, какая получается у животных под влиянием трипсина. По мере же развития растущих органов за счет семенодолей начинает преобладать аспарагин.

Д. Н. Прянишников (1924) выдвинул вновь сравнение аспарагина с мочевиной, на что указал еще в 1851 году Буссенго. Изучая расход и приход белков и аспарагина при прорастании, Прянишников убедился, что аспарагин образуется вторично за счет окисления аминокислот, получающихся при распаде белков в семенодолях. При окислении аминокислот образуется аммиак, идущий на образование аспарагина. Так как накопление аммиака (даже в виде солей) вредно для растений, как и для животных, то образование амида (аспарагина) играет для растения ту же роль, как образование карбамида (мочевины) у животного: оба амида служат для обезвреживания аммиака, получающегося при обмене веществ за счет окисления аминокислот. Таким образом, аспарагин и мочевина являются аналогами как по физиологическому значению, так и по способу образования. И у некоторых бесхлорофильных растений, например у гриба дождевика (Lycoperdon), у шампиньонов, наблюдается образование мочевины, причем количество ее доходит до 11 и даже почти до 15% на сухой вес (Н. Н. Иванов, 1924).

Влияние введенного извне хлористого аммония на синтез мочевины в печени и на синтез аспарагина в проростках люпина совпадает в деталях.

5. А. Р. Миненков (1924) произвел в бактериологической лаборатории Петровской сельскохозяйственной академии чрезвычайно интересные наблюдения над химическим составом мужских и женских растений. На фильтрат из листьев мужских экземпляров конопли и на такой же фильтрат из женских листьев того же растения действовали восстановителями: тирозином, гидрохиноном, пирогаллолом. Оказывается, что фермент, заключающийся в женских растениях, действует гораздо более сильно окисляющим образом на упомянутые вещества, чем фермент мужских растений. Подметить подобное ферментативное различие на семенах конопли не удалось, но на проростках конопли опыты дали прекрас-

ные результаты. Десятидневные проростки конопли заметно отличаются физиологически: 53% всех исследованных проростков были способны окислять гидрохинон (при прибавлении эфира к растертым в гидрохиноне проросткам раствор окрашивался в розовый цвет), 47% — неспособны. Так как соотношение полов у конопли именно таково (около 53% женских, около 47% мужских), то можно думать, что способные окислять гидрохинон особи — женские, неспособные — мужские. Это доказано было путем опытов над проростками, из которых потом были выращены растения, давшие возможность определить пол.

Таким образом, проростки конопли уже на ранних стадиях могут быть различимы в отношении пола, причем женский пол отличается интенсивной деятельностью ферментов — оксидазы и тирозиназы, а мужской — ослабленной. То же подтверждено на листьях ивы, на цветах и листьях крапивы Urtica dioica.

Подобные опыты были поставлены А. Р. Миненковым и над кровью 16 женщин рожениц, из коих 8 родили девочек, а 8 мальчиков. При прибавлении гидрохинона к сыворотке крови женщины, родившей девочку, получалась интенсивная окраска гидрохинона. Такой же опыт в случае матери, родившей мальчика, дает гораздо более слабую окраску. Таким образом, у женщин, родивших девочек, в сыворотке крови имеется оксидаза, окислительная способность которой значительно выше оксидазы, находящейся в сыворотке женщин, родивших мальчиков. Эти различия матерей вызваны, очевидно, химическим воздействием зародыша.

Таким образом, одна и та же реакция позволяет различать пол у растений и у животных. Как в растительном, так и в животном мире деятельность окислительных ферментов (оксидазы и тирозиназы) гораздо интенсивнее у женского пола. Подобную реакцию предложил д-р Е. О. Манойлов (1924) для различения мужской крови от женской. Та же самая реакция позволяет различить пол у двудомных растений — у клена Acer negundo, у крапивы, валиснерии, облепихи, Lychnis dioica, конопли, тополя, у саговника Encephalartos и др. У бегонии, которая несет раздельнополые цветки на одном и том же растении, листья дали реакцию смешанного типа, цветки — ярко половую. Реакция получилась и с вытяжкой из цветков бегонии. Это обстоятельство, как справедливо указывает О. Грюнберг (1924), говорит за то, что здесь дело не в хлорофилле, как предполагал Манойлов, а в специфических гормонах, свойственных мужскому и женскому растению. Тем удивительнее становится это явление: одинаковые гормоны существуют у мужского и женского пола у высших растений и у высших животных. Желательно было бы проверить эту реакцию на низших растениях и животных.

ЭМБРИОНАЛЬНЫЕ ЧЕРТЫ В СТРОЕНИИ ЧЕЛОВЕКА

В журнале «Человек» (1928, № 2—4) П. П. Иванов сообщает о чрезвычайно любопытных наблюдениях амстердамского ученого Болька над зародышами шимпанзе и гориллы, длиной 23—24 см.

Одним из наиболее бросающихся в глаза отличий человека от человекообразных обезьян является отсутствие у человека густого волосяного покрова: у человека густые волосы имеются лишь в определенных местах тела, а кроме того очень редкие волосы разбросаны почти по всему телу. Однако у младенца в последние месяцы утробной жизни имеется сплошной и довольно густой покров из тонких и коротких волос, т. н. lanugo, покров, исчезающий до рождения.

У зародышей гориллы и шимпанзе, исследованных Больком, тело покрыто волосами, но они настолько коротки, что кожа кажется голой. Как видно из рисунков, волосы хорошо развиты на голове, на верхней губе и на подбородке. Замечательно, что у зародыша шимпанзе волосы короткие и курчавые и сидят пучками, как у негров, тогда как у зародыша гориллы они прямые и сидят равномерно, как у европейцев. Затем у зародыша гориллы волосы на голове образуют пробор и доходят до бровей, а у зародыша шимпанзе пробора нет, и имеется голый лоб.

Такое расположение волос на лбу, какое видно на рисунке у шимпанзе, можно наблюдать иногда и у детей. У новорожденной гориллы тело, как и у человека, голое (волосы есть только на голове), и лишь на втором месяце после рождения волосы вырастают на теле. «Отсюда следует, что гомологом волосяного покрова шимпанзе и гориллы у человека являются волосы на голове, усы, борода и редкие волоски на теле взрослого человека, но не lanugo; последний есть специально зародышевый волосяной покров, по-видимому свойственный и зародышам антропоидов. Общий же вывод мы должны сделать тот, что характерное для человека расположение волос на голове и около рта у гориллы и шимпанзе является временной, зародышевой фазой их волосяного покрова. Другими словами, не человек существованием у его зародыша первичного пуха повторяет в своей зародышевой жизни стадию сплошного волосяного покрова антропоидов, а наоборот, горилла и шимпанзе в своей зародышевой жизни проходят временную фазу, которая у человека остается на всю жизнь.

И, наконец, исчезновение волосяного покрова у человека не есть результат действия внешних условий или приспособления, а произошло под влиянием каких-то внутренних факторов самого эмбрионального развития».

Итак, волосяной покров человека носит по сравнению с высшими обезьянами эмбриональный характер. Больк находит в организации человека и другие эмбриональные черты. Если мы посмотрим на ушную раковину зародыша гориллы, то увидим, что она весьма похожа на то, что наблюдается у взрослого человека: она закруглена, снабжена мочкой

и лишена того остатка остроконечного уха млекопитающих, какой можно видеть даже у некоторых людей. Таким образом, ухо взрослого человека частью сохраняет более примитивные черты, чем у зародыша гориллы. Значительно, что мочка у взрослой гориллы выражена слабее, чем у зародыша. На веках зародышей гориллы и шимпанзе есть складки, исчезающие уже у новорожденных обезьян. У человека такие складки остаются на всю жизнь. У взрослых шимпанзе и гориллы хвостовой отдел позвоночника редуцирован в большей степени, чем у человека. Помимо того, у человека зародышевая искривленность хвостовых позвонков сохраняется на всю жизнь, тогда как у взрослых гориллы и шимпанзе хвостовой отдел позвоночника расположен почти прямо.



Рис. 22. *1* — голова зародыша гориллы, *2* — голова зародыша шимпанзе, *3* — голова зародыша гориллы (в профиль), *4* — голова зародыша шимпанзе (в профиль), *5* — голова человеческого зародыша, *6* — стадии развития раковины павиана Semnopithecus maurus.

Наибольшим количеством зародышевых признаков обладает монгольская раса, но отсюда, говорит проф. Иванов, нельзя делать вывода о примитивности монголов, ибо у других рас есть иные зародышевые признаки, например, отсутствие пигмента в коже у европейца есть признак зародышевый.

Рассматривая вопрос о причинах наличия эмбриональных признаков у взрослого человека, Больк приходит к выводу, что дело здесь в работе эндокринной системы, которая ускоряет развитие одних органов, замедляет — других. Однако, говорит проф. Иванов, всякие изменения в эндокринной системе должны быть соподчинены каким-либо изменениям в других органах тела, в противном случае эффект изменения секреции будет чисто патологический. Причину сохранения у взрослого некоторых зародышевых признаков проф. Иванов видит в том, что регрессивные органы запаздывают в эволюции, напротив, прогрессивные — развиваются ускоренно.

ВОЗДЕЙСТВИЕ ГЕОГРАФИЧЕСКОГО ЛАНДШАФТА НА КУЛЬТУРНЫЕ РАСТЕНИЯ И [ДОМАШНИХ] ЖИВОТНЫХ

Географический ландшафт есть область, в которой характер рельефа, климата, растительного и почвенного покрова сливается в единое гармоническое целое, типически повторяющееся на протяжении известной зоны земли. Географический ландшафт есть как бы некоторый организм, в котором все элементы оказывают друг на друга такое взаимодействие, что части обусловлены целым и, обратно, целое обусловлено частями. Географический ландшафт есть как бы сообщество высшего порядка, соединяющее и объединяющее в себе, с одной стороны, сообщества организмов (биоценозы), т. е. растений (фитоценозы), животных (зооценозы) и человека, а с другой — комплексы неорганических явлений: форм рельефа, скоплений вод, климатических факторов; наконец, элементом ландшафта — и весьма существенным — являются и почвы, которые есть производное как неорганического, так и органического миров. В ландшафте нельзя изменить одной части, чтобы не изменились все остальные.

Из сказанного ясно, что географический ландшафт воздействует на подчиненные ему организмы, и, обратно, организмы воздействуют на ландшафт. Задача наша заключается лишь в том, чтобы пояснить, иллюстрировать роль географического ландшафта.

Влияние географического ландшафта на организмы двоякое: преобразующее и отбирающее. Непосредственно воздействуя на всю массу организмов, ландшафт преобразует их. С другой стороны, он отбирает формы, приспособленные для данного ландшафта: при этом неприспособленные или гибнут, или переселяются в другой, более соответствующий ландшафт.

I

Приведем сначала примеры преобразующей роли ландшафта.

В 1908 году американский исследователь Коллинс обнаружил в образце кукурузы, присланном из района Шанхая, своеобразное строение эндосперма, которое побудило выделить этот новый сорт под именем воскового. Ничего подобного во всей громадной коллекции кукуруз американского Департамента земледелия не было. Вообще восковой эндосперм ранее не был находим у кукурузы ни в Старом, ни в Новом Свете. Изучение района Шанхая обнаружило, что восковая кукуруза нигде больше не встречается, кроме упомянутой местности. Но в 1915 году Коллинс опять нашел восковую кукурузу в образце, присланном из Верхней Бирмы. В 1920 году восковая кукуруза была открыта на Филиппинских островах. Наконец, Н. Н. Кулешов (1928) нашел тот же тип кукурузы в образцах, присланных в Институт прикладной ботаники из Шанхая, из северной Маньчжурии и из Спасского уезда Приморской области.

Таким образом, восковая кукуруза известна только из восточной Азии, где она, очевидно, возникла на месте из завезенной сюда американской

кукурузы. Как известно, европейцы проникли в восточную Азию лишь в первой четверти XVI века. Ни в Западном Китае, ни в Туркестане, ни в Афганистане, ни в Малой Азии восковой кукурузы не обнаружено, хотя в Институте прикладной ботаники имеются громадные коллекции из всех перечисленных мест. Равным образом, среди 2000 образцов, доставленных тому же Институту недавними экспедициями из Центральной и Южной Америки, восковой кукурузы тоже не оказалось. Словом, этот тип, по-видимому, приурочен исключительно к восточной Азии.

В 1921 году Кемптон (Kempton) обнаружил следующий чрезвычайно интересный факт: восковой эндосперм, оказывается, встречается и у некоторых форм злака сорго (Andropogon), и именно у образцов сорго, происходящих из Китая и с Филиппин. Это весьма важно потому, что сорго, как известно, является родом азиатско-африканским и корней его в Америке искать не приходится. Мало того, тем же Кемптоном открыт еще один не менее любопытный факт: восковой эндосперм имеется еще у некоторых форм злака Coix, принадлежащего к той же группе, что и кукуруза, но происходящего из Азии. Злак этот издавна культивируется в восточной и южной Азии. У образцов Coix lacryma из Бирмы, из Китая, с Филиппинских островов, а также из Индии найден восковой эндосперм.

Итак, американский злак кукуруза в восточной Азии дает видоизменение, чуждое американской кукурузе, но свойственное другим азиатским злакам. Закономерное воздействие географического ландшафта очевидно на этом примере.

Прибавим еще, что признак «восковой эндосперм», как выяснено путем многочисленных опытов, является всегда рецессивным и в F_2 дает расщепление 3 : 1.

В той же статье Н. Н. Кулешов обращает внимание на следующие любопытные факты, относящиеся к сейчас затронутой теме. Люцерны, льны и пшеницы северной Африки отличаются в первое время после всходов очень интенсивным ростом и развитием. Напротив, горохи, льны, пшеницы и кукурузы Туркестана имеют тенденцию к карликовости и медленному росту. Автор в 1927 году наблюдал в Туркмении и в Бухаре в смежных посевах удивительное сходство в вегетативных органах у низкорослой кукурузы и у такой же джугары. Замечательно далее, что произведенные в Харькове посевы образцов кукурузы и сорго из восточной Азии обнаружили у них сходство в вегетативных органах (высокие растения с тонким стеблем, вытянутыми нижними междоузлиями и пальмообразно сдвинутыми узкими и длинными листьями).

Таковы любопытные результаты, полученные Н. Н. Кулешовым.

Как указывает Н. И. Вавилов (1926 : 126), в восточной и юго-восточной Азии можно встретить голозерные формы ячменей, овсов (Avena nuda), и даже метельчатое просо (Panicum miliaceum) образует там расы с тонкими, легко облущивающимися цветочными пленками, расы, соответствующие голозерным овсам и ячменям. В средиземноморской области, говорит тот же автор, наблюдается тенденция к образованию крупноцветных, крупноплодных и крупносемянных форм культурных растений, тогда как для юго-западной Азии (Туркестан, Афганистан, сев.-зап. Индия) характерны формы мелкоцветные, мелкоплодные, мелкосемянные. Так, например, конские бобы Туниса, Египта, Смирны достигают длины зерна в 3 см, а в юго-восточном Афганистане они так мелки, что похожи на мелкосемянный горох. То же справедливо для льна, гороха, пшеницы, ячменя, овса и многих других. Американские виды фасоли (Phaseolus) отличаются крупными прицветниками; напротив, для азиатских фасолей характерны мелкие цветы, бобы и семена, широкие прилистники и длинные прицветники (Вавилов, 1926).

В Абиссинии Н. И. Вавилов (1927) обнаружил изобилие темносемянных форм нута, конских бобов, ячменя, темные расы животных. Напротив, в Европе распространением пользуются белоколосые рожь, пшеница

и ячмень, светлеют породы домашних животных. Следует отметить, что черная окраска доминантна.

Безлигульные разновидности мягкой пшеницы (Triticum vulgare) обнаружены Н. И. Вавиловым на Памире (Шугнан) и в Бадахшане. Недавно на Памире же (Рошан) К. А. Флаксбергер (1929) открыл безлигульную карликовую пшеницу (Triticum compactum), нигде, кроме Памира, пока неизвестную. На Памире же (Шугнан, Рошан) и в Бадахшане встречается и безлигульная рожь (Вавилов и др., 1929 : 286—287).

Словом, одни и те же признаки проявляются в одном и том же ландшафте пачками — у целой группы растительных видов.

Н. А. Качинский (1925) исследовал распределение корней в подзолистой почве Звенигородского уезда Московской губернии. Растительность здесь — смешанный лес. Корни у всех растений, не исключая древесных, сосредоточены в перегнойно-аккумулятивном, или пахотном, горизонте, где помещается от 80 до 95% общего количества корней, а в остальных горизонтах их ничтожное количество. «Первое, что невольно бросается в глаза при исследовании корневой системы всех видов травянистой растительности и даже древесных пород, — это общность характера их развития в почвенной толще. Тут мы наблюдаем своего рода экологическую конвергенцию. На всех корневых системах столь различных растений, как, скажем, рожь, люпин, дуб и т. д., замечается неизгладимый отпечаток окружающей среды — почвы. Влияние почвы настолько велико, что индивидуальные особенности в характере развития корневой системы отдельных растений значительно скрадываются, и мы в нем (характере их развития) находим более общего, нежели различия».

Приведем в дополнение к тем данным, которые указаны в наших предыдущих работах (1922, 1925), еще следующие факты, относящиеся к культурным животным.

В Туркестане, как известно, распространением пользуется курдючная овца. В Туркмении встречаются не только курдючные овцы, но и козы, отличающиеся сильным отложением жира у корня хвоста (Боголюбский, 1928 : 67). В Туркестане широко распространены безухие овцы, известные и из других мест; но замечательно, что в Туркестане же найдено значительное количество безухих коз (Васин, 1928 : 174—175). Вообще «в районах, где безухость среди овец почти отсутствует, там не встречается и коз с этим признаком; там же, где, как в Туркестане, процент безухих овец велик, было найдено значительное количество безухих коз». Безухость — признак рецессивный.

Следующий пример беру из области формообразования у диких животных.

Миноги из рода Lampetra имеют в Старом Свете только двух представителей: речную миногу (L. fluviatilis) и ручьевую (L. planeri). В 1911 г. C. T. Regan описал из бассейна р. Тиссы в Трансильвании новый род и вид миноги Eudontomyzon danfordi, который, согласно описанию, отличается наличием многочисленных мелких губных зубов, расположенных радиально. В 1926 году, будучи в Корее, я имел возможность просмотреть коллекцию миног, собранную японским зоологом T. Mori в верхнем течении р. Ляохэ, впадающей в Желтое море. Каково было мое удивление, когда среди этих миног оказались экземпляры, совершенно подходящие к Eudontomyzon danfordi, с щетинкообразными губными зубами. Нужно заметить, что к северу от областей распространения миног типа Eudontomyzon водятся речные миноги Lampetra fluviatilis — в бассейнах Балтийского и Северного морей типичная форма, а в бассейне Амура подвид japonica. Я высказываю предположение, что миноги типа Eudontomyzon образовались независимо (полифилетически, или политопно) в бассейнах Дуная и в Манжурии из двух вышеупомянутых подвидов речных миног, а не представляют собою два крайние фланга некогда

сплошного распространения одного вида (что, например, мы имеем для вьюна Misgurnus Европы и Дальнего Востока).

Здесь перед нами случай прямого, непосредственного, закономерного влияния ландшафта.

Предыдущие примеры, которые при желании можно было бы умножить, показывают, что особенности географического ландшафта представляют собою как бы специальное орудие для того, чтобы расшатать набор генов или «генетическую базу» данной формы и проявить имеющиеся в нем скрытые потенции. Подобно процессам скрещивания, обособление вида в пределах определенного географического ландшафта дает возможность наблюдать выделение рецессивных генов. Механизм этого процесса пока скрыт от нас, но ясно, что секрет формообразующего влияния изоляции, на котором настаивают многие авторы, коренится именно в воздействии определенного географического ландшафта. Географически обособленные формы более ограждены от влияния скрещивания с посторонними формами и более предоставлены процессу скрещивания «в себе» (Inzucht, inbreeding), а при этом, как выяснено исследованиями недавнего времени, легко проявляются рецессивные гены. Таким путем выделяются фенотипически однородные формы.

Понятно, что время, необходимое для того, чтобы воздействовать в указанном направлении на набор генов, различно для разных видов.

Географические ландшафты с течением времени изменяются, и в соответствии с этим меняются и организмы. Одним из самых мощных преобразователей ландшафта является человек, который уничтожает леса, распахивает целину, выпасает скот в степях, истребляет диких животных и вводит новых животных и растения и т. п. В соответствии с этим измененный человеком ландшафт оказывает совсем иное воздействие на оставшуюся в данном ландшафте дикую флору и фауну.

II

Сказанное сейчас ведет нас к той роли ландшафта, когда он выступает в качестве элемента о т б и р а ю щ е г о или отсеивающего. Об этом я уже говорил в своих предыдущих работах (1922, 1925). Естественный отбор распределяет органические формы по лику земли, оставляя те, которые подходят к данному ландшафту, и вытесняя или истребляя те, которые к нему не подходят. Этим он оказывает громадное влияние на формирование растительных и животных сообществ. В результате образуются известные нам ландшафтные зоны тундры, леса, лесостепья, степи, полупустыни, пустыни и т. д. со свойственными им организмами. Раз сформировавшись, ландшафт сам оказывает отбирающее воздействие на организмы, как это хорошо известно, например, лесоводам.

Естественный отбор и ландшафт распределяют формы по лику земли, но, понятно, не создают эти формы.

Итак, географический ландшафт способен вызвать наружу скрытые у организмов потенции. При этом он оказывает нивелирующее воздействие, проявляя у разных форм о д н и и т е ж е признаки.

СПИСОК ЛИТЕРАТУРЫ

Александров А. И. 1915. Скат малька. Материалы к познанию русского рыболовства, т. 4, вып. 10 : 279—297.

Алексеев А. Г. 1923. Сравнение структуры сперматозоида и жгутиковых. Архив Русск. протистологического общества, т. 2 : 289—297.

Андрусов Н. 1897. Ископаемые и живущие Dreissensidae Евразии. Тр. СПб. общ. естествоисп., отд. геол. и мин., т. 25 : IV+687+115.

Барулина Е. И. 1920. О вике, засоряющей посевы чечевицы (к вопросу о мимикрии у растений). Дневник III Всеросс. селекционного съезда в г. Саратове. Саратов.

Барулина Е. И. 1923. Опыт систематического изучения расового состава в пределах одной разновидности мягкой пшеницы (Triticum vulgare var. ferrugenium Al.). Тр. по прикл. ботанике и селекции, 13, вып. 1 : 259—350.

Бекетов А. 1896. География растений. Очерк учения о распространении и распределении растительности на земной поверхности. СПб. : V+359.

Белоголовый Ю. А. 1911. Сегментальное положение границы черепа у Sauropsida. Опыт анализа сравнительного метода в морфологии. Уч. зап. Моск. унив., отд. ест.-ист., вып. 28 : 1—239.

Берг Л. С. 1905. Рыбы Туркестана. Научные результаты Аральской экспедиции, вып. 6. Изв. Турк. отд. Русск. геогр. общ., № 4 : XVI+261.

Берг Л. С. 1910. О виде и его подразделениях. Биол. журн., т. 1, кн. 3 : 110—116.

Берг Л. С. 1912а. Заметка о Perccottus glenni Dyb. (Fam. Gobiidae). Ежегодн. Зоол. муз. Ак. наук, 17 : I—III.

Берг Л. С. 1912б, 1914. Рыбы (Marsipobranchii и Pisces). Фауна России, т. 3, вып. 1 (1912) : 1—336; вып. 2 (1914) : 337—704.

Берг Л. С. 1915. Предмет и задачи географии. Изв. Русск. геогр. общ., т. 51, вып. 9 : 463—475.

Берг Л. С. 1916а. Экземпляр плотвы с удлиненными плавниками. Вест. рыбопром., т. 31, № 11 : 616—618.

Берг Л. С. 1916б. Рыбы пресных вод Российской империи. М. : XXVII+563.

Берг Л. С. 1916в. О распространении рыбы Myoxocephalus quadricornis (L.) из сем. Cottidae и о связанных с этим вопросах. Изв. Акад. наук, № 15 : 1343—1360. Избр. тр., т. 5, 1962 : 160—174.

Берг Л. С. 1919. Изменчивость явлений и законы природы. Природа, № 7—9 : 291—302.

Берг Л. С. 1920. Биполярное распространение организмов и ледниковая эпоха. Изв. Акад. наук, т. 14, № 1—18 : 273—302. Избр. тр., т. 5, 1962 : 101—129.

Берг Л. С. 1922а. Номогенез, или эволюция на основе закономерностей. Петербург : VIII+306. В наст. сб. : 95—311.

Берг Л. С. 1922б. Теории эволюции. Петербург : 1—120. В наст. сб. : 43—93.

Берг Л. С. 1925а. География и ее положение в ряду других наук. Сб.: Вопросы страноведения. М.—Л. : 3—17.

Берг Л. С. 1925б. Закономерности в образовании органических форм. Тр. по прикл. бот. и селекции, 14, вып. 5 : 19—68. В наст. сб. : 312—338.

Бергсон А. 1909. Творческая эволюция. М. : 1—320.

Бернар К. 1878. Жизненные явления, общие растениям и животным : XX + 316.

Бетнер Р. Г. 1917. О засоряющих озимые и яровые посевы воробейниках (Lithospermum arvense L.). Тр. Бюро по прикл. ботанике, 10, № 2 (99) : 203—219.

Бехтерев В. М. 1916. Значение гормонизма и социального отбора в эволюции организмов. Природа, № 10 : 1129—1158.

Бианки В. Bianchi V. 1907а. In defence of natural genera. Изв. Акад. наук, сер. 6, т. 1, № 11 : 369—376.

Бианки В. 1907б. Формы родов Montifringilla Brehm, Pyrgilauda Verr. и Onychospiza Przew. семейства Fringillidae. Ежегодн. Зоол. муз. Акад. наук, 12 : 555—597.

Бианки В. 1908. Формы родов Leucosticte Swains. и Fringilauda Hodgs. семейства Fringillidae. Ежегодн. Зоол. муз. Акад. наук, 13 : 28—61.

Бианки В. 1913. Colymbiformes и Procellariformes. Фауна России, Птицы, т. I. СПб. : XXXVIII+979.

Бианки В. 1916. Вид и подчиненные ему таксономические формы. Русск. зоол. журн., т. I, вып. 9—10 : 287—297.

Благовещенский А. В. 1925. К вопросу о направленности процесса эволюции. Бюлл. Ср.-Азиат. гос. унив., вып. 10 : 17—33.

Богданов Е. А. 1913. Происхождение домашних животных. М. : VII+405 стр.

Богданов Е. А. 1914. Менделизм, или теория скрещивания. М. : XIII+626 стр.

Боголюбский С. Н. 1927. Развитие хвоста у овец. Третий Всеросс. съезд зоологов, анатомов и гистологов. Л. : 1—10.

Буш Н. А. 1915. Систематика растений. Петроград : 1—528.

Бэр К. Э. 1828. История развития цыпленка в яйце. Избранные работы. Л. 1924 : 1—144.

Бэр К. М. Baer K. E. 1828. Über Entwicklungsgeschichte der Thiere. Beobachtung und Reflexion. Bd. I. Königsberg : XXIV+271.

Бэр К. М. Baer K. E. 1873. Zum Streit über den Darwinismus. Dorpat : 1—15.

Бэр К. М. Baer K. E. 1876. Reden gehalten in wissenschaftlichen Versammlungen. Bd. II. Studien aus dem Gebiete der Naturwissenschaften. SPb. : XXVI+480.

Бэтс Г. В. 1865. Натуралист на Амазонской реке. СПб. : XVI+421.

Вавилов Н. И. 1918. Иммунитет растений к инфекционным заболеваниям. Изв. Петровской с.-х. акад., № 1—4 : IV+240.

Вавилов Н. И. 1920. Закон гомологических рядов в наследственной изменчивости. Доклад на III Всеросс. селекционном съезде в г. Саратове 4 июня 1920 г. : 16.

Вавилов Н. И. Vavilov N. I. 1922а. The law of homologous series in variation. J. Genet., v. 12, № 1 : 47—89.

Вавилов Н. И. 1922б. Полевые культуры Юго-Востока. Петроград : IV+228.

Вавилов Н. И. 1922в. О происхождении гладкоостых ячменей. Тр. по прикл. ботанике и селекции, т. 12, вып. 1 : 53—128.

Вавилов Н. И. 1923. К познанию мягких пшениц (систематико-географический очерк). Тр. по прикл. ботанике и селекции, т. 13, вып. 1 : 149—257.

Вавилов Н. И. 1924. Закономерности в изменчивости растений. В кн.: Селекция и семеноводство в СССР. М. : 13—30.

Вавилов Н. И. 1925. О междуродовых гибридах дынь, арбузов и тыкв. Тр. по прикл. ботанике и селекции, т. 14, вып. 2 : 3—35.

Вавилов Н. И. 1926. Центры происхождения культурных растений. Тр. по прикл. ботанике и селекции, т. 16, вып. 2 : 3—138.

Вавилов Н. И. 1927. Географические закономерности в распределении генов культурных растений. Тр. по прикл. ботанике и селекции, т. 17, вып. 3 : 411—428.

Вавилов Н. И., Д. Д. Букинич. 1929. Земледельческий Афганистан. Л. : 610+XXXII.

Вавилов Н. И., Е. С. Кузнецова. 1923. О генетической природе озимых и яровых растений. Изв. Саратов. с.-х. ин-та, т. 1, вып. 1 : 17—41.

Вагнер В. А. Wagner W. 1894. L'industrie des Araneina. Изв. Акад. наук, сер. 7, т. 12, № 11. СПб. : VIII+269.

Вагнер В. А. 1910. Биологические основания сравнительной психологии, т. I. СПб. : VIII+435+4.

Вагнер В. А. 1912. Общественность у животных и человека (био-социологический очерк). Природа, № 1 : 59—91; № 2 : 175—199.

Вальтер И. 1911. Законы образования пустынь в настоящее и прошлое время. СПб. : II+154.

Варминг Е. 1902. Распределение растений в зависимости от внешних условий (экологическая география растений). Дополнения о России Г. И. Танфильева. СПб. : VIII+474.

Васин Б. П. 1927. Безухость у овец и коз. Третий съезд зоологов, анатомов и гистологов. Л. : 17; то же подробнее в Zeitschr. ind. Abstammungslehre, 1928.

Введенский А. И. 1917. Логика как часть теории познания. Петроград : IV+430.

Вейсман А. 1918. Лекции по эволюционной теории, ч. I. Петроград : XVI+359.

Веттштейн Р. 1905, 1912. Руководство по систематике растений, т. II, ч. 1. (1905), М. : IV+186; ч. 2. (1912), М. : VI+501.

Винер О. 1911. О цветной фотографии и родственных ей естественнонаучных вопросах. Одесса : VI+70.

Витенберг Г. Г. 1923. Трематоды семейства Cyclocoeliidae и новый принцип их систематики. Тр. Гос. инст. эксперимент. ветеринарии, т. I, вып. 1 : 84—142.

Воронов Н. Г. 1890. Новая теория наследственности. Тр. VIII съезда естествоисп. и врачей. Отдел 6. СПб. : 8—14.

Гартман Э. Ф. 1906. Истина и заблуждения в дарвинизме. СПб. : 1—177.

Гольбах П. 1770. Система природы. [М., 1940 : VIII+456].

Гремяцкий М. А. 1922. К вопросу об эволюции нижней челюсти у Hominidae. Русск. антропол. журнал, т. 12, кн. 1—2 : 183—193.

Грюнберг О. 1924. Дополнение к работе д-ра Манойлова «Определение пола у двудомных растений при помощи химической реакции». Тр. по прикл. ботанике и селекции, т. 13, вып. 2 : 506.
Даке Э. 1915. Палеонтология, систематика и эволюционное учение. Сб.: Новые идеи в биологии, № 8. Петроград : 40—72.
Данилевский Н. Я. 1885, 1889. Дарвинизм. Критическое исследование, т. I (1885), СПб., ч. 1 : XII + 519; ч. 2 : XVI + 530 + 148; т. II (1889), СПб., 1 : 200.
Дарвин Ч. 1898. Происхождение видов путем естественного отбора или сохранение избранных пород в борьбе за жизнь. Перев. с 6-го англ. изд. (1872 г.) К. Тимирязева. СПб. : 327+III; Сочинения, т. 3. М.—Л., 1939 : 253—680.
Дарвин Ч. 1908. Происхождение человека и половой отбор. М. : 1—492; Сочинения, т. 5. М., 1951 : 199—658.
Дарвин Ч. 1909а. Изменение животных и растений в домашнем состоянии. М. : 622 + XLVIII; Сочинения, т. 4. М.—Л., 1951 : 81—780.
Дарвин Ч. 1909б. Иллюстрированное собрание сочинений, т. 8 : (427—622) + IV + + (1—173) + XLVIII; Избранные письма. М., 1950 : 1—392.
Дарвин Э. 1911. Храм природы. Перевод Н. А. Холодковского. СПб. : 1—67.
Деперe Ш. 1915. Превращения животного мира. Петроград : IX+269 (2-е изд.: 1921. Петроград : XI+271).
Дерюгин К. М. 1922. Филогенетическое значение группы Cyclostomata и «близких» к ней ископаемых форм. Ежегодн. Русск. палеонт. общ., 3: 53—71.
Джевонс С. 1881. Основы науки. СПб. : 1—713.
Догель В. А. 1917. Cyclonympha strobula n. gen. n. sp. Новый представитель семейства Trichonymphidae. Журн. микробиологии, т. 4 : 47—56.
Догель В. А. 1923а. Ход развития видов в семействе Ophryoscolecidae. Русск. архив протистологии, т. 2 : 89—104.
Догель В. А. 1923б. Образование живчиков у некоторых инфузорий во время конъюгации. Петроград : 1—4.
Догель В. А. 1923в. Курс сравнительной анатомии беспозвоночных, вып. 1. Кожные покровы и скелет. М.—Петроград : 1—178.
Догель В. А. 1925. Простейшие, как совершенные организмы. Природа, № 4—6 : 55—75.
Дорогостайский В. 1922. Материалы для карцинологической фауны озера Байкала. Тр. Комиссии по изуч. оз. Байкала, т. 1, вып. 2 : 105—153.
Дриш Г. Витализм. Перев. А. Г. Гурвича с дополнениями. М. : 1—279.
Житков Б. М. 1922. Возрастная изменчивость и эволюция. М. : 1—70.
Завадовский М. М. 1923. Акклиматизация млекопитающих и птиц в Аскании-Нова. Сб.: Аскания-Нова. М. : 303—318.
Заварзин А. А. 1913. Гистологические исследования чувствительной нервной системы и оптических ганглиев насекомых. СПб. : VI+192.
Заварзин А. А. 1923. Параллелизм структур, как основной принцип морфологии. Изв. Биол. инст. Перм. унив., т. 2, № 4 : 135—140.
Заварзин А. А. 1924. О морфологическом понимании гистологических структур. Сб.: Новые идеи в биологии, № 10. Л. : 76—116.
Заварзин А. А. Zawarzin A. 1925. Der Parallelismus der Strukturen als ein Grundprinzip der Morphologie. Zeitschr. f. wiss. Zoologie, Bd. 124 : 118—212.
Зернов С. А. 1913. К вопросу об изучении жизни Черного моря. Зап. Акад. наук по физ.-мат. отд., сер. 8, т. 32, № 1 : 1—299.
Зигварт Хр. 1907. Борьба против телеологии. СПб. : 1—36.
Иванов Н. Н. Ivanov N. N. 1918. On the nature of the proteolytic enzime of yeast. Biochem. j., vol. 12. Cambridge : 106—119.
Иванов Н. Н. 1919. Исследования над превращением азотистых веществ в дрожжах. Журнал Петроградск. агроном. инст., № 1 : 92—267.
Иванов Н. Н. Iwanoff N. N. 1924а. Der Pilzharnstoff als Ersatzmittel des Asparagius. Biochem. Zeitschr., Bd. 154 : 376—390.
Иванов Н. Н. 1924б. Мочевина в растительном мире. Сб.: Успехи биологической химии. Л. : 102—116.
Иванов С. Л. 1917. Правильности в распределении запасного масла в растительном царстве. Журнал опытной агрономии, т. 17 (1916) : 409—431.
Иванов С. Л. 1924. Влияние климатических факторов на физиолого-химические признаки растений. Скрытые признаки. Тр. по прикл. ботанике и селекции, т. 13, вып. 2 : 483—491.
Иловайский Д. Ilovaisky D. 1925. Pavlovia, un nouveau genre d'Ammonites. Bull. Soc. Nat. Moscou : 329—360.
Иост Л. 1914. Физиология растений. СПб. : XX+954.
Исаев В. Issajew W. 1923. Vererbungsstudien an tierischen Chimären. Biol. Zentralblatt, Bd. 43 : 115—123.
Кант И. 1790. Критика способности суждения. Соч., т. 5. М., 1966 : 161—527.
Кауфман А. А. 1916. Теория и методы статистики. М. : VI+V+601.
Качинский Н. А. 1925. Корневая система растений в почвах подзолистого типа. I. Тр. Моск. обл. с.-х. станции, вып. 7. М. : VIII+90.

Келликер А. 1864. О дарвиновской теории творения. Отеч. зап., № 10—11 : 932—948.
Кено Л. 1914. Теория предварительной приспособленности. Природа, № 11 : 1291—1304.
Кернер А. 1901—1902. Жизнь растений. СПб. : 1—92.
Кесслер К. Ф. 1880. О законе взаимной помощи. Тр. СПб. общ. естествоисп., т. 11, вып. 1 : 124—136.
Клаач Г. (без года). Происхождение и развитие человеческого рода. Вселенная и Человечество, т. 2. СПб. : 1—364.
Клебс Г. 1905. Произвольное изменение растительных форм. Материалы для будущей физиологии развития. Перев. с предисл. и прим. К. Тимирязева, с прилож. статьи К. Тимирязева «Факторы органической эволюции». М. : VII+183.
Кобельт В. 1903. Географическое распределение животных. СПб.
Козо-Полянский Б. 1921. Симбиогенезис в эволюции растительного мира. Вестн. опытн. дела Средне-черноземн. области, № 4. Воронеж : 1—24.
Колдаев Б. М. 1916. Физиологическая приспособляемость пищеварительного канала к роду пищи. Природа, № 9 : 1027—1034.
Кольцов Н. К. 1923. О наследственных химических свойствах крови. Успехи эксперим. биол., т. I, вып. 3—4. М. : 333—361.
Комаров В. Л. 1901, 1907. Флора Маньчжурии, часть I. Тр. СПб. ботан. сада, 20 (1901) : 1—559.; часть III. Там же, 25 (1907) : 1—853.
Коржинский С. И. 1892. Флора востока Европейской России в ее систематических и географических отношениях. Изв. Томск. унив., кн. 5 : 81—299.
Коржинский С. И. 1899. Гетерогенезис и эволюция. К теории происхождения видов, I. Зап. Акад. наук, сер. 8, т. 9, № 2. СПб. : 1—94.
Кравков Н. П. 1889. О пищеварении у высших беспозвоночных животных. Тр. СПб. общ. естествоисп., т. 20, вып. 1 : 68—80.
Кречетович Л. М. 1921. Двуполые шишки пихты. Тр. I съезда русских ботаников. Петроград : 1—42.
Кропоткин П. 1918. Взаимная помощь как фактор эволюции. М. : 214+II.[1]
Кузнецов Н. И. 1914. Введение в систематику цветковых растений. Юрьев : XI+655.
Кузнецов Н. И. 1922. Принципы и методы подхода к проблеме будущей филогенетической системы цветковых растений. Бюлл. русского садоводства, XXI, вып. 3. Петроград : 16—18.
Кузнецов Н. Я. Kuznezov N. J. 1903. A new species of Embia from the Crimea (Neuroptera, Embiodea). Русск. энтомол. обозр., т. 3, вып. 3—4 : 208—210.
Кузнецов Н. Я. 1921. О «таксономических понятиях» и попытках их обоснования морфологическими данными. Русск. энтомол. обозр., т. 17 (1917) : 53—80.
Кулагин Н. М. 1919. Зубры Беловежской пущи. М. : VI+166.
Кулешов Н. Н. 1928. Некоторые особенности кукурузы Азии. Тр. по прикл. ботанике, генетике и селекции, т. 19, вып. 2: 325—374.
Ламарк Ж. Б. 1911. Философия зоологии. М. : XXVII+313.
Леб Дж. 1910. Динамика живого вещества. Одесса : VIII+353.
Леб Дж. 1912. Жизнь. Природа, № 6 : 767—788.
Линдгольм В. А. Lindholm W. A. 1909. Die Mollusken des Baikalsees (Gastropoda et Pelecypoda), systematisch und zoogeographisch bearbeitet. Kiew und Berlin : IV+104.
Маковельский А. (ред.) 1914, 1915. Досократики, Казань. ч. 1 (1914), XL+ + 211; т. 2 (1915), 1—242.
Мальцев А. И. 1924а. Brassica dissecta Boiss., как специальный сорняк посевов льна на Юге России. Тр. по прикл. ботанике и селекции, т. 13, вып. 2 : 277—278.
Мальцев А. И. 1924б. Результаты исследования сорнополевой растительности в России за последнее десятилетие. Тр. по прикл. ботанике и селекции, т. 13, вып. 3 : 93—105.
Манойлов Е. О. 1924. Определение пола у двудомных растений при помощи химической реакции. Тр. по прикл. ботанике и селекции, т. 13, вып. 2 :503—506.
Мартынов А. В. 1913. К познанию фауны Trichoptera Кавказа. Тр. Лаб. зоол. кабинета Варшавск. унив. : 1—111.
Мартынов А. В. 1915. К познанию Trichoptera среднеазиатских владений России. Ежегодн. Зоол. муз. Акад. наук, XIX (1914) : 402—437.
Мартынов А. В. 1918. Об одном новом виде трибы Apataniini и некоторых других формах из Минусинского края. Там же, XXII (1917) : 45—63.
Мейе А. 1911. Введение в сравнительную грамматику индо-европейских языков. Юрьев : VIII+428.

[1] Главы 1 и 2, наиболее важные для нас, напечатаны впервые в «Nineteenth Century» (1890, сентябрь, ноябрь).

Мейер К. И. 1916. Исследования над спорофитом печеночников группы Marchantiales. Уч. зап. Моск. унив., отд. ест.-истор., вып. 39 : II+185.
Мейер К. И. 1922. Происхождение наземной растительности. М. : 1—76.
Мензбир М. 1885. Сравнительная остеология пингвинов в приложении к основным подразделениям класса птиц. Уч. зап. Моск. унив., отд. ест.-истор., вып. 5 : 1—96.
Мензбир М. Menzbir M. 1887. Vergleichende Osteologie der Pinguine in Anwendung zur Haupteintheilung der Vögel. Bull. Soc. Natur. Moscou, 1887, № 2 : 1—105.
Мензбир М. 1904. Птицы. СПб.
Милль Дж. Ст. 1914. Система логики. М. : LXXXI+880.
Миненков Р. В. 1924. Попытки к определению пола. Научно-агрономический журнал, т. I, № 1 : 29—46.
Михайловский Н. К. 1871. Заметки о дарвинизме. Полное собрание сочинений, т. I. СПб., 1911 : 270—300.
Михайловский Н. К. 1873. Естественный ход вещей. Там же : 300—332.
Михальский А. 1890. Аммониты нижнего волжского яруса. Тр. Геол. ком., т. 8, № 2 : XI+330.
Морган Т. Г. 1924. Структурные основы наследственности. М.—Пгр. : 1—310.
Морозов Г. Ф. 1912. Учение о лесе, вып. 1. Введение в биологию леса. СПб. : 1—83.
Насонов Д. Nassonov D. 1924. Der Exkretionsapparat (kontraktile Vakuola) der Protozoa als Homologen des Golgischen Apparats der Metazoazellen. Arch. f. mikrosk. Anat. und Entwicklungsmechanik, Bd 103 : 437—482.
Немилов А. В. 1916. Внутренняя секреция и ее значение для биологии. Природа, № 5—6 : 597—640.
Орлов А. А. 1923. Географический центр происхождения и район возделывания твердой пшеницы Tr. durum Desf. Тр. по прикл. ботанике и селекции, т. 13, вып. 1 : 369—445.
Орлов И. Е. 1915. Случайности и их значение в естествознании. Природа, № 9 : 1157—1172.
Павлов А. П. Pavlov A. P. 1901. Le Crétacé inferieur de la Russie et sa faune. Nouv. Mém. Soc. Nat. Moscou, t. 16 (21), liv. 3 : 1—87.
Павловский Е. Н. 1917. Материалы к сравнительной анатомии и истории развития скорпионов. Петроград : 1—318.
Пачоский И. К. 1910. Основные черты развития флоры юго-западной России. Херсон : XXXIV+420.
Пачоский И. К. 1914. Херсонская флора. I. Высшие тайнобрачные, голосемянные, однодольные. Херсон : LXXX+548.
Пеннет Р. К. 1913. Менделизм. М. : X+192.
Пирсон К. 1900. Грамматика науки. СПб. : 1—655.
Писарев В. Е. 1923. «Перерождение» пшениц. Тр. по прикл. ботанике и селекции, т. 13, вып. 1 : 59—70.
Попова Г. М. 1923. Виды Aegilops и их массовая гибридизация с пшеницей в Туркестане. Тр. по прикл. ботанике и селекции, т. 13, вып. 1 : 461—482.
Порчинский И. 1885—1897. Гусеницы и бабочки С.-Петербургской губернии. Биологические наблюдения и исследования. I. Drepanulidae, Cymatophoridae, Noctuae (partim). Тр. Русск. энтомол. общ., т. 19 (1885) : 50—97; II. Яркая охранительная окраска и глазчатые пятна, их происхождение и источники. Там же, т. 25 (1891) : 3—120; III. Предостерегающая окраска и глазчатые пятна, их происхождение и источники. Там же, т. 26 (1892) : 258—411; IV. Там же, т. 27 (1893) : 139—224; V. Там же, т. 30 (1897) : 358—428.
Правдин И. 1915. Описание некоторых форм русской плотвы. Материалы к познанию русского рыболовства. IV, вып. 9 : 1—91.
Прянишников Д. Н. 1924. К вопросу об единстве основных превращений азотистых веществ в растительном и животном организме. Научно-агроном. журнал, т. 1, № 3 : 179—189.
Раменский Л. Г. 1908. О возможности количественного применения закона Бергманна-Лейкарта. Русск. бот. журнал, № 5—6 : 203—219.
Регель Р. Э. 1910. Важнейшие разновидности и расы ячменей России. Тр. Бюро по прикл. ботанике, т. 3 : 229—257.
Регель Р. Э. 1912. Селекция с научной точки зрения. Тр. Бюро по прикл. ботанике, т. 5 : 425—540.
Регель Р. Э. 1917. К вопросу о видообразовании. Тр. Бюро по прикл. ботанике, т. 10, № 1 : 157—181.
Ружичка В. 1914. О наследственном веществе и механике наследственности. Сб.: Новые идеи в биологии, № 5. СПб. : 78—143.
Сапегин А. 1922. Наблюдения над «перерождением» искусственного сорта смеси. Краткий сводный отчет за 10 лет (1912—22) Одесской селекционной станции. Тр. Одесской селекционной станции, вып. 6.
Сарс Г. О. 1914. Cumacea Каспийской экспедиции 1904 года. Тр. Каспийской экспед. 1904 года, т. 4. Петроград : 1—32.

Северцов А. Н. 1912. Этюды по теории эволюции. Индивидуальное развитие и эволюция. Киев : V+300+II стр.; Берлин, 1922 : X+312.
Северцов А. Н. 1914. Современные задачи эволюционной теории. М. : 1—155.
Северцов А. Н. 1916. Исследования об эволюции низших позвоночных. I. Морфология скелета и мускулатуры головы циклостом. Русск. архив анат., гистол. и эмбриол., т. I, вып. 1 : 1—114.
Северцов А. Н. Séwertzov A. N. 1917. Etudes sur l'evolutions des vertébrés inférieurs. II. Organisation des ancêtres des vértebrés actuels. Там же, т. I, вып. 3 : 425—572.
Семенов А. П. 1900. Об одном новом роде водолюбов (Coleoptera Hydrophilidae) в связи с вопросом о морфологическом (морфометрическом) параллелизме. Horae Soc. Ent. Ross., 34 : 614—630.
Семенов-Тян-Шанский А. П. 1910. Таксономические границы вида и его подразделений. Зап. Акад. наук по физ.-мат. отд., сер. 8, т. 25, № 1 : 29.
Семенов-Тян-Шанский А. П. 1913. Фауна жуков Туркестана. В кн.: Масальский В. И. Туркестанский край. СПб. : 267—272.
Синская Е. Н. 1924. К познанию закономерностей в изменчивости сем. Cruciferae. Тр. по прикл. ботанике и селекции, т. 13, вып. 2 : 15—89.
Скориков А. С. 1922. Шмели Петроградской губернии. Фауна Петроградской губернии, т. 2, вып. 11 : 1—55.
Скотт Д. Г. 1914. Эволюция растительного мира. М. : 1—247.
Соболев Д. 1913. Наброски по филогении гониатитов. Варшава : 1—193.
Соболев Д. 1924. Начала исторической биогенетики. Харьков:1—203.
Совинский В. К. 1915. Amphipoda озера Байкала. Киев : IV+102+381+III.
Солдатов В. К. 1912. Исследование биологии лососевых Амура, ч. I. СПб. : 1—223.
Спенсер Г. 1899. Основания биологии. СПб. : 1—380.
Спенсер Г. 1902. Динамический элемент в жизни. Дополнительная часть VIa к книге: Основания биологии. Приложение 2-е к книге: Розенталь И. 1902. Общая физиология. СПб. : 1—11.
Столетова Е. 1925. Полба-эммер Triticum dicoccum Schrank. Тр. по прикл. ботанике и селекции, т. 14, вып. 1 : 27—105.
Страхов Н. Н. 1883. Дарвин. В кн.: Борьба с Западом в нашей литературе, кн. 2. СПб. : 110—146.
Страхов Н. Н. 1887а. Полное опровержение дарвинизма. Русский вестник, № 1 : 9—62.
Страхов Н. Н. 1887б. Всегдашняя ошибка дарвинистов. Русский вестник, № 11 : 66—114; № 12 : 98—129.
Страхов Н. Н. 1889. Спор из-за книг Н. Я. Данилевского. Русский вестник, № 12 : 186—203.
Сукачев В. Н. 1921. К вопросу о ближайших задачах изучения растительности Кольского полуострова. Петроград : 1—26.
Сукачев В. Н. 1924. К истории развития лиственниц. Сб.: Лесное дело. Л. : 12—44.
Сутулов А. 1915. О виде Polygonum, засоряющем посевы льна (P. linicola mihi). Изв. Семенной контр. станции Моск. общ. сельск. хоз., т. 1 (1914), вып. 2 : 1—12.
Сутулов А. 1916. О засоряющей лен развесистой гречихе. Природа, № 11 : 1331—1334.
Сушкин П. П. 1902. К морфологии скелета птиц. Сравнительная остеология дневных хищных птиц (Accipitres) и вопросы классификации. Зап. Моск. унив., отд. ест.-истор., вып. 17 : IV+415.
Сушкин П. П. 1908. Птицы Средней Киргизской степи. М. : 803+VIII.
Сушкин П. П. Suschkin P. P. 1910. Veränderungen des primordialen Kiefer- und Hyoidapparates beim Übergang von den Fischen zu den Tetrapoden. Биол. журн., I : 241—258.
Сушкин П. П. 1915. Обратим ли процесс эволюции? Сб.: Новые идеи в биологии, № 8. Петроград : 1—39.
Терентьев П. В. 1923. О законе параллельных рядов у Amphibia. Тр. I Всеросс. съезда зоологов, анатомов и гистологов. Петроград : 33—35.
Тимирязев К. А. 1905. Чарлз Дарвин и его учение. М. : 1—414.
Умов Н. А. 1916. Эволюция мировоззрений в связи с учением Дарвина. Сочинения, т. 3. М. : 330—360.
Усов С. А. 1867. Таксономические единицы и группы. Сочинения, т. 1. М., 1888 : 241—359.
Фабр Ж. А. 1898. Инстинкты и нравы насекомых. СПб. : VIII+590.
Фаусек В. 1906. Биологические исследования в Закаспийской области. Зап. Геогр. общ. по общ. геогр., т. 27 : 1—193.
Филатов Д. 1916. Удаление и пересадка слуховых пузырьков зародышей Bufo. Русск. зоол. журн., т. I, № 1—2 : 27—54.
Филипченко Ю. А. 1919. Хромозомы и наследственность. Природа, № 7—9 : 327—350.
Филипченко Ю. А. Philiptschenko J. 1924. Studien uber Variabilität. 4. Ueber die Variabilität der Embryonen. Zeitschr. f. indukt. Abstammungslehre, Bd. 34 : 121—133.

Флаксбергер К. 1915. Определитель пшениц. Тр. Бюро по прикл. ботанике, т. 8 : 1—210.
Флаксбергер К. Flaksberger C. 1922. Triticum compactum auct. Notulae systemat. ex Herb. Horti Botan. Petropol., t. 3 : 1—36.
Флаксбергер К. 1923. Определитель настоящих хлебов. Петроград : 1—120 [1].
Флаксбергер К. А. 1929. Безлигульные пшеницы. Природа, № 1 : 81—83.
Фриз Г. де. 1914. Мутация в учении о наследственности. В кн.: Новые идеи в биологии, № 4. СПб. : 1—54.
Холодковский Н. А. Cholodkovsky N. A. 1896. Beiträge zur einer Monographie der Coniferen-Läuse. Teil 1. Die Gattung Chermes. Horae Societatis Entomologicae Rossicae, Bd. 30—31.
Холодковский Н. А. 1907. К вопросу о размножении и развитии живородящих мух. Тр. СПб. общ. естествоисп., т. 38, вып. 1 : 100—106.
Холодковский Н. А. 1908. О женском половом аппарате некоторых живородящих мух. Там же, т. 39, вып. 1 : 112—119.
Холодковский Н. А. 1910. О биологических видах. Изв. Акад. наук, VI серия, т. 4, № 10 : 751—770.
Холодковский Н. А. 1912. Курс энтомологии, теоретической и прикладной. СПб., т. I : XI+508; т. 2 : VII+577.
Холодковский Н. А. 1915. Хермесы, вредящие хвойным деревьям. Петроград : 1—91.
Хохлов Б. П. 1916. Исследование длины хоботка у рабочей пчелы. Пчеловодное хозяйство, вып. 2. М. : 16—41.
Цингер Н. В. 1909. О засоряющих посевы льна видах Camelina и Spergula и их происхождении. Тр. Ботан. муз. Акад. наук, т. 6 : 1—303.
Цингер Н. В. 1913. Подвиды Alectorolophus major... и их происхождении путем естественного отбора. Тр. Тифлис. ботан. сада, т. 12, вып. 2. Юрьев : 179—190.
Чернавин В. В. 1921. Происхождение брачного наряда у лососей. Журнал Петрогр. агроном. инст., № 3—4 : 1—171.
Чернышевский Н. Г. (Старый трансформист), 1888. Происхождение теории благотворности борьбы за жизнь. Русск. Мысль, № 9 : 79—114; Полн. собр. соч., X. М., 1951 : 737—772.
Шарп Д. 1910. Насекомые. Переработано Н. Я. Кузнецовым. СПб. : 1060+XIII.
Шарп Р. 1912. Чудеса птичьего мира. М. : 1—378.
Шахматов А. А. 1916. Введение в курс истории русского языка, ч. 1. Исторический процесс образования русских племен и наречий. Петроград : 146+III.
Шимкевич В. М. 1912. Курс сравнительной анатомии позвоночных животных. СПб. : IV+634+XVII.
Шимкевич В. М. (без года). Вид. Новый энцикл. словарь, т. 10 : 455—457.
Шимкевич В. М. 1918. Биологические основы зоологии, ч. 1. Петроград : VII+404.
Шимкевич В. М. 1922. Об основных свойствах живых организмов. Речь на I съезде зоологов, анатомов и гистологов в Петрограде 15 декабря 1922 г. Природа, № 1, 1940 : 99—105.
Шимкевич В. М. 1923. Новая фаза в развитии российского антидарвинизма. Экскурсионное Дело, № 4—6 : 288—300.
Шмальгаузен И. И. 1915. Развитие конечностей амфибий и их значение в вопросе о происхождении конечностей наземных позвоночных. М. : IV+263.
Шмальгаузен И. И. 1923. К вопросу о происхождении аутостилии у двудышащих и наземных позвоночных. Русск. зоол. журн., т. 3, вып. 3—4 : 239—262.
Шмальгаузен И. И. 1927. Эмбриональный рост и дифференцировка. Тр. Второго съезда зоологов, анатомов и гистологов СССР. Москва, 4—10 мая 1925 г. М. : 164—165.
Шмидт П. Ю. 1904. Рыбы восточных морей Российской империи. СПб. : XI+466.
Шмидт П. Ю. 1916. К вопросу о корреляции органов в животном царстве. Изв. Акад. наук. Петроград : 887—894.
Штандфусс М. (без года). Жизнь бабочек. СПб .: XIV+316.
Щепотьев А. 1914. Биохимические основы эволюции. Сб.: Новые идеи в биологии, № 5. СПб. : 1—58.
Эшерих К. 1910. Термиты или белые муравьи. СПб. : XVI+222.
Якобсон Г. Г. 1900. Интересный случай мимикрии среди русских жуков. Ежегодн. Зоол. муз. Акад. наук, т. 5 : IX—X.
Якобсон Г. Г. 1905. Жуки России и Западной Европы. СПб. : I+800.
Якобсон Г. Г., В. Л. Бианки. 1905. Прямокрылые и ложносетчатокрылые Российской империи и сопредельных стран. СПб. : XI+952.
Яковлев Н. Н. 1901. Явления ценогении в палеонтологии. Изв. Геол. ком., т. 20 : 543—553.
Яковлев Н. Н. 1920. О превращении Chonetes в Productella. Изв. Акад. наук, сер. 6, № 1—18 : 261—266.
Abel O. 1906. Fossile Flugfische. Jahrbüch. k. k. geol. Reichsanstalt. Wien, Bd. 56 : 1—88.

[1] Очень важно.

Abel O. 1909. Was verstehen wir unter monophyletischer Abstammung? Verhandl. zool.-bot. Gesell. Wien, Bd. 59 : 243—256.
Abel O. 1911. Die Vorfahren der Vögel und ihre Lebensweise. Ibid., Bd. 61 : 144—191.
Abel O. 1912. Grundzüge der Paläobiologie der Wirbeltiere. Stuttgart : XV+708.
Abel O. 1919. Die Stämme der Wirbeltiere. Berlin und Leipzig : XVIII+914.
Abel O. 1920. Lehrbüch der Paläozoologie. Jena : XVI+500.
Adloff P. 1907. Die Zähne des Homo primigenius von Krapina. Anat. Anz., 31. Jena : 273.
Agar W. E. 1913. The transmission on environmental effects from parent to offspring in Simocephalus vetulus. Phil. Trans. R. Soc. London, B203 : 319—350.
Agar W. E. 1914. Experiments with Macrosiphum antherihii. Phil. Trans. R. Soc. London, B205 : 451—460.
Agassiz L. 1859. An essay on classification. London : VIII+381.
Alcock A. W. 1902. A naturalist in Indian seas. London: XXIV+328.
Allen G. M. 1914. Pattern development in mammals and birds. Amer. Naturalist, vol. 48 : 385—412, 467—484, 550—566.
Antonius O. 1919. Untersuchungen über den phyletischen Zusammenhang zwischen Hipparion und Equus. Zeitschr. f. ind. Abstanmmungslehre, Bd. 20 : 273—295.
Antonius O. 1922. Grundzüge einer Stammesgeschichte der Haustiere. Jena : XVI+336.
Arber E., J. Parkin. 1908. Der Ursprung der Angiospermen. Oesterr. Bot. Zeitschr., Bd. 58 : 89—90, 133—161, 184—204.
Assheton R. 1908. Certain features characteristic of Teleostean development. Guy's hospital reports, vol. 61 : 345—388.
Auerbach E. 1912. Zur Plastizität des Schädels. Archiv für Rassen- und Gesellschaftsbiologie. Bd. 9.
Babcock E., R. Clausen. 1918. Genetica in relation to agriculture. New York : XX+675.
Baker F. C. 1911. The Lymnaedae of North and Middle America, recent and fossil. Chicago : XVI+539.
Bannerman D. A. 1912. Che birds of Gran Canaria. Ibis, vol. 9, № 6 : 557—627.
Bartlett H. H. 1915. Mutation en masse. Amer. Naturalist, vol. 49 : 129—139.
Bates H. W. 1862. Contributions to an insect fauna of the Amazon valley. Lepidoptera; Heliconidae. Trans. Linn. Soc., vol. 23 : 495—566.
Bateson W. 1913. Problems of genetics. New Haven; X+258.
Bateson W. 1914. Inaugural address. The Australian meeting of the British Association. Nature, vol. 93 : 635—642.
Baur E. 1919. Einführung in die experimentelle Vererbungslehre. Berlin : XII+410.
Baur E. 1924. Untersuchungen über das Wesen, die Enstehung und die Vererbung von Rassenunterschieden bei Antirrhinum majus. Bibliotheca genetica, herausgeg. von E. Baur, Bd. IV. Leipzig : 1—170.
Baur G. 1896. The Stegocephali. A phylogenetic study. Anat. Anz., vol. 11 : 657—673.
Beebe C. W. 1915. The Tetrapteryx stage in the ancestry of birds. Zoologica, vol. 2, № 2. New York : 39—52.
Benedict R. C. 1916. The origin of new varieties of Nephrolepis by prothogenetic saltation. I. Progressive variations. Bull. Torrey Botanical Club, № 43 : 207—234.
Berry E. W. 1916. The geological history of Gymnosperms. The Plant World, vol. 19 : 27—41.
Berry E. W. 1920. Paleobotany: a sketch of the origin and evolution of floras. Ann. Report Smithson. Inst. for 1918. Washington : 289—407.
Blumenbach I. 1788. Handbuch der Naturgeschichte. Göttingen : XVI+715.
Boas F. 1911. Changes in bodily form of descedants of immigrants. Washington : XII+573.
Boas J. E. 1914. Phylogenie der Wirbeltiere. Die Kultur der Gegenwart, Teil 3, Abt. 4, Bd. 4. Leipzig und Berlin : 530—605.
Boas J. E. 1915. Die Schlafenüberdachung und das Palatoquadratum in ihrem Verhältnis zum übrigen Schädel bei den Dipnoern und den terrestren Wirbeltieren. Gegenbaur's Morph. Jahrb., Bd. 49 : 229—307.
Boetticher H. 1915. Untersuchungen über Zusammenhang zwischen Klima und Körpergrösse der homöothermen Tiere. Zool. Jahrb., Abt. Syst., Bd. 40 : 1—56.
Bolck L. 1914. Ueber die Körperlänge der Niederländer und deren Zunahme in den letzten Dezennien. Zeitschr. f. Morphologie und Anthropologie, Bd. 18 : 15—48.
Bory de Saint-Vincent J. B. 1803. Essais sud les isles Fortunées et l'antique Atlantide. Paris : 1—522.
Boulenger G. A., N. Annandale. 1918. Remarks on Rana turgida and its varieties. Rec. Ind. Mus. Calcutta, 15 : 51—67.
Bower F. O. 1908. Origin of a land flora. London : XI+727.
Bower F. O. 1920. The earliest known land flora. Nature, 105 : 681—684, 712—714.
Brauer A. 1908. Die Tiefsee Fische. II. Anatomischer Teil. Wiss. Ergebn. der Valdivia-Exp., Bd. 15, Lief 2. Jena : 1—266.
Bresciani-Ferroni C. 1913. Ueber die Korrelation zwischen Körpergrösse und Kopfindex. Archiv für Rassen- und Gesellschafts-Biologie, Bd. 10 : 452—469.

1/4 23 Л. С. Берг

Briquet J. I. 1910. Problème de la flore Corse. Genève : LVI+656.
Broili F. 1904. Permische Stegocephalen und Reptilien aus Texas. Stuttgart : 1—120.
Broom R. 1910. On Tritylodon, and on the relationships of the Multituberculata. Proc. Zool. Soc. London : 760—768.
Broom R. 1911. On the structure of the skull in Cynodont reptiles. Ibid. : 893—925.
Broom R. 1913. On he South African Pseudosuchian Euparkeria and allied genera. Ibid. : 619—633.
Bumpus H. C. 1899 (1898). The elimination of the unit as illustrated by the introduced sparrow, Passer domesticus, Biol. lect. Woods Holl : 209—226.
Carlsson A. 1904. Zur Anatomie des Notoryctes typhlops. Zool. Jahrb. Anat., Bd. 20 : 81—122.
Castle W. E. 1916. In selection or mutation the more important agency in evolution? The Scientific Monthly, № 1 : 91—98.
Castle W. E. 1919. Studies of heredity in rabbits, rats and mice. Publ. 288, Cornegie Inst., Washington : 1—56.
Castle W. E. 1921. Genetics and eugenics. Cambridge (Mass.) : VIII+396.
Castle W. E., J. C. Phillips. 1914. Piebald rats and selection. Publ. 195, Cornegie Inst., Washington : 1—56.
Castle W. E., J. C. Phillips. 1916. Studies of inheritance in guinea-pigs and rats. Publ. 241, Cornegie Inst., Washington : 1—192.
Clausen J. 1922. Studies on the collective species Viola tricolor L. II. Botanisk Tidskrift, 36. Köbenhavn : 363—411.
Cockerell T. D. A. 1914. The endemic mammals of the British Isles. Amer. Naturalist, vol. 48 : 177—184.
Comstoc J. H. 1918. The Winys of Insects. New York : XVIII+440.
Cook O. F. 1907. Origin and evolution of angiosperms through apospory. Proc. Washington Acad. Sci., vol. 9 : 159—178.
Cope E. D. 1868. On the origin of genera. Proc. Acad. Nat. Sci. Phila., vol. 20 : 242—300.
Cope E. D. 1871. Observation on the systematic relations of the fishes. Proc. Amer. Ass. Adv. Sci., vol. 20 : 317—343.
Cope E. D. 1887. The origin of the fittest. New York : XIX+467.
Cope E. D. 1896. The primary factors of organic evolution. Chicago : XVI+547.
Crampton G. C. 1919. Notes on the ancestry of the Diptera, Hemiptera and other insecta related to the Neuroptera. Transactions Entom. Soc. London, vol. 5 : 93—118.
Crampton H. E. 1904. Experimental and statistical studies upon Lepidoptera. I. Variation and elimination in Philosamia cynthia. Biometrika, vol. 3 : 113—130.
Cuénot L. 1921. La genèse des espèces animales. Paris : VII+558.
Czuber E. 1921. Die statistischen Forschungsmethoden. Wien : X+238.
Dahl F. 1891. Die Bewegung der fliegenden Fische durch die Luft. Zool. Jahrb. Abt. Syst., Bd. 5 : 679—688.
Darwin Ch., 1871. The descent of man and selection in relation to sex. London: vol. I : VIII+423; vol. II : IX+475.
Darwin Ch. 1872. The origin of species by means of natural selection. Sixth edition. London : XXI+458.
Darwin Ch. 1875. Variations of animals and plants under domestication. London.
Darwin Ch. 1887. The life and letters, edited by his son Francis Darwin. London, vol. 1 : X+540; vol. 2 : 1—393; vol. 3 : IV+418.
Davenport Ch. 1916. The form of evolutionary theory that modern genetical research seems to favor. Amer. Naturalist, vol. 50 : 449—465.
Davis B. M. 1912. Genetical studies on Oenothera. III. Further hybrids of Oenothera biennis and O. grandiflora that resemble O. lamarckiana. Amer. Naturalist, vol. 46 : 377—427.
Davis B. M. 1916. Oenothera neo-lamarckiana, hybrid of O. franciscana Bartlett×O. biennis Linneaus. Amer. Naturalist, vol. 50 : 688—696.
Delsman H. C. 1913. Der Ursprung der Vertebraten. Mitt. Zool. Station zu Neapel, Bd. 20. Berlin : 647—710.
Detto C. A. E. 1904. Die Theorie der directen Anpassung und ihre Bedeutung für das Anpassung- und Deszendenzproblem. Jena : VI+214.
Diener C. 1905. Ueber einige Konvergenzerscheinungen bei triadischen Ammoneen. Sitzungber. Akad. Wiss. Wien, math.-naturw. Kl., Bd. 114, Abt. I : 663—687.
Diener K. 1910. Paläontologie und Abstammungslehre. Leipzig, 1—140.
Dobell C. 1911. The principles of Protistology. Archiv f. Protistenkunde, Bd. 23 : 269—310.
Dobrzhansky Th. 1924. Die geographische und individuelle Variabilität von Harmonia axyridis Pall. in ihren Wechselbeziehungen. Biol. Zentralbl., Bd. 44 : 401—421.
Doflein F. 1916. Lehrbuch der Protozoenkunde. Jena : XV+1189.
Dohrn A. 1881. Die Pantopodon des Golfes von Neapel und der angrenzenden Meeres-Abschnitte. Leipzig : VIII+252.
Dollo L. 1893. Les lois de l'evolution. Bull. Soc. Belge de Géol., 7, procés verb. : 1—164.

Dollo L. 1895. Sur la phylogénie des Dipneustes. Bull. Soc. Belge de Géol., Paléont. et Hydrol., 9 : 79—128.
Dollo L. 1909. Les poissons voiliers. Zool. J., Abt. Syst., Bd. 27 : 419—438.
Eigenmann C. H. 1909. Cave vertebrates of America. A study in degenerative evolution. Publ. 104, Cornegie Inst., Washington : IX+241.
Eigenmann C. H. 1912. The freshwater fishes of British Guiana. Mem. Carnegie Museum, vol. 5. Pittsburgh : XXII+578.
Eimer Th. 1888. Die Entstehung der Arten auf Grund von Vererben erworbener Eigenschaften nach den Gesetzen organischen Wachsens. I. Jena : XII+461.
Eimer Th.[1] 1897. Orthogenesis der Schmetterlinge. Ein Beweis bestimmt gerichteter Entwickelung und Ohnmacht der natürlichen Zuchtwahl bei der Artbildung. Zugleich eine Erwiderung an August Weisman. Leipzig : X+XVI+513.
Eisenstädter J. 1912. Elementargedanke und Übertragungstheorie in der Völkerkunde. Stuttgart : VIII+206.
Eisig H. 1881. Über das Vorkommen eines schwimmblasenähnlichen Organs bei Anneliden. Mitt. Zool. Station zu Neapel, Bd. 2 : 255—304.
Ekman S. 1913—1919. Studien über die marinen Relikte der nordeuropäischen Binnengewässer. Intern. Revue der gesamt. Hydrobiol. und Hydrogr., Bd. 5 (1913) : 540—550; Bd. 6 (1913—1914) : 335—371, 493—517; Bd. 8 (1919) : 477—528.
Enderlein G. 1903. Die Landarthropoden der von der Tiefsee-Expedition besuchten antarktischen Inseln. Wiss. Ergebn. der deutschen Tiefsee-Expedition «Valdivia» 1898—99, Bd. 3, N. 7, Jena : 199—270.
Engler A. 1924. Syllabus der Pflanzenfamilien. Berlin : XIII+420.
Ettingshausen C. 1894. Zur Theorie der Entwickelung der jetzigen Floren der Erde aus der Tertiärflora. Sitzber. Akad. Wiss. Wien, math.-naturw. Cl., Bd. 103, Abt. 1 : 303—392.
Ewing H. E. 1914. Notes on regression in a pure line of plant lice. Biol. Bull. Woods Hole Mass., 27 : 164—168.
Ewing H. E. 1916. Eighty-seven generations in a partogenetic pure line of Aphis avenae Fab. Biol. Bull. Woods Hole Mass., 31 : 53—112.
Fatio V. 1882. Faune des vertébrés de la Suisse. Vol. IV. Poissons. I-re partie. Genève et Bale : XIV+786.
Fehlinger H. 1913. Veränderungen der Körperformen bei Nachkommen der Einwanderer in den Vereinigten Staaten. Peterm. Mitteilungen, Bd. 59, 2. Halbband : 19—22.
Fick R. 1907. Vererbungsfragen, Reductions- und Chromosomenhypotesen, Bastardregeln. Anat. Hefte, Bd. 16, Abt. 2. Wiesbaden : 1—140.
Fishberg M. 1911. The Jews: a study of race and environment. London : XIX+578.
Franz 1920. Probiologie und Organisationsstufen. Eine Hypothese und ihre Anwendung auf die Morphologie. Abhandl. zur theor. Biologie, Heft 6. Berlin : V+ 36.
Friedenthal H. 1909. Haarparasiten und Haarbau als Hinweise auf Blutsverwandtschaft. Berlin. Sitz. Ber. Ges. Naturforsch. : 379—383.
Friese H., T. Wagner. 1912. Zoologische Studien an Hummeln. II. Die Hummeln der Arktis, des Hochgebirges und der Steppe. Zool. J., Suppl. XV, Bd. I : 155—210.
Fruwirth K. 1915. Einjährige Futterpflanzen. Landwirtschaftliche Hefte, Heft 27 : 1—36.
Fryer C. F. 1911. Field-observations on the enemies of butterflies in Ceylon. Proc. Zool. Soc. London : 613—619.
Fryer J. C. F. 1914. An investigation by pedigree-breeding into the polymorphism of Papilio polytes. Philos. Trans. R. Soc. London, B 204 : 227—254.
Funkhauser W. 1917. Biology of the Membracidae of the Cayuga Lake basin. Cornell University Agric. Exp. Station, Memoir № 11. Ithaca, N. Y. : 177—445.
Fürbringer M. 1888. Untersuchungen zur Morphologie und Systematik der Vögel zugleich ein Beitrag zur Anatomie der Stütz- und Bewegungsorgane. II. Allgemeiner Theil. Amsterdam und Jena : 837—1751.
Fürbringer M. 1900—1902. Zur vergleichenden Anatomie der Brustschulterapparates und der Schulterkuskeln, IV. Teil. Jenaische Zeitschr. für Naturwiss., Bd. 34 (1900) : 215—718; V. Teil. Ibid., Bd. 36 (1902) : 289—736.
Fürbringer M. 1904. Zur Frage der Abstammung der Säugetiere. Denkschr. mediz.-naturw. Gesellsch. Jena, Bd. 11 : 571—604.
Gadow H. 1893. Vogel. II. Systematischer Theil. Bronn's Klassen und Ordnungen des Thier-Reichs, Bd. 6, Abt. 4. Leipzig : VII+304.
Gadow H. 1901. Amphibia and Reptiles. Cambridge Nat. History, vol. 13. London : XIII+668.
Gadow H. 1911. Isotely and Coralsnakes. Zool. Jahrbuch, Abt. f. Syst., Bd. 31, Jena : 1—4.
Garstang W. 1922. The theory of recapitulation: a critical re-establishment of the biogenetic law. Journ. Linn. Soc., Zool., vol. 35 : 81—101.
Gates R. 1921. Mutations and evolution. London : 1—118.

[1] Содержит дельные мысли, но отличается невероятным многословием, крайне затрудняющим чтение.

Gaupp E. 1912. Die Verwandschauftsbeziehungen der Säuger, vom Standpynkte der Schädelmorphologie betrachtet. Verhandl. VIII. Intern. Zoologen-Kongresses in Graz 1910. Jena : 215—240.
Gegenbaur C. 1865. Untersuchungen zur vergleichenden Anatomie der Wirbelthiere. Heft 2. Schultergürtel der Wirbelthiere. Leipzig : 1—176.
Gegenbaur C. 1866. Zur vergleichenden Anatomie des Herzens. 2. Ueber die Atrioventricular-Klappen der rechten Kammer bei Crocodilen, Vögeln und Ornithorhynchus. Zeitsch. Med. und Naturwiss., Bd. 2. Jena : 375—383.
Gemmil J. 1912. The teratology of fishes. Glasgow : XVII+74.
Gerschler M. 1915. Melanismus bei Lepidopteren als Mutation und individuelle Variation. Zeitschr. f. induct. Abstamm., Bd. 13 : 58—87.
Goebel K. 1913. Organographie der Pflanzen. Bd. I. Jena : X+513.
Goetsch W. 1923. Chimärenbildung bei Coelenteraten. Zool. Anz., Bd. 56 : 289—298.
Goldschmidt R. 1918. A preliminary report on some genetic experiments, concerning evolution. Amer. Naturalist, vol. 52 : 28—50.
Goldschmidt R. 1920a. Einführung in die Vererbungswissenschaft. Leipzig : XII+519.
Goldschmidt R. 1920b. Die quantitative Grundlage von Vererbung und Artbildung. Berlin : 1—163.
Goldschmidt R. 1923. Das Mutationsproblem. Zeitschr. f. induct. Abstamm., Bd. 30.
Gomperz Th. 1896—1909. Griechische Denker. Leipzig. Bd. 1 (1896) : VIII+478; Bd. 2 (1903) : VIII+616; Bd. 3 (1909) : X+483.
Goodrich E. 1901. On the pelvic girdle and fin of Eusthenopteron. Quart. Journ. Micr. Sci., vol. 45 : 311—324.
Goodrich E. S. 1909. Cyclostomes and Fishes. In: Lankester R. A treatise on Zoology, part 9. London : XVI+518.
Göppert E. 1901. Beitrage zur vergleichenden Anatomie des Kehlkopfes und seiner Umgebung, mit besonderer Berücksichtigung der Monotremen. Denk. Ges. Jena, Bd. 6, Semon's Reise, Bd. 3 : 535—634.
Gothan W. U. 1920. Paläobotanik. Berlin und Leipzig : 1—142.
Gottschick F. 1920. Die Umbildung der Süsswasserschnecken des Tertiärbeckens von Steinheim a. A. unter dem Einflusse heisser Quellen. Jenaische Zeitschr. f. Naturwiss., Bd. 56 (N. F., Bd. 49) : 155—216.
Grabau A. 1907. Studies in Gastropoda. III. Amer. Naturalist, vol. 41 : 607—651.
Granger W. 1907. A revision of the American Eocene horses. Bull. Amer. Mus. Nat. Hist., vol. 24 : 221—264.
Greguss P. 1918. Ein Gedanke zur polyphyletischen Entwicklung der Pflanzenwelt. Beitr. z. Bot. Zentralblatt, 36 : 229—269.
Griesenhagen K. 1911. Anzeichen einer Stammesentwicklung im Entwicklungsgang und Bau der Pflanzen. Die Abstammungslehre. Jena : 291—320.
Gudger E. W. 1918. Oral gestation in the gaff-topsail catfish, Felichthys felis. Papers from the Depart. Marine Biology of the Carnegie Inst. of Washington, vol. 12 : 25—52.
Guitel F. 1913. Recherches sur l'anatomie des reins du Cottus gobio. Archiv Zool. expér. et génér., vol. 52 : 447—471.
Gunnington W. A. 1920. The fauna of the African lakes. Proc. Zool. Soc. London: 507—622.
Haeckel E. 1866. Allgemeine Grundzüge der organischen Formen. Berlin.
Haeckel E. 1894. Systematische Phylogenie der Protisten und Pflanzen. Berlin : XV+400.
Haeckel E. 1895. Systematische Phylogenie der Wirbelthiere. Berlin : XX+660.
Haeckel E. 1898. Natürliche Schöpfungs-Geschichte. Theil 1—2. Berlin : LXIV+832.
Haecker V. 1918. Entwicklungsgeschichtliche Eigenschaftsanalyse (Phaenogenetik). Jena.
Haecker V. 1922. Ueber eine entwicklungsgeschichtliche Vererbungsregel. Zeitschr. indukt. Abstamm. Berlin, 18 : 1—21.
Handlirsch A. 1897. Monography der Phymatiden. Ann. Naturhist. Mus. Wien, Bd. 12 : 127—230.
Handlirsch A. 1906—1908. Die fossilen Insekten und die Phylogenie der rezenten Formen. Leipzig : IX+VI+1430.
Hanel E. 1907. Vererbung bei ungeschlechtlicher Fortpflanzung von Hydra grisea. Jena : II+52.
Harris J. A. 1913. Supplementary studies on the differential mortality with respect to seed weight in the germination of garden beans. Amer. Naturalist, vol. 47 : 683—700, 739—759.
Harrison H. J. 1924. Sex in the Salicaceae and its modification by Eryophyid mites and other influences. British Journ. Experim. Biology, vol. 1, № 4. Edinburgh : 445—472.
Harrison R. G. 1898. The growth and regeneration of the tail of the frog larva. studies with the aid of Born's method of grafting. Archiv Entwickellmech., VII : 430—485.

Hartmann E. 1904. Philosophie des Unbewussten. Bd. 3. Das Unbewusste und der Darwinismus. Leipzig : XXXVI+516.
Hartmann E. 1906. Das Problem des Lebens. Bad Sachsa : VIII+440.
Hayata B. 1921. The natural classification of plants according to the dynamic system. Icones Plantarum Formosanarum, 10. Taihoku and Tokyo : 97—334.
Haynes H. 1906. On two new species of Populus from Darjeeling. Fourn. Linn. Soc., Botany, vol. 37 : 407—409.
Heincke F. 1898. Naturgeschichte des Herings. Teil I. Die Lokalformen und die Wanderungen des Herings in den europäischen Meeren. Abhandl. Deutsch. Seefisch. Vereins, Bd. 2. Berlin : I—CXXXVI.
Henneguy L. F. 1904. Les Insectes. Paris : XIX+804.
Henninger G. 1908. Die Labyrinthorgane bei Labyrinthfischen. Zool. Jahrb., Abt. f. Anat., Bd. 25 : 251—304.
Hertwig O. 1888. Lehrbuch der Entwicklungsgeschichte des Menschen und der Wirbelthiere. Jena : VIII+519.
Hertwig O. 1916. Des Werden der Organismen. Eine Widerlegung von Darwins Zufalls-Theorie. Jena : XII+710.
Hertwig O. 1920. Allgemeine Biologie. Jena : XVI+800.
Hertz H. 1894. Die Prinzipien der Mechanik in neuen Zusammenhange dargestellt. Leipzig : XXIX—312.
Hesse R. 1924. Tiergeographie auf oekologischer Grundlage. Jena : XII+613.
Heymons R. 1909. Eine Plazente bei einem Insekt (Hemimerus). Verh. Deutsch. Zool. Ges., 19. Leipzig : 97—107.
Hildebrand F. 1882. Die Lebensdauer und Vegetationsweise der Pflanzen, ihre Ursachen und ihre Entwickelung. Engler's Botan. Jahrbuch, Bd. 2. Leipzig : 51—135.
Hilgendorf F. 1879. Zur Streitfrage des Planorbis multiformis. Leipzig : 1—22.
Hilzheimer M. 1913. Handbuch der Biologie der Wirbeltiere. Stuttgart : VIII+756.
Holbach P. H. T. 1770. Système de la nature. Paris. (Гольбах П. Система природы. М., 1940 : VIII+456.
Hörnes R. 1912. Das Aussterben der Gattungen und Arten. Verhandl. VIII. Intern. Zoologen-Kongresses zu Graz 1910. Jena : 650—664.
Horvath G. 1911. Les Polycténides et leur adaptation à la vie parasitaire. I-er Congrès internat. d'entomologie. Bruxelles : 249—256.
Huene F. 1907—1908. Die Dinosaurier der europäischen Triasformation mit Berücksichtigung der aussereuropäischen Vorkommnisse. Geolog. und paläont. Abhandl., Suppl., Bd. 1. Jena : XII+419.
Huene F. 1914. Beiträge zur Geschichte der Archosaurier. Geol. und paläont. Abhandl., N. F., Bd. 13, Heft 1. Jena : 3—52.
Huxley T. H. 1863. Evidence as to man's place in nature. London : 1—159.
Huxley T. H. 1868. The elements of phisiology and hygiene. New York : X+420.
Huxley T. H. 1869. An introduction to the classification of animals. London : 1—147.
Huxley T. H. 1880. The crayfish. An introduction to the study of zoology. London : XIV+371.
Huxley T. H. 1907. Darwiniana. Essays. London : X+475.
Hyde R. R. 1915. A wing mutation in a new species of Drosophila. Amer. Naturalist, vol. 49 : 185—187.
Jacobi A. 1913. Mimikry und verwandte Erscheinungen. Braunschweig : IX+216.
Jaekel O. 1902. Ueber verschiedenen Wege phylogenetischer Entwickelung. Verhandl. V. Intern. Zoologen-Kongresses zu Berlin 1901. Berlin : 1053—1117.
Jaekel O. 1911. Die Wirbeltiere. Berlin : VIII+252.
Jennings H. S. 1906. Behaviour of the lower organisms. Columbia Univ., Biol. ser., vol. 10. New York : XIV+336.
Jennings H. S. 1910. Experimental evidence on the effectivenes of selection. Amer. Naturalist, vol. 44 : 136—145.
Jennings H. S. 1916. Genetics, I : 407—534.
Jennings H. S. 1917. Hereditary characters in relation to evolution. Nature, vol. 100 : 196—198, 213—216.
Jennings H. S. 1922. Variation in uniparental reproduction. Amer. Naturalist, vol. 56 : 5—15.
Johannsen W. 1909. Elemente der exakten Erblichkeitslehre. Jena : VI+515.
Johannsen W. L. 1922. Hundert Jabre Vererbungsforschung. Verhandl. Gesell. deutsch. Naturf. und Aerzte, Bd. 87. Leipzig : 70—104.
Johnson R. H. 1912. The Malthusian principle and natural selection. Amer. Naturalist, vol. 46 : 372—376.
Jordan D. S. 1905. A guide to the study of fishes, vol. 1. New York : XXVI+624.
Jordan D. S., B. W. Evermann. 1898. Fishes of North and Middle America, vol. 2—3. Washington : 1241—3136.
Jordan D., J. Snyder. 1901. A review of the Apodal fishes or eels of Japan. Proc. U. S. Nat. Mus., vol. 23 : 837—890.
Jost L. 1913. Vorlesungen über Pflanzenphysiologie. Jena : XVI+760.

Jourdain F. C. 1912. Notes on the ornithology of Corsica. Ibis, vol. 6, № 9.
Kant I. 1790. Kritik der Urteilskraft. (См. Кант И. Критика способности суждения).
Kathariner L. 1898. Ueber den Verdanungscanal und die «Wirbelzähne» von Dasypeltis scabra Wagler. Zool. Jahrbuch, Abt. Anat., Bd. 11 : 501—518.
Keeler Ch. A. 1893. Evolution of the colours of North American land birds. San Francisco : XII+361.
Keibel F. 1898. Das biogenetische Grundgesetz und die Cenogenese. Ergebnisse der Anatomie und Entwickelungsgeschichte, VII (1897). Wiesbaden : 722—792.
Keith A. 1916. The antiquity of man. London : XX+519.
Kellog V., R. G. Bell. 1904. Notes on insect bionomics. Journ. experim. zool., vol. 1 : 347—367.
Kingsley J. S. 1892. The head of an embryo Amphiuma. Amer. Naturalist, vol. 26 : 671—680.
Kingsley J. S., W. H. Ruddick. 1899. The ossicula auditus and mammalian ancetry. Amer. Naturalist, vol. 33 : 219—230.
Klaatsch H. 1909. Kraniomorphologie und Kraniotrigonometrie. Archiv f. Anthropologie, N. F., Bd. 8 : 101—123.
Klaatsch H. 1910. Menschenrassen und Menschenaffen. Korr.-Bl. Deutsch. Ges. Anthrop. Braunschweig, Bd. 41 : 91—100.
Klaatsch H. 1912. Die Bedeutung des Säugemechanismus für die Stammesgeschichte des Mensches. Korr.-Bl. Deutsch. Ges. Anthrop. Braunschweig, Bd. 43 : 114—126.
Klodnitski I. 1912. Beitrage zur Kenntnis des Generationswechsels bei einigen Aphididae. Zool. Jahrbuch, Bd. 33, Heft 5. Jena : 445—520.
Koken E. 1893. Die Vorwelt und ihre Entwickelungsgeschichte. Leipzig : VII+665.
Koken E. 1902. Paläontologie und Descendenzlehre. Jena : 1—33.
Kolbe H. J. 1884. Der Entwickelungsgang der Psociden im Individuum und in der Zeit. Berliner entomol. Zeitschr., Bd. 28 : 35—38.
Köllicker A. 1864. Über die Darwin'sche Schöpfungtheorie. Zeitschr. f. wiss. Zool., Bd. 14 : 114—186.
Köllicker A. 1872. Morphologie und Entwicklungsgeschichte des Pennatulidesstammes, nebst allgemeinen Betrachtungen zur Descendenzlehre. Frankfurt.
Körnicke F. 1885. Die Arten und Varietäten des Getreides. Bonn : X+470.
Kronacher C. 1917. Allgemeine Tierzucht, Bd. 3. Berlin : VIII+166.
Kupffer K. 1906. Die Morphogenie des Centralnervensystems. In: O. Hertwig. Handbuch der Entwick. d. Wirbeltiere, Bd. 2, Teil 3. Jena : 1—272.
Lashley K. S. 1915. Inheritance in the asexual reproduction of hydra. Journ. experim. Zool., vol. 19, № 2 : 157—210.
Lashley K. S. 1916. Results of continued selection in hydra. Journ. experim. Zool., vol. 20, № 1 : 19—26.
Laubmann A. 1915. Die Vogelwelt der Faeröer. Zool. Jahrbuch, Abt. Syst., Bd. 39 : 55—86.
Lenhossek M. 1896. Historische Untersuchungen am Sehlappen der Cephalopoden. Archiv mikr. Anat., Bd. 47 : 45—120.
Linden M. 1898. Unabhängige Entwicklungsgleichheit (Homögenesis) bei Schneckengehäusen. Zeitschr. f. wiss. Zoologie, Bd. 63 : 708—728.
Lloyd R. 1914. What is adaptation? London : XI+110.
Loeb J. 1916. The organism as a whole. New York : X+379.
Lohmann H. 1909. Die Gehäuse und Galertblasen der Appendicularien und ihre Bedeutung für die Erforschung des Lebens im Meer. Verhandl. Deutsch. Zool. Gesell., Bd. 19. Leipzig : 200—239.
Lotsy J. P. 1906—1908. Vorlesungen über Deszendenztheorien mit besonderer Berücksichtigung der botanischen Seite der Frage. Jena : XII+VI+799.
Lotsy J. P. 1907—1911. Vorträge über botanische Stammesgeschichte. Bd. 1 (1907). Algen und Pilze : IV+828; Bd. 2 (1909). Cormophyta zoidogama : 1—902; Bd. 3, Teil 1 (1911). Cormophyta siphonogama. Jena : 1—1055.
Lotsy J. P. 1913. Fortschritte unserer Anschauungen über Descendenz seit Darwin und der jetzige Standpunkt der Frage. Progressus rei botanicae, t. 4. Jena : 361—388.
Lotsy J. P. 1914. La théorie du croisement. Le croisement non la variabilité est la cause de la formation des espèces. Archives Néerland. des sciences exactes et natur., série III B, t. 2. La Haye : 178—238.
Lotsy J. P. 1916a. Qu'est-te qu'une espèce. Ibid., t. 3 : 57—110.
Lotsy J. P. 1916b. Evolution by means of habridization. Hague : VIII+166.
Lotsy J. P. 1917a. L'Oenothère de Lamarck (Oenothera lamarckiana de Vries) considerée comme chimère nucléaire. Archives Neerland. des sciences exactes et natur., série III B, t. 3 : 324—350.
Lotsy J. P. 1917b. La quintessence de la théorie du croisement. Ibid., t. 3 : 351—353.
Lydekker R. 1896. A geographical history of Mammals. Cambridge : XII+400.
Lyon F. M. 1901. A study of the sporangia and gametophytes of Selaginella apus and S. rupestris. Botanical gazette, № 8—9. Chicago : 124—141; 170—194.
Mac Dowell E. C. 1915. Bristle inheritance in Drosophila. I. Extra bristles. Journ. Experim. Zool., vol. 19, № 1 : 61—98.

Mac Dowell E. C. 1916. Piebald rats and multiple factors. Amer. Naturalist, vol. 50 : 719—742.
Mac Dowell E. C. 1917. Bristle inheritance in Drosophila. II. Selection. Journ. Experim. Zool., vol. 23, № 1 : 109—146.
Mach E. 1900. Die Prinzipien der Wärmelehre. Leipzig : XII+483.
Manders N. 1911. An investigation into the validity of Müllerian and other forms of mimicry with special reference to the Islands of Bourbon, Mauritius, and Ceylon. Proc. Zool. Soc. London : 696—749.
Marsh O. C. 1877. Introduction and succession of vertebrate life in America. Proc. Amer. Ass. Adv. Sci. Nashville : 211—258.
Marsh O. C. 1896. The dinosaurs of North America. Ann. rep. U. S. Geol. Surv. 1894—1895, p. 1 : 133—414.
Marsh O. C. 1898. The origin of Mammals. Amer. Journ. Sci., vol. 6, № 4 : 406—409.
Matthew W. D. 1915. Dinosaurs. New York : 1—162.[1]
May H. G. 1917. The appearance of reverse mutations in the bareyed rase of Drosophila under experimental control. Proc. Nation. Ass. Washington, vol. 3 : 544—545.
Meckel F. 1821. System der verleichenden Anatomie, I. Halle : XX+474.
Méhely L. 1912. Die Bedeutung der Epistase in der Artbildung. Verhandl. VIII. Intern. Zoologen-Kongreses in Graz 1910. Jena : 339—355.
Mehnert E. 1888. Untersuchungen übeg das os pelvis der Vögel. Sitzungsber. Ges. Dorpat, Bd. 8 (1887) : 212—213.
Mehnert E. 1899. K. E. von Baer als Begründer der Erkenntnis der individualen Variation im Embryonalleben. Biol. Centralblatt, Bd. 19, № 13 : 443—455.
Meisenheimer J. 1921. Geschicht und Geschlechter im Tierreiche. I. Die natürlichen Beziehungen. Jena : XIV+896.
Metcalf M. 1913. Adaption through natural selection and orthogenesis. Amer. Naturalist, vol. 47 : 65—71.
Metz C. U. 1914. An apterous Drosophila and its genetic behaviour. Amer. Naturalist, vol. 48 : 675—692.
Metz C. U. 1916. Linked mendelian characters in a new species of Drosophila. Science, 44 : 431.
Michaelsen W. 1905. Die Oligochaeten. Der Deutschen Südpolar-Expedition 1901—1903. Hrsg. Erich Drigalski, Bd. 9, Zoologie, Bd. 1, H. 1 : 1—58.
Middleton A. R. 1915. Heritable variations and the results of selection on the fission rate of Stylonychia pustulata. Journ. Experim. Zool., vol. 19 : 451—503.
Mill J. St. 1859. On liberty. London : 1—207.
Miller G. 1912. Catalogue of the Mammals of western Europe. London : XV+1019.
Mivart S. G. 1871. On the genesis of species. New York : 1—314.
Möbius K. 1880. Beitrage zur Meeresfauna der Insel Mauritius und der Seychellen. Berlin : VI+352.
Moodie R. L. 1915. The coal messures Amphibia and Crossopterydia. Amer. Naturalist, vol. 49 : 637—644.
Morgan T. H. 1903. Evolution and adaptation. New York : XIII+470.
Morgan T. H., A. H. Sturtevant, H. J. Muller, C. B. Bridges. 1915. The mechanism of mendelian heredity. New York : XIII+262.
Nägeli C. K. U. 1884. Mechanisch-physiologische Theorie der Abstammungslehre. München : XI+822.
Neger F. W. 1913. Biologie der Pflanzen auf experimenteller Grundlage (Bionomie). Stuttgart : XXIX+775.
Neumayr M. 1879. Zur Kenntniss der Fauna des untersten Lias in den Nordalpen. Abhandl. geolog. Reichsanstalt, Bd. 7, № 5. Wien : 1—46.
Neumayr M. 1889. Die Stämme des Thierreiches. Bd. 1. Wien und Prag : VI+603.
Neumayr M., C. M. Paul. 1875. Die Congerien- und Paludinenschichten Slavoniens und deren Faunen. Ein Beitrag zur Descendenz-Theorie. Abhandl. geol. Reichsanstalt, Bd. 7, № 3. Wien : IV+113.
Nolan H. 1894. Note sur les Crioceras du groupe du Crioceras Duvali. Bull. Soc. geol. France, 22, № 3. Paris : 183—190.
Nopcsa F. 1907. Ideas on the origin of flight. Proc. Zool. Soc. London : 223—236.
Nussbaum M., G. Karsten, M. Weber. 1911. Lehrbuch der Biologie. Leipzig : X+529.
Ortmann A. E. 1896a. Grundzüge der marinen Tiergeographie. Jena : IV+96.
Ortmann A. E. 1896b. Separation, and its bearing on geology and zoology. Amer. Journ. Sci., vol. 2, № 4 : 63—69.
Osborn H. F. 1898. The origin of the Mammalia. Amer. Naturalist, vol. 32 : 309—334.
Osborn H. F. 1900a. Reconsideration of the evidence for a common dinosaur-avian stem in the Permian. Amer. Naturalist, vol. 34 : 777—799.
Osborn H. F. 1900b. Origin of the Mammalia. III. Occipital condyles of reptilian tripartite type. Amer. Naturalist, vol. 34 : 943—947.

[1] Популярная книжка.

Osborn H. F. 1902. Homoplasy as a law of latent or potential homology. Amer. Naturalist, vol. 36 : 259—271.
Osborn H. F. 1905. The ideas and terms of modern philosophical anatomy. Science, vol. 21, № 547 : 959—961.
Osborn H. F. 1907. Evolution of Mammalian molar teeth. New York : IX+250.
Osborn H. F. 1909. Darwin and paleontology. In the book: Fifty years of Darwinism. New York : 209—250.
Osborn H. F. 1910. The age of Mammals in Europe, Asia and North America. New York : XVII+635.
Osborn H. F. 1912a. Darwin's theory of evolution by the selection of minor saltations. Amer. Naturalist, vol. 46 : 76—82.
Osborn H. F. 1912b. The continuous origin of certain unit characters as observed by a paleontologist. Amer. Naturalist, vol. 46 : 185—206; 249—278.
Osborn H. F. 1912c. Tetraplasy, the law of the four inseparable factors of evolution. Journ. Acad. Nat. Sci. of Philadelphia, (2), XV : 275—309.
Osborn H. F. 1915. Origin of single characters as observed in fossil and living animals and plants. Amer. Naturalist, vol. 49 : 193—239.
Osborn H. F. 1918. The origin and evolution of life. London : XXXI+322.
Osborn H. F. 1921. Men of Old Stone Age, their environment, life and art. New York : XXVIII+559.
Owen R. 1866. On the anatomy of Vertebrates, vol. II. London : 1—265.
Owen R. 1878. Memoirs of the extinct wingless birds of New Zealand, with an appendix on those in England Australia. London : 1—512.
Pax F. 1894. Salicaceae. In: Engler. Plante. Die natürlichen Pflanzenfamilien, Teil 3, H. 1. Leipzig : 29—37.
Pearl R. 1911. Data on the relative conspicuousness of barred and self-coloured fowls. Amer. Naturalist, vol. 45 : 321—345.
Pearl R. 1917. The selection problem. Amer. Naturalist, vol. 51 : 65—91.
Peter L. 1920. Die Zweckmässigkeit in der Entwicklungsgeschichte. Berlin : X+323.
Petersen C. G. 1902. The biology of the god in the Danish seas. Rep. Dan. Biol. Stat., vol. 11 : 3—24.
Petronievics B. 1919. Comparison between the lower jaws of the Cynodont reptiles, Gomphognathus and Cynognathus. Proc. Zool. Soc. London (1918) : 197—207.
Petronievics B., A. S. Woodward. 1917. On the pectoral and pelvic arches of the British Museum specimen of Archaeopteryx. Proc. Zool. Soc. London : 1—6.
Philippi E. 1899. Beitrage zur Morphologie und Philogenie der Lamellibranchier. Zeitschr. Deutsch. Geol. Ges., 1 : 597—622.
Piaget J. 1913. Notes sur le mimétisme des Mollusques marins littoraux de Binic (Bretagne). Zool. Anz., Bd. 43.
Pilsbry H. A. 1894. Guide to the study of Helices. In: Tryon G., Pilsbry H. Manual of Conchology, vol. 9. Philadelphia : XLVIII+366.
Planck M. 1914. Dynamische und statistische Gesetzmässigkeit. Leipzig : 1—32.
Plate L. 1913a. Selektionsprinzip und Probleme der Artbildung. Ein Handbuch des Darwinismus. Leipzig und Berlin : XV+650.
Plate L. 1913b. Vererbungslehre. Leipzig : XV+519.
Plate L. 1914. Prinzipien der Systematik mit bezonderer Berücksichtigung des Systems der Tiere. Die Kultur der Gegenwart, Teil 3, Abt. 4, Bd. 4. Abstammungslehre. Leipzig—Berlin : 92—164.[1]
Plate L. 1920. Bemerkungen über die deszendenztheoretische Bewertung der Umwandlungen von Planorbis multiformis. Jenaische Zeitschr. f. Naturwiss., Bd. 56 (N. F., Bd. 49) : 217—224.
Pocock R. J. 1911. Palatability of some British insects, with notes on the significance of mimetic resemblances. Proc. Zool. Soc. London : 809—868.
Pollard H. B. 1891. On the anatomy and phylogenetic position of Polypterus. Anat. Anz., vol. 6 : 338—334.
Porsch O. 1915. Wechselbeziehungen zwischen Pflanze und Tier. Die Kultur der Gegenwart, Teil 3, Abt. 4, Bd. 1. Allgem. Biologie. Leipzig und Berlin : 535—586.
Potonié H. 1921. Lehrbuch der Paläobotanik. Berlin : VII+538.
Poulton E. B. 1909. The value of colour in the struggle for life. In: Darwin and modern science. Cambridge : 271—297.
Przibram H. 1910. Experimental-Zoologie, III, Phylogenese (Artbildung). Leipzig und Wien : 8+315.
Przibram H., L. Becker. 1919. Ursachen tierischer Farbkleidung. Archiv für Entwicklungsmechanik d. Org., Bd. 45 : 83—259.
Punnett R. C. 1911. «Mimicry» in Ceylon butterflies, with a suggestion as to the nature of polymorphism. Spolia Zeylonica, 7 : 1—14.
Punnett R. C. 1915. Mimicry in butterflies. Cambridge : VIII+118.
Rabl C. 1906. Über «Organbildische Substanzen» und ihre Bestehung für die Vererbung. Leipzig : 1—17.

[1] Указатель литературы о виде.

Racovitza E.-G. 1912. Girolanides. I serie. Archiv Zool. expér., 5 ser., t. 10, № 5 : 203—329.
Radl E. 1905. Geschichte der biologischen Theorien seit dem Ende des siebzehnten Jahrhunderts. I. Leipzig : VII+320.
Radl E. 1912. Neue Lehre vom zentralen Nervensystem. Leipzig : VII+496.
Raffray A. 1913. Description of a new species of Pselaphidae (Coleoptera) from South Africa. Cope Town Ann. S. Afric. Mus., vol. 16 : 193.
Rauther M. 1912. Ueber den Begriff der Verwandtschaft. Zool. Jahrb., Suppl., Bd. 15, Teil 3 : 69—134.
Rees Ch. 1921. The neuromotor apparatus of Paramecium. Amer. Naturalist, vol. 55 : 464—468.
Reinhardt J. 1863 (1864). Om en ny Slaegt af Slangefamilier Rachiodontidae. Overs. ov. d. k. o. Vid. Selsk. Forhandl., № 12 : 198—210.
Renner O. 1917. Versuche über die gamatische Konstruction der Önotherum. Zeitschr. für induktive Abstammungs- und Vererbungslehre. Bd. 18, H. 3/4 : 121—294.
Reuleaux F. 1876. The kinematik of machinery. L. : XVI+622.
Rhumbler L. 1897. Ueber die phylogenetisch abfallende Schalen-Ontogenie der Foraminiferen und deren Erklärung. Verhandl. Deutsch. Zool. Ges., Bd. 7. Leipzig : 162—192.
Rhumbler L. 1909—1913. Die Foraminiferen (Thalamorphoren) der Plankton-Expedition. Zugleich Entwurf eines natürlichen Systems der Foraminiferen auf Grund selectionistischer und mechanisch-physiologischer Facktoren. Ergebn. d. Plankton-Expedition. Bd. 3. Kiel und Leipzig : 1—332 (1909); 333—476 (1913).
Ripley W. Z. 1900. The races of Europe. A sociological study. London : XXXII+624+X+160.
Rosa D. 1903. Die progressive Reduction der Variabilität. Jena : 1—105.
Saint-Hilaire C. 1912. Untersuchungen über die Placenta der Salpa democratica-mucronata. Archiv f. mikr. Anatomie, Bd. 79 : 59—104.
Saint-Hilaire G. 1834. Histoire generale et particulière des anomalies de l'organisation, vol. 2. Paris.
Sargant E. 1903. A theory of the origin of Monocotyledons, founded on the structure of their seedlings. Ann. Bot. Oxford, 17 : 1—92.
Sargant E. 1908. The reconstruction of a race of primitive Angiosperms. Ann. Bot. Oxford, 22 : 121—186.
Sargent Ch. S. 1891—1902. The silva of North America, vol. 1—14. Boston.
Schlosser M. 1903. Die fossilen Säugethiere Chinas nebst einer Odontographie der recenten Antilopen. Abhandl. Bayer. Akad. Wiss., math.-physik. Kl., Bd. 22. München : 1—221.
Schmidt J. 1914. On the classification of the fresh-water eels (Anguilla). Meddel. Komm. for Havundersög, Fiskeri, Bd. 4, № 7. Köbenhavn : 1—19.
Schmidt J. 1919. Racial studies in fishes. II. Experimental investigations with Lebistes reticulatus (Peters). Journ. of Genetics, vol. 8. Cambridge : 147—153.
Schmidt J. 1920. Experimental investigation with Zoarces viviparus L. Journ. of Genetics, vol. 10. Cambridge : 179—191.
Schneider K. C. 1911. Einführung in die Deszendenztheorie. Jena : XII+387.
Schneider K. C. 1912. Zur Theorie des Systems. Zool. Jahrb., Suppl., Bd. 15, Teil 3 : 135—154.
Schopenhauer A. 1836. Ueber den Willen in der Natur.
Schulze F. E. 1912. Ueber die Luftsäcke der Vögel. Verhandl. VIII. Intern. Zoologen-Kongresses in Graz 1910. Jena : 446—482.
Schulze P. 1922. Über Beziehungen zwischen pflänzlichen und tierischen Skelettsubstanzen und über Chitinreaktionen. Biol. Centralbl., 42. Leipzig : 388—394.
Scott D. H. 1923. The origin of the seed-plants (Spermophyta). Genetica, vol. 5. Hague : 51—60.
Scott D. H. 1924. Fossil plants and problems of evolution. London : XIV+240.
Scott W. B. 1894. On variations and mutations. Amer. Science, ser. 3, vol. 48, № 287 : 355—374.
Seeley H. G. 1896. Researches on the structure, organisation and classification of the fossil Reptilia. Part 10. Proc. Roy. Soc. London : 167—169.
Seeley H. G. 1901. Dragons of the air. An account of extinct flying reptiles. London : XIII+239.
Seitz A. 1891a. Allgemeine Biologie der Schmetterlinge. Zool. Jahrbücher, Abt. System., Bd. 1 : 281—343.
Seitz A. 1891b. Das Fliegen der Fische. Ibid. : 361—372.
Semper C. 1875—1876. Die Verwandtschaftbeziehungen der gegliederten Thiere. Arb. Inst. Würzb., Bd. 2 (1875) : 25—76; Bd. 3 (1876) : 115—404.
Semper M. 1912. Ueber Artenbildung durch pseudospontane Evolution. Centralbl. f. Miner., Geol. und Paläont. : 140—151.
Seward A. C. 1917—1919. Fossil plants. Cambridge, vol. 3 (1917) : XVIII+656; vol. 4 (1919) : XVI+543.
Sharp R. 1914. Diplodinium ecaudatum with an account of its neuromotor apparatus. Univ. Calif. Publ. Zool., 13, № 4 : 43—122.

Smith E. 1919. Discussion on the zoological position and affinities of Tarsius. Proc. Zool. Soc. London : 465—475.
Smitt F. 1892—1895. A history of Scandinavian Fishes. Stockholm, vol. 1 (1892) : 1—566; vol. 2 (1895) : 567—1240.
Snodgrass R. E., E. Heller. 1904. Birds of the Galapagos Expedition 1898—1899. Proc. Washington Acad. Sci., vol. 5 : 231—372.
Spemann H. 1912. Zur Entwicklung des Wirbeltierauges. Zool. Jahrb., Abt. Allgem. Zool., Bd. 32 : 1—98.
Spemann H. 1915. Zur Geschichte und Kritik des Begriffs der Homologie. Die Kultur der Gegenwart. Teil 3, Abt. 4, Bd. 1. Allgemeine Biologie. Leipzig und Berlin : 63—86.
Spemann H. 1921. Die Erzeugung tierischer Chimären durch heterolastische Transplantationen zwischen Triton cristatus und taeniatus. Archiv f. Entwicklungsmechanik, Bd. 48 : 533—570.
Spenser H. 1898. The principles of biology. London : XII+706.
Standfuss M. 1896. Handbuch der Paläarktischen Grossschmetterlinge : XII+392.
Steinmann G. 1908. Die geologischen Grundlagen der Abstammungslehre. Leipzig : IX+284.
Steinmann G. 1911. Die Abstammungslehre, was sie bieten kann und was sie bietet. Leipzig : 1—17.
Stephenson J. 1921. Contributions to the morphology, classification, and zoogeography of Indian Oligochaeta. Proc. Zool. Soc. London : 103—142.
Stocking R. J. 1915. Variation and inheritance in abnormalities occurring after conjugation in Paramecium caudatum. Journ. Experim. Zool., vol. 19 : 387—449.
Sturtevant A. H. 1914. The reduplication hypothesis as applied to Drosophila. Amer. Naturalist, v. 48 : 535—549.
Sturtevant A. H. 1915. The behavior of chromosomes as studied through linkage. Zeitschr. f. induktive Abstammungs- und Verebnungslehre, Bd. 13, H. 3/4. Berlin : 234—287.
Sumner F. B. 1915. Genetic studies of several geographic races of California deermice. Amer. Naturalist, vol. 49 : 688—701.
Sumner F. B. 1920. Geographic variation and Mendelian inheritance in Peromyscus. Journ. Experim. Zool., vol. 30, № 3 : 369—402.
Surface F. M., R. Pearl. 1915. Studies on oat breading. II. Selection within pure lines. Maine Agr. Exp. Station Bull., 235 : 1—40.
Thompson d'Arcy W. 1917. On growth and form. Cambridge : XVI+793.
Velenovsky J. 1905—1910. Vergleichende Morphologie der Pflanzen. 3 Teile. Prag : 1—1211.
Versluys J. 1910. Streptostylie bei Dinosauriern, nebst Bemerkungen über die Verwandtschaft der Vögel und Dinosaurier. Zool. Jahrbücher, Abt. f. Anat., Bd. 30 : 175—260.
Versluys J. 1912. Über Streptostylie und ähnliche Zustände bei Saropsiden, in Zusammenhang mit Bewegungen im Schädel. Verhandl. VIII. Zoologen-Kongresses in Graz 1910. Jena : 490—503.
Vialleton L. 1911. Eléments de morphologie des vertébrés. Paris : XIV+790.
Vries H. de. 1901—1903. Die Mutationstheorie. Leipzig: Bd. 1 (1901) : XII+648; Bd. 2 (1903) : XIV+752.
Vries H. de. 1906. Arten und Varietäten und ihre Entstehung durch Mutation. Berlin : XII+530.
Vries H. de. 1912. Die Mutationen in der Erblichkeitslehre. Berlin : 1—42.
Waagen W. 1869. Formenreihe des Ammonites subradiatus. Geognostisch-paläontologische Beiträge, Bd. 2. München : 179—256.
Wagner M. 1889. Die Entstehung der Arten durch räumliche Sonderung. Basel : 1—667.
Walcott Ch. 1912. Cambrian Brachiopoda. U. S. Geol. Survey, Monogr. 51. Washington : 872+363.
Wallace A. R. 1866. On the phenomena of variation and geographical distribution, as illustrated by the Papilionidae of the Malayan region. Trans. Linn. Soc., 25. London : 1—72.
Wallace A. R. 1889. Darwinism. London : XVI+384.
Walther J. 1908. Geschichte der Erde und des Lebens. Leipzig.
Watson D. M. 1914a. The Deinocephalia, an order of mammallike reptiles. Proc. Zool. Soc. London : 749—786.
Watson D. M. 1914b. Eunotosaurus africanus Seeley and the ancestry of the Chelonia. Proc. Zool. Soc. London : 1011—1020.
Watson D. M. S. 1917. A sketch classification of the Prejurassic tetrapod vertebrates. Proc. Zool. Soc. London : 167—186.
Watson D. M. S. 1918. On Seymouria, the most primitive known reptile. Proc. Zool. Soc. London : 267—301.
Weber M. 1904. Die Säugetiere. Jena : XII+866.
Weber M. 1913. Fische der Siboga-Expedition. Leiden : 710.

Weismann A. 1909. The selection theory. In: Darwin and modern science. Cambridge : 18—65.
Weldon W. 1901. A first study of natural selection in Clausilia laminate (Montagu). Biometrica, 1 : 109—124.
Werth E. 1921. Der fossile Mensch. Berlin.
Wettstein R. 1896. Monographie der Gatting Euprasia. Leipzig : 1—316.
Wettstein R. 1898. Grundzüge der geographisch-morphologischen Methode der Pflandensystematik. Jena : 1—64.
Wettstein R. 1907. Ueber das Vorkommen zweigeschlechtiger Infloreszenzen bei Ephedra. Festschr. Naturw. Ver. Univ. Wien : 21—88.
Wettstein R. 1923—1924. Handbuch der systematischen Botanik. Leipzig und Wien : VIII+1018.
Whitman C. O. 1919. Orthogenetic evolution in pigeons. Carnegie Inst. Washington, № 257, vol. 1 : X+194.
Wiedersheim R. 1884. Die Stammesentwicklung der Vögel. Biol. Centralbl., Bd. 3 : 654—668; 688—695.
Wilckens M. 1885. Die Rinderrassen Mittel-Europas. Berlin : X+200.
Wilckens M. 1919. Stammgarben. Zeitschr. f. indukt. Abstamm., Bd. 20 : 241—261.
Willey A. 1911. Convergence in evolution : XV+177.
Willis J. C. 1902. Studies in the morphology and ecology of the Podostemaceae of Ceylon and India. Annals R. Bot. Gardens, Paradeniya, vol. 1. Colombo : 267—465.
Willis J. C. 1922. Age and area. A study in geographical distribution and origin of species. Cambridge : X+259.
Williston S. W. 1911. The wing-finger of Pterodactyls, with restoration of Nyctosaurus. Journ. of Geology, vol. 19 : 696—705.
Williston S. W. 1917. The phylogeny and classification of reptiles. Journ. of Geology, vol. 25 : 411—421.
Wolff G. 1898. Beitrage zur Kritik der Darwin'schen Lehre. Leipzig : V+71.
Woltereck R. 1909. Weitere experimentalle Untersuchungen über Artveränderung. Verhandl. Deutsch. Zool. Ges. Leipzig, Bd. 19 : 110—173.
Wood-Jones F. 1914. Some phases in the reproductive history of the female mole (Talpa europaea). Proc. Zool. Soc. London : 191—216.
Woodward A. S. 1891. Catalogue of the fossil fishes in the British Museum (Natural History). Part 2. London : XLIV+567.
Wundt W. 1907. System der Philosophie. Leipzig: Bd. I : XVIII+436; Bd. II : VI+302.
Yokom H. 1918. The neuromotor apparatus of Euplotea patella. Univ. Calif. Publ. Zool., vol. 18 : 337—396.
Zederbauer E. 1907. Variationsrichtungen der Nadelhölzer. Sitzungsber. Akad. Wiss. Wien, math.-naturwiss. Kl., Bd. 116, Abt. 1, H. 10 : 1927—1963.
Zederbauer E. 1914. Zeitliche Verschiedenwertigkeit der Merkmale bei Pisum sativum. Zeitschr. für Pflanzenzuchtung, Bd. 2, H. 1. Berlin.
Zeiller R. 1900. Eléments de paéobotanique. Paris : 1—421.
Zeleny Ch., E. W. Mattoon. 1915. The effect of selection upon the «bar eye» mutant of Drosophila. Journ. Experim. Zool., vol. 19 : 515—529.
Zittel K. 1911. Grundzüge der Paläontologie (Paläo-Zoologie). Neubearbeitet von F. Broili, E. Koken, M. Schlosser. Bd. II. Vertebrata. München und Berlin : VII+598.

ИМЕННОЙ УКАЗАТЕЛЬ

Абель (Abel O.) 149, 168, 169, 172, 173, 179, 186, 189, 193—197, 199, 200, 203, 213, 214, 234, 258, 277, 332
Авенариус 71
Адам 118
Адлоф (Adloff P.) 155
Александров А. И. 173
Алексеев А. Г. 185
Аммон 245
Анаксагор 66
Анаксимандр 52
Андрусов Н. И. 234, 279
Арбер (Arber E.) 141, 142, 144, 208, 209, 211, 217, 330
Аристотель 43, 49, 53, 57, 63—71, 99, 101, 136, 152, 181, 227, 237, 303
Ауербах Е. (Auerbach E.) 243—245

Базинер О. Ф. 54
Байрон 245
Баранецкий 77
Бартлет (Bartlett H. H.) 286, 297
Барулина Е. И. 113, 269
Баур Г. (Baur G.) 190, 195, 203, 205
Баур Е. (Baur E.) 76, 124, 297, 305, 309, 316, 317
Бейрих 300
Бекетов А. Н. 60, 61, 122, 286
Беклемишев В. Н. 319
Белоголовый Ю. А. 286
Бербанк 315
Берг Л. С. 171, 174, 221, 231, 237—239, 259, 272, 282, 283, 291, 327, рис. 9 (вклейка)
Бергсон А. 44, 48, 101, 104, 109
Берпар Клод 43, 62, 78, 101, 107
Берри (Berry E. W.) 142, 163, 208, 320
Бертло 96
Бетнер Р. Г. 127, 269
Бехтерев В. М. 116
Бианки В. Л. 207, 212, 216, 278, 281, 282, 307
Бианки Л. В. 295
Благовещенский А. В. 313, 321, 325
Блуменбах (Blumenbach I.) 104
Боас И. Е. (Boas J. E.) 190, 191, 193—195
Боас Фр. (Boas F.) 85, 242, 247, 333
Бовери 188
Богданов Е. А. 128, 246, 283
Боголюбский С. Н. 344
Больк (Bolck L.) 244, 245, 328, 339, 341
Больцман 45
Бонне (Bonnet) 64, 65
Боннье 253
Браунер А. А. 335
Брегг 46
Брем 271
Бриан Г. 265
Брике (Briquet J. I.) 283
Бурк 177
Буссенго 337
Буш Н. А. 210, 276
Бэкер (Baker F. C.) 248
Бэкон 71
Бэр К. М. (Baer K. E.) 49, 56, 68—71, 116, 133, 157, 171, 301, 318, 325
Бэтс Г. В. (Bates H. W.) 251, 258, 270
Бэтсон (Bateson W.) 88, 129, 178, 179, 188, 285, 286, 289, 303
Бюффон 303
Бялыницкий-Бируля А. А. 139

Вааген (Waagen W.) 92, 137, 161, 233, 234, 299—301, 304—306, 316, 317, 329, 330
Вавилов Н. И. 91, 97, 113, 125, 127, 224—226, 235, 238, 269, 270, 304, 309, 312, 313, 317, 330, 343, 344
Вагнер В. А. 236
Вагнер М. (Wagner M.) 106, 248, 256, 288
Вайсенберг 244
Вальтер И. (Walther J.) 302
Варминг Е. 73, 208, 252, 253, 262
Васин Б. П. 344
Введенский А. И. 108
Вейсман А. (Weismann A.) 50, 93, 103, 267, 273, 275
Веленовский (Velenovsky J.) 148, 208, 276
Вергилий 54
Вернер Фр. 270
Веттштейн Р. (Wettstein R.) 73, 125, 126, 142—145, 163, 208, 209, 211, 232, 256, 269, 320, 327
Видерсгейм (Widersheim R.) 195, 201, 205
Виллис (Willis J. C.) 177, 179, 262, 304, 315
Вилькенс (Wilckens M., 1885) 246
Вильморен 123
Виндельбанд 109
Винер О. 272
Винклер 76, 118
Витенберг Г. Г. 229
Вихлер 305
Вольтерек (Woltereck R.) 123, 160
Воронов Н. Г. 325

Вундт (Wundt W.) 61, 71, 101, 117, 122, 181

Гадов (Gadow H.) 193, 196, 200, 202, 204—206, 212, 219, 224, 251, 271, 279
Гайдуков 246
Галилей 108
Гандлирш (Handlirsch A.) 187, 188, 261, 270
Гарбовский 325
Гартман Э. Ф. (Hartmann E.) 101, 256
Гассенди 60
Гебель (Goebel K.) 176, 245
Гегель (Hegel) 81
Гегенбаур (Gegenbaur C.) 186, 198, 203, 205
Гейнке (Heincke F.) 89, 179, 231, 241, 308
Гейтс (Gates R.) 235
Геккель (Haeckel E.) 67, 69, 87, 102, 171, 188, 190, 193, 200, 203, 208, 251, 277, 318, 323, 326, 331
Геккер (Haecker V.) 220, 226, 227
Гексли (Huxley T. H.) 50, 95, 153, 161, 179, 180, 190, 195, 198, 203—205, 318
Гельмгольц 71
Гераклит Эфесский 50—52
Гертвиг О. (Hertwig O.) 116, 171, 324, 326
Герц (Hertz H.) 100
Гершель 108
Гессе Р. (Hesse R.) 166, 313
Гёте И. В. (Goethe I. W.) 49, 53, 54, 60, 82, 95, 133, 238, 307, 314
Геффдинг Г. 70
Гёч (Goetsch W.) 120
Гильгендорф (Hilgendorf F.) 106, 170
Гоббс 46
Гольбах П. (Holbach P. H. T.) 109
Гольдшмидт Р. (Goldschmidt R.) 118, 265, 289, 290, 299, 309, 316
Гомер 50
Гомперц (Gomperz Th.) 50, 51, 63, 65, 69
Гораций 54, 97
Готан (Gothan W. U.) 163, 276
Грегус (Greguss P.) 145
Григорий Нисский 56, 65
Грюнберг О. 338
Гудрич (Goodrich E. S.) 188, 190
Гукер 106
Гумбольдт А. 237

Давидсон 105
Даке Э. 169
Данилевский Н. Я. 95—97, 116, 129, 179, 267, 274, 296
Дарвин Ч. (Darwin Ch.) 48—50, 53, 58, 61, 62, 65—67, 69—73, 77, 82, 83, 85, 87, 89, 90, 92, 93, 95—97, 99, 100, 102, 104—109, 111, 115—117, 121, 122, 128, 132, 134, 158, 161, 172, 173, 177, 179—184, 190, 203, 216, 220, 223, 226—228, 237, 238, 242, 248, 256, 257, 266, 275, 278—281, 285—288, 292, 294, 296, 300, 302, 303, 306, 308—311, 314—317, 326, 327, 335
Дарвин Эразм 51
Декарт 46
Демокрит 54
Депере Ш. 135, 207, 279, 280
Державин А. Н. 248
Дерюгин К. М. 97, 331
Детто (Detto C. A. E.) 176
Де Фриз см. Фриз Г. де
Джевонс С. 108
Дженнингс (Jennings H. S.) 83, 112, 113, 123, 124, 309
Дидро (Diderot) 59—62, 71, 114, 116
Дизель 47
Добелль (Dobell C.) 321
Догель В. А. 149, 150, 217, 218, 229, 322
Долл (Doll) 248
Долло (Dollo L.) 175, 190, 194, 219, 222, 331, 332
Дорн (Dohrn A.) 188—190, 331
Дорогостайский В. 248
Достоевский 332
Дриш Г. 63, 69, 101, 156
Друде 208
Дэвис (Devis B. M.) 297

Еленкин А. А. 77

Житков Б. М. 220
Жордан 303

Завадовский М. М. 336
Заварзин А. А. 189, 216, 330
Залеский 218
Зандбергер 170
Зейц (Seitz A.) 172, 251, 252, 264
Зернов С. А. 249
Зигварт Хр. (Sigwart) 56, 70, 71

Ибервег 53
Иванов Н. Н. 218, 337
Иванов П. П. 339—341
Иванов С. Л. 133, 313
Иловайский Д. И. 319
Иоганнсен (Johannsen W. L.) 83, 84, 123, 124, 243, 303
Иост Л. (Jost L.) 118, 119
Исаев В. М. 97, 120

Кант И. (Kant I.) 50—52, 54, 57, 65, 69, 70, 80, 81, 93, 101, 105, 182, 219, 303
Карлсон А. (Carlsson A.) 257
Карстен (Karsten G.) 145, 175, 211, 276
Карпов Вл. 63, 64, 66
Кауфман А. А. 109, 110
Качинский Н. А. 344
Кёлликер А. (Köllicker A.) 74, 116, 296
Кельвин 75
Кемптон (Kempton) 343
Кено Л. (Cuenot L.) 178
Кеплер 50
Кернер А. 76, 127
Кесслер К. Ф. 122
Кетле 89, 241
Кириченко А. Н. 140, 261
Кингсли (Kingsley J. S.) 190, 203
Клаач Г. (Klaatsch H.) 139, 156, 217
Кларк С. 59
Клаузен (Clausen J.) 115
Клаузиус 44—47
Клебс Г. 70, 220
Клодницкий (Klodniski I.) 160
Кни 208
Ковалевский А. О. 88
Козо-Полянский Б. 78, 79, 81, 88
Кокен Е. (Koken E.) 179, 198, 284, 285
Колдаев Б. М. 121
Коллинс 342

Кольцов Н. К. 312
Комаров В. Л. 84, 245, 291, 299, 307
Константен 253
Конт 50
Кон (Cope E. D.) 72, 73, 98, 111, 135, 157, 171, 179, 190, 195, 203, 226, 228, 250, 257, 271, 277, 302, 324
Коржинский С. И. 74, 76, 86, 131, 225, 236, 296, 306
Кравков Н. П. 152
Кречетович Л. М. 143
Кронахер (Kronacher C.) 246, 247
Кропоткин П. А. 52, 122, 132
Ксенофонт 295
Кузнецов Н. И. 139, 142—146, 208—211, 221, 276, 285
Кузнецов Н. Я. 187, 274, 307, 327
Кузнецова Е. С. 126
Кулагин Н. М. 135
Кулешов Н. Н. 342, 343
Кювье 199, 301

Ламарк Ж. Б. 62, 64, 65, 72, 73, 102, 105, 122, 149
Ланге А. 71
Ланге Ф. 53
Лаплас 115, 117
Лапшин И. И. 71, 81
Леб Дж. (Loeb J.) 98, 114, 176
Лейбниц 46, 55, 59, 64, 71, 81, 101, 237, 301, 302
Ленц 100
Лесаж 253
Линдгольм В. А. (Lindholm W. A.) 249
Линней 76, 77, 80, 285—287, 303, 314
Лобачевский 44
Лотси (Lotsy J. P.) 75—77, 79, 81, 88, 114, 139, 143, 144, 148, 162, 163, 208—210, 217, 218, 286, 287, 298, 303—305, 309, 317
Лотце 108
Лукреций Кар 53—60, 71, 95, 99, 112, 114, 132
Лэнкестер Р. 184
Любименко В. Н. 78, 79

Майер Р. 71
Маковельский А. 50, 52, 53, 66
Максвелл 92
Мальтус 82
Мальцев А. И. 313
Манойлов Е. О. 218, 338
Мартынов А. В. 56, 65, 187, 229, 230
Мархлевский 218
Марш (Marsh O. C.) 135, 191, 195, 196, 203
Мейе А. 236, 295, 296
Мейер А. 331
Мейер К. И. 148, 163, 232
Мендель 76, 135, 226, 290, 304, 305
Мензбир М. 195, 264
Менерт (Mehnert E.) 193, 196, 324, 325
Меррем 204
Миварт (Mivart S. G.) 195, 201, 203, 205, 302, 308
Милашевич К. 249
Милль Дж. Ст. (Mill J. St.) 96, 108
Мильтон 54
Миненков А. Р. 337, 338
Минский 52
Михаельсен (Michaelsen W.) 284
Михайловский Н. К. 52
Михальский А. 233, 349
Мольер 104
Мопертюи (Maupertuis) 44, 107, 111, 285
Моравиц 260
Морган Т. Г. (Morgan T. H.) 76, 171, 178, 316
Морозов Г. Ф. 117
Мюллер И. 277
Мюллер Фриц 267
Мэндерс (Manders N.) 265—267

Навашин 208
Насонов Д. Н. 322
Негели (Nägeli C. K. U.) 73, 104, 116, 208
Негер (Neger F. W.) 176, 177, 252, 261, 262
Неймайр М. (Neumayr M.) 106, 111, 135, 137, 159, 160, 221, 233—235, 246, 248, 251, 300
Ненцкий 218
Ницше 108, 332
Ньютон (Newton) 50, 59, 69, 71, 92, 96, 99, 108, 158, 237

Овидий 54
Окен 80
Оппенгейм 279
Орлов И. Е. 109
Ортман (Ortmann A. E.) 300
Осборн (Osborn H. F.) 91, 111, 116, 135, 155, 156, 158, 163—165, 167, 169, 179, 184, 194—196, 202, 203, 212, 213, 227, 258, 286, 296
Оствальд 44, 60
Оуен (Owen R.) 184, 195, 196, 201, 203

Павлов А. П. 87, 136, 137, 318, 324
Павлов И. П. 121
Павловский Е. Н. 214
Паркер В. К. (Parker W. K.) 190, 196
Паркин (Parkin J.) 141, 142, 144, 208, 209, 211, 217, 330
Паскаль 104
Пауль (Paul C. M.) 137, 158, 160, 248
Пачоский И. К. 84, 291
Петер Л. (Peter L.) 99, 140, 326
Петерсен (Petersen C. G.) 272
Пирсон К. 83, 131, 243
Писарев В. Е. 130
Плате (Plate L.) 86, 96, 102—105, 116, 121—123, 170, 174, 175, 180, 181, 221, 274, 292—294
Платон 53, 81, 98, 295
Плутарх 80
Покок (Pocock R. J.) 263
Поллард (Pollard H. B.) 190
Поп 52
Попова Г. М. 225
Порчинский И. 274
Правдин И. 241, 291
Прянишников Д. Н. 337
Пуанкаре 45, 115, 302
Пуше (Pouchet) 271, 272
Пфеффер 337
Пэйн (Payne) 176

Рабль (Rabl C.) 134
Райссек (Reissek) 177
Раменский Л. Г. 255
Ранционнет 251
Рачинский И. 54
Регель Р. Э. 114, 125, 130, 134, 162, 286, 304, 317
Рейнке 73, 78
Рейхерт (Reichert) 133, 312
Рёло (Reuleaux F.) 46
Реннер (Renner O.) 75, 298
Римский-Корсаков М. Н. 97
Рипли (Ripley W. Z.) 243, 244
Розен 290
Ружичка В. 134
Румблер (Rhumbler L.) 137, 138, 255, 285, 324
Руссо Ж.-Ж. 61, 62

Сапегин А. 130
Сарс Г. О. 248
Северцов А. Н. 171, 190, 325, 331
Семенов А. П. 249, 260, 271
Семенов-Тян-Шанский А. П. 252, 282, 307
Семенов-Тян-Шанский В. П. 245
Сенека 43, 55
Сент-Илер Жофруа (Saint-Hilaire G.) 175, 301, 329
Сили (Seeley H. G.) 192, 200, 201, 203
Симплиций 53, 66
Синская Е. Н. 226, 232
Скориков А. С. 250, 254
Скотт Д. Г. (Scott D. H.) 112, 147, 149, 163, 217, 262, 276, 320, 328, 329
Соболев Д. Н. 137, 222, 234, 235, 324, 330, 331
Совинский В. К. 239
Солдатов В. К. 173, 178
Спенсер Г. (Spenser H.) 50, 73, 96, 100—102
Спиноза 56, 70
Стефенсон (Stephenson J.) 284
Страхов Н. Н. 53, 82, 116, 158, 179
Сукачев В. Н. 328
Сутулов А. 268
Сушкин П. П. 190, 221, 222, 232, 258, 259
Сюард (Seward A. C.) 142, 146, 320

Тейлор Е. В. (Tylor) 237
Терентьев П. В. 212, 231
Тимирязев К. А. 62
Томпсон д'Арси (Thompson d'Arcy W.) 159, 198
Трубецкой С. Н. 50, 52, 53, 63

Уатт 47
Уитмен (Whitman C. O.) 116, 179
Умов Н. А. 48
Уоллес (Wallace A. R.) 103, 251, 257, 264, 275

Фаминцын А. С. 77, 78
Фанкхаусер (Funkhauser W.) 177
Фаусек В. А. 74, 250
Федерлей 305
Фехнер 71
Фик (Fick R.) 134
Филатов Д. 120
Филипченко Ю. А. 97, 157, 305, 325
Фихте 81
Фишер Э. 133
Флаксбергер К. А. 128, 224, 344
Фогт (Vogt) 196, 201, 205
Франц (Franz) 331
Фриз Г. де (Vries H. de) 72, 74—76, 86, 89, 103, 125, 127, 129, 130, 176, 177, 235, 236, 245, 296—300, 304, 308, 309, 314, 316, 317
Фюрбрингер (Fürbringer M.) 184, 193, 195, 196, 199—203, 205—207, 212, 279

Хаята (Hayata B.) 229
Хвольсон О. 132
Хейнс (Haynes H.) 146, 329
Хиатт (Hyatt) 106, 220, 275
Холодковский Н. А. 51, 140, 177, 187, 214
Хохлов Б. П. 85, 292

Цедербауер (Zederbauer E.) 220, 226, 232
Цейлер (Zeiller R.) 281, 286
Целлер Эд. (Zeller Ed.) 63, 66
Цёллнер 71
Цингер Н. В. 125—127, 235, 253, 254, 268, 269 283, 284
Циттель (Zittel K.) 135, 198, 200, 202, 203, 207
Цицерон 54—56, 61, 98

Челаковский 143, 148, 208
Чернавин В. В. 220
Чернышевский Н. Г. 52, 132

Шахматов А. А. 294, 295
Шарп Д. 187, 251, 271, 274
Шарп Р. (Sharp R.) 150, 151, 263
Шимкевич В. М. 113, 154, 188, 189, 193, 213, 216, 318
Шмальгаузен И. И. 190, 191, 329, 330
Шмидт И. (Schmidt J.) 247, 332, 333
Шмидт П. Ю. 255, 272
Шопенгауер (Schopenhauer A.) 80, 81, 101
Штандсфусс М. (Standfuss M.) 290, 291
Шульце П. (Schulze P.) 218
Шульце 44

Эвклид 44
Эйгенман (Eigenmann C. H.) 174, 176, 215, 231, 260
Эйзиг (Eisig H.) 154, 188
Эйлер 44, 107
Эймер (Eimer Th.) 116, 134, 171, 179, 264—266, 274
Эйнштейн А. 44, 108
Экман (Ekman Sv.) 139, 221, 283
Элькинд (Elkind) 244
Эмпедокл 43, 49, 52, 53, 57, 60, 62, 63, 65—68, 71, 80, 99
Энглер (Engler A.) 145, 208, 209, 283
Эпикур 43, 46, 49, 53, 54, 71, 99
Эттингсгаузен (Ettingshausen C.) 283
Эшерих К. 261

Якобсон Г. Г. 187, 216, 260, 261, 289, 314
Яковлев Н. Н. 279, 324

Abderhalden E. 218
Abel O. — см. Абель
Adloff P. — см. Адлоф
Agar W. E. 123
Alcock A. W. 152
Annandale N. 140
Antonius O. 168, 319, 327
Arber E. — см. Арбер
Assheton R. 165
Auerbach E. — см. Ауербах Е.

Babcock E. 118
Baer K. E. — см. Бэр К. М.
Baker F. C. — см. Бэкер
Bannerman D. A. 254
Bartlett H. H. — см. Бартлет
Bastian A. 237
Bates H. W. — см. Бэтс Г. В.
Bateson W. — см. Бэтсон
Baur E. — см. Баур Е.
Baur G. — см. Баур Г.
Becker C. W. 197
Bell R. G. 131
Benedict R. C. 327
Berry E. W. — см. Берри
Blakeslee 299, 316
Block L. 154
Blumenbach L. — см. Блуменбах
Boas F. — см. Боас Фр.
Boas J. E. — см. Боас И. Е.
Boetticher H. 255
Bolck L. — см. Больк
Boll J. 247
Bonnet — см. Бонне
Bory de Saint-Vincent J. B. 172
Boulenger G. A. 140
Bower F. O. 163
Braem 214
Brauer A. 259
Brentano Fr. 63
Bresciani-Ferroni C. 243
Briquet J. I. — см. Брике
Broili F. 154, 202
Brooks 213
Broom R. 197, 202, 213
Bumpus H. C. 83, 131, 293
Bunak 244
Byrchell 273

Carlsson A. — см. Карлсон А.
Castle W. E. 83, 124, 125
Cayeax L. 321
Cesnola 131
Charman 188
Clausen J. — см. Клаузен
Clausen R. 118
Cockerell T. D. A. 255
Cohn 148
Comstock J. H. 188
Cook O. F. 209
Cope E. D. — см. Коп
Correns 220
Coulter 145
Coville 129
Crampton H. E. 83, 131, 187, 188, 293
Cuenot L. — см. Кено Л.
Czuber E. 109

Dahl F. 172
Darwin Ch. — см. Дарвин Ч.
Davenport Ch. 286
Davis B. M. — см. Дэвис
Delpino 208
Delsman H. C. 188—190
Detto C. A. E. — см. Детто
De Vries — см. Фриз Г. де
Diderot — см. Дидро
Diels 141, 219
Diener 179, 285, 326
Dobell C. — см. Добелль
Dobrzhansky Th. 314
Doflein F. 149, 166, 217
Dohrn A. — см. Дорн
Doll — см. Долл
Dollo L. — см. Долло

Eigenmann C. H. — см. Ейгенман
Eimer Th. — см. Эймер
Eisenstädter 237
Eisig H. — см. Эйзиг
Ekman Sv. — см. Экман
Elkind. — см. Элькинд
Engler A. — см. Энглер
Ettingshausen C. — см. Эттингсгаузен
Evermann B. W. 173
Ewing 123

Fatio V. 240
Fehlinger H. 243, 244
Fick R. — см. Фик
Fishberg M. 243
Flahault 208
Fowler рис. 10 (вклейка)
Franz — см. Франц
Friedenthal H. 257
Fruwirth K. 123
Fryer C. F. 265, 266, 290
Funkhauser W. — см. Фанкхаусер
Fürbringer M. — см. Фюрбрингер

Gadow H. — см. Гадов
Garstang W. 323
Gates R. — см. Гейтс
Gaupp E. 203
Gegenbaur C. — см. Гегенбаур
Gemmil J. 226, 272
Gerschler M. 290
Giacomini 214
Gill 277
Goebel K. — см. Гебель
Goethe I. W. — см. Гёте И. В.
Goetsch W. — см. Гёч
Goldschmidt R. — см. Гольдшмидт Р.
Gomperz Th. — см. Гомперц
Goodrich E. S. — см. Гудрич
Göppert E. 203
Gothan W. U. — см. Готан
Gottschick F. 170
Grabau A. 170
Granger W. 169
Greguss P. — см. Грегус
Griesenhagen K. 252
Gudger E. 261
Guitel F. 216
Gunnington W. A. 249

Haeckel E. — см. Геккель
Haecker V. — см. Геккер
Hagedoorn 88
Hallier 145, 148, 208—211
Handlirsch A. — см. Гандлирш
Hanel E. 123
Harris J. A. 83, 131, 293
Harrison H. J. 329
Harrison R. G. 120
Hartmann E. — см. Гартман Э. Ф.
Hayata B. — см. Хаята
Haynes H. — см. Хейнс
Hegel — см. Гегель
Heincke F. — см. Гейнке
Heller E. 254
Henneguy I. F. 273, 274
Henninger G. 192
Hertwig O. — см. Гертвиг О.
Hertz H. — см. Герц

Hesse R. — см. Гессе Р.
Heymons R. 214
Hildebrand F. 125
Hilgendorf F. — см. Гильгендорф
Hill 208
Hilzheimer M. 175
Holbach P. H. T. — см. Гольбах П.
Hörnes R. 135
Horwath G. 261
Huene F. 192, 196—198, 201, 285
Huxley T. H. — см. Гексли
Hyatt — см. Хиатт
Hyde R. R. 235

Jacobi A. 263, 267
Jaekel O. 153, 170, 179, 285
Jennings H. S. — см. Дженнингс
Johannsen W. L. — см. Иоганнсен
Jordan D. S. 129, 173, 241, 270, 273, 277, 303, рис. 9, (вклейка)
Jost L. — см. Йост Л.
Jourdain F. C. 254

Kant I. — см. Кант И.
Karsten G. — см. Карстен
Kathariner L. 175
Keeler Ch. A. 264
Keibel F. 171
Keith A. 155, 156
Keller C. 319
Kellog V. 131
Kempton — см. Кемптон
Kingsley J. S. — см. Кингсли
Klaatsch H. — см. Клаач Г.
Klodniski I. — см. Клодницкий
Knauthe 226
Knudson L. 78
Koken E. — см. Кокен Е.
Kolbe H. J. 174
Köllicker A. — см. Кёлликер А.
Konow 140
Körnicke F. 125
Kronacher C. — см. Кронахер
Kupffer K. 138

Lashley K. S. 123
Laubmann A. 254, 255
Lenhossek M. 216
Lignier 144
Linden M. 230
Lindholm W. A. — см. Линдгольм В. А.
Livi 255
Lloyd R. 101
Loeb J. — см. Леб Дж.
Lohmann H. 115
Lotsy J. P. — см. Лотси
Lyon F. M. 162, 209

Mac Dowell E. C. 124, 125
Mach E. 111
Mac Lachlan 174, 230
Manders N. — см. Мэндерс
Marloth 273
Marsh O. C. — см. Марш
Matthew W. D. 193
Mattoon E. W. 124, 125
Maupertuis — см. Мопертюи
May H. G. 221
McAtee 265
Meckel F. 170
Méhely L. 179
Mehnert E. — см. Менерт
Meisenheimer J. 213, 214
Menzer P. 54
Metcalf M. 180
Metz C. U. 235
Michaelsen W. — см. Михаельсен
Middleton A. R. 123
Mill J. St. — см. Милль Дж. Ст.
Miller G. 255
Mivart S. G. — см. Миварт
Möbius K. 172
Moenkhaus 114
Moodie R. L. 190
Morgan T. H. — см. Морган Т. Г.
Mori T. 344
Munro H. A. J. 54
Müller 75, 298

Nägeli C.K. U. — см. Негели
Neger F. W. — см. Негер
Neumayr M. — см. Неймайр М.
Newton — см. Ньютон
Nilsson H. 298, 299
Nolan H. 326
Nopcsa F. 196—198
Nussbaum M. 175

Oldham Ch. 272
Ortmann A. E. — см. Ортман
Osborn H. F. — см. Осборн
Osten-Sacken 271
Owen R. — см. Оуен

Parker T. J. 205
Parker W. K. — см. Паркер В. К.
Parkin J. — см. Паркин
Pascher 331
Paul S. M. — см. Пауль
Payne — см. Пэйн
Pax F. 146
Pearl R. 123—125, 129, 131
Peter K. 325
Peter L. — см. Петер Л.
Petersen C. G. — см. Петерсен
Petronievics B. 202, 206
Philippi E. 285
Phillips J. C. 124
Piaget J. 273
Piepers 265
Pilsbry H. A. 230, 283
Planck M. 310
Plate L. — см. Плате
Pocock R. J. — см. Покок
Pollard — см. Поллард
Porsch O. 269
Potonié H. 148, 163, 276, 320
Pouchet — см. Пуше
Poulton E. B. 131, 267, 273
Pringsheim 148
Przibram H. 131, 179, 220, 272, 293, 335
Punnet R. C. 251, 263—267, 270
Pycraft 207

Rabl C. — см. Рабль
Racovitza E.-G. 256
Radl Em. 64, 216
Raffray A. 141
Rauther M. 186
Rees Ch. 150
Regan C. T. 277, 344
Reichert — см. Рейхерт
Reinhardt J. 176

Reissek — см. Райссек
Renner O. — см. Реннер
Reuleaux F. — см. Рёло
Rhumber L. — см. Румблер
Ripley W. Z. — см. Рипли
Rochebrune 176
Rosa D. 325

Sabatier 193
Saint-Hillare C. 214
Saint-Hillare G. — см. Сент-Илер Ж.
Saint-Hilaire J. B. 63
Salfeld 160
Sargant E. 139, 208, 210
Sargent Ch. S. 146
Schaffner 209
Schlosser M. 203
Schmidt J. — см. Шмидт И.
Schneider K. C. 157, 285
Schopenhauer A. — см. Шопенгауер
Schultze Fritz 50
Schulze F. E. 154
Schulze P. — см. Шульце Р.
Scott D. H. — см. Скотт Д. Г.
Scott W. B. 179
Seely H. G. — см. Сили
Seitz A. — см. Зейц
Semper M. 188, 189
Seneca — см. Сенека
Seward A. C. — см. Сюард
Sharp R. — см. Шарп Р.
Smith 124
Smith E. 204
Smitt F. 178
Snodgrass R. E. 254
Snyder J. 270
Spemann H. 118, 120, 186, 277
Spenser H. — см. Спенсер Г.
Standfuss M. — см. Штандфусс М.
Steinmann G. 135, 179, 195
Stephenson J. — см. Стефенсон
Stocking R. J. 123
Strasburger 208
Sturtevant A. H. 235
Sumner F. B. 246, 290
Surface F. M. 123

Teruuchi 218
Thompson d'Arcy W. — см. Томпсон д' Арси
Tylor — см. Тейлор Е. В.

Velenovsky J. — см. Веленовский
Versluys J. 195—197, 221
Vialleton L. 171, 189, 190
Vines 218
Vogt — см. Фогт
Vries H. de — см. Фриз Г. де

Waagen W. — см. Ваген
Wagner M. — см. Вагнер М.
Walcott Ch. 276
Walker 123
Wallace A. R. — см. Уоллес
Walther J. — см. Вальтер И.
Watson D. M. P. 154, 202, 204, 212
Weber M. 175, 213, 258
Weismann A. — см. Вейсман А.
Weldon W. 131
Werth E. 155, 156
Wettstein R. — см. Веттштейн Р.
White J. 218
Whitman C. O. — см. Уитмен
Wiedersheim R. — см. Видерсгейм
Wieth-Knudsen K. 245
Wilckens M. (1885) — см. Вилькенс
Wilckens M. (1919) 276
Willey A. 215, 261
Willis J. C. см. Виллис
Williston S. W. 154, 197—199, 202, 203
Wingle 214
Winslow 123
Wolff G. 112
Woltereck R. — см. Вольтерек
Wood R. 227
Wood-Jones F. 216
Woodward A. S. 153, 190, 206
Wundt W. — см. Вундт

Yokom H. 150

Zederbauer E. — см. Цедербауер
Zeiller R. — см. Цейлер
Zeleny Ch. 124, 125
Zeller Ed. — см. Целлер Эд.
Zittel K. — см. Циттель

УКАЗАТЕЛЬ ЛАТИНСКИХ НАЗВАНИЙ

Abies gracilis 299
— nephrolepis 299
— sachalinensis 299
— sibirica 177
— veitchii 299
Abramis — 231
Acanthoceras 234
Acanthodes 153
Acanthodii 153, 278, 280, 331
Accipiter cooperi 264
Accipitres 200
Acer negundo 218, 338
— platanoides 236
Achatina 231
Acipenseridae 259
Acraea 252
Acraeidea 267
Acrania 189, 190, 277
Acrobates 257
Acrodonta 228
Acronycta 140
— alni 274
Actias luna 247
Actinopterygii 190, 277
Adelphia erotia 264
Aegeriidae 270
Aegilops 126, 225
Aegithalus caudatus 254
Aegoceras 234
— henleyi 234
Aegoceratidae 233, 234
Aepyprymnus 212
Aepyornithidae 204
Aesalon aesalon 232
Aetheotesta 147
Aethusa 313
Aetosauridae 198
Aetosaurus 197
Agabus 249
Agamidae 228, 250
Agaricus melleus 272
Agelaeus 264
Agnatha (Chordata) 277
Agropyrum 228
— cristatum 225
— repens 225
Agrotis pronuba 266
Agrypnia 260
Aizoaceae 273
Alburnoides 239
— bipunctatus 239, 289
Alburnus 231, 239
— albidus 239
— alborella 239
— alburnus 239
— charucini 239
— hohenackeri 239
Alca 194
— impennis 205
Alchemilla 315
Alciope 259
Aldrovandia 252
Alectorolophus apterus 127, 269
— major 127, 269
Alepisauridae 175
Alepisaurus ferox 175
Alestes 231
Alismataceae 209
Allobophora foetida 120
— terrestris 120
Allosaurus 194
Allotheria 213
Alnus glutinosa 236
Alosa 231
Alpigenobombus 250
Alstroemeria 146
Amanita 321
Amara alpina 271
Amarantaceae 210
Amaryllidaceae 229
Amblyopsidae 176
Amentaceae 211
Ametor 249
Amiiformes 164
Ammocoetes 152, 189
Ammocrypta pellucida 260
Ammodiscus 285
Ammonites genucularis 233
— subradiatus 233
Amphidasys betularia 289
Amphientomon paradoxum 188
Amphioxus 152, 188—190
Amphisbaenidae 259
Ampullaria 231
Anabas 192
Anableps 259
— tetrophthalmus 215
Anaeo stenyo 251
Anamnia 139
Anapsida 202
Anaspida 277
Anatalanta 255
Anax parthenope 255
Andropogon 343
Angiospermae 141, 142
Anguilla anguilla 178
Anguis 138
Anisoplia 230
Annelida 188, 189, 218
Anomodontia 202—204

Anonales 209—211
Anoplophrya 217
Anostomus anostomus 260
Anseres 206
Antechinomys 257
Antennariidae 215
Anthophyta 142
Anthozoa 150
Antirrhinum 76, 86, 297, 305, 316
— majus 316, 317
Anura 228
Anuraea aculeata 160
Apatania 229, 230
— bulbosa 230
Apatelia 230
— mongolica 230
Apatidea 230
— copiosa 230
— elongata 230
Apatura lukasi 264
Aphanapteryx bonasia 279
Aphidae 160
Aphya minuta 178
Apidae 270
Apoda 259
Aptenodytidae 205
Apterygidae 206
Apteryx 204, 205, 255
Aptornis 255
Aquilidae 255
Araschnia 264
Araceae 209
Arcella 252
Arcifera 228
Archaeopteryx 193, 197, 201, 205, 207, 221, 222
— macrura 206
Archegoniata 144
Archicheir 174
— minutus 174
Archidoris tuberculata 274
Arcifera 212, 228
Argyrophana deserti 250
Arianta 230
Arietites 234, 279
Aristolochiales 210
Arius 261
Artamus fuscus 266
Arthropoda 218
Articulatae 276
Arvicola amphibius 255
Asclepiadaceae 183
Assa foetida 266
Athyris subtiliata 234
Atremata 276
Atrices 228
Atta 261
Aulax 271
Avena 225
— fatua 126, 130, 225
— ludoviciana 126, 225
— nuda 343
— sativa 126, 225
— sterilis 225
Aves 198
Azorella 252

Balaena glacialis 258
Balanoglossus 152, 188, 277
Balonophraceae 262
Barbus barbus 173
Basiliscus plumifrons 228
Batidaceae 229
Batidales 229
Beloniformes 172
Bembex 264
Bennettitales 140—142, 276, 330
Berberidaceae 210
Berberis 209
Berraginaceae 269
Beryciformes 164
Betonica officinalis 253
Betulaceae 229
Bigenerina patula 138
Bittacus 260
— apterus 260
— tipularius 288
Bivibranchia protractila 215
Blattodea 187
Blenniidae 255, 259
Boa 198
Bombinator igneus 185
Bombus 230
— alpigenus 250
— apollineus 250
— incertus 250
— lapidarius 250
— silantjevi 250
Bos brachycephalus 335
— primigenius podolicus 335
Bostrychia moritziana 262
Bothrodendron 320
Bothus maximus 271
Brachiopoda 276
Branchiosaurus 215
Brassica 232
— campestris 232
— dissecta 313
— juncea 232
— napus 232
— nigro 232
— rapa 226
Brassolidae 264
Bromeliaceae 229, 262
Broussonetia papyrifera 296
Brycon 231
Bryophyta 163
Bryopsis 148
Bryozoa 218
Bufonidae 231
Burmanniaceae 229
Butomaceae 209
Bythinia 248

Cabomba 262
— aquatica 208, 262
Cabomboideae 209
Caceabis rufa corsa 254
Caenolestes 258
Calamichthys 278
Calamostachys 328
Callimorpha dominula 290
Callixylon 276
Calopteryx virgo 255
Calosoma 260
Camaeidae 230
Camelina 235
— glabrata 253, 254, 268
— linicola 253, 254, 268
Camelus bactrianus 319
— dromedarius 319
Camephaga phoenicea 264
Campanula medium 327
— rotundifolia 253

Camptosaurus 194
Campylaspis 248
Canis 327
— lupus 327
— niger 283
— pallipes 283
— simensis 283
Cannabis sativa 127
Cannaceae 229
Caprea 329
Capreolus capreolus 255
Caprimulgi 212
Capromys prehensilis 258
Capsella bursa-pastoris 127, 235
Carabidae 250
Carabini 260
Carabops 260
Carabus 260
— morawitzianus 260
— roborowskii 260
Carcharhinus 152
Carcinochelis 261
Carcinocoris 261
Cardamine 232
Carduelis carduelis 254
— citrinella 254
Carex 283
— praecox 329
Carinatae 195, 204—208, 255
Carinurus solskii 249
Cariomidae 206
Carcinus 131
Carya 247
Caryophyllaceae 126
Caspiocuma 248
Cassytha 262
Casuaridae 206
Casuarina 145
Casuarinaceae 229
Casuarius 195, 204
— galeatus 193
Cataclista lemnata 260
Catenata 217
Catopsilia 267
— pyranthe 266
Caulepra 148
— hypnoides 148
Caviidea 257
Cebidae 204
Cecidomyidae 261
Celtis 274
Centrospermae 208—210
Cephalaspida 277
Cephalodiscus 152
Cephalopoda 152, 189
Cephidae 270
Cerambycidae 216, 270
Cerastium arvense 283
— thomasi 283
Ceratites cyasa 326
— decaseana 326
— padma 326
— ravana 326
— truncus 326
Ceratodus 167
Ceratocottus 278
Ceratophyllaceae 210
Ceratophyllum 252
Ceratopsia 193
Ceratosaurus 195
Cercolabidae 258
Cercolabes 258
Cercoleptes 258
Cereopsis novae-hollandiae 336
Cereus 252
Cerithium 231, 279
Certhia familiaris 254
Certhiola 254
Cervavus 167
Cervidae 257
Cervus 167, 168
Cestoda 217
Cestraciontidae 152
Cetacea 258
Cetorhinus maximus 258
Chaetodontidae 241
Chaetomys 258
Characidium 260
— blennioides 260
— catenatum 260
— fasciatum 231
— pellucidum 260
— pteroides 260
— vintoni 260
Characini 228
Characinidae 231
Characinoidei 174, 215, 231, 260
Characinus 174
Charaxes brutus 264
Charophyta 148
Chattoessus 215
Chelidonium laciniatum 74
— majus 74
Chenopodiaceae 210, 226
Chermes lapponicus 140
— pectinatae 177, 179
— strobilobius 140
Chilopoda 138
Chionosoma 250
Chiridothea entomon 139
— megalura 140
— sibirica 139
— sabinei 139, 140
Chirolepis 153
Chiroptera 258
Chirothrix libanicus 173
Chlevastes colubrinus 270
Chloranthaceae 209
Chlorochromatium 78
Chologaster cornutus 176
Chondrichthyes 278, 280
Chondrostei 259, 278
Chondrostoma 239
— nasus 239
— toxostoma 239
Chordata 169, 277
Chrysochloris 257
Chirosomela polita 289
Chirosomelidae 289, 314
Chrysopidae 257
Chrysopa 260
Cicadidae 177
Cicindela 230
Cimicidae 261
Citharinus citharus 231
Citrullus vulgaris 225, 226
Cladistia 190
Cladocera 259
Cladornis 222
Clamatores 228
Claosaurus 195
Clausilia 131
Claviceps 321
Clematis vitalba 236

Clidastes 176
Clupea harengus 231, 241
Cnemiornis 205, 255
Cobitidae 231
Coccinella axyridis 314
Coccostei 215, 277, 278
Codonospermum 147
Coelacanthidae 190
Coelacanthini 190
Coelenterata 189
Coeluridae 195
Coelurosauria 193
Coelurus 193
Coereba 254
— atrate 254
— wellsi 254
Coix 343
— lacryma 343
Colaptes 255
Colias edusa 251
— lesbia 251
Coleochaete pulvinata 148
Colubridae 175, 176
Columba livia 227, 327
Comephorus 152
Compositae 325
Compsognatha 193
Compsognathidae 194, 195
Compsognathus 193—195
Condylarthra 111
Congeria 279
Conium 313
Conjugatae 331
Connochaetes gnu 336
Conus 279
Convoluta roscofiensis 78
Convolvulaceae 262
Coraciiformes 212
Coregonus 231
Corethra 251
Coronella 271
Corvina 153
Corvus corax 254
— cornix 254
Cosmoceras 88, 89, 137, 234
Costella 248
Cottidae 255, 260, 278, 282
Cottocomephoridae 256
Cottus 278
— gobio 216, 282
— quadricornis 327
Cotylosauria 154, 202, 203
Craniata 189, 190, 277
Craniidae 285
Craspedotella pileolus 150
Crassula 273
Creatochanes anostomus 260
— caudomaculatus 260
Crenis 252
Creodonta 111
Crioceras ducali 326
Crocidura 257
Crocodilia 197, 198
Crocodilidae 169
Crocodilus acutus 199
Crossobamon eversmanni 250
Crossopterygii 164, 186, 190—192, 214, 278
Crotophytus wislezeni 229
Cruciferae 133, 226, 232, 238
Cryptodira 228
Cryptomitrium 232
Crypturidae 205, 206, 209
Crypturiformes 205
Crypturus 194
Cuculia 140
— verbasci 140
Cuculus canorus 263, 315
Cucumis melo 225, 226
— sativus 225
Cucurbita 225
Cucurbitaceae 225, 226, 230
Cullumanobombus 250
Cumacea 248
Cuscuta 262
Cyanophyceae 331
Cycadales 140, 142
Cycadeae 141
Cycadofilices 163, 276
Cyclamen 208
Cyclocoeliidae 229
Cyclonympha strobila 149, 217
Cycloposthium 150, 332
— bipalmatum 150
Cyclostomi 277
Cycloturus 258
Cylindrodes 187
Cymtrodinidae 216
Cynipidae 271
Cynognathus 202, 203
Cynthia 152
Cyphonia clavata рис. 10 (вклейка)
Cyphonotus 250
Cyprinidae 231, 239, 313
Cyprinodontidae 152, 215, 259, 260, 332
Cypselurus californicus рис. 9 (вклейка)
Cyrtocerus 169
Cystignathidae 231
Cystoflagellata 149
Cytisus Adami 118, 298
— laburnum 118
— purpureus 118

Dactylopteridae 173
Dactylopterus 172
Danaidae 266, 267
Danais 266
— chrysippus 252, 266
— vulgaris 266
Dapedius 164
Dasyophthalma rufina 264
Dasypeltinae 175, 176
Dasypeltis 176
— scabra 175
Dasypodidae 257
Dasyurus 213, 257
Datura 299, 316
Deilephila 140
Delias eucharis 266
Derbya 161
Dermaptera 187
Dermatocheir 174
Dermoptera 258
Desmognathini 215
Deuterosaurus 204
Diademodon 202
Dialommus 259
Dialypetalae 209
Diantus armeria 305
— deltoides 305
Diaphorapteryx 279
Diaptosauria 197
Diastrophus 271
Diastylis 248
Dibranchiata 152
Dicotyledones 208
Dicroceros 167
Dicrurus 266, 267
Dicynodon 204
Dicinodontia 202
Didelphys 258
Didiidae 205
Difflugia hydrostatica 252
Dimetrodon 202
Dimorphodon 200
Dinarda 266
Dinocephalia 202, 204
Dinarthrum 229
Dinoflagellata 150, 216
Dinoruithidae 204, 206, 255
Dinosauria 154, 193
Diodon 159
Dioscoreaceae 209
Diplacanthidae 153
Diplodinium 150, 229, 322
— ecaudatum 151
Diplopoda 138
Dipnoi 167, 190—192, 215, 278
Dipodidae 258
Diporochaeta 284
Diptychus 260
Discoglossidae 215
Dolichotis 257
Dorosoma 215
Dorosomatidae 215
Draba 232 297
— alpina 252
— verna 315
Dracones 193
Dreissena 234, 279
Dreissenidae 234
Dromaeidae 206
Dromaeognathae 207
Dromaeus 195, 198, 204
— novae-hollandiae 336
Drosera 177, 218
Droseraceae 218
Drosophila 76, 86, 124, 125, 220, 235, 297—299
— ampelophila 176
Dytiscidae 249

Ectoprocta 214
Edentata 257, 258
Elachistodon westermanni 176
Elaps 271
— fulvius 271
Elasmobranchii 277
Eleotridae 272
Elephas 279
— columbi 179
— primigenius 179
Ellobius talpinus 250
Elopomorphus 231
Embioidei 187
Embiotocidae 152
Emmydrichthys vulcanus 273
Encephalartos 141, 338
Engraulis 241, 252
Enteropneusta 152, 188, 189, 277
Entodinium 229
Eoanthropus 155, 156
Eohippus cristonensis 169
Eosiren 169
— libyca 168
Eotherium aegyptiacum 168, 169
Ephedra 142, 143, 144, 262, 276
— campylopoda 143
Ephemeridae 154
Epihippus uintensis 169
Epiphragmophora 230
Epitrimerus salicobius 329
Equidae 211
Equisetales 276
Equisetinae 147
Equus 168
— caballus 169
— complicatus 169
Ericaceae 229, 236
Erigeron canadense 245
Erinaceus 257
— nesiotes 255
Eriocephalidae 188
Erodium 146
Erophila 297
— verna 290
Eruca sativa 232
Ervum 225
— lens 269
Erysiphe 238
Erythromachus 279
— leguati 279
Erythropsis agilis 216, 217
Erythropus amurensis 232
— yespertinus 232
Esthesis 270
Etheostoma coeruleum 260
Etheostomatini 260
Euavena 225
Eudontomyzon 344
— danfordi 344
Eudorella 248
Eudorina elegans 217
Eugonia californica 265
Eulota 230
— fruticum 230
Eulotidae 230
Eupachys glyptopterus 271
Euparkeria 197
Euphagus cyanocephalus 265
Euphorbia canariensis 252
Euphrasia 232
— brevipila 233
— stricta 233
— suecica 233
— tenuis 233
Euploea — 266, 267
Euplotes 150
Eurybia 251
Eusporangiatae 163
Eusthenopteron 190, 191
Eusuchia 169, 197
Eutyctus 250
Exocoetus 172, 174

Fagaceae 229
Falco peregrinus 232
Falconidae 258
Falconiformes 212
Falconinae 232
Fegatella 232
Felichthys felis 261
Felis silvestris 255
Feronia imitatrix 271
Ficaria 208
— ranunculoides 208
Fierasfer 174, 175
Filicales 276

Filicinae 147
Fimbriaria 232
Firmisternia 212
Fissipedia 111
Flagellata 150, 276, 331
Florideae 262
Foraminifera 137, 138, 149, 285
Formica rufa 266
Fragaria monophylla 296
— veska 296
Fredericella 214
Fringilla coelebs 254
Fringillidae 254
Fritillaria 139
Fucus 262
— vesiculosus 273
Fumaria 313

Galagini 204
Galba utahensis 248
Galeopithecus 258
Galliformes 205, 206
Gallinae 228
Gallus bankiva 220
Gammaridae 239, 248
Ganoidei 153, 277
Garrulus glandarius 254
Gastrochisma 173
Gastromycetineae 232
Gastromycetes 232
Gastropoda 249
Gavialidae 169
Gennaia sacer 232
Gentianaceae 262
Geometridae 289
Geophilus 138
Geospiza 254
— conirostris 254
Geotrypes 216
Gerridae 241
Ghilianella 260
Girvanella 285
Glomeris 138
Gloriosa 139
Gnathostomata 190, 331
Gnetales 87, 143—145, 276, 330
Gnetopsis 147
Gnetum 142, 143, 144, 276, 329
— gnemon 143, 329
— scandens 142
Gobiidae 241, 272
Gobio gobio 84, 288
Gomesa crispa 327
— divariata 327
— planifolia 327
— polymorpha 327
Gomphognatus 202
Gongylus ocellatus 214
Grimaldia 232
Gruidae 206
Gruiformes 205, 206
Gunnera 78
Gymnacanthus 278
Gymnarchidae 165
Gymnarchus 165
Gymnophiona 167, 191, 259
Gymnospermae 142
Gymnotus electricus 215
Gyps 259
Gyraulus 170
Gyrinidae 216
Gyrinus 216

Hadena 327
— didyma 327
— secalis 327
Hadropterus 260
Haliaëtus 259
Halichondria panicea 274
Halicore dugong 168, 169
— tabernaculi 169
Halicoridae 169
Halitherium schinzi 168, 169
Hallopus 193
Halmaturus 212
Haloragaceae 262
Halorella 285
Hamamelidales 210
Haplistia 190
Haplozoon lineare 217
Harmonia 314
Harpoceras 234
Harpoceratidae 234
Helices 230
Helicidae 230
Helicigona arbustorum 230, 283
— personata 230
Helicoidei 230
Heliconidae 251, 267
Heliconini 251
Heliconius apseudes 251
Helicopsyche 260
Heliozoa 261
Helix 131, 230
— arbustorum 283
Helobiae 209, 210
Hemimerus 214
Hemiptera 187, рис. 10 (вклейка)
Herpetotheres 232
Herpetotherinae 232, 259
Hesione 154
Hesperis 232
Heterogamia 250
Heterometrus cyaneus 214
Heteromyidae 258
Heteronotus trinodosus рис. 10 (вклейка)
Heteropoda 259
Hexagonocarpus 146
Hexagrammidae 231
Hexagrammus decagrammus 231
Hierococcyx varius 263
Hierofalco islandus 232
— gyrfalco 232
Hipparion 168
— minus 168
Hippoboscidae 261
Hippodamia 131
Hippurites 279
Hirudinea 218
Holocephala 152, 153, 167, 278
Holoptychiidae 190
Holostei 164, 167, 214
Hominidae 155, 328
Homo aurignacensis 156
— dawsoni 156
— heidelbergensis 155
— neandertalensis 155, 156
— primigenius 155
— sapiens 155, 156, 217
Homoptera 177
Hoplites 235, 279
Hoplopterix 164
Hordeum 228
— distichum 125, 126, 130, 317
— vulgare 162, 225, 286, 317

Hormurus australasiae 214
Hornea 163, 276
Hottonia 252
— palustris 262
Hydra attenuata 120
— vulgaris 120
Hydrilla verticillata 252
Hydrobia 279
Hydrobius 249
Hydrocharis 252, 262
— morsus ranae 252
Hydrocharitaceae 209, 229, 262
Hydrocyon 231
Hydronebrius 249
Hydrophilidae 249
Hydrozoa 218
Hypanis 252
Hyphessobrycon 174
Hypohippus 169
Hypolimnas 266, 267
— misippus 266, 267
Hypophthalmichthys molitrix 173
Hypospondylus 331
Hypotriorchis concolor 232
— subbuteo 232
Hypsilophodon 194
Hystricidae 257

Ichneumonidae 270
Ichthyornis 200, 205
Ichthyomorphi 277
Icteridae 265
Icterus 264
Iguana tuberculata 228
Iguania 228
Iguanidae 228
Iguanodon 193, 194
Iguanodontia 193
Imperforata 137
Insectivora 257
Iridaceae 229
Isanthrene profusa 270
Isatis 232
Ischnacanthus 153
Isoetaceae 147
Isoetales 162
Isoetes 147, 162
Isoetinae 321
Isognomostoma 283
Isotoma 325
Istiophoridae 175
Istiophorus 175
— orientalis 175
Ithomiini 251

Juglandaceae 229
Juglandales 211
Juglans nigra 247
— regia 236, 247
Julus 138
Jurinea 235

Kallima 274
Kepplerites 88, 89, 137
Koenigia islandica 210

Labiatae 325
Labridae 231
Labrus mixtus 231
Labyrinthodonti 212
Lacertidae 228, 250
Lacertilia 176, 196
Lacistemaceae 209, 228
Lactuca 235
Lamellibranchiata 234
Laminaria 149
Lampetra 344
— fluviatilis 344
— planeri 344
Lapidariobombus 250
Lappa 313
Lardizabalaceae 210
Larix daurica 328
— europaea 226
— kaempferi 328
— occidentalis 327
— sibirica 328
Latyrus 225
Lauraceae 262
Lebistes 333
— reticulatus 332
Ledum 236
Leiuranus semicinctus 270
Lemna 260
Lemures 204
Lemuroidei 204
Lentibulariaceae 218, 262
Lepidocarpon 162, 217, 320
Lepidodendron 112, 147
Lepidium 232
Lepidoptera 188
Lepidosauria 176
Lepidosiren 167, 191
Lepidosteus 215
Leporinus arcus 260
Lepospondyli 212
Leptinotarsa 297
Leptocardii 277
Leptocephalus 178
Leptodiscus medusoides 149
Lepus mediterraneus 255
Lestes virens 255
Leucaspius delineatus 226
Leuciscus 231, 239, 240
— agassizi 240
— agdamicus 240
— aula 240
— borysthenicus 240
— cephalus 117, 239, 306
— idus 240
— leuciscus 291, 305, 306
— squalinsculus 240
— waleckii 240
Leiuranus semicinctus 270
Libellula depressa 255
Libythea celtis 274
Liliiflorae 210
Limax 259
Limenitis zayla 264
Limnanthemum 262
Limnocalanus grimaldii 283
Lingula 218
Linum crepitans 127
— usitatissimum 127
Liolepis belli 229
Lithospermum arvense 127, 269
Litopterna 212
Littorina obtusata 273
Locusta 271
Lolium remotum 268
— temulentum 268
Lophius 241
Lophura amboinensis 228
Lophurus pini 140
— similis 140

Loranthaceae 269
Loranthus quandang 269
Loricaria rostrata 259
Loricariidae 259
Loteridae 264
Lotus corniculatus 253
Loxomma 215
Lumbricidae 259
Lychnis alba 329
— dioica 218, 329, 338
Lycoperdon 337
Lycopodiaceae 133
Lycopodiales 163, 276, 320
Lycopodiinae 147
Lycopodium 320, 328
— annotinum 328
— clavatum 328
— selago 328
Lymantria monacha 289
Lymnaea 248
— dilatata 170
— kingi 248
Lymnaeidae 248
Lytoceras 279

Macronyx ameliae 264
— croceus 264
Macropodidae 212, 258
Macroscelidae 258
Malapterurus electricus 215
Mallophaga 174, 187, 261
Malvaceae 133
Mamestra 327
Mammalia 165, 201—204
Manis 213
Mantis 131, 261
Mantispidae 261
Marantaceae 229
Marattia 142
Marattiaceae 163
Marattiales 163
Marchantia 232
Marchantiaceae 232
Marsiliaceae 162, 321
Marsipobranchii 170, 190, 277
Marsupialia 203, 212, 214, 228, 257
Martes foina bunites 255
Mastodon 279
Mastodonsaurus 215
Mecoptera 188, 260
Mekella eximia 161
— oliveriana 161
— striatocostata 161
Megascolecidae 284
Megascolecini 284
Megascolex 284
Megascolides 284
Melaniidae 230
Melanagria galathea 290, 291
Melanopsis 248
— pygmaea 221
Melasoma populi 289
Meles arcalus 255
Membracidae 177
Memythrus tabaniformis 270
Menispermaceae 210
Merops 266
Meryohippus 168
Mesembrina 263
Mesembryanthemum calcareum 273
Mesohippus 168, 169
Mespilus 118
Metadinium 229
Metaphyta 321
Metaxytherium 168, 169
Metazoa 112, 113, 149, 150, 152, 321, 322
Miadesmia 162, 217, 320, 329
Michauxia 327
Micrastur 232, 259
Micropterygidae 188
Micropteryx 188
Microscolex 284
Microspermae 229
Miliolidae 137
Miliolina tricarinata 255
Mimulus 177
Miohippus 168
Misgurnus 345
Moenkhansia lepidura 260
Mola 159
Molge vulgaris 118
— cristatus 118
— palmata 272
Moloch horridus 229
Mollusca 218
Monedula 264
Monochlamydeae 146, 209—211, 276
Monocotyledones 208
Monopterus 192
Monotremata 203, 213
Montifringilla 278
Mormyridae 165, 215
Morphnus 259
Morpho 251
Multituberculata 213
Mugil 215, 231
Munia castanlithoras 335
— flaviprymna 335
Murex 279
Musaceae 229
Muscari comosum 329
Mustelus 328
— laevis 152, 328
— mustelus 328
— vulgaris 328
Myophoridae 170
Myosotis pyrenaica 283
— silvatica 283
Myoxocephalus 278
— quardricornis 221, 282, 283, 327
Myricaceae 211, 229
Myriophyllum elatinoides 262
Myrmecobiidae 257
Myrmecobius 257
Myrmecophagidae 258
Myscelia orsis 251
Mysis oculata 283
— relicta 283
Myxini 277

Najadaceae 208
Nannostroma 174
Nassa 279
Nautilidae 149
Nautilus 279
Nelumbo 209
Nematophycus 149
Nemoptera 188
Neohippus 168
Neotremata 276
Neotropidae 251, 267
Neottia 78
Nepenthaceae 218
Nepenthales 210
Nepenthes 177, 218
Nephrolepis 327
Nerinea 279
Neritina 231, 248
Nesomimus 254
Neuroptera 187, 188
— genuina 188
Nigella hispanica 131
Nisus badius 263
Noctuidae 327
Nodosaria 234
Nodosariidae 138
Nostoc 78
Nostuidae 289
Notiodrilus 284
Notornis 205, 255
Notoryctes typholops 257
Notoscolex 284
Nototheniidae 257, 260
Nycterebiidae 260, 261
Nycticebus 204
Nyctipithecus 258
Nymphaea 209
Nymphaeaceae 91, 208—210, 262
Nymphalidae 264
Nymphalini 251
Nymphes 188

Ochtera mantis 261
Octodontidae 258
Ocydromus 205, 255, 279
Odontopus sexpunctatus 144
Oecidium 177
Oecotraustes 233
Oenone imthurni 262
Oenothera lamarkiana 74—76, 235, 296—299
— Reynoldsi 286
Oikopleura albicans 115
Olcostephanus 233, 319
— acuticostatus 233
— nodosinctus 233
— pallasi 233
Onagra 286
Oncocottus 286
Oncorhynchus 220, 282
— gorbuscha 178
— keta 178
— masu 282
— nerka 282
Onopordon 313
Ophichthidae 270
Ophioglossaceae 163
Ophryoscolecidae 218, 229
Ophryoscolex 229
Opisthocomus 196
Opisthoglypha 176
Oppelia 233
— subradiata 299
Opsilia 216
Opuntia 252
Orbitoides stella 149
— stellata 149
Orchidaceae 229
Oreas canna 336
Ornithischia 192—198, 275
Ornithochiroidea 199
Ornithochirus 201
Ornithomimus 194, 198, 222
Ornithomorpha 201
Ornithopoda 193
Ornithorhynchus 138, 201
Ornithosauria 199
Ornithoscatoides decipiens 274
Ornithostoma 200
Ornithosuchus 197
Ornithurae 205
Orohippus 168
— uintanus 169
Orthagoriscus 159
Orthoceras 279
Orthopoda 193—194
Oscines 228
Osteichthyes 278, 280
Osteolepidae 190
Osteolepidoti 190
Osteolepis 191
Ostracion ornatum 231
Ostracodermi 277
Ostrea 279
Otidae 206
Oxylia 216

Pachipodosauria 193, 195
Pachytesta 147
Paguridae 220
Palaeognathae 207
Palaeohatteria 197
Palaeomeryx 167
Palaeoniscidae 164
Palaeopitys 276
Palaeospondylus 331
Palamedeidae 206
Palla decius 264
Pallasea arenicola 249
— grubei 249
Paludina 231, 279
— hoernesi 159
— neumayri 159
Panicum miliaceum 343
Panorpatae 188
Panorpidae 260
Paguridae 220
Papaver bracteatum 235
— rhoeas 131
— somniferum 127
Papilio 266
— agamemnon 251, 290
— aristolochiae 264—266
— clytia 266
— hector 264—266
— polytes 264—266
Papilionidae 251
Paramaecium 83, 89, 123, 322
— caudatum 150
Paraphoxinus 231
— adspersus 231
Parasuchia 195, 197, 198
Parathonae dipteroides рис. 10 (вклейка)
Pareiasaurus 202
Pareronia ceylonica 266
Parietales 229
Paris 209, 251
Parkinsonia 234
Paropsides 314
Patagiosauria 199
Pauropus 138
Pecten 279, 284
Pedetes 258
Pedetidae 258
Pedeculidae 187
Pelargo-Herodii 206
Pelargornithes 206
Pelobatidae 215

Pelorosaurus 193
Pelmatohydra oligactis 120
Pelobatidae 215
Pelycosauria 202
Peneroplis pertusus 137
Perameles 202, 213, 216
Peramelidae 257
Perccottus glehni 272
Percopsidae 153
Percopsis 153
Perietales 218
Perionyx 284
— annulatus 284
Peripatus 212, 214, 328
— edwardsi 214, 328
Perisphinctes 233, 279, 319
— apertus 233
— biplex 233
— pavlovi 233
Perodicticus 204
Peromyscus 290
— maniculatus 246
Petauroides 257
Petaurus 257
Petronia petronia 254
Petromyzones 277
Phalangeridae 212, 257
Phaneroglossa 212
Phascolarctos 212
— cinereus 257
Phaseolus 343
— coccineus 126
— vulgaris 123, 293
Phasmodea 264, 274
Philosamia cynthia 131, 293
Philydraceae 229
Pholadomya 279
Phoxinellus 240
Phoxinus 231
— percnurus 174, 231
— phoxinus 173
Phrynocephalus 250
— mystaceus 250
— interscapurris 250
Phrynosoma cornutum 229
Phyciodes 264
Phylactolaemata 214
Phyllium 274
— crurifolium 229, 273, 274
Phylloceras 279
— heterophyllum 299
Phyllopteryx 273
Phyllospondyli 212, 214
Phymatidae 261
Phymaturus palluma 229
Physa 248
Physignathus mentager 228
Physini 248
Physostoma 147
Phytosauridae 198
Picea excelsa 84, 117, 179, 226, 315
Pieridae 251, 266, 267
Piper nigrum 209
Piperaceae 209
Piperales 208—211
Pipidae 215
Pirola 236
Pirus 180
Pisces 277, 278
Pisum 225
Placentalia 203, 213, 228, 257, 258
Placodermi 277, 278
Plagiaulax 213
Plagiochasma 232
Planorbis multiformis 86, 170, 221
Platypsyllus 261
— castoris 261
Plectobasidineae 232
Plectognathi 231, 241
Pleurococcales 331
Pleurodira 228
Pleurodonte 230
Pleuronectes pinnifasciatus 272
— platessa 246
Pleuronectiformes 272
Pleurotoma 279
Pleurotomaria 279
Plicigera trigonella 234
Pliohippus 168
Ploearia pallida 260
Plumatella 214
Podophyllum 209
Podostemaseae 262
Podostemon olivaceum 262
— subulatum 262
Poecilocharax bovallii 260
Pogonias 153
Poliohierocinae 232
Polyborinae 232, 259
Polyborus 259
Polycarpicae 142, 146, 209—211, 218, 276
Polyctenidae 261
Polydesmus 138
Polygonaceae 210
Polygonales 209, 210
Polygonatum 209
Polygonum amphibium 253
— lapathifolium 268
— linicola 268
Polygyra 230
Polygyridae 230
Polykrikos 150
Polypetalae 209
Polyphaga aegyptiaca 250
Polyprotodonta 111
Polyprotodontia 213
Polypteridae 190
Polypterini 190
Polypterus 167, 190—192, 214, 278
Polyrhytis 248
Polythalamia 137, 138
Polytrichum 147
Pomacanthus 159
Pomacentridae 241
Pompilus kizilkumensis 250
Populus glauca 146, 329
Porphyrio 279
Potamogeton 208
— crispus 252
Potamogetonaceae 209
Potentilla procumbens 327
— reptans 327
Pouchetia 216
— cornuta 217
Praecoces 228
Praedentata 193
Preissia 232
Primofilices 163
Primulaceae 262
Pristiurus 152
Prioneris sita 266
Prionotus evolans 173
Proanthostrobilatae 142
Prochilodus 231

Procyonidae 258
Productus 279
Promammalia 203
Proreptilia 203
Proscopia 264
Proscopiidae 264
Protamniota 203
Proterosauria 197
Proterosaurus 197
Proterosuchus 197
Protohippus 168
Protogymnospermae 276
Protopterus 167, 191
Protozoa 149, 321, 331
Protremata 276
Prunus 180
— armeniaca 129
— divaricata 129
— ulmifolia 129
Pseudamnicola pseudoglobulus 170
Pseudocumidae 248
Pseudogyps 259
Pseudoneuroptera 187
Pseudosuchia 195, 197, 198
Pseudotsuga 143
Psilophytales 276
Psilotales 163
Psocidae 174, 187
Psophiidae 206
Ptenopus 250
Pteraspida 277
Pterichthyes 277
Pteridophyta 147, 162, 163, 276, 328
Pteridosperma 276
Pteridospermae 163
Pterobranchia 152
Pterodactyloidea 199, 200
Pterodactylus 200
— grandis 200
Pterodermata 199
Pterois volitans 173
Pteromys 257, 258
Pteronodon 200
Pteroplatea 152
Pterosauria 198, 199, 201
Pterostegia 210
Puccinia 238
Pudua 257
Pullastrae 228
Pychothrix 322
Pygaera 305
Pyrgoma 285
Pyrgula 279
Pyramidella 231
Pyrus 180
Python 198
Pythonides 251
Pythonomorpha 176

Quercineae 145

Rafflesia arnoldi 262
Raja 215
Rallidae 205, 206, 255, 279
Rana 231
— cancrivora 140
— polustris 120
— tigrina 140
— virescens 120
Ranales 208—211, 218
Raniformes 228
Ranunculaceae 210
Ranunculus 262
— aquatilis 262
— divaricatus 245
— fluitans 262
— multifidus 245
— purschii 245
Ratitae 195, 199, 204—208, 255
Reboulia 232
Reduviidae 260
Reineckia 234
Reinhardtius hippoglossoides 272
Resedaceae 221
Rhabdopleura 152
Rhamphorhynchoidea 199, 200
Rhamphorus 200
Rhea 194, 204, 207, 279
— americana 336
Rheidae 206
Rheum 210
Rhigocarabus 260
Rhineura 259
Rhinoderma darwini 261
Rhinopalpa sabina 264
Rhinosciurus tupaioides 257
Rhipidistia 190
Rhizodontidae 190
Rhizotrogus 250
Rhoeadales 210, 221
Rhombus maeoticus 271, 272
— maxymus 272
— rhombus 272
Rhynchocephalia 196, 197, 203
Rynchonella 279
— astieriana 285
— plicatilis 285
Rhynia 163, 276
Riccoidae 331
Robinia pseudacacia 236
Rodentia 257
Rosales 262
Rubus 315
Rumex 210
— acetosella 282
Rutilus 231, 239, 240
— rutilus 173, 291, рис. 9 (вклейка)

Saccharomycetes 331
Sagitta 252
Sagittaria sagittifolia 252
Salicaceae 146, 229
Salicales 229
Salicornia herbacea 253
Salix aurita 329
— caprea 146, 329
— cinerea 329
Salminus 231
Salmo 220, 231
— kennerlyi 282
— pluvius 282
— salar 178
— trutta 282
Salmonidae 178, 231, 260
Salmopercae 153
Salpa pinnata 213
Salsola soda 253
Salvelinus 282
— alpinus 282
Salvinia 252
Salviniaceae 162, 321
Samaropsis 146
Samarosaurus 195
Santalaceae 177

Saponaria officinalis 236
Saprolegnia mixta 220
Saturnia bolli 247
— cynthia 120
— luna 247
— promethea 120
Saturnidae 247
Sauria 203
Saurischia 192—195, 197, 198, 222, 275
Sauromammalia 203
Sauropoda 192, 193, 195
Saururaceae 209
Scaphirhynchus 259
— platyrhynchus 259
Scaphognathus 91, 201
Scapteira grammica 250
Scarabaeidae 250
Scarites bucida 250
Scarus 159
Schizophyta 79
Schizopoda 259
Schizorhynchus endorelloides 248
Schizothorax 260
Schloenbachia 234
Schlotheimia 234
Sciaenidae 153
Sciuridae 257, 258
Sciurus vilgaris 255
Scleromochlus 197
Scoliidae 270
Scolopendrella 138
Scombridae 173, 175
Scopelidae 215
Scorpaenidae 173, 273
Scorpio indicus 214
Scorpiops hardwicki 214
Scrophulariaceae 269
Scybalium fungiforme 262
Secale cereale 225
Selache maxima 258
Selachii 152, 153, 186, 214, 278
Selaginella 162, 163, 320, 328, 329
— apus 162, 328
— rupestris 162, 328, 329
Sellaginellaceae 147
Sellaginelli 217
Sellaginellites 320, 328
Semnopithecus maurus 340
Seps chalcoides 214
Sequoia 143
Serratula 235
Sesiidae 267
Seymouria 154, 202, 203
Sharadrius 194
Siamang syndactylus 154, 328
Sicadidae 177
Sigillaria 112
Silene alpina 283
— annulata 236
— inflata 283
Silphopsyllus desmanae 261
Simbirskites elatus 137
— decheni 137
Simiae 204
Simocephalus 123
Sinapis 232
— arvensis 232
— ucrainica 313
Sirecidae 270
Sirenia 168, 169, 258
Sirpedon 251
Sisymbrium 232
Shirley poppy 131
Smerdalea horresceus рис. 10 (вклейка)
Sminthopsis 257
Solanaceae 325
Solanum 118
— darwinianum 76, 298
— lycopersicum 118
— nigrum 118
Solea 272
Somabranchus 140
Spadiciflorae 209, 210
Sparidae 241
Spelerpes maculicauda 176
— steinegeri 176
Spenceriella 284
Spergula 126
— arvensis 255, 283
— linicola 126, 268, 283, 284
— maxima 126, 268, 283, 284
— sativa 126, 268, 283, 284
— vulgaris 126, 283, 284
Speriferidae 234
Spermophilus leptodactylus 250
Sphaenophyllaceae 145
Sphecomyia vespiformes 270
Spheniscifomes 221
Sphenodon 199
Sphongophorus ballista рис. 10 (вклейка)
— biclavatus рис. 10 (вклейка)
Spilosoma lubricipeda 290
Spinax 215
Spirifer 279
Spiriferidae 234
Spirillina 285
Spratella sprattus 231, 241
Squilla 261
Stapelia 262
Staphylinidae 263
Stegana 187
Steganopoda 206
Stegocephala 186, 190, 302
Stegocephali 214
Stegosauria 196
Stegosaurus 193, 194
Stenocuma diastyloides 248
Stephanospermum 147
Sternodes caspius 250
Stegosauria 193
Stenocuma dyastyloides 248
Sternodes caspius 250
Stilbopterix 188
Stolephorus 241
Stomatopoda 261
Stomiatidae 174, 215
Strapholosia 279
Stratiomus 138
Stratiotes aloides 253
Streblidae 260, 261
Streptorhynchus 161
Stringops 205, 255
Strongylosoma 138
Struthio 204, 207, 279
Sturiosoma 259
Sturnella defilipii 264
— magna 264
Sturnus vulgaris 255
Sus meridionalis 255
Syllis 154
Sympiezocnemis gigantea 250
Sympycna fusca 255
Synanceja verrucosa 273
Synapsida 202

Syntomididae 270
Syrhaptes 250
Syrphidae 270

Taccaceae 229
Taenia 149
Taeniocystis 149
— mira 149
Taeniodonta 111
Tamaricaceae 229
Taphoxenus rigipennis 271
Tapinocephalus 204
Taraxacum vulgare 253
Tarrasius 190
Tarsioidei 204
Tarsius 204
Teidae 228
Teleostei 114, 152, 153, 164, 167, 192, 214, 259, 277, 278
Teleostomi 152, 153, 164, 215, 278
Telmatosaurus 195
Tenebrionidae 249, 250, 252
Tenthredinidae 140, 270
Teratoscincus scincus 250
Terebinthaceae 145
Terebra 231
Terebratula 234, 279
— subsella 234
Terebratulidae 234
Termitoxenia 266
Tetragonopterus 174, 260
Tetrapoda 167, 190—192
Tetrops 216
Textularia 234
Theriodontia 201—204, 330
Therocephalia 202
Theromora 202
Theromorpha 116, 160, 202—204, 218
Theropoda 192—195
Theropsida 202, 203
Thesium 177
Thinopus antiqus 191
Thlaspi arvense 146
Thrasaëtus 259
Thyatira batis 274
Thylacynidae 257
Thylacynus cynocephalus 257
Thysanotesta 147
— sagittula 146
Tilia amurensis 245
— argentea 245
— cordata 245
— europaea 236
— mandshurica 245
Tillanadsia usneoides 262
Tillodontia 258
Tinamiformes 205
Tinea pronubella 266
Tinnunculus 232
Tipula 188
Tipulidae 260
Titanosuchus 204
Titanotherium 164
Torenia 177
Torpedo 166, 215
Trematops 195
Tribonyx 279
Triceratops 193, 194
Trichomonas 185
— angusta 185
Trichoptera 188, 229, 260
Trigla 173
Triglidae 173
Trigonella fleuriausa 234
Trigonia 279
Trigonoscelis 250
Trilylodon 213
Triodopsis 230
Triticum 225, 228
— compactum 113, 130, 224, 244
— dicoccum 113, 126, 224, 225
— durum 113, 130, 224, 225
— monococcum 113, 224, 225
— polonicum 113, 224, 225
— spelta 113, 224, 225
— turgidum 113, 224, 225
— vulgare 113, 130, 224, 225, 314, 344
Triton cristatus 118
— taeniatus 118
Tritylodon 203
Triuridaceae 229
Trochammina centrifuga 138
Trochus 279
Troglodytes troglodytes 255
Trogositidae 249
Tropidonotus natrix 249
— viperinus 249
Tubiflorae 218
Tubinares 206
Tulotoma 158
Tunicata 115, 138, 188, 189, 212
Tupaia ferruginea 257
Tupaiidae 257
Turritella 137, 279
Typhlichthys subterraneus 176
Typhlonectes 259
Typhlopidae 259
Tyrannosaurus 194

Ulmus pedunculata 236
Ulotrichales 331
Uma 250
Umbelliforae 226, 274
Umbellaria 150
Unio 248
Uncinulus 285
Uranoscopidae 215
Urodela 215
Urodynamis taitensis 264
Uromastix spinipes 229
Uropeltidae 259
Urtica dioica 338
Urticaceae 229
Usnea barbata 262
Ustilago 321
— antherarum 329
— caricis 329
— maydis 329
— vaillanti 329
Utricularia 252, 262
— vulgaris 252

Vallisneria 218
Vanessa 131
— prorsa 264
Varanus 165
— arvensis 115
Veronica 235
Vertebrata 189, 277
Verticillatae 145, 209
Vespa 259, 270
Vespidae 270

Vicia 225
— sativa 269
Viola arvensis 115
— palustris 293
— parvula 293
— tricolor 115
Virgatites virgatus 319
— zaraiskensis 319
Viscum album 269
Vivipara 248
Vola 284, 285
Volucella 263
— bombylans 263
Vulpes ichnusae 255

Waldheimia 234
Welwitschia 143
— mirabilis 142
Wolffia 252
Woodwardia 284

Xenarthra 257
Xyleborus 261
Xyloteres 261

Zamia 141
Zea mays 329
Zeugloptera 188
Zingiberaceae 229
Zoarces viviparus 152, 247, 293, 333, 336
Zoarcidae 152

СОДЕРЖАНИЕ

Стр.

От редакции 3
Квасов Д. Д. Лев Семенович Берг (1876—1950) 5
Завадский К. М., Георгиевский А. Б. К оценке эволюционных взглядов Л. С. Берга 7

ТЕОРИИ ЭВОЛЮЦИИ

Глава I. **Жизнь и эволюция** 43
Глава II. **Из истории селекционизма** 49

1. Гераклит и принцип борьбы 50
2. Эмпедокл и принцип случайности 52
3. Эпикур и Лукреций 53
4. Развитие идей Лукреция у Дидро 59
5. Аристотель и принцип телеологии 63
6. Телеология в новейшее время 69

Глава III. **Новейшие эволюционные теории** 72

1. Неоламаркизм 72
2. Теория гетерогенеза (или мутационная) 74
3. Теория гибридизации или скрещивания 76
4. Теория симбиогенеза 77
5. Несколько замечаний по поводу теорий гибридизации и симбиогенеза 80

Глава IV. **Номогенез, или эволюция на основе закономерностей** 82

1. Роль отбора 82
2. Способ образования новых форм 84
3. Предварение признаков 87
4. Определенное направление в эволюции 90
5. Заключение 92

НОМОГЕНЕЗ, ИЛИ ЭВОЛЮЦИЯ НА ОСНОВЕ ЗАКОНОМЕРНОСТЕЙ

Предисловие 95

I. Борьба за существование и естественный отбор 98

1. Теория происхождения целесообразностей у организмов 98
2. О простоте теорий 108
3. О случайности 108
4. Бесконечно ли количество вариаций? 111
5. Невероятность селекционизма 115
6. Непосредственная целесообразность 117
7. Типы борьбы за существование 122
8. Роль отбора 122
9. Переживают ли именно обладатели полезных признаков? 131
10. Ход эволюции 133

II. Филогенетическое ускорение или предварение филогении онтогенией . . . 136

А. Предварение в онтогении 136
1. Палеонтология 136
2. Онтогения 137

3. Различие молодых и сходство взрослых особей . . . 139
Б. Ускорение, наблюдаемое в филогении . . . 140
1. Растения . . . 140
2. Одноклеточные организмы . . . 149
3. Животные . . . 152
4. Человек . . . 155
Прибавление . . . 157

III. Определенное направление, или закономерность в эволюции . . . 158

1. Автономический ортогенез . . . 160
2. Данные сравнительной морфологии . . . 162
3. Данные палеонтологии . . . 167
4. Онтогения . . . 170
5. Один из способов образования признаков . . . 171
6. К истории вопроса . . . 179

IV. Конвергенция . . . 182

1. Конвергенция и гомология . . . 184
2. Насекомые . . . 187
3. Явления конвергенции между беспозвоночными и позвоночными . . . 188
4. Amphioxus, миноги, рыбы . . . 189
5. Динозавры . . . 192
6. Крокодилы . . . 198
7. Летающие ящеры . . . 199
8. Theromorpha . . . 202
9. Лемуры и обезьяны . . . 204
10. Бескилевые птицы . . . 204
11. Однодольные и двудольные . . . 208
12. Некоторые дополнительные примеры . . . 211
13 Филогенетический атавизм . . . 219

V. Конвергенция внешних признаков . . . 223

1. Домашние растения и животные . . . 224
2. Инфузории, насекомые, моллюски, рыбы, птицы и др. . . . 229
3. Ископаемые . . . 233
4. Параллелизм гетерогенных вариаций [мутаций] и аномалий . . . 235
5. Духовная сфера . . . 236

VI. Географический ландшафт как образователь органических форм . . . 238

1. Рыбы . . . 239
2. Воздействие ландшафта на телесные признаки человека . . . 242
3. Домашние животные . . . 246
4. Дальнейшие примеры . . . 247
5. Растения . . . 252
6. Островные формы . . . 254

VII. Конвергенция внешних признаков на основе приспособления к специальному образу жизни . . . 256

1. Животные . . . 256
2. Растения . . . 262

VIII. Мимикрия и родственные явления . . . 263

1. Мимикрия . . . 263
2. Аналогичное явление среди растений . . . 268
3. Мимикрия и конвергенция . . . 269
4. Защитная окраска . . . 271
5. Защитное сходство . . . 273
6. Устрашающая окраска . . . 274

IX. Полифилетизм, или происхождение сходных форм от разных корней . . . 275

1. Полифилетизм в сравнительной анатомии и систематике . . . 275
2. Политопное образование низших таксономических единиц . . . 282
3. Повторное образование близких форм . . . 284
4. Опровергает ли полифилетизм эволюционную теорию? . . . 285

X. Образование новых видов . . . 288
1. Способ происхождения новых географических форм . . . 288
2. Новообразования в языках . . . 294
3. Гетерогенные вариации, или мутации де Фриза . . . 296
4. Мутации Ваагена . . . 299
5. Отграничены ли виды резко один от другого? . . . 303
Заключение . . . 308

ЗАКОНОМЕРНОСТИ В ОБРАЗОВАНИИ ОРГАНИЧЕСКИХ ФОРМ

I. Закономерности в морфологических признаках . . . 312
1. Современное состояние вопроса об изменчивости растений и животных . . . 312
2. Мимикрия . . . 313
3. О дивергентной эволюции . . . 314
4. Роль мутаций . . . 316
5. Способ образования новых видов (и подвидов) . . . 317

II. Закономерности в процессах онтогении и филогении . . . 318

1. Филогенетическое ускорение . . . 318
2. Как следует понимать явление филогенетического ускорения? . . . 322
3. Закон ускоренного появления у молодых особей прогрессивных признаков . . . 324
4. Дивергенция у молодых и конвергенция у взрослых . . . 326
5. Ход эволюции на основе филогенетического ускорения . . . 327
6. Обратное развитие . . . 330
7. Заключение . . . 332

III. Закономерности географического порядка . . . 332

1. Преобразующая роль ландшафта . . . 332
2. Отбирающая роль ландшафта . . . 336

IV. Закономерности в физиологических и экологических особенностях . . . 336

ЭМБРИОНАЛЬНЫЕ ЧЕРТЫ В СТРОЕНИИ ЧЕЛОВЕКА . . . 339

ВОЗДЕЙСТВИЕ ГЕОГРАФИЧЕСКОГО ЛАНДШАФТА НА КУЛЬТУРНЫЕ РАСТЕНИЯ И [ДОМАШНИХ] ЖИВОТНЫХ . . . 342

Список литературы . . . 346
Именной указатель . . . 364
Указатель латинских названий . . . 371

Лев Семенович Берг

ТРУДЫ ПО ТЕОРИИ ЭВОЛЮЦИИ
1922—1930

Утверждено к печати Отделением общей биологии Академии наук СССР

Редактор издательства *Ф. И. Кричевская*
Художник *Д. С. Данилов*
Технический редактор *Н. А. Кругликова*
Корректоры *С. В. Добрянская, И. И. Тимофеева* и *К. С. Фридлянд*

Сдано в набор 30/XII 1975 г. Подписано к печати 16/III 1977 г. Формат бумаги 70×108¹/₁₆. Бумага № 2.
Печ. л. 24¹/₄+3 вкл. (³/₈ печ. л.)= 34.47 усл. печ. л. Уч.-изд. л. 37.93. Изд. № 5281.
Тип. зак. № 798. М-25909. Тираж 5700. *Цена 2 р. 90 к.*

Ленинградское отделение издательства «Наука»
199164, Ленинград, В-164, Менделеевская линия, д. 1

1-я тип. издательства «Наука». 199034, Ленинград, В-34, 9 линия, д. 12