А. А. Парамонов



курс дарвинизма

«СОВЕТСКАЯ НАУКА» МОСКВА • 1945

А. А. ПАРАМОНОВ

ПРОФЕССОР МОСКОВСКОЙ ОРДЕНА ЛЕНИНА
СЕЛЬСКОХОЗЯЙСТВЕННОЙ АКАДЕМИИ
имени К. А. ТИМИРЯЗЕВА

КУРС ДАРВИНИЗМА

„... дарвинизм ... остается единственным, действительным эволюционным учением".
К. А. Тимирязев

ДОПУЩЕНО ВСЕСОЮЗНЫМ КОМИТЕТОМ
ПО ДЕЛАМ ВЫСШЕЙ ШКОЛЫ
ПРИ СНК СССР
В КАЧЕСТВЕ УЧЕБНИКА ДЛЯ ВУЗОВ

ГОСУДАРСТВЕННОЕ ИЗДАТЕЛЬСТВО СОВЕТСКАЯ НАУКА
МОСКВА ☆ 1945

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

А 24726. Подписано к печати 28/XII 1945 г. Тираж 25.000 экз. Объем 27 печ. л. Уч.-изд. л. 45,5. Зак. № 243 Цена 25 руб. Переплет 2 р. 50 к. Формат бум. 70×108/16.

2-я типография „Печатный Двор" треста „Полиграфкнига" ОГИЗ'а при СНК РСФСР. Ленинград, Гатчинская, 26.

ПРЕДИСЛОВИЕ

Предлагаемый курс дарвинизма рассчитан на лиц, имеющих общую подготовку в области описательных дисциплин и общей биологии, включая генетику и основы дарвинизма.

Курс состоит из четырех разделов: Введение, Общие основы дарвинизма, Специальный курс дарвинизма и Заключение. Внутренняя структура этих разделов указана в оглавлении. В основу этого плана положена мысль, что дарвинизм есть самостоятельная биологическая наука и что он имеет свою систему, свой объект исследования и свой метод, изучая качественно особую форму движения — органическую эволюцию. При таком воззрении на курс дарвинизма выработка конкретной системы этой науки представлялась автору настоятельно необходимой задачей, и именно эта мысль была положена им в основу работы над программой по курсу дарвинизма, в составлении которой автор принял ближайшее участие еще в 1937 г. На основании указанного представления о дарвинизме, материал курса построен по-проблемно, а не в форме истории развития эволюционных идей, совершенно так же, как, например, в курсах зоологии или ботаники излагается система этих наук, а не история их. Таким образом, и объем курса, и его проблематика определяются системой дарвинизма, как науки, исследующей органическую эволюцию. Мы отмечаем здесь, что система дарвинизма, как науки, охватывается главами: I, VII—XIII, что же касается остального материала, то он является лишь необходимым введением исторического порядка. В разделе Общие основы дарвинизма излагается учение Дарвина в том виде, как оно было дано нашим основоположником трактуемой здесь науки. Можно спорить о том, следовало ли предпосылать специальному курсу (главы VII—XIII) изложение учения Дарвина. В нашем изложении последнее образует как бы особый концентр, который находит свое дальнейшее развитие в специальном курсе. Можно, конечно, сказать, что в результате такого построения курса возникают элементы повторения, а курс становится несколько громоздким. Однако, с другой стороны, предварительное знакомство с теорией Дарвина позволяет представить ее, как целостную концепцию, — дать общее представление о ней, и уже на фоне этой общей теоретической концепции достигается развитие и изложение системы дарвинизма в ее деталях. Это путь — от известного к неизвестному. Он сообщает всему курсу определенную методологическую установку, в свете которой излагается весь последующий материал.

Проблематика дарвинизма обширна. Автор ограничился самым главным, помня о своем читателе — учащемся. Следует, однако, оговориться, что в ряде случаев автор положил в основу изложения свои личные представления о различных проблемах дарвинизма, — обстоятельство, особенно резко сказавшееся на обсуждении проблем наслед-

ственности. Во всяком случае сохранение на протяжении всего курса конкретной идеологической цельности было основным стремлением автора. Было уделено большое внимание рисункам. В конце книги даны некоторые литературные справки, открывающие читателю возможность шире и глубже ознакомиться с предметом.

Считаю приятным долгом выразить сердечную благодарность за ряд ценных замечаний Г. А. Шмидту, М. М. Местергази, И. Н. Хибарину, П. А. Новикову, Н. Н. Плавильщикову, А. А. Яхонтову, П. М. Жуковскому.

Январь 1945 г. *А. ПАРАМОНОВ*

РАЗДЕЛ ПЕРВЫЙ

ВВЕДЕНИЕ В КУРС ДАРВИНИЗМА

ГЛАВА I

СОДЕРЖАНИЕ И ЗАДАЧИ ДАРВИНИЗМА

§ 1. **Введение.** Современная наука твердо установила общий закон, согласно которому природа «переживает действительную историю»[1]. Следовательно, она должна в каждый данный момент рассматриваться, как этап исторического (эволюционного) развития.

Закон исторического развития распространяется и на органический мир: на царство растений — Regnum plantarum и царство животных — Regnum animalium.

По отношению к живым, биологическим объектам историческое развитие следует рассматривать, как процесс образования качественно новых форм, приведенных в относительное соответствие условиям среды и всегда преемственно связанных непрерывной серией поколений с предшественниками, от которых они произошли в результате глубокого преобразования их организации. В силу этого они связаны узами более близкого или более отдаленного родства.

Древнейшие эры и периоды этого грандиозного потока жизни отделяются от геологической современности трудно вообразимыми промежутками времени, как это видно из табл. 1.

На протяжении этого огромного потока времени историческое или эволюционное развитие живых форм никогда не прекращалось. Живые формы, как видно из таблицы, непрерывно подвергались глубокой качественной перестройке. В недрах диференцирующихся систем возникали и продолжают возникать новые формы. Прежние живые формы приводились к вымиранию, уступая место новым.

Историческая геология свидетельствует, что эволюция живых форм составляет основу характеристики истории нашей планеты. Поток жизни имеет свои причины и закономерности, являясь особой формой движения или развития материи. Впервые Энгельс четко указал на тот факт, что каждая наука «анализирует отдельную форму движения или ряд связанных между собою и переходящих друг в друга форм движения[2]. С этой точки зрения изучение проблем исторического развития живых форм несомненно составляет область особой науки, которую в самой общей форме можно определить как наука об органической эволюции.

§ 2. **Вид, порода и сорт как этапы исторического развития живых форм.** Наука об органической эволюции должна рассматриваться как наука историческая. Изучая эволюцию живых форм, мы вправе за-

[1] Ф. Энгельс, Антидюринг, Госполитиздат, 1938, с. 20.
[2] Энгельс, Диалектика природы, 1941, с. 200.

ТАБЛИЦА 1

Хронология органического мира

Эра	Периоды	Характерные группы организмов
Протерозойская (докембрий)		Плохая сохранность палеонтологических документов, неполнота. Случайные находки аннелид, плеченогих, ракоскорпионов, трилобитов. Позвоночных нет.
Палеозойская, 360 млн. лет	Кембрийский 70 млн. лет	Флора. Отрывочные данные, отпечатки водорослей (?). Фауна. Среди простейших уже имеются современные глобигерины и орбулины. Кишечнополостные представлены древними формами — граптолитами, а также медузами и гидроидами. Настоящих кораллов нет. Широко распространены древние археоциатиды — примыкающий к кишечнополостным особый тип кембрийских животных. Черви: высокодифференцированные аннелиды. Плеченогие представлены преимущественно древними беззамковыми формами. Моллюски еще не играют большой роли и представлены древними формами. Членистоногие: наиболее типичны ракоскорпионы и трилобиты. Иглокожие: господствуют древние стебельчатые формы — Pelmatozoa, в том числе классы Carpoidea, Cystoidea и древние морские лилии. Позвоночных нет.
	Силурийский, 130 млн. лет	Флора. Известковые водоросли. Фауна. Кишечнополостные: древние гидроиды, в том числе граптолиты. Появляются восьмилучевые кораллы (Alcyonaria). Археоциатиды вымерли еще в кембрии. Плеченогие: происходит вытеснение беззамковых новыми замковыми формами. Моллюски достигают мощного развития, в том числе хитоны, брюхоногие, примитивные пластинчатожаберные, головоногие (Nautiloidea). Членистоногие: мощное развитие трилобитов и ракоскорпионов (Eurypterus). Древнейшие воздуходышащие (наземные) формы; древний скорпион, остатки полужесткокрылых. Позвоночные: акулы, двоякодышащие рыбы, кистеперые, панцырники (Ostracodermi). Наземных форм еще нет.
	Девонский (девон) 50 млн. лет	Флора. Появляются многочисленные наземные формы: папоротники, хвощи, семенные папоротники (птеридоспермы), древние древовидные голосеменные растения — кордаиты. Фауна. Кишечнополостные: господствуют четырехлучевые кораллы (Calceola с крышечкой). Силурийские плеченогие приходят в упадок. Господствуют замковые плеченогие, в том числе Spirifer. Моллюски завоевывают моря. В расцвете головоногие, а именно Nautiloidea. Много аммонитов. Членистоногие: трилобиты сокращаются в числе видов. Иглокожие: Cystoidea уступают первое место бластоидеям (Blastoidea). Морских ежей немного. Позвоночные: в расцвете остракодермы, среди них Pterichthys. Много древних акул, химеровые, двоякодышащие, среди них панцырный Coccosteus. Кистеперые в расцвете. Первые стегоцефалы.

Продолжение табл. 1

Эра	Периоды	Характерные группы организмов
	Каменноугольный (карбон) 85 млн. лет	Флора. Папоротники, хвощи, каламиты, древовидные хвощевые растения, семенные папоротники (птеридоспермы), кордаиты (см. выше). Фауна. Кишечнополостные: много мадрепоровых (четырехлучевых) кораллов. Силурийские формы еще существуют. Плеченогие: древние беззамковые в упадке. Широкое распространение получает род Productus, Spirifer и другие замковые. Среди моллюсков характерны легочные формы брюхоногих, дышащих, следовательно, воздухом. Продолжается развитие Nautiloidea, причем кроме древних прямых раковин появляется много закрученных. Среди членистоногих много наземных форм: многоножки, пауки, насекомые, в том числе бескрылые (Aptera), прямокрылые, сетчатокрылые и полужесткокрылые. Пауки еще с членистым брюшком. Трилобиты и ракоскорпионы — на пути к вымиранию. Иглокожие: цистоидеи — в упадке, бластоидеи — в расцвете, много морских лилий. Древние ежи. Позвоночные: много акул, двоякодышащие и кистеперые уменьшаются в числе. Развитие примитивных земноводных — стегоцефалов. Немногие остатки примитивных пресмыкающихся — котилозавров.
	Пермский (пермь) 25 млн. лет	Флора. Каламиты угасают. Папоротники уступают руководящее место хвойным. Фауна. Моллюски характеризуются многочисленными пластинчатожаберными. Среди головоногих много Nautiloidea и аммонитов. Членистоногие: продолжается угасание трилобитов, Позвоночные: многочисленные акулы, немногие кистеперые. Расцвет стегоцефалов (земноводные). Рептилии представлены примитивными формами — котилозаврами и зверощерами.
Мезозой 135 млн. лет	Триасовый (триас) 35 млн. лет	Флора. Папоротники, птеридоспермы, хвощи. Широко распространены гинкговые растения, господствуют хвойные. Кордаиты клонятся к упадку. Фауна. Кишечнополостные: намечается переход от древних четырехлучевых кораллов к новым шестилучевым. Плеченогие в морях уступают господство моллюскам. Появляются новые роды брюхоногих моллюсков и происходит вымирание палеозойских форм. Nautiloidea резко уменьшаются в числе. Аммониты в расцвете. Появляются белемниты. Членистоногие: трилобиты исчезают, уступая место десятиногим ракам. Иглокожие: много морских лилий, однако новых. Древние ежи уступают место регулярным морским ежам (Regulares). Становятся многообразнее морские звезды. Позвоночные: акулы, двоякодышащие; появляются настоящие костистые рыбы. Среди амфибий еще господствуют стегоцефалы. Среди рептилий, кроме котилозавров, развиваются специализованные группы: динозавры, гаттерии, черепахи, древние крокодилы, ихтиозавры, нотозавры, плезиозавры и специализованные зверощеры. Появляются мелкие примитивные млекопитающие.

Продолжение табл. 1

Эра	Периоды	Характерные группы организмов
	Юрский (юра) 35 млн. лет	Флора. Хвощи, папоротники. Хвойные господствуют. Угасают кордаиты и птеридоспермы. Значение покрытосеменных растений возрастает. Фауна. Расцвет мадрепоровых кораллов. Множество новых родов. Плеченогие в полном упадке, Spirifer исчезают. Многочисленные представители семейства Terebratulidea. Моллюски: из Nautiloidea остался только Nautilus. Аммониты представлены новыми видами. Белемниты в расцвете (много видов). Членистоногие: много насекомых — прямокрылые, сетчатокрылые, полужесткокрылые, появляются двукрылые и перепончатокрылые. Иглокожие: много новых форм морских лилий, в том числе свободно передвигающиеся. Расцвет морских ежей. Появляются неправильные ежи — Irregularia. Позвоночные: много примитивных костистых рыб. Огромного развития достигают специализованные группы рептилий, в том числе рыбоящеры (ихтиозавры), плезиозавры, крокодилы (в том числе морские), летающие ящеры — рамфоринхи, птеродактили; многообразные динозавры, например, ходившие на задних ногах камптозавры, игуанодоны, тяжелые стегозавры, огромный диплодокк и т. д. Появляются первоптицы (Archaeornis). Млекопитающие представлены примитивными формами, еще мало специализованными.
	Меловой (мел) 65 млн. лет	Флора. Мощное развитие покрытосеменных однодольных и двудольных, в том числе — тополь, ива, береза, дуб, лавр, клен, эвкалипты и т. д. Значение хвойных относительно снижается, гинкговые клонятся к упадку. Фауна. Многочисленные моллюски, в том числе различные пластинчатожаберные, брюхоногие, головоногие (аммониты). Белемниты еще существуют. Иглокожие: морские лилии уступают первенство морским ежам, среди которых ряд новых форм. Позвоночные: массовое появление костистых рыб. Появляются современные нам типы амфибий. Среди рептилий характерен птеранодон (гигантский летающий ящер). Появляются настоящие ящерицы. Плезиозавры и ихтиозавры вымирают. Зубастые птицы (Hesperornis и Ichtiornis). Млекопитающие: остатки сумчатых и неполнозубых.
Кайнозойская 55 млн. лет	Третичный 54 млн. лет	Флора современная. Широкое распространение тропических и субтропических форм. Фауна. Иглокожие: среди ежей появляется много современных нам родов. Амфибии представлены формами, близкими современным нам. Вымирает большинство мезозойских рептилий. Остаются: гаттерия, крокодилы, черепахи, ящерицы, впервые появляются змеи. Птицы — близки современным нам. Плацентарные млекопитающие — примитивны.
	Четвертичный 1 млн. лет	Современные нам виды животных и растений. Человек.

дяться вопросом, какие единицы (этапы) служат мерой эволюционного процесса.

Если наука об органической эволюции должна быть названа исторической, то единицы ее должны соответствовать историческим этапам органической эволюции. С другой стороны, эта наука тесно связана с практикой сельского хозяйства и исследует эволюцию не только диких, естественно сложившихся форм, но и культурных.

Сочетание указанных выше условий показывает, что единицами системы науки об органической эволюции, в первую очередь, должны быть: а) естественно сложившиеся, или дикие, виды и б) породы домашних животных и сорта культурных растений.

Было предложено очень большое число определений этих единиц. Мы примем здесь следующие, весьма общие, определения.

а) Видом называется происшедшая путем размножения от себе подобных и, следовательно, естественно сложившаяся совокупность форм, обладающих, как правило, общими им всем (по крайней мере в пределах одного и того же возраста и пола) морфофизиологическими признаками и приспособленных к существованию в пределах определенного ареала распространения и известных местообитаний в нем; в пределах этого ареала и местообитаний особи одного вида свободно между собою скрещиваются и дают плодовитое потомство, воспроизводящее по законам преемственности те же общие, т. е. видовые признаки; этот процесс воспроизведения видовых признаков всегда, однако, индивидуализирован, вследствие чего постепенно возрастает неоднородность населения вида, который в конечном счете дифференцируется на различные внутривидовые группы, в том числе на местные расы или подвиды — основу вновь зачинающихся видов.

До настоящего времени описано примерно 1 500 000 видов животных и до 300 000 видов растений.

б) Породой (животных) и сортом (растений) называются культурные формы межвидового или внутривидового происхождения, обладающие сходными спортивно или хозяйственно ценными признаками и свойствами, сложившимися, так же как и их ареал, главным образом под прямым и косвенным влиянием человека. Свойства любой конкретной породы и сорта наследственны, однако, их воспроизведение, как и в пределах вида, индивидуализировано, вследствие чего любая порода и любой сорт, будучи исторически целостными, претерпевают подобно естественному виду (и даже более интенсивно) постоянный процесс дифференцировки на внутрипородные и внутрисортовые формы — основу вновь образующихся культурных форм.

Вид, порода и сорт рассматриваются в системе науки об органической эволюции, как единицы или как этапы исторического развития органических форм.

Из сказанного, разумеется, не вытекает, что эта наука не изучает эволюции более крупных таксономических единиц — конкретных родов, семейств, отрядов, классов, типов. В основе эволюции этих таксономических единиц лежит, однако, эволюция видов. Более того, с точки зрения эволюционного воззрения, они являются продуктом многообразной эволюции видов. Эволюция видов, сортов, пород и более крупных единиц имеет свои особенности и во многом является весьма своеобразным процессом.

Рассмотрим основные, самые общие закономерности органической эволюции.

§ 3. Основные признаки органической эволюции. Эволюция видов

и их производных (о породах и сортах см. главу XIII) совершается в конкретных условиях, в определенной жизненной обстановке. Все, что ее составляет, называется средой жизни. Под средой понимается исторически сложившаяся система биотических (т. е. создаваемых организмами) и абиотических (физико-химических) факторов, воздействующих на любую живую форму на любых стадиях ее индивидуального развития. Кроме понятия среды необходимо ввести более узкое, но весьма важное понятие условий существования. Это понятие было хорошо обосновано в работах Т. Д. Лысенко и его сотрудников. Под условиями существования следует понимать не всю совокупность, а выборочные факторы среды, необходимые организму для прохождения и завершения последовательных стадий его индивидуального развития. Качество каждого выборочного фактора (например, температура, влажность, свет и т. п.) и его количества специфичны для каждой стадии и для каждой живой формы, причем эта специфичность обусловлена исторически сложившимися требованиями последней.

Среда, условия существования и исторически сложившиеся свойства видовой формы имеют огромное значение. Отношения этих факторов определяют собою конкретные закономерности эволюции. Однако, наряду с последними должны быть указаны некоторые общие закономерности исторического развития, приложимые ко всем группам организмов. Ниже дана краткая характеристика этих общих закономерностей органической эволюции.

а) Органическая эволюция, как всякое развитие, непрерывна. Этот тезис следует понимать в том смысле, что любой вид, рассматриваемый во времени, может быть представлен непрерывной серией следующих друг за другом поколений. Повсеместное уничтожение одного из них достаточно, чтобы навсегда прервать его существование. Следовательно, непрерывная серия поколений есть материальная основа непрерывности эволюционного процесса. Понятие о непрерывности его включает в себя также представление о непрерывном количественном накоплении в сериях последовательных форм новых изменений.

б) Накопление новых изменений ведет к качественной перестройке живых форм. Серии поколений не прерывались. Их непрерывность не нарушалась. Однако одно из новых поколений нового геологического горизонта оказалось в результате процесса накопления новых особенностей, настолько отличным от предшествующих, что специалист отнесет его к новому виду. Произошел, следовательно, качественный скачок, качественный перерыв в непрерывной серии поколений.

В этом смысле вполне уместно говорить об единстве прерывности и непрерывности эволюционного процесса.

Эта качественная прерывность непрерывного эволюционного процесса материально выражается в том, что старые виды замещаются происшедшими от них новыми видами. Именно таково содержание процесса смены форм во времени.

в) Эволюционный процесс носит приспособительный характер. Биологические виды эволюируют в процессе приспособления к среде и условиям существования. Культурные формы эволюируют через приспособление их человеком к его хозяйственным или спортивным интересам. Эта особенность органической эволюции составляет один из наиболее характерных признаков ее.

Под приспособлением, или адаптацией, понимается, в первую очередь, исторический процесс, ведущий к развитию органических форм, строение и функции которых приведены в соответствие с их жизненной обстановкой. Во-вторых, под адаптацией понимается

также результат упомянутого процесса, т. е. явление соответствия морфо-физиологической организации живых форм конкретной среде. Этого рода соответствие в известной мере обеспечивает существование живой формы в данных условиях внешней среды.

г) Факты исторической геологии и палеонтологии убедительно свидетельствуют далее о том, что общее направление эволюции ведет к повышению организации живых форм.

Этот процесс крайне сложен и биологически специфичен. Простые эмпирические факты показывают, в частности, что, с одной стороны, группы форм высшей организации происходят от групп низшей организации. С другой же стороны, в геологической современности наблюдается одновременное существование и низших и высших групп органических форм.

Необходимо иметь в виду, что повышение организации составляет, разумеется, главный результат органической эволюции. Однако эволюция может осуществляться и без повышения организации. Этот последний факт не может быть оставлен без внимания, так как органическая эволюция без повышения организации есть одна из форм приспособительного совершенствования организмов.

Нельзя при этом забывать, что процесс приспособления, как правило, происходит не путем гармонического изменения, в соответствии с новыми условиями, тех же форм, которые существовали и раньше, а в результате замещения их новыми, возникшими в процессе преобразования их потомства. При этом старые формы, в том числе и старые виды, уже не соответствующие новым условиям, вымирают.

д) Как и по каким причинам совершается этот процесс, будет рассмотрено ниже (гл. V), тогда как здесь следует напомнить, что если данная форма вымерла, то практически процесс оказывается необратимым. Вымершие виды, независимо от того, дали они начало новым видам или нет, не появляются вновь. Исторически сложившиеся формы, следовательно, неповторимы, эволюция не идет в обратном направлении, она всегда имеет своим следствием возникновение качественно новых форм. В этом смысле необратимость эволюции — ее неповторимость — является одним из характерных признаков ее.

е) Органическая эволюция имеет своим следствием огромное многообразие живых форм. Достаточно вспомнить общую численность биологических видов и качественную неповторимость каждого из них, чтобы представить себе размеры этого многообразия.

Если нам, например, известно до 300 000 видов жуков, то этот факт означает, что любой из этих видов отличен от любого другого. Неповторимость 1 500 000 видов животных и 300 000 видов растений может служить мерилом колоссального многообразия жизни.

Однако, это многообразие не анархично. Напротив, оно строго закономерно и определяется степенью родства между видами и формами их приспособлений к среде.

Всем организмам, населяющим нашу планету, свойственен целый ряд общих особенностей, касающихся даже деталей организации и способов индивидуального развития. Таковы, например, организация животной и растительной клеток, процессы их размножения, явления кариокинеза, поведение хромосом, явления физиологии оплодотворения, явления питания, дыхания, обмена веществ и т. п. Всеобщность многих этих особенностей позволяет обосновать систему особой отрасли биологических знаний — общую биологию, которая изучает биологические закономерности, приложимые ко всем организмам.

Эти факты служат важным доказательством исторической целостности и единства органического мира. С полным правом можно утверждать, что органический мир имеет единое, или монофилетическое, происхождение. Если это так, то становится понятным, что многообразие форм не может быть анархичным.

Однако, оставаясь на почве монофилетических представлений, необходимо в то же время объяснить, каким образом факт единства органического мира может быть сопоставлен с фактом его огромного многообразия.

Если, например, животный мир имеет общий корень происхождения, т. е. возник монофилетически, то в таком случае его многообразие можно объяснить лишь как результат его эволюции в разных направлениях от общего корня, т. е. как результат дивергенции.

Закон монофилетического происхождения органических форм и закон их дивергентного развития составляют, наряду с перечисленным выше, важные элементы общей характеристики эволюционного процесса.

Перечисленные выше общие закономерности эволюции имеют свои причины, вскрытие которых должно быть основной задачей науки об органической эволюции. Эту задачу выполнил Чарлз Дарвин (1809—1882), создавший стройное эволюционное учение, основная ценность которого и заключается в выяснении факторов, причин или движущих сил органической эволюции. Дарвин показал, что эволюция организмов движется *естественным отбором,* в процессе которого через непрерывное вымирание менее приспособленных форм достигается выживание тех организмов, которые лучше соответствуют или более приспособлены к конкретным условиям среды.

В свете теории отбора факты и закономерности органической эволюции получили подлинно научное, материалистическое и вместе с тем методологически однозначное причинное объяснение. Именно в этих условиях знания об органической эволюции превратились в целостную систему знаний, в которой все элементы, все вопросы, все стороны эволюционной проблематики вскрываются в их естественных, а потому и необходимых связях. Вследствие описанных отношений оказалось, что эволюционное учение Дарвина, или дарвинизм, покрывает собою все поле эволюционной проблематики и что все категории фактов органической эволюции укладываются в его системе и причинно объясняются в ней. Дарвин показал, что органическая эволюция идет через приспособление живых форм к условиям среды. Далее, он выяснил, что приспособленное состояние их достигается в рядах поколений в результате выживания тех особей, которые изменились, и притом — в относительном соответствии с условиями среды. Следовательно, Дарвин показал, что приспособительная изменяемость живых форм есть необходимое условие, без которого они не могут удержаться в жизни. Тем самым было доказано, что органическая эволюция есть необходимость, т. е. представляет собою особую форму движения или развития живой природы.

Итак, эволюционная теория Дарвина: 1) показывает, что органическая эволюция есть биологическая необходимость, 2) вскрывает тем самым, что вопрос идет об особой форме движения (развития) материи, 3) дает возможность утверждать на этом основании, что эволюционная проблематика составляет предмет особой науки, 4) предлагает методологически однозначное материалистическое причинное объяснение всем фактам эволюции, 5) покрывает собою все поле эволюционной проблематики.

Ни одна другая эволюционная теория не достигает подобных результатов, почему наука об органической эволюции по справедливости и должна быть названа, в честь ее основоположника, *дарвинизмом.*

Мы можем теперь перейти к выяснению содержания дарвинизма и задач, которые он выполняет.

Само собой понятно, что дарвинизм изучает органическую эволюцию. Исследование органической эволюции имеет, однако, свою внутреннюю логику, которая была обоснована Дарвином и продвинута вперед его последователями. Рассмотрим в кратких чертах, какие проблемы дарвинизм исследует и что составляет основное содержание его.

§ 4. Основное содержание и проблематика дарвинизма. Органическая эволюция является фактом природы. Однако процесс органической эволюции, по крайней мере естественных видов, как мы видели выше (табл. 1), происходит в масштабах геологического времени. Само собою понятно, что ни один исследователь не может, следовательно, непосредственно наблюдать превращение, или *трансформацию,* естественных видов. Он может наблюдать только отдельные элементы этого грандиозного процесса и, обобщая их, синтезировать разрозненные факты, свидетельствующие в пользу эволюционных представлений, в целостную картину исторического развития органических форм. Сгруппированные в известном порядке, эти факты образуют стройную систему доказательств эволюции, под которыми мы понимаем все те факты биологии, которые объяснимы только с точки зрения эволюционной теории.

Доказательства эволюции и составляют первую проблему, которую исследует дарвинизм. Легко понять, что факты эволюции составляют фундамент научного познания ее.

Однако ограничить себя лишь регистрацией фактов наука не может. Явления природы только тогда становятся предметом истинного научного знания, когда достигается их причинное понимание. Специально в отношении фактов органической эволюции вопрос идет о выяснении причин, движущих сил или факторов, обусловливающих трансформацию видов.

Проблема факторов, или движущих сил (причин) эволюции составляет вторую группу вопросов, которые исследует дарвинизм. Дарвин показал, что такими факторами эволюции являются: изменчивость, наследственность и отбор. *Изменчивость* дает материал для эволюции органических форм, *наследственность* закрепляет результаты изменений в последующих поколениях, *отбор,* истребляя всех неприспособленных, тем самым сохраняет формы, изменения которых оказались в соответствии с условиями среды. Действуя из поколения в поколение, отбор указанным путем непрерывно накопляет приспособительные изменения, перестраивает органические формы, создает новые виды.

Выше уже указывалось, что на почве теории отбора Дарвин показал, что органическая эволюция есть биологическая необходимость.

Следовательно, причинное объяснение эволюции служит в то же время и основным доказательством ее, в свете которого все остальные доказательства эволюции приобретают полную достоверность.

Вот почему проблема факторов эволюции занимает в проблематике дарвинизма центральное место. Как совершенно правильно указал крупнейший русский дарвинист — К. А. Тимирязев, Дарвин именно потому и оказался в силах убедить своих современников в реальном существовании эволюционного процесса, что он объяснил, по каким причинам он осуществляется.

Итак, факторы эволюции являются ее движущей силой. Однако отсюда понятно, что если они имеют значение движущей силы трансформации видов, то они должны быть и направляющей силой ее, определяющей пути и закономерности органической эволюции.

Проблема путей (направлений) и закономерностей органической эволюции и составляет третью группу вопросов, которые исследует

дарвинизм. В основе ее лежит точное изучение индивидуального развития организмов, или их *онтогенеза*. Онтогенез любого организма исторически обусловлен и несет в себе печать истории вида — его *филогенеза*. Сравнивая онтогенетическое развитие различных форм и их морфо-физиологическую организацию, исследователь получает возможность выяснить родственные отношения между ними, т. е. их *филогенетические отношения*. Шаг за шагом раскрывается перед нами широкая картина филогенетических связей между различными группами организмов — видами, родами, семействами, отрядами, классами и типами. Возникает конкретное общее представление о *филогении* всего животного и растительного мира, выясняются пути и закономерности органической эволюции. Все эти вопросы составляют область *филогенетики*. Было выяснено, что можно говорить об общих закономерностях эволюции, которые и составляют область *общей филогенетики*. Однако эволюция каждой группы организмов протекает специфично, по-своему, и, следовательно, изучение закономерностей эволюции отдельных групп составляет предмет *частной филогенетики*. Таково в общих чертах содержание проблемы путей и закономерностей органической эволюции.

Исследование движущих сил, закономерностей и направлений эволюционного процесса приводит к причинному объяснению тех основных общих особенностей его, которые были кратко охарактеризованы в § 3. В свете теории отбора раскрываются причины непрерывной качественной перестройки органических форм (§ 3, б), материалистически объясняются причины приспособленной (*целесообразной*) организации живых форм (§ 3, в), процесс повышения организации (§ 3, г). Становятся понятными также причины *многообразия* живых форм, как следствия управляемой отбором дивергентной эволюции и многие другие явления, рассматривавшиеся до Дарвина по преимуществу в чуждом материализму аспекте. Особенно большое значение приобрело предложенное Дарвином объяснение *органической целесообразности*. До Дарвина явления приспособлений (целесообразной организации) рассматривались как неразрешимая загадка природы. Дарвин показал, что наблюдаемая нами приспособленность организмов к условиям среды есть прямое следствие влияния отбора, уничтожающего всех менее приспособленных, вследствие чего из поколения в поколение выживают относительно более приспособленные формы.

Замечательно, что в свете дарвиновского причинного объяснения эволюции все факты ее получили однозначное объяснение, охватившее все стороны, все особенности трансформации живых форм.

Выше были определены основные проблемы, изучением которых занимается дарвинизм и которые составляют его содержание. Однако это последнее еще не исчерпывает тех задач, которые ставит перед собою дарвинизм. Дальше мы увидим, что дарвинизм тесно связан с практикой животноводства и растениеводства, разведения пушных зверей, рыбоводства, пчеловодства и т. д. Исследуя эволюцию естественных видов, дарвинизм в то же время ставит перед собою задачу непрерывного создания новых пород животных и растений, удовлетворяющих экономические запросы и требования человека.

Таким образом, познание факторов эволюции, ее движущих сил преследует не только теоретические задачи, но и разрешение важных народнохозяйственных проблем. Важной задачей дарвинизма является направленное создание новых сортов и пород, т. е. управление их эволюцией.

Проблема управления эволюционным процессом и составляет четвертую, завершающую, синтетическую проблему дарвинизма, венчающую эту науку и придающую ей огромное, трудно переоценимое значение.

Конечной задачей человека является полное овладение органическим миром, полное вовлечение его в орбиту хозяйственных интересов человеческого общества.

Вовлекая животный и растительный мир в орбиту своих хозяйственных интересов, человек переделывает органические формы, создает новые сорта растений и породы животных. Однако, как мы видели, естественный эволюционный процесс продвигается медленными шагами. Его темпы не могут удовлетворить запросы хозяйства. Поэтому в основе направленного создания новых сортов и пород лежит ускорение темпов эволюции.

Особенно большое значение проблема направлений эволюции и вопрос об ее темпах приобрели в условиях социалистической культуры СССР, стремящейся и имеющей широкие возможности к максимальному развитию производительных сил природы.

Поэтому именно в Советском Союзе проблема управления эволюционным процессом приобрела особенно большое значение, способствуя в то же время и развитию остальных проблем дарвинизма.

Итак, дарвинизм может быть определен, как наука о фактах, движущих силах, закономерностях, направлениях и методах управления эволюционным процессом. Внутренняя структура курса указана в оглавлении.

§ 5. Общее значение дарвинизма. Следует помнить, что отдельные элементы системы дарвинизма послужили основой для развития больших и очень важных прикладных дисциплин, как разведение животных, селекция полевых, плодоовощных и плодоягодных культур и т. п. Эти дисциплины обособились и представляют особые отрасли прикладных знаний, имеющих большое значение в установлении общих и частных закономерностей органической эволюции. Они, вопреки некоторым представлениям, не заменяют собою дарвинизма, систему которого нельзя, конечно, сужать до степени отрасли сельскохозяйственных знаний, как это иногда делается. Если расцвет сельскохозяйственных знаний в СССР питает теорию дарвинизма, то, с другой стороны, органическая связь дарвинизма с теорией и практикой сельского хозяйства оказывает значительное влияние на последнюю.

Дальше мы увидим, что наиболее выдающиеся советские дарвинисты, высоко расценивая значение практики сельского хозяйства в развитии теории дарвинизма, в то же время разрабатывали эту последнюю, исходя из интересов практических вопросов земледелия, растениеводства и животноводства.

Таким образом, извлекая из сельскохозяйственной практики ряд данных для построения теории, дарвинизм в свою очередь обогащает практику.

Однако значение дарвинизма определяется не только практикой сельского хозяйства. Тот факт, что теория Дарвина была высоко оценена основоположниками марксизма-ленинизма, а с другой стороны, подвергалась и подвергается нападкам со стороны многих реакционных представителей науки, показывает, что дарвинизм имеет большое мировоззренческое значение. Его система служит мощной опорой развития материализма в естествознании. Всегда следует иметь в виду, что борьба против дарвинизма повсюду была тесно связана с защитой различных реакционных идеалистических концепций.

Дарвинизм имеет большое значение как мощная опора диалектико-материалистической философии, т. е. философии пролетариата. В вековой борьбе идеализма и материализма дарвинизм решительно склоняет чашу весов в пользу последнего. Именно в этой связи Маркс указывал на дарвинизм как на естественнонаучную основу его взгля-

дов [1] и даже как на естественно научную опору исторической классовой борьбы [2]. Система дарвинизма неизбежно ведет к материализму, вместе с тем она показывает справедливость диалектического понимания природы. Многие общие вопросы материалистической диалектики, как, например, закон единства противоположностей, проблема скачкообразного, прерывистого развития, борьба против ходячего, вульгарного, механистического понимания его, разработка проблемы органической целесообразности, проблемы случайности и необходимости и т. п., получают особо яркую конкретизацию на биологическом материале, рассматриваемом в свете дарвинизма.

Все это делает понятным общее значение дарвинизма в социалистическом строительстве, а равно в распространении диалектико-материалистической философии в широких массах. В описанной области дарвинизм не менее важен, чем в области сельского хозяйства.

Дарвинизм приучает исторически мыслить. Он показывает, что развитие есть необходимость. Этот общий закон четко выявляется на биологическом материале, но он имеет абсолютное значение, так как развитие или движение, в качественно различных формах, присуще и неорганической природе, и живым организмам, и обществу, и человеческому духу. Поэтому последовательный дарвинист неизбежно становится поборником идеи всеобщности развития, идеи прогресса и совершенствования.

Естественно, таким образом, что в условиях социалистической культуры, развивающейся в СССР, дарвинизм получил возможность занять ведущее место в системе биологических наук.

---

[1] Маркс и Энгельс, Сочин., т. XXII, 1929, с. 551.
[2] Маркс и Энгельс, Письма, 1931, с. 118.

ГЛАВА II

КРАТКИЙ ОЧЕРК ИСТОРИИ ЭВОЛЮЦИОННЫХ ИДЕИ В ДРЕВНИЕ, СРЕДНИЕ И НОВЫЕ ВЕКА

§ 1. Введение. Как уже указывалось, основоположником учения об органической эволюции как самостоятельной науки следует считать Чарлза Дарвина. Было бы, однако, неправильным думать, что история трактуемой здесь науки открывается только со времени появления его работ. Напротив, отдельные элементы науки об органической эволюции разрабатывались задолго до Дарвина. Эти элементы накапливались и развивались по мере роста биологических знаний и в то же время определялись социальными и общественно-историческими условиями, влиявшими и на их содержание и на форму их выражения. При этом отдельные идеи эволюционного значения не только не связывались с какими-либо эволюционными теориями, но, напротив, обычно были вкраплены как отдельные блёстки, в конгломерат метафизических идей и философских систем, не имеющих ничего общего с эволюционной теорией.

Таким образом, истории науки об органической эволюции предшествовал длинный период постепенного накопления и развития ее элементов. Прослеживая историю этого процесса, можно составить себе более полное представление о тех задачах, которые должны были встать перед наукой об органической эволюции, и о тех фактах, которые ей надлежало объяснить.

§ 2. Элементы эволюционных представлений в произведениях античных философов-ученых. Зачатки элементов общей теории развития явственно выражены в произведениях античных философов и ученых, разработавших главнейшие направления философской мысли и заложивших основания наук о природе.

Не вдаваясь в подробный анализ философских воззрений античных ученых, отметим, что они широко разрабатывали две основные натурфилософские идеи, а именно: идею единства природы и идею ее развития, на почве которой и трактовалось ее многообразие как следствие развития. Античные ученые широко интерпретировали также проблему причин развития. Правда, причины развития (движения) понимались многими философами древности механистически, а другими — телеологически. Однако у них мы наблюдаем и зачатки диалектического понимания развития природы. Так, Гераклит (конец VI в. до н. э.) принимал, что началом всех вещей является огонь, который толкуется им, как начало, вечно изменяющееся, существующее в движении. Гераклит сделал важное указание, что развитие каждого явления или вещи есть результат борьбы противоположностей, возникающей в самой системе явления или вещи. Это положение и составляет основу диалектико-материалистического

понимания развития, предложенного Гераклитом. Ленин (Философские тетради) рассматривает Гераклита, как основоположника диалектического мышления.

Нельзя здесь не подчеркнуть, что представления античных ученых были далеки от голой абстракции; напротив, они по преимуществу основывались на наблюдениях, что вполне естественно при описанном выше материалистическом миропонимании. Необходимость наблюдения вытекала из самой деятельности греков, из практики их земледелия, скотоводства, рыбных и других промыслов, торговли, мореплавания и т. п. Она теснейшим образом связывалась с интересами рабовладельческого общества. Об удельном весе опыта и наблюдения в системе античной науки свидетельствует, например, гераклитовская постановка проблемы познания. «Я предпочитаю — указывает он — то, что доступно зрению, слуху и изучению».

Греческая наука накопила некоторое количество биологических знаний фактического характера. Греки изучали наружную морфологию и анатомию животных, им были известны некоторые явления зародышевого развития животных, они интересовались тератологическими явлениями (тератология — учение об уродствах) и т. п. Некоторые биологические обобщения античных ученых с очевидностью основаны на наблюдениях. Так, например, Демокриту принадлежит мысль о необходимости делить животных на кровеносных (позвоночных) и бескровных (беспозвоночных). В сочинении «О диете» (V в. до н. э.) перечисляются 52 вида съедобных животных, расположенных в системе, начиная от наземных четвероногих (млекопитающие) и кончая моллюсками и ракообразными.

Этот факт указывает на широкое применение сравнительного метода исследования, без которого установление систематических групп невозможно. Однако вскрытие многообразия органических форм имело и другое, более широкое значение. В свете идеи единства природы оно ставило на очередь проблему происхождения многообразия органических форм. Античная наука широко развивала идею самозарождения организмов из общего материального начала. Так, Анаксагор (V в. до н. э.) учил, что семена растений произошли из воздуха, а семена животных — из огня. Эмпедокл (V в. до н. э.) производил организмы из первобытной тины земли. Демокрит также полагал, что живые существа — продукт влажной земли. Влага и теплые солнечные лучи — основные факторы самозарождения.

Однако, если таков субстрат жизни, то ее многообразие должно быть результатом многообразного превращения, или развития. Последняя идея, столь характерная для античной философии, целиком применяется к органическому миру.

Своеобразную гипотезу развития жизни на земле развивал Эмпедокл. Он учил, что первоначально из первобытной тины образовались части животных тел. Однако соединяющее начало Любви, противоположное началу Ненависти, впоследствии связало органы в животные тела, причем процесс, по Эмпедоклу, протекал на основе случайных сочетаний: «как кто с кем повстречался».

В результате появилось множество уродов «с двойными лицами и двойной грудью, рожденный быком с головой человека», люди с бычьими головами и т. п. Эти уроды оказались нежизнеспособными и на земле сохранились только гармонические существа, которые и размножаются поныне.

Идея развития органического мира имеет широкое распространение в античных философских системах, и мы встречаемся с ней на протяжении всей античной культуры, вплоть до ее упадка (см. ниже).

Причины органического развития, как видно на примере биологической концепции Эмпедокла, трактуются в духе общих представлений соответственных философских школ (например, у Эмпедокла на основе его учения о «Любви» и «Ненависти»).

Успехи античной биологии в значительной степени послужили общим основанием для формирования биологических познаний величайшего философа и ученого античной древности Аристотеля.

§ 3. Аристотель (384—322 до н. э.) получил разностороннее образование. Современник и сподвижник Александра Македонского, Аристотель имел возможность углубить и расширить свои познания в области общего землеведения, а также фауны и флоры различных стран. Необходимо, однако, подчеркнуть, что Аристотель учел и синтезировал весь биологический материал своих предшественников. Прокладывая новые пути в науке, он внимателен к прошлому.

Придавая огромное значение наблюдению и опыту, Аристотель всеми доступными в его время средствами изучал животных (не только их наружную морфологию, но и анатомию). В его работах о животных («История животных», «О частях животных», «О возникновении животных» и др.) много ошибочных представлений, но в то же время много верно и точно установленных фактов, показывающих в Аристотеле тонкого наблюдателя, считавшего, что «рассматривать природу теоретически следует на основании учета большого числа явлений».

Аристотель применял сравнительный метод исследования и стремился установить общие закономерности строения животных и причинное понимание их организации. Описывая органы животных, он пытался выяснить их значение, ставя вопрос, «ради чего» существует орган.

Правда, этот вопрос связан с телеологическими принципами философии Аристотеля [1], с его представлениями о целях, якобы осуществляемых в живой природе. Каждый орган, по Аристотелю, предназначен к выполнению определенной цели. Однако, независимо от телеологического разрешения вопроса, самая постановка его отражала факт действительного существования определенного назначения любых органов. Идея «ради чего» имела прогрессивное значение и способствовала познанию организма. Пытаясь выяснить «цель» органа, Аристотель ставил вопрос об его функциях.

Телеологический аспект приводил Аристотеля и к многочисленным наивным ошибкам в понимании функции органов. Но не надо забывать, что в объяснении происхождения органической целесообразности он возражал еще более наивным представлениям механистов. Ошибки Аристотеля не умаляют исторического значения его работ.

Прежде всего, он многое сделал в области анатомии животных. Изучая ее на различных объектах, он добился значительных успехов. Так, он довольно точно проследил общую топографию пищеварительного аппарата и половых органов различных животных, частично исследовал кровеносные сосуды и сердце, элементы скелета и т. п. Всюду при изучении анатомии животных Аристотель широко применял сравнительный метод исследования, сыгравший огромную роль в выяснении им ряда обобщений. Так, в работах Аристотеля очень явственно высказываются представления об аналогичных органах (см. далее). В книге «О частях животных» говорится: «Я разумею под аналогом следующее: одним присуще легкое, другим оно не присуще; но то, что для имеющих его представляет собой легкое, то для других нечто иное, взамен его...». В аристотелевское понятие «аналогия» включается также представление о гомологичных органах. Так, в указанной выше книге говорится, что рыба отличается от птиц по аналогии признаков: что у последней перо, то у первой — чешуя», т. е. устанавливается предположение об общем происхождении пера птиц и чешуи рыб. Аристотель явственно говорит также о корреляции частей тела, указывая на закономерности зависимых связей между определенными органами. Например, у копытных наблюдаются рога; у не имеющих копыт никогда нет и рогов и т. п. Следовательно, возникновение одних органов тесно связано (коррелировано) с существованием других.

Сравнительный метод приводит Аристотеля к элементам учения о едином плане строения.

Аристотель описал также ряд фактов в области эмбриологии и в частности — стадии развития цыпленка. Им была высказана идея о размножении животных путем почкования, указаны факты партеногенетического размножения, описаны некоторые тератологические явления. При этом он был свободен от мифологической оценки их и критически относился к мнениям других наблюдателей. Ряд соображений высказывает Аристотель об явлении наследственности и т. п.

---

[1] Телеология — учение о конечных целях, якобы осуществляемых природой.

Аристотель наметил основные вехи будущей систематики животного царства и набросал общие контуры некоторых естественных групп организмов. Великий натуралист дал точные описания около 510 форм животных.

Система животного мира по Аристотелю рисуется в следующем виде:

А. Кровеносные (позвоночные):
а) живородящие четвероногие (млекопитающие);
1) человек, 2) обезьяны, 3) многопальцевые (хищники, грызуны, насекомоядные), 4) парнокопытные, 5) клыкозубые (свиньи), 6) однокопытные, 7) безногие живородящие (киты), 8) ветреннокожие (летучие мыши);

б) яйцеродные с перьями (птицы);
в) яйцеродные четвероногие (рептилии);
г) яйцеродные безногие, живущие в воде (рыбы).

Б. Бескровные (беспозвоночные):
а) мягкотелые (моллюски);
б) мягкоскорлуповые (раки, крабы, лангусты и другие формы);
в) насекомые (жуки, перепончатокрылые, мухи, многоножки, пауки, кольчатые черви);
г) раковинные (преимущественно моллюски), а также иглокожие и другие формы современной систематики.

§ 4. Идея лестницы существ. Для истории эволюционной идеи огромное значение имеет тот факт, что биологические явления рассматривались Аристотелем под углом зрения определенной философской системы.

Становясь в этом вопросе на материалистическую почву, Аристотель рассматривал материю в ее движении. Вне проблемы движения он считал невозможным ставить проблему познания природы, ибо «незнание движения необходимо влечет за собой незнание природы». Подобная постановка проблемы познания природы, несомненно, содержит в себе элементы диалектического понимания ее.

Однако в определении причин движения Аристотель уходит в сторону и от диалектики и от материализма. Причину движения материи Аристотель искал в существовании особого нематериального фактора — «Первого двигателя». Под последним Аристотель понимал некоторое высшее, но в то же время входящее в систему природы, активное начало, обусловливающее стремление последней к движению.

«Первый двигатель» есть чистая, вечно существующая *Форма*. Последняя и определяет сущность каждой природной вещи. Природная вещь (например, животные, растения) есть единство косной *Материи* и *Формы*. Форма обусловливает прежде всего чувственно воспринимаемые свойства вещи. Во-вторых, она есть причина вещи, т. е. фактор, обусловивший самое ее развитие, ее формирование. В-третьих, «Форма» есть цель, которая в данной вещи осуществляется («ради чего»).

В этих представлениях явно сказываются колебания Аристотеля между материализмом и идеализмом. С одной стороны, всякая вещь рассматривается в движении, ей необходимо свойственном. Она и ее движение понимаются, как нечто объективно существующее и потому поддающееся чувственному восприятию. Аристотель в этом вопросе целиком стоит на материалистической почве. Он идет от природы к человеку, от материи к идеям. Однако, с другой стороны, причина движения, «Форма», есть начало нематериальное. Следовательно, проблема «Формы» решается Аристотелем на почве идеализма, который еще усугубляется учением о целях, якобы осуществляемых природой, обладающей стремлением к совершенству, т. е. к чистой «Форме».

По Аристотелю тела (вещи) природы отличаются друг от друга по степеням сложности организации, выражая собою различные ступени ее совершенства, различные степени приближения к чистой «Форме».

Отсюда идея Аристотеля о ступенеобразном расположении существ, как общем законе живой природы, отражающей ее ступенчатое многообразие.

Этот общий закон выражен Аристотелем в его книге «О частях животных» следующим образом: «Природа переходит непрерывно от тел неодушевленных к животным, через посредство тех, которые живут, но не являются животными, таким образом, что одно совсем мало отличается от другого вследствие их близости друг к другу».

Выраженная в этой формуле идея известна в истории науки под названием идеи *лестницы существ*. На низших ее ступенях расположены минералы, далее следуют растения, затем «зоофиты» («животно-растения», к которым Аристотель относил, например, актиний, асцидий и другие формы); далее последовательно идут низшие животные, высшие животные (воздуходышащие четвероногие, т. е. млекопитающие) и человек.

Несомненно, что лестница существ Аристотеля далека от идеи исторического развития органической природы. Ступени лестницы образуют ряд постепенных переходов, но высшие ступени вовсе не происходят от низших. Весь ступенчатый ряд «лестницы» Аристотеля не есть генетический, преемственный ряд, он знаменует собою лишь разные, вечно существующие степени приближения к чистой «Форме», конкретизируемые природой в определенных живых телах.

Однако идея лестницы существ должна расцениваться, как способ объяснения опытно познаваемой природы и ее закономерностей — ее «порядка». Если отбросить философское содержание, которое вкладывал в нее Аристотель, то все же окажется, что в идее лестницы он подчеркнул основную закономерность многообразия живых форм, а именно, ее восходящую ступенчатость, совершенно правильно выдвинув на первый план ведущую мысль о прогрессе в организации живых форм.

Несомненно, что наиболее выдающимся представителем аристотелевской школы был Теофраст (371—286 до н. э.), продолживший работы Аристотеля в области ботаники.

Рассматривая природу в ее движении, Теофраст защищал идею ее единства. Он указывал, что закономерности развития, питания и размножения животных и растений подчиняются единому плану. Семя растения Теофраст трактовал как растительное яйцо и т. п.

Теофраст в еще большей мере, чем Аристотель, придавал значение опыту и наблюдению, как единственным источникам истинного знания. Он горячо защищал индуктивный метод исследования и, несомненно, был одним из основоположников научной ботаники. Труды Теофраста по зоологии, к сожалению, не сохранились.

§ 5. Элементы эволюционизма в произведениях ученых и философов периода упадка античной культуры. В конце IV и в начале III в. до н. э. появляются признаки упадка античной культуры. Закат античного греческого рабовладельческого общества сопровождается ростом идеалистических учений и мистицизма. В III в. до н. э. последним противостояли: а) материалистическая школа Эпикура, б) школа стоиков и в) представители школы Аристотеля (так называемые перипатетики), наиболее крупным представителем которой был рассмотренный нами Теофраст.

Эпикур (342—240 до н. э.) развивал воззрения атомистов, подобно им целиком основываясь на материалистическом понимании природы. Как и атомисты, он рассматривал атомы, как неизменные неделимые единицы. Эпикур ввел в науку представление об атомном весе, различном у разных атомов. В отличие от чисто механических представлений Демокрита о вещах, как простой совокупности атомов, Эпикур рассматривал вещи, как специфическое качественное единство атомов.

Философия Эпикура в необычайно ярких красках излагается в знаменитой поэме римского эпикурейца Лукреция Кара (99—55 до н. э.) «О природе вещей».

В этой поэме Лукреций излагает стройную материалистическую концепцию мироздания и в частности — развития органического мира, целиком основанную на принципах школы атомистов.

Важнейшей идеей, которая проводится в поэме, является мысль об естественном возникновении организмов из неорганической природы. Природа рассматривается в ней как единство, а ее многообразие как результат процессов превращения.

Наиболее крупное значение в области зоологии среди римских авторов принадлежит Плинию Старшему (27—79 н. э.), занимавшемуся и ботаникой. В VIII—XI книгах его обширной компилятивной «Естественной истории» сообщается ряд научных данных о различных животных, в особенности сельскохозяйственных, но наряду с этим нагромождается множество совершенно фантастических сведений, заимствованных из вторых, третьих и даже четвертых рук.

Исследовательский дух, характеризующий работы Аристотеля, здесь в значительной степени угасает.

Перечисленные выше основные завоевания античной науки не позволяют, разумеется, рассматривать ее представителей как эволюционистов. Правда, идея лестницы существ оказала мощное влияние на развитие сходных концепций нового времени. Впоследствии, уже в иной связи, она вошла в систему эволюционного учения, как закон повышения организации живых форм в ходе исторического развития. Однако именно исторический аспект и чужд античной науке, в которой отсутствует мысль о непрерывном и неповторимом процессе возникновения качественно новых форм. Напротив, античная идея развития ближе к представлениям о вечном кругообороте, циклическом возникновении и уничтожении вещей. И даже аристотелевская лестница существ есть только стройный ряд извечных, постоянных ступеней совершенства, конкретизируемых в определенных растительных и животных телах природы различной высоты организации.

Кроме того, античное понимание развития природы носило весьма общий характер. Греки не диференцировали понятия развития (движения) по его специфичным, качественно отличным формам. Например, не делалось никакого различия между качественно отличными закономерностями развития физических тел, живых форм, наконец, общества и человеческого духа. Поэтому под общую формулу развития подводились процессы кругооборота веществ, периодические явления природы, индивидуальное развитие организмов, представления о циклических превращениях в природе и т. п.

Эти отношения вполне естественны и понятны. Как справедливо указывает Энгельс, «так как греки еще не дошли до расчленения, до анализа природы, то она у них рассматривается, как целое, в общем и целом. Всеобщая связь явлений в мире не доказывается в подробностях... для греков она является результатом непосредственного созерцания» («Диалектика природы»).

Эти особенности античной науки следует оценивать, однако, не как ее недостатки, а лишь как необходимый этап ее истории. Античные ученые стояли на пути, ведущем к открытию законов природы.

§ 6. Положение науки в средние века. Развитие научных знаний в течение средневековья, в особенности в области учения о развитии природы, было ничтожно. Элементы этого учения могли расти только на почве расширяющейся фактической базы. Сколько-нибудь значительного обогащения фактическими знаниями из области наук о природе не было (малое распространение образованности среди населения, отсутствие далеких путешествий, заморской торговли, образованность была сосредоточена почти исключительно в стенах монастырей, и, естественно, главный интерес возбуждали вопросы богословия).

В области биологии господствовали различные сочинения мифологического характера, а в дальнейшем широкое развитие получили различные *схоластические школы*, которые хотя и были неоднородны и даже вели между собой борьбу, однако в основном были построены на формально логических спекуляциях и принципиальном отказе от опыта и наблюдения, заменяемых господством веры. Естественно, что в таких условиях не могло быть и речи о систематическом нако-

плении знаний о многообразии органической природы. Работы античных ученых, в том числе и Аристотеля, долгое время не были известны в Европе. Но, к счастью, их сохранила арабская культура VIII—XII веков, и именно сочинения античных мудрецов, в том числе Аристотеля, проникли потом и в Европу. В 1260 г. Вильгельм Мербеке перевел на латинский язык «Историю животных» Аристотеля. Стали известны и другие работы великого ученого. Однако схоластика использовала и приспособила научные идеи Аристотеля для своих целей. Так, учение Аристотеля о «Форме», которое, по сути, было частью его учения о природе, схоласты свели к учению о боге, как деятельной силе, стоящей над и вне природы. Наиболее типичный представитель схоластики — Томас (Фома) Аквинат (1225—1274) учил, что бог есть чистая форма. Он воскресил также аристотелевскую лестницу существ, превратив ее, однако, в ряд иерархических, соподчиненных ступеней, верхние из которых были заселены ангелами, а над ними был бог. Из учения Аристотеля схоласты сохранили преимущественно его идеализм. В XIII—XIV веках начинается пробуждение интереса к положительному знанию. Альберт Больштедский (Альберт Великий, 1200—1280) написал 24 фолианта о животных, следуя в их трактовке за Аристотелем и Плинием. В этой работе было много мифологического элемента, но вместе с тем Альберт Больштедский призывал к изучению природы путем наблюдения и, несомненно, содействовал пробуждению интересов к естествознанию.

Революционером эпохи нужно считать Рожера Бэкона (1214—1294), поднявшего знамя протеста против схоластики и звавшего к опыту и наблюдению, как средству причинного познания природы.

§ 7. Эпоха Возрождения. В течение эпохи Возрождения существенно изменяется социальная структура основных западноевропейских государств и развиваются элементы капиталистических отношений. Развитие торговли, рост мореплавания и географических открытий благоприятствовали быстрому прогрессу землеведения и расширению знаний о людях и многообразном растительном и животном мире земли.

Широкое распространение получило книгопечатание, изобретенное в 1440 Гутенбергом. Книга становится мощным оружием развивающейся буржуазии в ее борьбе с классом феодалов. Быстрое развитие типографской техники и сравнительно большие (для того времени) тиражи удешевляют книгу и демократизируют ее. Появляются большие типографии и книжные лавки. Любовь к образованности хорошо отображается в росте университетских центров. Организуются также многочисленные ботанические сады и естественноисторические музеи.

В разных областях естествознания большое значение получает материалистическое понимание природы и идея об опытном познании ее.

Учение о примате опыта с особенной силой было развито в замечательных работах Френсиса Бэкона (1561—1628), знаменитого английского философа, методолога Эпохи Возрождения, родоначальника нового естествознания, основанного на опыте и наблюдении.

Бэкон боролся за новую науку, цель которой — изобретение, дающее человеку в руки оружие для борьбы за господство над природой. Эта целеустремленная наука должна строиться, по Бэкону, на *индуктивном методе исследования,* когда какое-либо общее положение (закон) выводится из многих единичных наблюдений и фактов. Чистый опыт (vera experientia) — такова основа науки. Изобретение основано на точном знании законов природы, а отсюда бэконовское требование об изучении природы, о внимании к естествознанию. «Естествознание, — писал Бэкон, — должно считаться матерью всех наук». Познание природы — важнейшее условие целеустремленного изобретательства. Бэкон выдвигал и другое требование: наука не должна быть только достоянием монастырей и феодалов, — она переходит в руки нового восходящего класса — буржуазии.

В Англии Гоббс (1588—1679) защищал мысль, что рациональное познание природы и общества может быть сведено к математическим законам и методам, так как все явления измеримы. Гоббс признавал объективное существование материальных тел и придавал ведущее значение в их познании опыту и наблюдению, полностью отвергая нематериальный мир и бытие бога.

Во Франции развитию наук способствовал математик и философ Рене Декарт (1596—1650), основоположник аналитической геометрии. Декартовская философия была основана на признании материального мира, существование которого утверждалось им через реальность своего мыслящего «Я», согласно его знаменитой формуле cogito, ergo sum (Я мыслю, следовательно, я существую). Из определенных

проверенных разумом положений можно вывести систему законов природы. Этот путь есть путь *дедукции* — нечто противоположное бэконовской индукции. Однако Декарт связывал свою субъективистскую формулу познания с идеей рационального математического мышления, подчиняя всю природу естественным законам механического движения. Идея эта, как и аналогичные идеи Гоббса, носила характер механического материализма, так как различные формы развития (движения), наблюдаемые в природе, она сводила к одной, и притом наиболее простой, т. е. к механическому перемещению тел в пространстве. Все же это был материализм, признававший к тому же необходимость опыта и наблюдения, как известных иллюстраций дедуктивно построенных положений.

§ 8. Развитие описательной зоологии и ботаники в XVI — XVII веках. Впервые за огромный промежуток времени естествоиспытатель получил возможность изучать природу не по творениям отцов церкви и работам древних ученых, а на основе собственных исследований.

В области исследования растительного мира большую роль сыграла тогдашняя медицина, заинтересованная в изучении лекарственных растений. Составляются многотомные «травники», в которых описываются различные растительные формы. В «травниках» заложены начатки будущей науки. Впервые то, что было начато Аристотелем и Теофрастом, получает дальнейшее развитие. Отто Брунфельс в 1530 г. и Леонард Фукс в 1542 г. опубликовали описание известных им растительных форм, причем Фукс привел также данные о времени и месте их сбора (зарождение основ научной гербаризации). Конрад Гесснер (1516—1565), описав около 500 видов растений, сделал попытку группировать сходные виды в родовые группы. В работах Фукса, Брунфельса и Бука закладываются и основы понятия о виде, как совокупности близко родственных растений.

Огромную описательную работу совершили также Андреа Цезальпин (1519—1603) и Каспар Баугин (1553—1624), которые широко применяли сравнительный метод исследования и пытались построить на его основе систематику растений. Баугин также высказал мысль о необходимости классифицировать растения не по немногим, произвольно избранным признакам, а по их совокупности. Эта мысль вплотную подводила науку к идее естественной системы, противостоящей искусственным системам, в которых растения классифицировались по немногим, субъективно избранным признакам. Баугином было описано до 6000 растительных форм.

В XVI веке расцветает также описательная зоология или зоография.

Крупнейшими зоографами были: Гесснер, автор обширной «Истории животных» (1551—1558), Альдрованди (1522—1605), сделавший попытку построить в своей «Орнитологии» систему птиц, Ронделэ (1507—1556), Белон (1517—1564) и другие исследователи.

Главной заслугой этих и многих других исследователей было описание животных форм. Так, Белон, много путешествовавший, сделал сравнительно много для познания животных азиатских и африканских побережий Средиземного моря. В XVI веке было также начато описание фауны Скандинавии и России. Ряд ученых посвятил себя изучению фауны Америки, Восточной Индии, Африки (Иоганн Лео). С другой стороны, появляются специальные работы, посвященные отдельным животным группам, в особенности млекопитающим, птицам, змеям, рыбам, насекомым и моллюскам.

Таким образом, в течение описываемого периода происходила энергичная *инвентаризация* растительных и животных форм.

Наряду с чисто «инвентаризационной» работой, в XVI и XVII веках быстро развивается анатомия.

В области анатомии животных начало было положено работами Андреа Везалия, Габриеля Фаллопия, Джироламо Фабрицио, Бартоломея Евстахия, Констанцо Варолио, Марка Аврелия Северино, Андриана Спигелиуса, Гарвея и других ученых.

Огромный интерес представляют работы Вильяма Гарвея (1578—1657). Гарвей открыл явление кровообращения (1628) и занимался эмбриологическими исследованиями, которые привели его к формулированию общебиологического положения о происхождении всего живого из яйца. «Все животные, писал Гарвей, в том числе живородящие, включая сюда и человека, развиваются из яйца». Гарвею принадлежит также идея, что высшие организмы проходят ступени развития, которые соответствуют организации нижестоящих форм. Анатомические работы Гарвея были тесно связаны с физиологией, которую он существенно обогатил введением экспериментального метода.

Несколько позднее Ренье де Грааф (1641—1673) углубился в изучение половых органов высших позвоночных и показал, что в яичнике млекопитающих развиваются пузыревидные образования, соответствующие яйцам в яичнике птиц. Он пришел также к выводу, что оплодотворение яйца млекопитающего происходит через проникновение семени в фаллопиевы трубы и что затем яйцо развивается в матке. В память о его работах зрелые яйцевые фолликулы яичника были названы граафовыми пузырьками.

Приведенные выше факты, число которых можно было бы сильно увеличить, показывают, что ученые описываемой эпохи начинают проникать в детали строения и функций органов.

Анатомические исследования распространяются также на беспозвоночных. Так, Мальпиги (1628—1694) впервые описал анатомию и эмбриологию шелковичного червя и дал точное описание трахей насекомых. Ему же принадлежит открытие мальпигиевых сосудов насекомых, названных так по его имени. Сваммердам (1637—1680) изучал анатомию моллюсков и насекомых. Стеллути подробно исследовал анатомию пчелы (1625) и т. п.

Грю (1641—1712) и упомянутый Мальпиги далеко продвинули вперед знания по анатомии растений, широко применяя и в этой области сравнительный метод исследования. Были описаны проводящие сосуды растений, обосновано понятие о растительных тканях и в частности понятие о паренхиме (Грю) и т. п. Камерариус (1665—1731) точно описал половые различия у растений.

В XVI веке при биологических исследованиях уже использовалось увеличительное стекло. В 1592 г. Гуфнагель при его помощи описал большое число насекомых. Упоминавшийся Стеллути, повидимому, впервые применил для своих исследований по анатомии пчелы не только лупу, но и микроскоп (1625). В 1665 г. Роберт Гук опубликовал первые данные о клеточном строении растений, а Левенгук (1632—1723) при помощи примитивного микроскопа открыл мир существ, невидимых невооруженным глазом.

Таким образом к концу XVII и в первой половине XVIII века накапливается огромный описательный материал.

Последствия этой описательной работы были двоякие. Во-первых, естествоиспытатели описываемого времени вскрывают, во всей широте, явление стройного многообразия растительных и животных форм. Во-вторых, они углубляют учение об организмах, включая в их характеристику не только наружные морфологические признаки, но и анатомические.

Эти завоевания имели огромное значение, так как они были отправным пунктом развития следующего периода биологических наук — периода систематики.

§ 9. Развитие систематики и сравнительного метода исследования. Развитие систематики в зоологии и ботанике покоилось, прежде всего, на соответствующем идеологическом базисе. Роль последнего играла *идея порядка природы*. Эта идея имела *деистический* характер. Вопрос шел о порядке природы, установленном творцом — ее создателем и устроителем. Задача науки должна была состоять в том, чтобы найти порядок природы, обнаружив тем самым одно из проявлений творческой мудрости бога. В идею порядка природы включалась, разумеется, и определенная политическая задача. Государственная власть и церковь не могли воспрепятствовать росту науки и знаний. Знания и наука

становятся практически необходимыми. Они становятся оружием борьбы за экономическое господство между буржуазией и феодализмом. Направляя поток знаний в русло своих интересов, правящий феодализм развивал идею вечного и неизменного, метафизического порядка природы, как одно из свидетельств неизменности порядка вообще, в том числе и существующего порядка феодально-дворянской королевской власти.

Однако и практические задачи науки толкали исследователей в то же русло. Вскрытие многообразия органической природы и накопление анатомических данных, как было указано выше, создавали благоприятную почву для развития систематики.

Первейшей задачей ее было приведение в порядок огромного материала, накопленного за время «инвентаризационного» периода развития зоологии и ботаники.

В XVI и XVII веках господствовали *искусственные системы,* построенные на группировке живых форм (растений или животных) на основании немногих и произвольно (субъективно) избранных признаков сходства и различия между ними.

Отмеченное выше развитие анатомии создавало, однако, предпосылки к постепенной разработке *естественной системы организмов,* группирующей их на основании всей совокупности взаимно связанных наружно-морфологических и анатомических признаков живых форм.

Вся последующая история систематики есть, в сущности, история постепенной разработки естественной классификации и системы. В конце XVII и в XVIII веке систематика достигла больших успехов. Прежде всего, значительно совершенствуются методы описания биологических объектов.

Иоахим Юнг (Юнгиус, 1587—1657) ввел в практику описательной ботаники краткие диагнозы растений, в сжатых словах описывая их анатомические и наружно-морфологические признаки. Он заложил основы ботанической морфологии и научной диагностики видов, основанной на совокупности наружно-морфологических и анатомических признаков. Несомненно, работы Юнга имели большое значение в выработке компактных, сжатых морфологических характеристик растений. Его приемы позднее были использованы Линнеем. Турнефор (1656—1708), предлагая четкие описания родов растений, впервые ввел в систематику высшие систематические категории, объединяя роды в секции, а эти последние — в классы. Турнефор предложил также свою систему растений, в основу которой была положена форма цветка. Джон Рей (1628—1705) произвел в систематике растений ряд важных принципиальных преобразований. Во-первых, он наметил контуры некоторых естественных групп растений, предложив, например, различать двудольные и однодольные растения и выделяя споровые из состава цветковых. Во-вторых, если у предшествующих ботаников еще не было четкого представления о виде, то Рей попытался ввести его. Он писал, что «формы, которые различны по своей видовой принадлежности, сохраняют эту свою специфическую природу постоянно, и одна из них не возникает из семени другой, и наоборот». Следовательно, к одному виду принадлежат растения, которые воспроизводят себе подобных посредством своих семян.

Восприняв достижения своих предшественников и накопив огромный материал на основании своих собственных исследований, Карл Линней (1707—1773) придал системе растений и животных четкие организационные формы, отраженные в его замечательных работах, в особенности в «Философии ботаники» (1735) и «Системе природы»[1]. Сводка знаний всегда служит основой их дальнейших успехов. В «Системе природы» описаны все виды животных и растений, которые были известны во времена Линнея. В ходе огромной описательной работы Линней уточнил чисто практическое понятие о виде, как о группе особей, сходных между собою, воспроизводящих признаки родительской пары и не имеющих переходов к соседним видам. Последний момент

[1] Первое издание этой книги вышло в 1735 г. Ее 10-е издание служит исходным источником номенклатуры животных форм (видов), описанных Линнеем.

в значительной степени уточнял критерий вида и способствовал развитию систематики.

Как известно, Линней дал каждому виду двойное название — родовое и видовое *(бинарная номенклатура)* и установил четкую соподчиненность *(иерархию)* между систематическими категориями. Он принял их в следующем порядке:

Класс	Отряд	Род	Вид	Вариация
Classis	Ordo	Genus	Species	Varietas

«Система природы» сыграла огромную роль в развитии описательной ботаники и зоологии. Правда, система Линнея, в особенности ботаническая, была искусственной. Так, растения классифицировались им по числу тычинок в цветке и по способу их прикрепления. Система была явно неудачной. Например, камыш попал в один класс с барбарисом, а морковь оказалась в соседстве со смородиной, так как оба первых растения имеют по шести тычинок, а вторые — по пяти и т. п. По своему существу эта система была не лучше и не хуже системы Турнефора, который группировал растения по другому признаку — строению венчика. Обе системы были искусственны, так как основывались на отдельных, произвольно избранных признаках. В этом отношении ботаническая система Линнея совсем не была шагом вперед в науке. То же следует сказать об его системе животных, в особенности «классе червей», куда были отнесены все животные «с белой кровью и нечленистыми щупальцами». На основании этого определения в класс червей попали: одноклеточные, губки, кишечнополостные, различные группы червей, все моллюски, мшанки, плеченогие, иглокожие, оболочники и даже миксина (круглоротые). В системе Линнея животные формы были распределены по следующим классам: 1-й класс — млекопитающие, 2-й класс — птицы, 3-й класс — рептилии (с амфибиями)[1], 4-й класс — рыбы, 5-й класс — насекомые, 6-й класс — черви.

Недостатки системы Линнея не умаляют, однако, большого значения его работ. Так, описания видов растений были сведены к четким диагнозам. Виды получили определенные, раз навсегда установленные международные названия. Путаница в известной мере была устранена. Описательная работа была облегчена. Была четко определена цель работы — не только описывать новые виды, но также строить систему, классифицировать. Работа систематика пронизывается сравнительным методом. Система строится на основе группировки видов по принципу сходства и различий между ними. Огромное число видов оказывается расклассифицированным по степеням сходства и различий между ними в разные классы, отряды и роды.

Этой работой определились задачи зоологии и ботаники описываемой эпохи.

Важнейшее значение имеют замечательные работы Кельрейтера (1733—1806) и Шпренгеля (1750—1816). Кельрейтер энергично работал в области гибридизации растений. Им были получены интересные гибридные формы табака (между обыкновенным Nicotiana tabacum и перуанским N. glutinosa) и других форм. Работая в русской Академии наук, обязанный ей самой возможностью заниматься плодотворными исследованиями, Кельрейтер по праву считается основоположником учения о гибридизации растений, построенном на точных экспериментальных данных. Его работами была окончательно доказана половая функция тычинок и пестика. Он доказал также, что гибридизация является важным фактором в образовании новых форм. Ему принадлежит первенство в выяснении роли насекомых в опылении цветов и т. д. Шпренгель работал над этой же проблемой, но главной его заслугой следует считать изучение приспособлений растений к перекрестному оплодотворению.

В области зоологии важное значение начинает приобретать *сравнительная анатомия.* Вик д'Азир (1748—1794) в «Анатомической системе животных» сделал попытку построить систему животных на основе сравнительно-анатомических данных. В 1805 г. Блуменбах издал учебник сравнительной анатомии, в котором как бы подытожива-

[1] Амфибии были в качестве класса выделены из класса рептилий Броньяром в 1799 г.

ются знания XVIII века. Целый ряд анатомов этого столетия углубляется в детальное изучение анатомии отдельных органов. Закладывается также анатомия тканей тела, или гистология (Биша, 1800).

Появляются важные эмбриологические работы как в области беспозвоночных, так и позвоночных.

Еще в XVII веке были описаны сперматозоиды (Левенгук и Гамм) и вскоре разгорелась полемика между *овулистами,* производившими все живое из яйца (ovum) и *анималькулистами,* считавшими, что организмы развиваются из сперматозоидов (animalculus). Оба лагеря были впрочем объединены, общей идеей, согласно которой в зародыше, например, в яйце, предобразован или преформирован взрослый организм. Развитие рассматривалось, следовательно, как развертывание и рост частей тела, изначально заложенных в яйце или сперматозоиде.

Этот взгляд явился основой теории *преформации,* или *развертывания* (evolutio), т. е. развития, как особой формы роста. Преформистское воззрение поддерживалось многими учеными, в том числе Сваммердамом, Мальпиги, Левенгуком, Галлером и другими. Эти ученые рассматривали яйцо или сперматозоид как миниатюрный готовый организм.

Преформисты, или «эволюционисты», пытались обосновать свои воззрения на фактических данных. Так, Сваммердам, исследовавший развитие насекомых, утверждал, что все части тела насекомого в готовой форме имеются не только в куколке, но и в гусенице. Яйцо он рассматривал, как «яйцевую куколку», в которой имеются все органы будущего животного. Точно так же Спалланцани (1729—1799) развивал мысль, что так как лягушка формируется из головастика, а головастик из яйца, то это последнее должно быть не чем иным, как миниатюрной лягушкой. Галлер, на почве спекулятивных представлений, полагал, что яйцо курицы есть миниатюрный цыпленок. «Эволюционисты» не ставили, конечно, знака полного равенства между яйцом и взрослым организмом. Однако они считали, что в ходе индивидуального развития в яйце не возникает каких-либо новообразований, а лишь растет все то, что уже заложено в нем, т. е. все части организма.

Анималькулисты трактовали развитие (evolutio) сходным образом. Сперматозоид сравнивался с головастиком лягушки, а его развитие изображалось, как рост предобразованных в нем частей тела. К XVII веку относится, например, рисунок сперматозоида, изображенного в форме маленького человечка с большой головой и сложенными ножками и ручками. Это было, правда, скорее вульгаризацией идей преформистов. Однако, она, в общем, правильно отображала содержание их учения.

Уже в XVIII столетии преформисты нашли опасного противника в лице Каспара Фридриха Вольфа (1735—1794), который выдвинул в своей Theoria generationis (1759) и в других работах совершенно новые положения, основанные на наблюденных им эмбриологических фактах. Так, исследуя развитие цыпленка, Вольф установил, что в курином яйце нет и следа будущих органов и что они постепенно образуются из недиференцированной зародышевой массы. Вольф нашел, что сперва формируется нервная система, позднее — кровеносная, в дальнейшем — пищеварительный канал и т. п. Таким образом, каждый орган, каждая часть тела возникает и развивается, как новообразования. Вольф считал, что характер развития органов определяется влиянием питания и роста, в процессе которого каждая предшествующая часть обусловливает появление последующей.

Теория развития органов, предложенная Вольфом, получила название теории *эпигенеза.* Вольф с полным основанием противопоставил ее преформизму, подчеркивая, что готовых органов в зародыше нет и что «образование органических тел предоставлено простым силам природы, которые присущи животной и растительной материи». Удивительные явления индивидуального развития, приводящие к возникновению из недиференцированной «материи» сложного организма, склоняли Вольфа к выводу, что двигателем формообразования является особая, присущая только организмам, внутренняя сила — vis essentialis.

Это неверное представление не умаляет значения его работ. К концу XVIII века преформизм теряет свой авторитет и эпигенез приобретает значение ведущей теории.

§ 10. Элементы эволюционных представлений в работах философов и ученых XVIII века. Из материалов предшествующего параграфа видно, что зоологи и ботаники добились в XVII и в особенности в XVIII веке значительных успехов. Фактическая база биологических наук сильно разрослась. Исследователи живой природы вплотную подходят к проблеме развития организмов и при этом тотчас ставится вопрос о его причинах. Правда, и преформисты и эпигенетики обсуждают только проблему индивидуального развития. Однако вскоре эта проблема начинает переплетаться с вопросами развития органического мира как целого.

Биология вошла в полосу своеобразного кризиса, который подготовил ломку старых идей и проникновение в их системы новых принципов.

Следует помнить, что биология XVIII века целиком стояла на почве теории творения, или *креационизма,* согласно которому все сущее сотворено богом. Природа толковалась креационистами как неизменная система, в которой властвует иерархический «порядок», утвержденный творцом. Эта идея была четко выражена Линнеем в его знаменитой формуле, что «существует столько видов, сколько их создало бесконечное существо».

Это была, однако, скорее формула официальной феодальной науки, чем убеждение самого Линнея. В действительности наука опровергла эту метафизическую установку и не только в отношении системы вида, но и в пределах всей системы животного и растительного царства. В биологии XVIII века начинается быстрое накопление новых фактов, которые шли в разрез с установками креационистской теории.

Вместе с тем, и в биологии и в философии XVIII века развивались интереснейшие идеи, которые вторглись в окостенелую метафизическую систему науки XVIII века и наполнили ее противоречиями.

Корни всех этих новых отношений таились не только в обогащении науки фактами, но равным образом — в общей социальной обстановке эпохи.

Естествознание и философия, прежде всего, не могли не испытывать влияния революционных идей XVIII века. Передовые просвещенные слои буржуазного общества, отражая нарастающую революционность широких масс, развивали идеи, революционизирующие и философию и естествознание. Лейтмотивом философских концепций этого времени становится старая античная идея движения, направленная против постулата о незыблемости монархической власти, господства правящих феодально-дворянских слоев общества и поддерживающей их церкви.

Идея движения явилась предвестницей доктрин революционной буржуазии. Она врывается в метафизическое учение о природе и наполняет противоречиями и философию и естествознание этого времени.

Эти отношения необычайно ярко отражены, прежде всего, в идеях замечательных французских философов-материалистов XVIII века. Правда, основа их мировоззрения оставалась метафизической. Материальная сущность природы рассматривалась ими как нечто постоянное и неизменное. В соответствии с состоянием знаний XVIII века принималось, что элементарными единицами материи являются «молекулы» (или «атомы»), разнородные комбинации которых и дают различные тела природы, тогда как самые «молекулы» или «атомы» остаются неизменными. В «Системе природы» Гольбаха (1723—1789), одного из наиболее интересных представителей французского материализма XVIII века, говорится, что все существующее описывает веч-

ный круг. «По истечении известного времени, — говорится у Гольба́ха, — животные, растения и минералы возвращают природе, т. е. общей массе вещей, этому универсальному магазину, заимствованные у нее элементы или начала». Понимание развития не выходит здесь за пределы представлений о циклических превращениях неизменной природы. Нельзя также не подчеркнуть, что движение понимается французскими материалистами механистически. Все формы движения (в том числе и живой материи) сводятся преимущественно к элементарному перемещению и перекомбинации материальных частиц (атомов, молекул).

Эти недостатки философии французских материалистов с лихвой покрываются, однако, целым рядом передовых идей, высказанных ими и предвосхитивших будущее развитие наук. «Нужно, — говорит Энгельс, — считать огромным достоинством и честью тогдашней философии, что она, начиная от Спинозы и кончая великими французскими материалистами, настойчиво пыталась объяснить мир из него самого, предоставив детальное оправдание этого естествознанию будущего».

Главным завоеванием французских материалистов было утверждение идеи, согласно которой источник движения (развитие) материи следует искать в самой природе, и что, следовательно, природа развивается по естественным законам. Эта идея кладется в основу мировоззрения знаменитого издателя «Энциклопедии науки и ремесл», французского философа материалиста Дени Дидро (1710—1784). В «Философских принципах материи и движения» (1770) Дидро говорит, что элементарные материальные единицы — «атомы» — несут в себе источник движения; «поскольку у атома — говорит Дидро — есть собственная сила, она не может оставаться без действия». Гольба́х в «Системе природы» высказал эту же мысль следующим образом: «Материя движется благодаря собственной своей энергии».

В свете этой общей концепции французские философы-материалисты рассматривали всю природу в целом и биологические явления в частности, как совокупность движений (Гольба́х). Естественно, что эта мысль распространялась на отдельные биологические объекты и на группы организмов, которые, как и вся природа в целом, рассматривались в их движении, т. е. в их естественном превращении. Дидро совершенно ясно высказывал идею последовательного естественного превращения тел природы. С его точки зрения «гетерогенная материя» дает начало минералам, последние служат источником образования растений, за счет превращений которых, в свою очередь, образовались животные. Дидро поддерживал также идею прототипа, т. е. происхождения животных форм от одного первого животного, по образцу которого построены все остальные. В «Мыслях по поводу объяснения природы» (1754) говорится о вероятности идеи, «что некогда было только одно первое существо — прототип всех живых существ». Следует также напомнить, что Дидро, несомненно, рассматривал превращения форм как процесс. Он совершенно ясно указывал на то, что природе нужно время, чтобы совершить превращение ее тел. Идея о значении фактора времени в превращении форм ясно высказывалась им в указанной выше работе, а равно в «Элементах физиологии», где он рассматривал животных как результат бесконечного потока времени.

Эти идеи отражались в биологических работах. Тем не менее, элементы эволюционных представлений не могли бы получить такого развития, если бы они не опирались на относительно большой биологический материал. Общим лозунгом науки XVIII века была идея о примате наблюдения и опыта. Наблюдение и опыт конкрети-

зировали отдельные эволюционные идеи и создавали прочную базу для борьбы за них.

Прежде всего следует указать, что многие исследователи допускали изменяемость видов. Если, с одной стороны, подобное допущение питалось идеями эпохи, то, с другой стороны, оно покоилось на все расширяющейся фактической базе. Идея изменяемости видов, прежде всего, была тесно связана с накоплением данных о пространственном распространении видов. Особи данного вида, собранные в разных точках его географического распространения и вообще в разных условиях существования, обладают локальными (местными) различиями, которые и фиксируются систематиком.

Систематики XVIII века сталкиваются с явлениями динамики вида, процессами развития (движения) в нем. Правда, никаких эволюционных выводов они не делают, однако они регистрируют явление изменчивости видов и обнаруживают внутри вида массу форм. Представления об окостенелости, неизменности видов расшатываются под ударами фактов. В работе по выявлению изменчивости видов большую роль сыграл Линней. Знаменитый зоолог XVIII столетия Паллас в «Мемуаре о вариациях животных» (1780) писал: «Линней первый обратил внимание на бесчисленные изменения растений, происходящих или случайно или вследствие воспитания их в садах». Эти факты регистрируются и другими систематиками.

Возникает, таким образом, новая проблема: о причинах изменяемости форм. Систематики XVIII века приходят к выводам, что такими причинами могут быть: 1) влияние климатических факторов (в особенности температуры и пищи), 2) одомашнения (воспитания) и 3) скрещивания.

Проблема влияния внешних факторов была наиболее полно рассмотрена Бюффоном (1707—1788). Располагая относительно большим зоогеографическим материалом, Бюффон обратил внимание на тот факт, что на разных материках живут представители одних и тех же или близких родов и отрядов, представленные, однако, разными видами. В интересной статье «О дегенерации животных» Бюффон объяснял это явление тем, что первоначальные виды, попавшие в новые условия, изменились. Рассматривая факторы их изменяемости, Бюффон писал, что «температура климата, качество пищи и гнет порабощения (т. е. одомашнения А. П.) — вот три причины изменений, повреждений и дегенерации животных». Особенно большое значение Бюффон придавал влиянию пищи. В то время как климат влияет, как думал Бюффон, более поверхностно, «пища действует на внутренние органы своими свойствами, которые всегда соотносительны качествам земли, ее (т. е. пищу) производящей».

Линней также придавал очень большое значение изменяющему влиянию местных причин, и в его работах ряд видов растений рассматривается как результат изменяемости родоначальных видов под влиянием местных причин.

Видообразующее влияние скрещивания также широко трактовалось в литературе XVIII века. Бюффон, несомненно, интересовался этим вопросом и ставил его. Паллас именно в скрещивании видел главную причину изменяемости форм. Не соглашаясь с Бюффоном и Линнеем по поводу влияния местных причин, Паллас, повидимому, отрицал изменяемость диких форм и принимал, что широкая изменяемость домашних форм (особенно собак, овец, домашних птиц и т. п.) — прямое следствие «порчи, введенной в производительные особенности этих рас смешением пород», т. е. результат скрещивания. Подобные мысли высказывались многими другими авторами, в том числе и Линнеем.

Каковы бы, однако, ни были взгляды авторов на причины изменяемости, во всех случаях принималась лишь ограниченная изменяемость видов, в пределах рода или семейства, но не далее. Другими словами, считалось, что изменения не могут итти дальше родовых или семейственных признаков. Принцип изменяемости не распространялся на отряды и классы. Природа попрежнему рассматривалась в общем, как окостеневшее целое.

Далее, процесс изменяемости видов рассматривался, как процесс обратимый. Принималось, что местные разновидности вида всегда возвращаются к исходному состоянию, если их вернуть в прежние условия. Эта концепция, разумеется, далека от научного понимания развития (ср. гл. 1, § 3). Тем не менее, проблема изменяемости видов, противоречившая общей метафизической концепции, как «элемент эволюционизма», не могла уже быть полностью устранена.

Широкое распространение в работах систематиков XVIII века получила, далее, идея естественных групп организмов, а стало быть и *естественной системы.*

Значение проблемы естественной системы, повидимому, хорошо понимал Карл Линней. Он считал, однако, что это — будущая задача систематики. Тем не менее, проблема естественной системы растений была поднята уже в 1759 г. ботаником парижского ботанического сада Бернаром де Жюссье (1699—1777), который изложил ее в своем рукописном «Трианонском каталоге» (1759). Это был список видов и родов, перечисленных по новой системе, сущность которой заключалась в тщательном анализе совокупности признаков растений по принципу их последовательного взаимного соподчинения. Более постоянные признаки Бернар рассматривал как главные, более изменчивые как подчиненные. В 1774 г. племянник Бернара — Антуан Лоран де Жюссье (1748—1836) опубликовал «Изложение нового порядка растений», а в 1789 г. была опубликована его знаменитая работа Genera plantarum (Роды растений), в которой проводится деление растительных форм на три большие группы, бессемянодольные (Acotyledonae), однодольные (Monocotyledonae) и двудольные (Dicotyledonae). В основном для высших групп эти деления удержались по настоящее время и отображают естественные, т. е. действительно существующие в природе соотношения между формами.

Важнейшей заслугой Жюссье является, однако, установление естественных семейств, входящих в состав указанных трех больших групп растений, а также их расположение в восходящем порядке.

Система Жюссье представляет весьма крупный шаг вперед по сравнению с системой Линнея. Многие семейства Жюссье, как естественные, удержались в науке до сего времени, как, например, семейства Typhae (Typhaceae, рогозовые), Gramineae (злаки), Aristolochiae (Aristolochiaceae, кирказоновые), Amaranthi (Amaranthaceae амарантовые), Solaneae (Solanaceae, пасленовые), Convolvuli (Convolulaceae, вьюнковые) и многие другие; самый порядок описания этих семейств в современных нам курсах ботанической систематики сохранился примерно тот же.

Вскрытие самого факта реального существования естественных групп поставило перед наукой вопрос о причинном объяснении наличия в природе естественных группировок живых форм.

Наука XVIII века столкнулась с этой проблемой, как с загадкой природы. С точки зрения господствовавшей теории творения, защищавшей догму о «порядке природы», установленном творцом, проблема естественных групп оказывалась неразрешимой. Существо естественной группировки оставалось неясным. Какой фактор объединяет виды в естественные группы? Правда, указывалось, что этот фактор есть порядок, установленный творцом, и, что, следовательно, естественная система призвана отобразить этот порядок и вместе с тем — творческую мудрость создателя.

Однако в недрах систематики уже готовился иной, а именно научный ответ. Так, представители школы Линнея допускали (например, Греберг), что род есть собрание видов, происшедших от одного первоначального вида. Следовательно, естественный род есть совокупность родственных видов. Родство видов и есть та общая причина, которая объясняет существование естественных

групп. Другими словами, родственные виды образуют одну естественную группу. Эта идея высказывалась также Бюффоном. Он принимал, например, что представители кошачьих (Felidae) Нового и Старого Света «имели общее происхождение», но затем, расселившись в пределах различных континентов, изменились под влиянием новых условий существования. То же предположение Бюффон делал в отношении куньих (Mustelidae), непарнокопытных и некоторых других групп. Таким образом, в XVIII веке уже явственно высказывалась совершенно верная мысль о происхождении видов одной естественной группы от общего предка.

Однако подобное предположение допускалось в ограниченных пределах и не распространялось на животный или растительный мир в целом. Тем не менее, проблема естественных групп, как проблема родства, проникла в науку в виде пока еще обособленного элемента эволюционной концепции.

Широкое распространение приобретает в XVIII столетии учение о лестнице существ. В этом учении была воскрешена старая аристотелевская идея, развитая еще в XVII столетии Лейбницем. Лейбниц (1646—1716) исходил из учения о монадах (монадология), под которыми он понимал «элементы вещей». Монады различны по высоте организации и находятся в состоянии непрерывного изменения под влиянием «внутреннего начала», т. е. присущего им стремления к развитию (совершенствованию). В силу этой общей тенденции монады образуют как бы непрерывный плавный поток совершенствования от низших «голых» монад и до высших, достигающих своего предела в образе высшей сущности природы — бога. Бог и есть причина этого гармонического, плавного движения (развития), в котором нет никаких разрывов и скачков, ибо природа не делает скачков (natura non facit saltum). Идея непрерывного гармонического совершенствования получила название закона непрерывности Лейбница, который, хотя и в идеалистической оболочке, но все же выражал собою закон развития, связывающий в одно целое весь видимый мир.

В XVIII столетии идеи Лейбница были конкретизированы в биологии в форме учения о лестнице существ. Главным представителем этого учения был швейцарский зоолог Боннэ (1720—1793). Исследуя биологию тлей, Боннэ открыл явление партеногенеза. Наблюдая партеногенетических самок, Боннэ заметил, что у новорожденных самок имеются зачатки следующего поколения. Это наблюдение послужило основанием *теории вложения,* согласно которой в организме первичной самки данного вида заложены все будущие поколения, а следовательно, всякое развитие предопределено. Эту концепцию Боннэ распространил на весь органический мир.

Теория вложения получила свое конкретное осуществление в учении о лестнице существ, которую Боннэ и представлял себе как предустановленное и изначально заложенное развертывание природы от низших форм до высших. На низших ступенях, по воззрению Боннэ, стоят «тонкие материи», огонь, воздух, вода и земля, далее следуют минералы, растения, низшие и высшие животные, обезьяны, человек, ангелы и бог. Этот «порядок природы автор приписывал творцу, — идея вообще характерная для XVIII века.

Таким образом, теория вложения была не чем иным, как теорией преформации (стр. 28), приложенной не только к индивидуальному развитию, но и к развитию всего животного и растительного мира в целом. Несомненно, подобное широкое толкование теории преформации было крупной заслугой Боннэ, независимо от того, правильно или неправильно ставилась проблема. Следовательно, если раньше термин evolutio относился только к индивидуальному развитию, то

после работ Боннэ он определенно выражает идею преформированного развития всего органического мира.

Идея лестницы именно в этом духе развивалась также Робинэ (1735—1820). Опираясь на закон непрерывности, Робинэ указывал, что «природа всегда переходила от менее сложного к более сложному», причем этот процесс представлялся ему как непрерывный плавный ряд ступеней, которые лишены каких-либо перерывов и промежутков. Нужно иметь в виду, что ступени лестницы Робинэ не связаны преемственностью. Высшие ступени лестницы (и у Боннэ, и у Робинэ) вовсе не происходят от низших, а лишь соседствуют с ними. Все ступени были заранее определены, и природа лишь выявляла их в известном порядке и в известных конкретных живых формах, разных в различные эпохи.

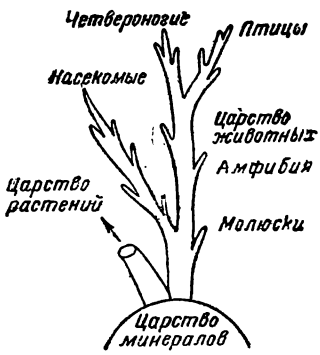


Рис. 1. Представления Палласа о соотношениях между главными группами организмов (из Полякова)

Таким образом, в этих мыслях нет эволюционной концепции. Все же природа толкуется Робинэ в движении. Формы, в которых материализуются ступени совершенства, преходящи, временны, «природа, — говорит Робинэ,— никогда не была, никогда не бывает и никогда не будет стационарной или в состоянии неизменности: ее форма необходимым образом преходяща». Вечны только ступени совершенства, только общий порядок природы. Идея лестницы существ становится выражением идеи вечных изменений форм природы.

Но в то же время естествоиспытатели искали и других путей отображения «порядка» природы. Многие систематики не удовлетворялись идеей лестницы по той причине, что не всегда легко решить, какая организация выше, а какая ниже. Легко, например, признать, что млекопитающие совершеннее рептилий, но абсолютно произвольно утверждение, что, например, «голые слизни» выше остальных «улиток», а угри выше «водяных змей» (как указано в «лестнице» Боннэ) и т. п.

Виды и даже роды и семейства не образуют прямой восходящей лестницы. Этот факт прекрасно учитывал Линней, предлагавший изображать отношения между видами и их группами в форме ландкарты. Палласу принадлежит гениальная мысль об изображении отношений между классами в виде дерева, объединяющего, между прочим, растительный и животный мир. В замечательной работе Elenchus Zoophitorum он писал, что система органических тел подобна дереву, стоящему на неорганической природе, как на почве. У самого корня дерево делится на две большие ветви — растительную и животную, которая, в свою очередь (рис. 1), ветвится, причем мелкие ветви образуют роды. Разумеется, «дерево» Палласа не есть генеалогическое дерево эволюционистов. Тем не менее, нужно признать, что Паллас с поразительной проницательностью понял форму отношений между естественными группами организмов. Он нащупал самый факт этих отношений. Однако объяснить этот факт могла только наука об органической эволюции. Пока она не была создана, идея Палласа оставалась «элементом эволюционизма», вкрапленным в креационистскую теорию.

Другим таким же «элементом эволюционизма» было признание идеи, что многообразие форм органической природы и возникновение высших форм жизни происходило во времени. Эту мысль наиболее полно развил Бюффон. В знаменитом сочинении «Эпохи природы»

(1778) Бюффон изобразил развитие жизни на фоне сменяющих друг друга эпох развития земного шара. Он различал 7 эпох.

В течение первой из них земля находилась в расплавленном состоянии, приняв, вследствие вращения, форму шара, сплющенного у полюса. На протяжении второй эпохи земля покрылась горячей корой. Земной шар был окутан оболочкой из водяных паров. Наступление третьей эпохи ознаменовалось охлаждением земной коры. Потоки ливней хлынули с неба, и постепенно вся земля покрылась водой. В эту эпоху в море появились животные и растения, однако не те, которые живут ныне. Четвертая эпоха была временем постепенного спада воды. Этот процесс, по представлениям Бюффона, начался в околополярных странах, которые были населены животными, походившими на современных тропических, но только более крупных. В течение пятой эпохи было завершено освобождение суши от воды. Материки Старого и Нового Света соединились в одно целое, и именно этим Бюффон объяснял близость фаун Нового и Старого Света. Шестая эпоха характеризуется разъединением материков. В условиях понижающейся температуры животные приполярных стран, возникшие там в эпоху с теплым климатом, стали уходить на юг, к экватору, тогда как на севере их места занимались новыми формами, приспособленными к более суровому климату. Наконец, в течение седьмой эпохи появился человек.

В течение этих эпох время определяло степень и форму изменяемости организмов под влиянием температуры, а особенно пищи. Значение фактора времени принимают и другие ученые XVIII века.

Следует указать, что некоторыми учеными того времени принимается также гипотеза о самозарождении организмов.

ГЛАВА III

ЛАМАРК

§ 1. Жан-Баптист Ламарк. Общественно-исторические условия, воспитавшие французских материалистов XVIII века и способствовавшие относительно широкому распространению отдельных элементов эволюционных представлений, повлияли также и на мировоззрения Ламарка (рис. 2), первого подлинного эволюциониста.



Рис. 2. Ламарк

Ламарк родился в 1744 г. и первоначально посвятил себя военной службе. На средиземноморском побережье Франции он познакомился с пышной субтропической флорой. Она питала его живой интерес к ботанике. Ламарк отдавал ей все свои досуги. В 1768 г. Ламарк покинул военную службу и отправился в Париж, где вполне определилось его научное призвание.

К 34 годам Ламарк становится опытным, вполне сложившимся ботаником. Необычайно энергичный, упорный в работе, непреклонно идущий к цели, неутомимый в исследованиях, он уже в 1778 г. издал трехтомный труд — «Флора Франции», до-

ставивший его автору известность среди французских ученых. В 1779 г. он был утвержден адъюнкт-ботаником французской Академии наук. В 1781—1782 гг. он путешествовал по Европе с сыном Бюффона. Во время этого путешествия Ламарк сделал ряд наблюдений, имел ряд встреч с крупнейшими ботаниками своего времени, посещал ботанические сады, музеи и т. п.

В 1789 г. он получил должность хранителя гербариев Королевского ботанического сада. Работая в нем, Ламарк вскоре вступил в новую полосу своей жизни, связанную с Великой Французской Революцией.

В 1793 г. Революционный Конвент преобразовал Королевский сад в Музей естественной истории. Ламарк получил в нем кафедру «Насекомых и Червей». В течение одного года, 50 лет от роду, он овладевает новой специальностью. Ламарк оставил после себя ряд важных работ в области изучения беспозвоночных, а также в области эволюционной теории.

Начало XIX века, когда полностью сформировались эволюционные воззрения Ламарка, было, однако, временем реакции. Ламарк стал в эту эпоху одиозной фигурой. Он умер в 1829 г. Могила его не сохранилась.

§ 2. Общий очерк эволюционной теории Ламарка. Эволюционная теория Ламарка полностью изложена им в его «Философии зоологии» (1809). Однако в самом начале XIX века, в работах: «Система беспозвоночных животных» (1801) и «Исследования об организации живых тел» (1802) эволюционные воззрения Ламарка выражаются уже в совершенно ясных формах.

Так, в последней работе он писал: «Насколько же необходимо для прогресса и достоинства естественных наук направлять наши изыскания не только на определение видов по мере того, как этому благоприятствует случай, но и на познание происхождения, взаимоотношений и способов существования всех окружающих нас производных природы».

Следовательно, задачи подлинной биологической науки не могут быть ограничены только описательной работой.

Высшей целью биологии Ламарк считал изучение истории организмов. В тех же «Исследованиях об организации живых тел» говорится, что, поднимаясь по лестнице живых существ, «от наиболее просто организованного и наименее одаренного способностями животного к животному, наиболее богатому и организацией, и способностями, можно сообразоваться с тем путем, которым шла природа при образовании всех своих живых творений».

В этом отрывке совершенно ясно выражена идея развития органических форм от низших к высшим.

В «Философии зоологии» (1809) Ламарк изложил свою теорию в законченных формах. В основе его эволюционной концепции лежит следующее великолепное общее положение: «Пространственные и временные величины всегда относительны, и сто́ит человеку глубже проникнуться этой истиной, — он будет более осмотрителен в своих суждениях о постоянстве вещей в природе».

Этому закону, по Ламарку, подчиняются и биологические виды. С точки зрения Ламарка, они изменяются и образуют временные, непостоянные величины. Как указывает Ламарк, вид сложился «незаметно и последовательно, имеет исключительно относительное постоянство и не может быть так стар, как природа».

Явление изменяемости видов Ламарк доказывает, апеллируя к практике ученых зоологов и ботаников, а равно опираясь на собственные ботанические и зоологические исследования. Данные этих исследований показали ему, что существует ряд естественных групп, в пределах которых соседние виды трудно отличимы друг от друга.

Ламарк указывал, например, на трудности разграничения отдельных видов дневных и ночных бабочек, молей, мух, наездников, долгоносиков, усачей, навозников, бронзовок и других животных форм, а также видов лишаев, фикусов, осок, перца, молочаев, вересков, ястребинок, паслена, гераней, мимоз и других растительных форм.

Трудности в определении отдельных видов, принадлежащих к этим и другим животным и растительным группам, по мнению Ламарка, проистекают из того, что между этими видами имеются постепенные переходы, «лишающие нас средств наметить между ними ясные линии раздела». Наличие же этих переходов доказывает, что виды находятся в состоянии движения, т. е. постепенно изменяются, превращаясь в другие виды. Установив тезис об изменяемости видов, Ламарк в дальнейшем развивает свои взгляды на основные закономерности их эволюции.

Эти закономерности таковы.

а) Все живые формы — растения и животные — являются подлинными произведениями природы, т. е. не существовали извечно, а возникли в определенное время. Первые организмы, по Ламарку, произошли (и происходят ныне) путем самозарождения из тел неорганической природы. Возникшие самозарождением живые тела неспособны, однако, к жизнепроявлениям. Живая материя и материя вообще, согласно воззрениям Ламарка, есть начало косное. Энергия жизнедеятельности или *«оргазм»*, по терминологии Ламарка, проявляется в ней под влиянием проникающих «внутрь» живой материи вечно подвижных «флюидов», или «незримых жидкостей», находящихся во внешней среде.

Флюиды придают образовавшейся живой материи качество организмов, реагирующих на влияние факторов среды, способных к обмену веществ, к жизнепроявлениям, к развитию и превращениям.

Природа начала и всегда вновь начинает с образования простейших живых тел. Она не могла и не может итти от сложного к простому. Ее ход противоположен, — от простого к сложному.

Ввиду сказанного, классификация растительных и животных форм не может быть произвольной. Она должна отображать действительный порядок природы, т. е. изображать процесс развития от низших форм к высшим.

Этот процесс повышения организации носит ступенчатый характер, т. е. представляет собою лестницу существ. Ступенеобразное повышение организации Ламарк называет *градацией*. Представлению о градации Ламарк противополагает понятие *деградации,* получающейся, если условно расположить классы от высших к низшим, что, однако, не соответствует порядку природы.

Процесс градации требует больших промежутков времени. Как говорит Ламарк, «создав с затратой огромного времени всех животных и все растения, природа образовала в том и другом царстве настоящую лестницу, в смысле все возрастающей сложности организации живых тел».

По мнению Ламарка, градационный процесс, или развитие жизни от низших форм к высшим, составляет наиболее характерную особенность эволюционного процесса, его ведущую черту.

б) Однако, как указывает Ламарк, этот процесс ступенчатого повышения организации может быть прослежен лишь от класса к классу. Каждый класс есть новый шаг развития, новая организация, более высокая, чем предшествующего класса.

Напротив, внутри классов этой правильной градации нет. Ламарк классифицирует свой градационный ряд животных форм следующим образом: I ступень: 1. Класс Инфузории. 2. Класс Полипы. II ступень: 3. Класс Лучистые. 4. Класс Черви. III ступень: 5. Класс Насекомые. 6. Класс Паукообразные. IV ступень: 7. Класс Ракообразные. 8. Класс Кольчецы. 9. Класс Усоногие. 10. Класс Моллюски. V ступень: 11. Класс Рыбы. 12. Класс Рептилии. VI ступень: 13. Класс Птицы. 14. Класс Млекопитающие. По Ламарку, «Ступени лестницы уловимы исключительно в главных группах общего ряда, а не в видах, ни даже в ро-

дах». Внутри классов ряд видов разветвляется и возникает картина неправильной градации. Это явление связано с тем, что внутри классов идет процесс приспособительной диференцировки видов в зависимости от различных условий существования.

Сказанное нужно понимать таким образом, что каждый вид (каждая особь вида) имеет ряд признаков, из которых одни, более общие, свойственны всем видам данного класса и отображают градационный процесс, т. е. процесс повышения организации (по сравнению с видами предшествующего класса), а другие признаки, более частные, соответствуют приспособлениям каждого отдельного вида к свойственным ему условиям существования. Эти частные приспособительные признаки и составляют причину нарушения правильной градации.

Установив, таким образом, общие закономерности эволюции — два основных типа развития органических форм, — Ламарк пытается вскрыть причины эволюции.

Прежде всего возникает вопрос о причинах градации, т. е. о факторах, определяющих главное направление эволюции — ступенчатое повышение организации живых форм.

В решении этого вопроса Ламарк всецело становится на почву типичных для многих философов и ученых XVIII века деистических представлений. По мнению Ламарка, градация живых тел выражает собою порядок природы, «насажденный верховным творцом всего сущего».

Итак, по Ламарку, воля творца создала порядок, в силу которого развитие жизни необходимо совершается от низших форм к высшим, т. е. имеет характер градации. Тенденция к осуществлению этого общего порядка естественно имеется в каждом отдельном организме, в качестве врожденной особенности его, как бы стремления к повышению организации. Следовательно, творец только наметил общий порядок природы, самый принцип градации, тогда как природа его осуществляет в организации определенных групп организмов, а именно — конкретных классов.

Если таковы причины градации, то чем же объясняется процесс приспособительной диференцировки видов, т. е. процесс неправильной градации внутри классов?

Ламарк указывает, что неправильность градации внутри классов есть следствие влияния различных внешних условий, которые вынуждают виды изменяться в уклоняющихся направлениях, в стороны от идеального порядка природы, приспособительно, т. е. в соответствии с условиями среды. Этот общий ответ в деталях, однако, различен и определяется организацией живых существ, в частности — тем, идет ли вопрос о высших животных или животных низшей организации, или, наконец, о растениях. В зависимости от этих условий, и понимание процессов приспособительной изменяемости форм различно.

Высшие животные, по Ламарку, суть живые организованные тела, способные к внутреннему чувству и к проявлению свободной или зависимой воли, возникающей под давлением обстоятельств, вынуждающих к определенным действиям.

Низшие животные не способны к проявлению ни свободной, ни зависимой воли, обладая, однако, способностью к раздражимости.

Наконец, растения, в рассматриваемой связи, могут быть охарактеризованы лишь отрицательными признаками: они не одарены раздражимостью, не переваривают пищи, не движутся ни по воле, ни вследствие раздражимости.

В соответствии с описанными различиями, приспособительная изменяемость высших животных рисуется Ламарку в следующем виде.

а) Жизненная обстановка (условия среды) обладает только кажущимся постоянством. В действительности, по прошествии больших промежутков времени, она изменяется.

б) Всякая сколько-нибудь значительная перемена во внешних условиях приводит к изменению потребностей животных (особей).

в) Если эти новые потребности, возникшие в новых условиях, продолжают существовать (как и условия, их породившие) достаточно долгий промежуток времени, то они постепенно превращаются в новые привычки. Ламарк напоминает при этом известную пословицу: привычка — вторая натура.

г) В обстановке новых условий и в соответствии с новыми потребностями и привычками, упражняются органы, при помощи которых удовлетворяются новые потребности и привычки.

д) Если эти упражнения органа происходили в период, когда животное еще не достигло своего развития, то «более частое и не ослабевающее употребление какого-нибудь органа укрепляет мало-помалу этот орган, развивает его, увеличивает и сообщает ему силу, соразмерную с длительностью самого употребления, тогда как постоянное неупотребление органа неприметно ослабляет его, приводит в упадок, последовательно сокращает его способности, и, наконец, вызывает его исчезновение» (1-й закон Ламарка — закон изменяемости органов).

Ламарк полагал также, что новые потребности и привычки могут вызвать образование нового органа, необходимого для удовлетворения их.

е) Выработавшиеся изменения в дальнейшем закрепляются в ряде поколений по наследству.

«Все, что природа заставила особей приобрести или утратить под влиянием обстоятельств, в которых с давних пор пребывала их порода, ...все это она сохраняет путем размножения в новых особях, происходящих от прежних» (2-й закон Ламарка — закон наследственного закрепления приобретенных изменений).

Итак, приспособительная эволюция высших животных форм может быть представлена следующей схемой:

ТАБЛИЦА 2

1. Изменение условий среды.
2. Изменение потребностей.
3. Выработка новых привычек.
4. Упражнение органов в соответствии с новыми потребностями и привычками.
5. Изменение органов под влиянием продолжительного упражнения сообразно и в соответствии с потребностями и привычками (1-й закон Ламарка).
6. Закрепление возникших изменений по наследству под влиянием фактора времени (2-й закон Ламарка).
7. Приобретение этим путем новой организации, соответствующей, т. е. приспособленной к новым потребностям в новых условиях.

Таким образом, высшее животное приобретает приспособленную организацию благодаря врожденной способности изменяться так, как это нужно в данных условиях, обладая некоей изначальной целесообразностью.

Ламарк распространял эту идею и на процесс образования новых органов. Так, в «Философии зоологии» говорится, что «во время приступов гнева, особенно частых у самцов, их внутреннее чувство своим напряжением направляет сильнее жидкости» ко лбу, где и происходит образование рогов.

По указанной схеме исчезает то, что не нужно, например, крылья у тех насекомых, которым они не нужны, глаза у пещерного протея и слепышей и т. п. и всегда развивается только то, что нужно.

У низших форм (низших животных) и у растений объяснить возникновение частных приспособлений указанным путем нельзя, так как, по Ламарку, низшие животные неспособны к волепроявлениям, а растения — даже к раздражимости. Поэтому Ламарк защищал мысль, что приспособления у этих организмов возникают под непосредственным влиянием физико-химических факторов внешней среды. Так, растения изменяются под влиянием условий почвенного питания, температуры, света, количества влаги и т. п.

Классический пример Ламарка — изменение формы листовой пластинки у болотного лютика (рис. 3). Ламарк рассматривал этот пример, как доказательство пластичности организации растительных форм. При этом и по отношению к растениям (как и по отношению к животным) решающее значение, по мнению Ламарка, имеет фактор времени: длительное воздействие закрепляет новое изменение в сериях поколений, и оно становится наследственным.

Таково, в главных чертах, предлагаемое Ламарком причинное объяснение приспособительного процесса, идущего внутри классов.

Итак, органическая эволюция рисуется Ламарку в следующих чертах. Низшие организмы возникли из тел мертвой природы путем самозарождения. В дальнейшем они совершенствовались путем постепенных и плавных изменений, причем в ходе превращения видов наметились два основных направления развития. Главное направление эволюции — градационный процесс — обеспечивается врожденным стремлением органических форм к повышению организации. Этот градационный процесс автономен, т. е. независим от внешних факторов и совершается в природе в силу установленного творцом порядка природы.

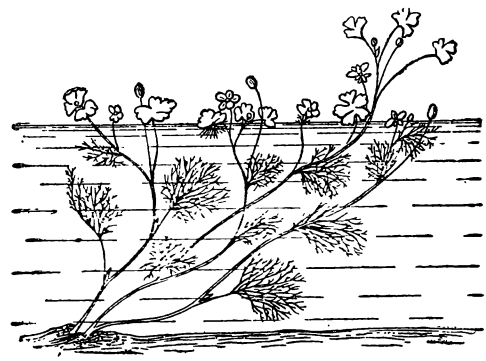


Рис. 3. Водяной лютик

Погруженные листья отличаются по форме от надводных (Из Поплавской)

Однако градационный процесс сопровождается другим, более частным процессом, а именно, процессом приспособления форм к условиям существования, к жизненной обстановке. Этот частный приспособительный процесс происходит под косвенным (у высших животных — через изменение потребностей и привычек) или прямым (например, у растений) влиянием факторов среды.

Приспособительный процесс разнообразит частные — видовые и родовые — признаки живых существ, но он не меняет их главной сущности — врожденного стремления к повышению организации и, следовательно, не отражается на главной линии эволюции, т. е. на градационном процессе.

Таковы в общих чертах основные особенности теории Ламарка.

§ 3. Критика теории Ламарка. Теория Ламарка, несомненно, обладает целым рядом крупных достоинств.

а) Она, прежде всего, отличается ц е л о с т н о с т ь ю. Ламарк поднимает все основные проблемы эволюционной теории и притом в их взаимной органической связи. Он рассматривает предпосылки эволюции (изменчивость и наследственность), анализирует главные направления эволюционного процесса (градация классов и приспособительная диференцировка внутри классов), пытается установить причины эволюции (учение о порядке природы и учение о прямом и косвенном влиянии факторов среды).

Последняя особенность теории Ламарка представляет большую

методологическую ценность. Ламарк стремился к причинному объяснению явлений органического мира и органической эволюции. В «Философии зоологии» говорится, что «нужно дойти также до познания происхождения их (организмов. А. П.) способностей, причин, вызывающих и поддерживающих их жизнь; наконец, причины строго последовательного усложнения их организации и развития их способностей» (подчеркнуто нами. А. П.)

б) В основу теории Ламарка кладется совершенно правильный тезис о безграничной изменяемости видов. Эволюция видов рассматривается Ламарком, как проявление всеобщего закона природы, ибо все тела природы относительны во времени и в пространстве.

Самый факт эволюции видов доказывается Ламарком на основе совершенно правильной методики. Он, как указывалось, обращает внимание на трудно определяемые, неясные или спорные виды. Наличие в природе таких видов, плохо отграниченных от других видов, несомненно, есть одно из доказательств эволюции. Дарвин, как будет указано в своем месте, называл такие виды сомнительными, и несомненно, что Ламарк также использует их. Он явно видит в них (как позднее Дарвин) виды, наблюдаемые в момент их образования, т. е. виды, находящиеся в состоянии превращения. Следует, однако, иметь в виду, что далеко не все «сомнительные» виды Ламарка действительно сомнительны.

Таким образом, Ламарк, несомненно, привел одно из подлинных доказательств эволюции видов.

в) Элементы теории Ламарка те же, которые обсуждаются в трактатах философов и работах биологов XVIII века. Он использовал весь арсенал идей XVIII века. Учение о самозарождении, идея лестницы существ, представления о плавном превращении видов, мысли об образовании новых видов под влиянием местных причин и в результате скрещивания были широко распространены в XVIII веке (см. гл. II).

Однако Ламарк нашел принцип, цементирующий эти разрозненные элементы. Он рассматривал их в свете его представлений об общем историческом порядке вещей. Несущественно в данном случае, что, по мнению Ламарка, порядок утвержден творцом. Эта идея принадлежит не только ему. Это — идея века. Однако важен тот факт, что идея общего исторического порядка вещей придает перечисленным «элементам эволюционизма» историческое освещение и тем самым — новое качество.

Так, лестница ступеней организации в теории Ламарка глубоко отлична от «лестницы» других авторов XVIII века. Последняя антиисторична, тогда как учение Ламарка о градации пытается отобразить картину исторического развития органических форм. Ступени лестницы Боннэ и Робинэ изображают развертывание заранее заложенных вечных ступеней организации, в теории же Ламарка каждая новая ступень означает собою качественно новую организацию, преемственно, однако, связанную с предшествующей организацией и из нее происходящую.

Исторический аспект распространяется Ламарком и на систему животного и растительного царств. Он пронизывает все миропонимание Ламарка. Учение о природе становится для него учением об ее развитии.

г) Следует, далее, указать, что Ламарк, несмотря на свои деистические представления и известную отвлеченность некоторых его общих концепций, превосходно понимал необходимость итти в теоретических построениях от практики научных исследований.

Его эволюционная теория была, разумеется, плодом своего времени, но вместе с тем и результатом его личных ботанических и зоологических работ. Представления о градации были связаны не только с деистическим учением о порядке и широко распространенной концепцией лестницы существ, но также с его глубокими исследованиями в области систематики животных. Система животных, предложенная Ламарком, представляла огромный шаг вперед и работа над ней служила основой учения о градации. Навсегда останется классическим образцом чисто материалистической трактовки природы положение Ламарка, что «при распределении произведений природы, мы уже не властны расположить общий животный или растительный ряд по личному усмотрению» (разрядка наша А. П.). Напротив, мы должны «сообразоваться во всем с естественным порядком» природы. В этом положении Ламарк как бы подчеркивает необходимость итти в исследовательской работе от природы к человеку, от объективных фактов ее к теории.

д) Наконец, следует указать еще на одну черту, в которой имеются и сильные, но вместе с тем и слабые стороны теории Ламарка. Он четко выделял проблему изменчивости живых форм под влиянием местных причин. Как видно из материала предшествующей главы, ничего нового в этом вопросе, как-будто бы и нет. Однако в действительности и в проблему изменчивости под влиянием местных причин Ламарк, в свете исторического аспекта, вносит новую струю. Он отказывается рассматривать влияние внешних факторов ограниченно, только как обратимый процесс (ср. гл. II). Напротив, он стремится показать, что под влиянием фактора времени (т. е. в результате длительного воздействия) обратимые (ненаследственные) изменения организмов становятся необратимыми (наследственными) новообразованиями, создающими новые виды.

Как будет показано ниже, Ламарк ставил и решал проблему перехода ненаследственных изменений в изменения наследственные примитивно и неверно. Однако его несомненной заслугой является самая мысль о наследственном закреплении и необратимости развития, как условия и основной особенности вновь образующихся видов.

Эта черта теории Ламарка коренным образом отличает ее от представлений биологов XVIII века, смотревших на изменяемость форм под влиянием среды лишь как на местный и не имеющий глубоких последствий процесс.

Перечисленные черты теории Ламарка должны рассматриваться как ее высокие достоинства, и несомненно, в описанных отношениях он стоит впереди своих современников.

Однако, наряду с этими достоинствами, теория Ламарка обладает крупнейшими недостатками.

а) Прежде всего бросается в глаза механистическое понимание организма. Было уже указано, что по мнению Ламарка живая материя пассивна и качества организма, со всеми его жизнепроявлениями, она приобретает под влиянием внешних факторов — «флюидов», проникающих в организм из внешней среды В теории Ламарка организм попадает в положение системы, которая действует только под влиянием внешних факторов — «флюидов», причем последние и «внутри» организма остаются теми же флюидами, т. е. внешними факторами.

Это чисто механистическое понимание организма и проблемы отношения «внутреннего» и «внешнего» — целиком ошибочно.

Другие ошибки теории Ламарка получают достаточно четкую характеристику, если они рассматриваются в свете современных представлений об органической эволюции, изложенных в главе I (ср. гл. I, § 3).

б) Ламарк вполне основательно рассматривал эволюцию как непрерывный процесс (гл. I, § 3).

В главе I было указано, что непрерывность эволюции следует, однако, рассматривать в единстве с прерывностью исторического развития (гл. I, § 3). Было указано, что каждый новый вид есть новое качество, перерыв в постепенности развития, скачок. Этот важный тезис совершенно отсутствует в теории Ламарка. Более того, Ламарк его отрицал. Он представлял себе эволюцию, как процесс, лишенный скачков, перерывов. Именно в этом смысл положения Ламарка о виде, как условной категории.

Виды превращаются в другие виды плавно, в результате гармонической трансформации. Совершенно последовательно, в полном соответствии с таким пониманием эволюции, Ламарк отрицал естественное вымирание видов. А между тем это последнее есть очевидный факт, который следует расценивать как одно из проявлений прерывистости эволюционного процесса.

Таким образом, отрицание прерывистости эволюционного развития видов — серьезный пробел и ошибка теории Ламарка.

Неверно также представление Ламарка об условности границ между современными видами. Он был, конечно, прав, утверждая, что многие виды неясно обособлены. Однако уже систематики его эпохи знали о существовании в природе «хороших видов» (bona species), под которыми понимаются виды, явственно обособленные от соседних с ними. Более того, существование хороших видов есть правило, характеризующее состояние и отношения между органическими формами любого геологического горизонта, в том числе и геологической современности. «Сомнительных» видов, в среднем, значительно меньше, чем «хороших». Картина современных нам видов, по образному выражению Тимирязева, носит характер мозаики, которая остается картиной при одном условии — не рассматривать ее слишком близко. Итак, с полным правом используя наличие в природе «сомнительных» видов, как одно из доказательств их изменяемости, следовало в то же время объяснить в свете эволюционной теории и факт существования «хороших» видов.

Однако теория Ламарка о плавной и гармонической трансформации видов органически противоречит тезису о прерывности их эволюции и, следовательно, не может объяснить и факт обособленности «хороших» видов.

в) Далее, в главе I (§ 3) было указано, что эволюционный процесс носит приспособительный характер. Другими словами, трансформация видов происходит через приспособление их к условиям существования. Следовательно, причинное объяснение эволюционного процесса, как впервые указано Дарвином, может быть достигнуто только через причинное объяснение процесса приспособительной изменчивости живых форм.

Ламарк не вскрыл этих отношений. По его представлениям, главная линия эволюции — повышение организации или градация форм — не связана с воздействием среды, а следовательно, и с приспособительным процессом. Процесс повышения организации рассматривался Ламарком с точки зрения его деистических представлений о порядке природы, установленном творцом. Повышение организации (градация) в теории Ламарка оказывается автономным, целеустремленным, гармоническим процессом, независимым от отношений организмов к среде.

Таким образом, процесс эволюции в теории Ламарка оторван от его причинной основы, от процесса приспособительной изменяемости форм. Ламарк не видел того факта, что повышение организации (гра-

дации) есть одна из форм приспособительного процесса, а не нечто независимое от него.

Правда, Ламарк специально анализировал приспособительный процесс у животных и растений. Однако, как было уже указано, этот приспособительный процесс по смыслу теории Ламарка лишь сопровождает эволюцию (градацию), но не является ее сущностью, ее главным двигателем.

Неправильно определив (на почве деистических воззрений) движущие силы градации как некий автономный, богом определенный процесс, Ламарк не смог решить и проблемы приспособлений. Он не дал верного причинного объяснения возникновению и развитию приспособления и предложил чисто идеалистическое решение вопроса.

Идеализм Ламарка особенно ярко сказывается в его трактовке процесса приспособлений у высших животных.

Ламарк рассматривал приспособление как результат врожденной способности животных изменяться так, как нужно в данных условиях, т. е. приспособительно.

С точки зрения Ламарка, животные обладают изначальной целесообразностью, т. е. врожденной способностью изменяться в полном соответствии с изменениями условий обитания.

Некоторые примеры, извлеченные из работы Ламарка, превосходно вскрывают наивность представления об изначальной целесообразности.

Ламарк утверждает, что, если животное «для удовлетворения своих потребностей делает повторные усилия удлинить свой язык, — последний приобретает значительную длину (муравьед, зеленый дятел). Если у животного является потребность схватывать что-либо указанным органом, он разделяется и становится вилообразным».

Береговая птица, вынужденная держаться вблизи воды из-за добычи, всегда рискует погрузиться в ил и намокнуть. «Не желая, однако, как сказано у Ламарка, окунуться туловищем в жидкость, она прилагает все усилия, чтобы вытянуть и удлинить свои ноги». Эти упражнения мало-помалу привели к образованию длинных ног. Параллельно с этим птица делала постоянные усилия удлинить свою шею. Все эти волевые акты привели к требуемым изменениям. Так как последние возникали в течение больших отрезков времени, в ряде поколений, то они закрепились по наследству и т. п.

Итак, по мнению Ламарка, всякий раз у животного возникает именно то изменение, которое необходимо. К этому утверждению Ламарка Дарвин отнесся резко отрицательно. Дальше (гл. VI) будет показано, что подобное представление в корне неверно и что особой изначальной целесообразности в организме нет. Если Ламарк считал приспособление или приспособленное состояние результатом способности животных приспособительно изменяться, то легко понять, что в этом «объяснении» отсутствует всякое объяснение. Способность животных приспособительно изменяться не есть причина приспособления, так как она есть лишь одна из форм приспособления и, следовательно, сама нуждается в объяснении.

Этот вывод остается в силе и по отношению к взглядам Ламарка на причины возникновения приспособлений у растений. Выше было указано, что согласно теории Ламарка, растения изменяются под прямым воздействием факторов внешней среды (а не через потребности и привычки, как у высших животных), причем в результате этого прямого влияния факторов среды, растения сразу приобретают нужную, т. е. приспособленную организацию. Эта *теория прямого приспособления* также объясняет приспособление, как результат способности растений реагировать приспособительно, упуская и в этом случае из виду, что подобная способность сама по себе нуждается в причинном объяснении.

В теории прямого приспособления отчетливо выявляется дальнейшая крупная методологическая ошибка Ламарка. Она — в том, что Ламарк ставит знак равенства между изменением и приспособлением.

Тимирязев подчеркивал, что изменение есть физиологический процесс, а приспособление — исторический. Следовательно, изменение — лишь материал для развития приспособлений. В теории Ламарка этой дифференцировки понятий и явлений нет. Процесс приспособления механистически сведен в ней к процессу изменчивости. В этом особенно ярко выявляется несостоятельность объяснения Ламарком главнейшей особенности органической эволюции — ее приспособительного характера.

Таким образом, Ламарк не вскрыл и не дал причинного объяснения ряда основных особенностей эволюционного процесса.

Эту задачу блестяще решил Дарвин.

РАЗДЕЛ ВТОРОЙ
ОСНОВЫ ДАРВИНИЗМА

ГЛАВА IV
ОБЩИЕ ПРЕДПОСЫЛКИ ВОЗНИКНОВЕНИЯ ДАРВИНИЗМА

§ 1. Введение. Как будет показано дальше, роль Чарлза Дарвина в создании и развитии науки об органической эволюции исключительно велика. Признавая, однако, гений Дарвина и его огромные заслуги перед наукой, нельзя упускать из виду тех общих факторов и предпосылок, которые способствовали формированию его эволюционных воззрений.

Этими факторами и предпосылками были: а) общественно-исторические условия в Англии первой половины XIX века, б) состояние естествознания и в особенности биологических наук в этот период, в) особенности сельскохозяйственной практики дарвиновской эпохи.

Необходимо напомнить, что в первой половине XIX века капиталистическая система достигла очень высокого развития, в особенности в Англии — родине Дарвина.

В первой половине XIX века Англия достигла огромной экономической мощи, развившись в мировую колониальную империю. Англия XIX века — «владычица морей». Мировые водные пути — просторы океанов — бороздят многочисленные английские торговые и военные корабли. В руках Англии — богатейшей сельскохозяйственной страны — источник колониальных товаров и сырья для отечественной промышленности, а также главнейшие мировые рынки — места сбыта ее огромной товарной продукции.

Эксплоатация многочисленных и обширных колониальных владений во всех частях света, и в особенности Индии, приносит английской капиталистической системе огромные доходы. Англия середины XIX века заняла ведущее положение во всех отраслях мировой торговли, фабрично-заводской промышленности и сельского хозяйства.

Некоторые специфические особенности английской капиталистической системы первой половины и середины XIX столетия рассматриваются дальше, здесь же мы сперва остановимся на влиянии упомянутых отношений на развитие биологических наук.

Наука первой половины XIX века характеризовалась мощным развитием эмпирического направления. Это направление соответствовало интересам растущей капиталистической системы. «Буржуазии — говорит Энгельс — для развития ее промышленности нужна была наука, которая исследовала бы свойства физических тел и формы проявления сил природы» (Антидюринг). Идеологи описываемой эпохи развивали мысль о «союзе науки и промышленности», подчиняя первую своим интересам.

Одним из проявлений эмпирического направления в науке первой половины XIX века было широкое распространение идеи естественных законов, которые управляют явлениями, наблюдаемыми в природе и в обществе.

В применении к явлениям природы, идея естественных законов, несомненно, носила прогрессивный характер. Небезынтересно, что, например, в 1853 г., на просьбу Эдинбургской пресвитерии разрешить всенародное покаяние и пост по поводу холеры, английское правительство, экономически, разумеется, заинтересованное в ликвидации эпидемии, ответило, «что делами мира сего управляют естественные законы» и что «лучше заботиться об очистке городов (от грязи А. П.), чем поститься» (Бокль). В. Гумбольд в сочинении об языках (1836) писал, что «мир, доступный научному познанию, не был создан действием каких-то особых сил, ныне неведомых, а создавался и продолжает создаваться деятельностью тех сил, какие мы наблюдаем сейчас», т. е. естественных. Идея естественных законов охватила все науки о природе.

Лаплас (1749—1827) утвердил ее в астрономии, с гордостью отказавшись от теологических принципов в исследовании явлений неба. Идея естественных законов господствовала также в физике и химии этого времени и проникла в геологию (Лайелл) и биологические науки.

С рассматриваемой точки зрения очень характерны, например, мысли одного из основоположников клеточной теории — Шванна (1839), указавшего, что «для целей науки значительно полезнее хотя бы стремиться найти физическое истолкование» биологических явлений. «Организм — писал Шванн, — возникает по слепым законам необходимости действием сил, которые также обусловлены существованием материи, как и силы неорганической природы». Подобные идеи были необычайно широко распространены в работах биологов первой половины XIX века. Они отражали общую тенденцию науки этого времени — познавать природу и ее закономерности на основе опыта и конкретных наблюдений.

Необходимо при этом иметь в виду, что биологии первой половины XIX века было чуждо эволюционное понимание органической природы. Она все еще в общем стояла на метафизических позициях, и в этом отношении была прямой продолжательницей науки XVIII века. Однако, продолжая накапливать факты и развивая эмпирическое направление, наука первой половины XIX века создавала объективные условия для окончательного торжества эволюционной теории.

Проследим успехи, достигнутые биологическими науками в течение первой половины XIX века.

§ 2. Систематика. Систематика попрежнему занимает в комплексе биологических наук ведущее место.

а) Энергичная описательная работа зоологов и ботаников первой половины XIX века, прежде всего, значительно расширила представления о многообразии живых форм.

Количество фаунистических и флористических работ быстро растет. В общую работу по инвентаризации и классификации живых форм включаются не только многочисленные европейские ученые, но и представители ученых кругов других стран, в первую очередь США. Применение парового двигателя в судоходстве и рост торговых связей в значительной степени способствовали продолжающемуся росту землеведения. Вместе с тем сделалось почти традиционным сопровождение различных морских путешествий специалистами натуралистами. Описания новых животных и растений в XIX веке стали особенно обильными. Многочисленные зоологи и ботаники развивают и углубляют научные знания о фауне и флоре земли, о видовом составе различных групп животных и растений. Углубленному изучению подвергаются все основные группы растительного и животного царств.

Рост знаний о видовом составе животного мира виден из следующей таблицы:

ТАБЛИЦА 3

Авторы	Число видов	Авторы	Число видов
Линней 1748	1 104	Линней 1820	18 099
„ 1758	4 208	„ 1831	31 527
„ 1767	5 629	Вагнер 1833	78 849
„ 1805	16 085	Бронн 1847	104 067

б) Этот рост знания фактического многообразия живых форм связывается с интереснейшими исследованиями, которые приводят к быстрому развитию учения о естественной системе.

В этом направлении большую роль играли, прежде всего, работы Ламарка, которому удалось нащупать границы некоторых естественных групп животных, в особенности — беспозвоночных [1].

Еще большее значение в разработке естественной системы имели, однако, работы крупнейшего зоолога первой половины XIX века, ос-

[1] Напомним, что самые термины — позвоночные и беспозвоночные — принадлежат Ламарку.

нователя сравнительной анатомии и палеонтологии, французского ученого Жоржа Кювье (1769—1832). Кювье (рис. 4) был одним из наиболее ярких представителей метафизического естествознания. Он целиком отвергал принцип исторического развития и не принимал идеи изменяемости видов. Однако объективно и независимо от его личных тенденций, он в значительной степени содействовал подготовке фактической базы эволюционной теории.

Именно Кювье сделал очень много для выяснения границ естественных групп животных. Его успех был основан, прежде всего, на



Рис. 4. Жорж Кювье

том, что к характеристике систематических групп он привлекал не отдельные, субъективно избранные признаки, а совокупность признаков, в том числе анатомических. Кювье широко применял в систематике сравнительно-анатомические исследования. Это привело его к выводу, что каждая естественная группа характеризуется целостной системой всегда закономерно сосуществующих признаков — системой, которую можно обнаружить у всех представителей данной группы. Явление закономерного, постоянного сосуществования взаимно зависимых признаков Кювье называл *корреляцией*. Организмы, обладающие одинаковой корреляционной системой, входят в состав одной естественной группы. Так, все позвоночные характеризуются, по Кювье, следующей общей корреляционной системой. У них имеется позвоночный столб, спинной мозг заключен в костные ряды позвонков и лежит вдоль средней линии тела; имеются две полости для внутрен-

ностей — полость черепа и полость тела, кровь красная, сердце мускульное и т. п.

Многообразные во всех чертах, характерных для отдельных классов (млекопитающие, птицы, рептилии и рыбы), позвоночные сохраняют постоянство общих признаков. Найдя у любого позвоночного один из них, например, позвоночный столб, можно с уверенностью ожидать других. Следовательно, можно говорить о системе коррелятивно связанных признаков или об определенном *плане строения* или *«плане композиции»*, характерном для известного круга форм. Палеонтологические исследования Кювье привели его к выводу, что определенный «план композиции» сохраняется не только у всех современных представителей данной группы (например, позвоночных), но свойственен также вымершим животным геологического прошлого, сохраняя, следовательно, постоянство во времени.

Исходя из этих принципов, основанных на обширных сравнительно-анатомических исследованиях, Кювье установил четыре больших «плана композиции», или круга животных (1817, 1829):

I. Позвоночные (Animaux vertébrés).
1. Класс млекопитающих (Mammifères).
2. Класс птиц (Oiseaux).
3. Класс рептилий (Reptiles).
4. Класс рыб (Poissons).

II. Мягкотелые (Animaux Mollusques).
5. Класс головоногих (Cephalopodes).
6. Класс крылоногих (Théropodes).
7. Класс брюхоногих (Gastéropodes).
8. Класс безголовых (Acéphales).
9. Класс руконогих (Brachiopodes).
10. Класс усоногих (Cirrhopodes).

III. Членистые (Animaux Articulés).
11. Класс кольчецов (Annélides).
12. Класс ракообразных (Crustacés).
13. Класс пауков (Arachnides).
14. Класс насекомых (Insectes).

IV. Лучистые, или животно-растения (Animaux Zoophytes).
15. Класс иглокожих (Echinodermes).
16. Класс кишечных червей (Vers intestinaux).
17. Класс акалеф (Acalephes).
18. Класс полипов (Polypes).
19. Класс инфузорий (Infusoires).

Несколько позднее Бленвилль назвал эти большие круги, или ветви форм, типами. Таким образом, широкое применение сравнительно-анатомических исследований и закона корреляций привело Кювье к обнаружению естественных групп высшего порядка — типов, объединяющих определенное количество классов одного и того же плана строения или «плана композиции».

После работ Ламарка и в особенности Кювье, построение искусственных систем, неизбежно основанных на субъективном выборе отдельных признаков, становится с очевидностью бесплодным. Уже в 30-х годах для целей систематики привлекаются не только сравнительно-анатомические, но и сравнительно-эмбриологические данные, а вскоре и гистологические. Последние оказывают неоценимые услуги в распознании функционального значения органов беспозвоночных животных, которые до того времени были изучены очень плохо.

Эренберг сильно продвинул вперед знания о простейших, тогда как Дюжарден (1841) впервые показал, что организация простейших проще, чем остальных животных, так как они не имеют настоящих органов, а тело их состоит из саркоды (протоплазмы). Русский ученый С. Куторга еще в 1839 г. использовал труды Эренберга, издав «Естественную историю наливочных животных» (инфузорий). Губки были изучены Грантом (1826), который поставил их рядом с кишечнополостными. Дюжарден (1841) выяснил их животную природу. Работы Лейкарта выяс-

нили также основные особенности организации кишечнополостных и позволили ему (1848) покончить с кювьеровским типом лучистых, который он разбил на два: кишечнополостные (пока еще с губками) и иглокожие. В это же время Зибольд (1845) вычленил из состава лучистых типы простейших и червей. Таким образом выявились следующие типы животного царства: Protozoa, Coelenterata (вместе с губками). Vermes, Mollusca, Articulata (Arthropoda), Echinodermata, Vertebrata.

Систематика постепенно становится на верный исследовательский путь. Основной задачей всех отделов зоологии и ботаники первой половины XIX столетия становится выработка естественной системы. Эта цель определяет собою теоретические основания систематики.

Так, например, в марте 1852 г. Парижская академия наук предложила премию за решение «путем наблюдения и опыта способа развития глистов», причем, согласно условиям премии, соответствующие данные требовалось «применить к определению естественных соотношений различных форм глистов». Премия была присуждена Ван-Бенедену (1854).

Все эти исследования привели к тому, что искусственные группировки (составленные по какому-либо одному признаку) рушились одна за другой. Главное было сделано. Было доказано реальное существование больших естественных группировок, и в то же время был твердо установлен ведущий метод исследования — сравнительное изучение по совокупности признаков.

Вокруг вопроса о числе типов тотчас развернулась борьба, представляющая значительный исторический интерес. Наиболее последовательные сторонники креационизма решительно возражали против дробления четырех типов Кювье на более мелкие типы. Аргументация их была крайне интересна. Она сводилась к тому, что в результате разукрупнения типов Кювье, затушевываются глубокие внутренние отношения между формами (Луи Агассиц), выражающие творческий план (бога). В действительности, это разукрупнение типов Кювье имело глубокое значение для идеи эволюции. Каждый из четырех типов Кювье рисовался, как нечто в себе абсолютно замкнутое, независимое от других типов, не имеющее с ними связи. Напротив, в результате разукрупнения типов выявилось, что типы, объединяя формы единого плана строения, в то же время связаны друг с другом.

Чтобы видеть это, достаточно следующего примера. В системе Кювье кольчатые черви (кольчецы, Annelides) входили в состав типа членистых (см. систему Кювье). Факт этот имеет глубокий смысл, так как у кольчецов много общего в структуре тела с членистоногими (сегментарное строение тела, окологлоточное нервное кольцо, брюшная нервная цепочка с метамерными ганглиями и т. п.). Кювье, поместив их в один тип с последними, сам подчеркнул это сходство. Когда же кольчатых червей поместили в тип червей (Vermes), то это сразу выявило наличие связей между типами (в данном случае — типом червей и типом членистоногих), т. е. нарушило самые принципы системы Кювье — абсолютную, метафизическую обособленность типов.

В эту же эпоху в том же направлении были сделаны крупные шаги и в ботанике, которая вообще шла впереди в области проблемы естественной системы. Сравнительно-анатомический метод позволил Августину Пираму де Кандолю (1778—1841) распространить принцип корреляций Кювье на растительные объекты. Исходя из этого принципа, де Кандоль пришел к мысли о необходимости строить естественную систему на основе учета коррелятивных соотношений между вегетативными и половыми органами растений. Крупной его заслугой является обоснование группы бессосудистых растений (Aphyllae де Кандоля), которые затем были названы Thallophyta (слоевцовые растения), в отличие от Kormophyta (высшие сосудистые растения). Таким образом, в области ботанической систематики были, как и в зоологии, определены основные вехи естественной системы.

Однако и в описываемую эпоху причинное объяснение существования естественных групп организмов не было достигнуто, и делались

попытки дать креационистскую трактовку этому вопросу. В «Основах зоологии» Агассица и Гульда (1848), например, все еще говорится, что животное царство в целом «есть отображение божественных помыслов».

Причинное объяснение существования естественных групп было дано только Дарвином.

в) Другой проблемой систематики, разработанной в первой половине XIX века, была проблема иерархического соподчинения категорий системы. Чем глубже становились исследования, тем большее число категорий системы пришлось вводить в практику научной работы.

Еще в 1751 г. была предложена систематическая категория семейство (Familia). С 1804 г. Латрейль установил следующий порядок соподчинения систематических категорий:

Тип (Typus, s. Phylum).
Класс (Classis).
Отряд (Ordo).
Семейство (Familia).
Род (Genus).
Вид (Species).
Вариация (Varietas).

Возникает прежде всего вопрос, чем вызвана эта значительно бо́льшая, чем у Линнея, дробность категорий системы? Ответ совершенно ясен: тем, что категории системы выражают степени различий между видами. Так как число известных науке видов возросло, то увеличилось и число степеней различий между ними. Однако из сказанного видно, что соподчиненность категорий системы выражает собою также различную классификационную ценность тех или иных признаков. Признаки типа обще́е и постояннее признаков класса (например, все классы позвоночных имеют признаки одного и того же типа); признаки класса в этом смысле обще́е и постояннее признаков отряда и т. д. Наименее постоянны (наиболее изменчивы) признаки вида и вариации.

Вопрос с очевидностью идет о какой-то реально существующей закономерности. Креационисты пробавлялись идеей, что соподчиненность категорий выражает «порядок природы», установленный творцом.

г) Наряду с разработкой системных (таксономических) категорий и установлением их взаимоотношений, перед систематиками все еще стоял вопрос о порядке самой системы. Должна ли она быть нисходящей (как у Линнея) или восходящей?

Восходящий порядок системы органического мира применялся многими учеными. В XIX в. одним из первых (помимо Ламарка) его применил Окен (1802), позднее Вильбранд (1814), Гольдфус (1820, 1834), Бурмейстер (1837), в ботанике еще А. де Жюсье и др.

При этом многие ученые исходили из идеи однорядной восходящей лестницы. Другие не связывали проблемы восходящего порядка системы с идеей лестницы.

Учение об однорядной восходящей лестнице получило в первой половине XIX столетия широкое распространение. Оно проникло, в частности, и в русскую науку. Так, М. А. Максимович (1826) писал, что «настоящий путь природы есть восхождение от низших к высшим, от несовершенных к совершенным». Близкие идеи высказывал Г. Е. Щуровский и другие русские биологи.

Наиболее ярким представителем идеи однорядной восходящей лестницы был упоминавшийся нами Робинэ (гл. II). В первой половине XIX в. идея восходящей лестницы не сделала (и не могла сделать) каких-либо особых успехов по сравнению с XVIII ст., но критика ее в это время значительно усилилась и исходила из следующих главных соображений.

Во-первых, накопившийся палеонтологический материал, воспринимавшийся учеными первой половины XIX в. антиисторически, как будто бы показывал, что в древнейших геологических горизонтах представители всех четырех кювьеровских ти-

пов появляются сразу. Из этого факта, являющегося следствием (как это позднее показал Дарвин) неполноты геологических документов, сторонники теории творения (креационисты) делали вывод о несоответствии учения об однорядной лестнице существ научным данным. По представлениям креационистов (как бы «подкрепленным» палеонтологическим материалом) типы животного царства возникли одновременно или во всяком случае не в порядке однорядной восходящей лестницы. Указывалось также, что в известных геологических горизонтах появлялись формы с более высокой организацией, чем некоторые формы позднейших горизонтов и что, следовательно, в ряде случаев более высокая организация предшествует более низкой. Эти мысли высказывались и Кювье и его последователями, принимавшими независимое создание творцом всех четырех типов животного мира.

С очень близкой точки зрения теорию ступенчатого развития критиковал в это время (1839) и русский зоолог С. Куторга, впоследствии ставший дарвинистом. На основании анализа палеонтологического материала он пришел к выводу, что требуемой теорией последовательности появления форм в действительности нет и что «идея ступенчатого развития организмов от низших к высшим в самой природе не подтверждается и должна рассматриваться как априорно установленная и произвольно развитая по известному плану теория».

Во-вторых, систематики первой половины XIX века указывали на то, что и современные естественные группы организмов не укладываются в однорядную восходящую лестницу. Как и раньше, указывалось, что в ряде случаев для внутриклассовых групп и даже типов, совершенно невозможно сказать, какая группа выше, а какая ниже.

Так, Карл Бэр указывал, что невозможно сказать, например, кто выше — членистоногие или моллюски, пауки или десятиногие раки и т. п. В одних отношениях выше одни формы, а в других — другие. Следовательно, систематические группы не могут быть представлены в виде однорядной лестницы существ. Борьба против идеи восходящей лестницы была, по преимуществу, проявлением борьбы с эволюционной идеей. Однако, если мы вспомним, что эволюционный процесс прерывист (гл. I, § 3) и характеризуется сосуществованием низших и высших групп организмов (разного систематического значения), то станет ясно, что, дискредитируя идею однорядной восходящей лестницы существ, ее критики, в том числе сторонники теории творения, не наносили какого-либо удара подлинной эволюционной теории. Их удар пал мимо и обрушился только на представления о плавном гармоническом однорядном повышении организации, показав, в сущности, что подобное представление неверно. В исторической перспективе критика лестницы была, следовательно, полезна.

Разумеется, нельзя упускать из виду, что эта идея отображала в области биологии тенденции прогрессивного лагеря науки первой половины XIX века, находившегося под влиянием революционных идей этой эпохи.

В первой половине XIX века складывается другое, более правильное представление о восходящем развитии, в виде генеалогического дерева. Представление это не сопряжено с идеей однорядной восходящей лестницы и пришло ей на смену. Этот способ изображения отношений между группами, как уже указывалось, был предложен еще в XVIII столетии русским академиком Палласом.

В 1831 г. идея генеалогического древа в необычайно ясной форме была выражена Г. Тревиранусом (1776—1834), указавшим, что живые существа произошли от одного корня и дальнейшее их развитие носило характер разветвляющегося дерева. Дарвин (1859) ссылался на то, что в его эпоху этот способ изображения отношений между систематическими группами был довольно обычным.

В первой половине XIX века необычайно вырос материал, показывающий изменяемость видов. Проблема изменяемости видов привлекает к себе внимание многочисленных зоологов и ботаников и становится одной из тех больших общих проблем, которые не могут быть обойдены в сводных работах первой половины XIX века. Насколько широко была распространена мысль об изменяемости видов, показывает, например, замечание Эренберга, который в 1852 г. писал: «новейшее движение в науке о жизни ставит под вопрос положение о постоянстве форм». При этом трактовались вопросы о причинах изменяемости видов и значении ее. Принималось, что виды изменяются: а) в результате действия определенных внешних причин, б) под влиянием неизвестных причин в процессе эмбрионального развития (как говорилось — «при рождении»), в) вследствие скрещивания.

а) Изменяемость видов под влиянием внешних причин трактовалась в первой половине XIX века довольно широко. При этом привлекался сельскохозяйственный материал. Обсуждается проблема влияния состава почвы на степень развития и рост растений; рассматривается вопрос о влиянии почвенных условий на цвет, запах и вкус растений. Вопросы эти выясняются и на экспериментальном материале, опытами на садовых грядках (делянках). Привлекается значительный материал для суждения о влиянии света, температуры и влажности на различные признаки растений. Опытным путем выясняется влияние этих факторов на всхожесть, на образование почек, на время цветения и плодоношение, цвет и другие признаки растений. Все эти данные связаны с растениеводством. Довольно значительный материал накапливается также по вопросу о влиянии долинного и горного ландшафтов на признаки растений. Был собран значительный материал, показывающий, что вертикальное распространение растений обусловливает возникновение ряда переходных форм от долинных к высокогорным. Накапливается много данных о влиянии холодного горного климата на внешнее и внутреннее строение стебля и листьев (степень опушенности и другие морфологические и анатомические признаки).

Вводится также понятие о климатических вариациях. Во всех этих и других случаях принимается, что под влиянием различных определенных факторов и в соответствии с их постепенным изменением, одни виды шаг за шагом переходят в другие.

С другой стороны, в литературе первой половины XIX века уделяется много места изменяющему влиянию на растения их культивирования. Подчеркивается, что это последнее приводит к усилению хозяйственно ценных признаков. При этом, однако, вся проблема культурных воздействий ставится в плоскости по преимуществу физиологического толкования факторов изменяемости, — наряду с влиянием света, температуры, влажности, состава почвы и т. п. Не устанавливается никакой разницы между понятием изменчивости особи и трансформации вида или сорта. Наивнейшим образом в одном ряду с перечисленными факторами рассматривается также целесообразность, как особый фактор изменяемости растительных форм. В результате все это — климат, температура, свет, влажность, почва, культура, целесообразность — рассматривается как определенные факторы изменчивости растительных форм.

Аналогичные данные излагаются и в отношении животных. Указывается, например, что на рост животных влияют размеры водных бассейнов.[1] Большое значение приписывали климату. В 40-х годах XIX века вопрос о влиянии климата на рост животных был изучен настолько хорошо, что исследователи решаются высказывать широкие обобщения, основанные на эмпирическом материале. Так, Бергман в 1847 г. предложил правило, названное правилом Бергмана, согласно которому у теплокровных животных размеры тела увеличиваются по мере возрастания географической широты (в северном полушарии по направлению к северу, а в южном — к югу), т. е. они меньше в условиях теплого климата и больше — в холодном. Правило Бергмана, в несколько измененной форме, сохранилось и в современной науке.

Относительно хорошо был изучен вопрос о влиянии климата на покровы животных, в частности на структуру меха млекопитающих, на его краску, также как и на окраску пера птиц. Глогер (1833) предложил свое правило, согласно которому окраска пера становится темнее во влажных областях (правило Глогера). Это правило вошло в научную литературу. Вопрос о влиянии климата на окраску насекомых и других беспозвоночных также обсуждался в литературе описываемой эпохи. В сводках этого времени приводятся длинные списки различных видов жуков, бабочек, перепончатокрылых, окраска которых сопоставляется, например, с условиями долинного и горного климата. Большое внимание уделяется также проблеме влияния пищевых веществ на различные признаки животных, в том числе — на окраску пера птиц. Далее, много внимания уделяется вопросу о возникновении новых особенностей в новых условиях. Некоторые работы носят экспериментальный характер. Например, Эдвардс в своей книге «О влиянии физических агентов на жизнь» (1824) сообщает, что, удерживая головастиков лягушки постоянно под водой, можно вызвать у них задержку метаморфоза. Лейкарт (1821) сообщает, по данным Шрейберса, что у протея (Proteus anguineus), продолжительное время содержавшегося под водой, заметно увеличились жаберные выросты и, наоборот, они редуцировались при недостатке воды и т. д. Обсуждаются также вопросы сезонной изменчивости, изменяющее влияние половых желез, потребностей, испуга, дрессировки, и т. п.

б) Изменения, возникшие от неизвестных причин при рождении. К этой рубрике относятся изменения, носящие характер уклонений, уродств, «монстров» и т. п., наблюдаемых у отдельных индивидуумов, несмотря на то, что они развивались в тех же условиях, что и другие особи того же потомства.

Бронн писал в своем «Руководстве истории природы» (1845), что именно эти внезапные единичные уклонения, наблюдаемые уже при рождении и «возникающие чаще у животных, чем у растений, принадлежат к самым важным...., так как они

[1] В действительности это косвенное влияние, повидимому, тормозящее рост, воздействие продуктов обмена, достигающих большей концентрации в маленьких бассейнах.

легче размножаются», т. е. передаются потомству. Это интересное указание на наследственность единичных внезапных уклонений будет рассмотрено дальше (гл. VIII).

Выясняется также, что у растений единичные внезапные наследственные изменения возникают на отдельных ветвях, цветах и почках, а также из семенного материала. Эти явления широко используются садоводами. У георгин, ввезенных в Европу Сервантесом в 1790 г. из Мексики (Georgina variabilis), в 40-х годах XIX в. было известно уже примерно 2000 варьететов. В это же время описываются хорошо известные случаи возникновения множества варьететов из семян, принадлежавших немногим формам.

Ван Монс (1820) описывает вариации у георгин, указывая, что они касались окраски цветов, строения листьев и стебля, причем в одном случае было получено растение, которое несло красные и желтые цветы. Впрочем, в этих наблюдениях, повидимому, не всегда диференцируются явления расщепления потомства и новые изменения. Все признаки растений изменчивы, «ничто не остается постоянным», восклицает один из авторов этого времени.

Та же форма изменчивости изучается и у животных, причем делаются попытки определить причины изменений. Исследователи, несомненно, очень интересуются ими. В первой половине XIX века собирается значительный материал, касающийся наследственной изменчивости окраски кожи, меха, перьев, вариаций рыбьих чешуй (еще в 1783 г. описывается изменчивость чешуйчатого покрова у зеркального карпа), отсутствия рогов (комолость), их переразвитие, изменчивости числа пальцев, количества позвонков и т. п. Много сообщений посвящается альбинизму. Об интересе к явлениям изменчивости свидетельствуют, например, исследования над красным клопом Pyrrhocoris apterus. У этого насекомого вторая пара крыльев не развита. Один из энтомологов 40-х годов XIX века указывает, что у некоторых особей наблюдается развитие 2-й пары крыльев, причем делается даже ссылка на опыты скрещивания таких форм с нормальными. Сообщается, что в потомстве появлялись нормальные особи, т. е. не имеющие 2-й пары крыльев (Бурмейстер, 1832).

в) Изменчивость вследствие скрещивания также привлекает большое внимание. В сводной литературе первой половины XIX века большое внимание уделяется опытам Кельрейтера (ряд сообщений, начиная с 1761 г.) по скрещиванию растений, а также указаниям о том же в работах Линнея и Гмелина (1744). В 20-х и 30-х годах XIX века целый ряд работ, посвященных скрещиванию, публикует Гертнер (1772—1850). Исследователь этот произвел огромное количество опытов, в течение которых были подвергнуты скрещиванию представители целого ряда семейств (Papaveraceae, Malvaceae, Convolvulaceae, Solanaceae, Gramineae и др.). Аналогичные опыты производили и другие исследователи. Найт (1769—1838) работал в области гибридизации плодовых деревьев, а также различных рас гороха. При этом он наблюдал явление доминирования и показал значение скрещивания в более мощном развитии растений, — явление, эволюционное значение которого позднее было оценено Дарвином. Найт и ряд других авторов (Гедвиг, Линдлей, Говен, Вигман и др.) констатирует возникновение новых форм в результате скрещивания. Описываются также многочисленные гибриды диких видов. Шиде в специальной книге (Des plantes hybrides, 1825) описывает 36 гибридных форм. Во всех случаях исследователи живо интересуются значением скрещивания при образовании новых видов. Те же проблемы интересуют исследователей и в отношении животных. В сводках первой половины XIX века описываются наблюдения над скрещиванием бабочек, жуков, рыб, амфибий, птиц и млекопитающих.

Все перечисленные выше типы изменчивости (пп. «а», «б», «в») рассматриваются в связи с вопросом об образовании новых форм, в частности подвидов (subspecies), и при том в смысле местных рас. Попытки подобного толкования подвидов имеются в работах отца известного зоолога А. Брема Х. Л. Брема (1822).

Так, Х. Л. Брем различал, например, две формы мохноногого канюка — Archibutes lagopus planiceps (Северо-восток Европы) и A. l. alticeps (средняя Европа), три подвида львов — Felis leo asiaticus (азиатский), F. l. barbaricus (варварийский) и F. l. africanus и т. д., употребляя, следовательно, не двойную линнеевскую, а тройную номенклатуру, применяющуюся в наше время. Явление диференцировки видов на географические подвиды обсуждается и другими авторами.

Таким образом, в первой половине XIX века проблема изменчивости органических форм становится одной из тех проблем, которые широко привлекают внимание исследователей.

Ряд крупных ученых, например, Лейкарт (1827), Эренберг (1835), Дютроше (1837), Карпентер (1839), русские ученые Максимович (1826, 1830), Рулье (1841) и др., опубликовывают данные об изменчивости живых форм. Известную роль в развитии проблемы изменчивости сыграли работы протистологов первой половины XIX века. Протистологов затрудняло определение понятия вида в применении к простейшим организмам, и они считали, что между видами простейших нет определенных границ, так как они связаны меж собой переходами. Этот взгляд, в частности, был развит Карпентером (1839), который пришел к выводу, что у фораминифер индивидуальная изменчивость превышает пределы видовой и даже родовой и отрядной.

В эту же эпоху было обосновано учение о полиморфизме. Явление полиморфизма с необычайной яркостью свидетельствует об изменчивости форм, связанной с диференцировкой функций. Далее, в пользу учения об изменчивости форм свидетельствовали также замечательные исследования Стенструпа (1813—1897), посвященные явлению смены полового и бесполового поколений у кишечнополостных, сосальщиков, сальп. Определяя содержание явления смены поколений, Стенструп писал: «Животное порождает приплод, который рождается и остается несходным со своей матерью, но в дальнейшем, в свою очередь, дает поколение, которое либо само по себе, либо в своем потомстве снова возвращается к первоначальной материнской форме» (1842).

Явление смены поколений было также изучено на плоских червях. Все эти факты говорят об изменчивости органических форм.

Однако трактовка перечисленных фактов все же оставалась крайне ограниченной и обычно была механической. Правда, исследователи описываемого времени уже различали ненаследственную и наследственную изменчивость. Однако изменяемость видов они толковали либо как обратимый процесс, либо как процесс ограниченной изменчивости видов, не идущий за пределы рода или семейства. В основном понимание типов по Кювье, как обособленных кругов форм, оставалось господствующим. Более того, многие ученые настаивали также на абсолютной неизменяемости видов. Так, немецкий маммолог Блазиус в 1857 г. писал, что его исследования, якобы, привели его к выводу: «что в органической природе, как и в мире кристаллов и звезд, господствует нерушимый порядок; что несмотря на все единичные колебания, природа удерживает непереступимые границы между различными видами животных; что в каждом виде животных заключено законченное, самостоятельное творчество». Эта концепция была окончательно разрушена только Дарвином.

§ 3. Сравнительная анатомия. В области сравнительной анатомии в первой половине XIX столетия также был накоплен большой материал в пользу эволюционных представлений.

И в этой области ученые стояли целиком на антиэволюционной точке зрения, тогда как вскрытые ими закономерности (в исторической перспективе) имели значения существенного элемента эволюционной теории.

а) Основателем сравнительной анатомии считается Кювье. Уже указывалось, какую роль сыграло его учение о корреляциях в систематике. Оно имело еще большее значение в анатомии. Если все части тела животного скоррелированы, т. е. взаимно связаны и обусловлены, то, следовательно, организм есть не сумма частей, а целостная система.

Это учение о морфо-физиологической целостности связывается согласно представлениям Кювье с учением о взаимной функциональной приспособленности частей. «Если пищеварительные органы животного, — пишет Кювье, — устроены таким образом, что они годны для переваривания свежего мяса, то при этом требуется, чтобы и челюсти этого животного были устроены так, чтобы они могли хватать и поедать добычу; когти его должны быть устроены так, чтобы они могли схватывать и разрывать добычу на куски; зубы должны быть таковы, чтобы могли резать и разжевывать мясо; вся система членов, или органов движения, должна быть годна для преследования и схватывания добычи, и органы чувств должны быть приспособлены для узнавания ее на расстоянии» и т. п.

Таким образом, организм есть целостная морфо-физиологическая система, а не простая совокупность признаков.

Правда, целостность организма трактовалась метафизически. Кювье вовсе не принимал, что эта целостность сложилась в процессе исторического развития организмов. Напротив, он считал, что целостность есть выражение творческого плана, что она была заранее предопределена, как некоторая цель. Организм целенаправлен, и скоррелированные части его, по мнению Кювье, «содействуют, путем взаимного влияния, одной конечной цели».

Если, однако, отбросить эти ненаучные представления, вытекавшие из реакционной идеологии Кювье, то окажется, что основная идея его о морфологической и функциональной целостности организма, свя-

занности и коррелированности его частей — правильна. Дарвин позднее показал, что эта целесообразность организма возникла исторически.

б) В первой половине XIX века широко обсуждается идея единства плана строения организмов.

Эта идея носила существенно иной характер, чем в работах Кювье. Как указано выше, Кювье признавал единство плана только в пределах определенного типа животного царства. Однако в эту же эпоху создается универсальное учение, защищающее мысль о том, что все животные построены по единому структурному плану и, что их различия, как бы глубоки они ни были, лишь вариации этого общего плана. Эта идея получила широкое распространение в произведениях натурфилософов первой половины XIX века.

Идеологом натурфилософской школы, в особенности немецкой, был Шеллинг (1775—1854). Шеллинг развивал идеалистическое учение, согласно которому природа есть выражение и продукт деятельности некоей духовной силы — Абсолюта, в котором синтезируется и природа и дух. Как утверждал Шеллинг, «основа природы и духа, Абсолют, есть тождество реального и идеального». В Абсолюте синтезированы природа и сознание. Следовательно, познание общих законов природы постигается, якобы, деятельностью разума, так как познаваемое неизбежно носит в самом себе печать познающего. Изучение общих законов природы не требует, якобы, ни наблюдения, ни эксперимента. Достаточно нашего сознания и разума, тогда как опыт и наблюдение применимы только к частным явлениям. Это чисто немецкое идеалистическое учение об «Абсолюте» и легло в основу натурфилософских концепций.

Наиболее видным натурфилософом был Окен (Окенфус, 1779—1851). Согласно шеллингианским представлениям Окена, природа управляется творческим духом. Так как человеческий разум есть часть творческого духа (Абсолюта) природы, то и познание законов последней может быть достигнуто умозрительно, спекулятивно. На основе этой концепции Окен построил небезынтересные представления о развитии органической природы. Он проводил мысль о происхождении органической природы от первичной слизи, возникшей в море в результате соединения углерода с водой и воздухом. Эту первичную слизь Окен представлял себе в форме «первичных пузырьков» (инфузорий), за счет которых и развились различные растения, животные и человек, как звенья единой органической природы.

Таким образом, единство природы в философской системе Окена вытекает из единства ее происхождения. Эта ценная идея высказывалась в той же натурфилософской форме и многими другими авторами.

В приложении к биологии идея единства природы конкретизировалась, однако, в отвлеченных морфологических образах некоего извечного *прототипа* животного и такого же извечного *прототипа* растения, вариации которых и обусловливают возникновение многообразных форм органической природы.

Наиболее полно эта мысль была развита поэтом и мыслителем Вольфгангом Гете (1749—1832). Согласно его учению о метаморфозе растений, все видимые формы растений следует рассматривать как вариации одного первичного растения. Эта мысль распространяется Гете на все органы растений. Он подчеркивает, что «один и тот же орган может развиться в сложный лист и регрессировать к крайней форме, к прилистнику. Он же может при других обстоятельствах развиваться в плодовую почку или бесплодный побег..., чашечка может превратиться в венчик, а венчик, регрессируя, приближается к чашечке. Вследствие этого, становятся возможными разнообразнейшие растительные формы». Отвлекаясь от многообразия растительных типов, Гете искал некий первообраз растения, в котором синтезируются все существующие формы растений.

Эта мысль распространялась им и на животных. Основывая свою концепцию на сравнительно-анатомическом методе, Гете рассматривал последний как средство для выяснения некоего анатомического типа «в таком общем образе, в котором по возможности заключались бы все животные образы и с которым, следовательно, все они были бы сравнимы».

Следовательно, Гете пытался рассматривать животных, как вариации единого прототипа. Он искал поэтому во всех чертах их организации проявлений единого плана строения.

Следует подчеркнуть, что учение о единстве и вытекающем из него многообразии форм связывается в концепции Гете с идеей превращения форм. Он стремился к тому, чтобы понимать новую форму в ее движении. «Учение о форме, — писал он, — есть учение о превращении... Нельзя даже вообразить себе неизменность формы».

Эти слова не свидетельствуют, однако, об эволюционизме Гете, как это пытался представить Геккель. В произведениях Гете вопрос идет о некоем постоянном первообразе, по типу которого образованы все формы и «который более или менее

уклоняется в том или ином направлении в своих очень постоянных чертах и развивается и преобразуется и ныне посредством размножения» (Гете, 1796).

Надо признать правильным указания критиков на то, что Гете «искал в основе изменений метафизические неподвижные идеи и считал, что вскрытие их составляет задачу науки». У Гете «речь идет не о развитии, а о постоянстве, которое скрыто за изменениями».

Противоречивость идей характерна для большинства естествоиспытателей рассматриваемого времени, и она, в частности, свойственна всем защитникам натурфилософской идеи единства плана строения. Все они были не эволюционистами, напротив, — в гораздо большей мере метафизиками. Тем не менее самую идею единства плана строения и его превращений, порождающих многообразие форм, следует рассматривать как важную составную часть теории эволюции, целиком растворенную еще в те времена в метафизической основе.



Рис. 5. Жоффруа Сент-Илер

В первой половине XIX века идея единства плана развивается многими биологами, в том числе Савиньи, Одуэном, Латрейлем. Однако в истории развития эволюционной концепции наибольшее значение приобрели работы крупнейшего поборника той же идеи — французского зоолога и сравнительного анатома Этьена Жоффруа Сент-Илера (1772—1844).

Сент-Илер (рис. 5) первоначально изучал позвоночных, распространяя идею единства плана на них, что в общем совпадало с обычными представлениями. Доказательства единства плана были построены на правильном принципе. Сент-Илер исходил из сравнительного изучения так называемых аналогичных органов, под которыми он понимал органы сходного строения и положения. Пока эти понятия применялись к типу позвоночных (Кювье), теория аналогов не могла вызывать возражений. Все позвоночные обладают сходными, аналогичными, органами. Передняя конечность собаки, ласт кита, крыло птицы (рис. 33) — несомненные «аналоги» (впоследствии названные гомо-

логами). То же может быть констатировано для задней конечности любого позвоночного. Вообще каждый орган позвоночного имеет «аналога» и у других представителей этого типа. Следовательно, «план строения» у всех позвоночных одинаков.

Однако Ж. Сент-Илер не ограничился этим. Он обратился к изучению беспозвоночных, чтобы защищать мысль о единстве плана строения представителей всех типов животного царства. Увлечение этим совершенно абстрактным, спекулятивным представлением завело Жоффруа Сент-Илера так далеко, что он решается утверждать: «животные, которых прежде считали и называли беспозвоночными, будут со временем фигурировать в наших списках среди позвоночных». Таким образом, оказывается, что все формы животных — лишь вариации типа позвоночных. Такое широкое, абстрактное и произвольное толкование единого плана совершенно противоречило конкретным фактам и создавало атмосферу конфликта между Кювье и Сент-Илером. Вскоре создался повод к открытому спору между ними.

В 1830 г. Лорансе и Мейран представили во французскую Академию Наук работу, в которой они защищали мысль, что головоногий моллюск есть видоизмененное позвоночное. Критика этой идеи со стороны Кювье и ее защита со стороны Ж. Сент-Илера привели к знаменитому спору между ними. Ж. Сент-Илер защищал идею всеобщности единства плана, — единство «композиции» органических форм. Кювье ограничивал единство «композиции» пределами типа, указывая, что разные типы (позвоночные, моллюски, членистые и лучистые) обладают разными планами строения. Такова основа спора.

Спор выявил, однако, глубокое принципиальное расхождение противников по многим основным вопросам. Позиция Кювье, строго стоявшего на почве голого эмпиризма, была проще и лучше соответствовала духу эпохи. Ему, разумеется, значительно легче было показать р а з л и ч и я в планах строения разных типов животного царства, чем Сент-Илеру с его абстрактными положениями — их с х о д с т в о. Не без иронии Кювье предлагал, например, показать «единство композиции» (плана) у медузы и жирафа, у морской звезды и слона. Он настаивал на том, что между моллюсками и позвоночными нет сходства в планах строения.

Вообще о сходстве планов, по Кювье, можно говорить только в пределах каждого типа, тогда как формы, принадлежащие к разным типам, имеют и разные «планы композиции».

В этом вопросе Кювье был прав в том смысле, что типы животного царства действительно характеризуются различными планами строения. В этом отношении его позиция базировалась на фактах. В то же время она исходила из общей метафизической установки Кювье, который рассматривал каждый организм как замкнутую в себе систему, созданную для выполнения определенной цели. Ученый, по мнению Кювье, констатирует эту цель, изучая строение организма.

Познавая последнее, он познает общую гармонию органической природы, ее порядок, отраженный в естественной системе. Поэтому задача ученого, якобы, и заключается только в том, чтобы «называть, описывать и классифицировать животных», определять целенаправленность их функций и организации, выяснять вечный, богом данный порядок природы. Такова позиция, развивавшаяся Кювье.

Жоффруа защищал другие позиции. Указание на несравнимость организации морской звезды и слона не смущало его. Да, конечно, эти животные несходны. Но если Кювье считает, что несходное нельзя сравнивать, то Ж. Сент-Илер, напротив, полагает, что сравнивать несходное необходимо, так как именно этим путем определяются изменения аналогичных элементов.

Разумеется, он не утверждает, что звезда и слон построены из одинакового числа сходных элементов. Однако, по его словам, в основе всех организмов лежит единый принцип композиции. Следовательно, различия между животными есть результат того, что одни и те же органические части или элементы повторяются у разных животных в разной форме, а многие из них не повторяются совсем. Он думает также, что вопреки мнению Кювье, организмы не преследуют каких-либо целей. Птица, вопреки мнению Кювье, вовсе не создана для полета, а напротив, говорит Ж. Сент-Илер, летает потому, что имеет соответственную организацию. Ж. Сент-Илер считает также, что задача науки не исчерпывается только описанием фактов. Еще до возникновения спора он утверждал, что факты теряют значение, если они не сопоставляются. Анатомия не должна быть только совокупностью фактов. «Ничто не сможет, — говорит Жоффруа, — задержать ее на пути к тому, чтобы она была обобщающей и философской». Из сказанного выше видно, что если Кювье блестяще защищал современную ему метафизическую науку, то воззрения Жоффруа были смелее, прогрессивнее. Правда, Ж. Сент-Илер оставался лишь ограниченным эволюционистом. Единый план строения, согласно его взглядам, установлен творцом. Вариации органических форм, при всем их многообразии, по мнению Ж. Сент-Илера, не выходят за пределы раз навсегда установленного плана. Ж. Сент-Илер никогда не представлял себе идею единства плана, как процесс происхождения современных групп животных от одной первоначальной формы. «Ничего подобного, — писал он, — нет в моих сочинениях».

Организм, согласно Ж. Сент-Илеру, подчиняется «закону равновесия», в силу которого всякое изменение в одной части влечет за собой компенсирующее изменение другой. Организм, как целое, остается, стало быть, всегда в некотором механическом равновесии, а не развитии. Самое изменение органов и вариации единого плана Жоффруа, в основном, трактовал механистически, как результат внешнего толчка, т. е. вполне в духе своей эпохи. «Вид, писал он, изменяется постольку, поскольку меняется среда, и он постоянен, если постоянна последняя». Процесс изменяемости видов рисуется Ж. Сент-Илеру, как ограниченный процесс. Отсюда и термин, предложенный его сыном Исидором Сент-Илером, называвшим взгляды своего отца на вид «теорией ограниченной изменяемости видов».

Несмотря на эти черты метафизического толкования явлений изменяемости живых существ и противоречивости воззрений Ж. Сент-Илера, все же нужно признать, что самые процессы изменяемости форм привлекали к себе его внимание. В идее единства плана все-таки заключались элементы представлений о единстве животного мира и его эволюции. В одной из своих работ Ж. Сент-Илер все же говорил, что «животные, ныне живущие, происходят рядом непрерывных поколений от исчезнувших животных допотопного мира», разумеется, в результате вариаций того же единого, неизменного плана.

Большой интерес представляют в этой связи его воззрения на факты тератологии. В уродствах он видел один из источников возникновения вариаций единого плана. Так, он считал, что птицы произошли от пресмыкающихся в результате тератологических изменений.

Нельзя также не подчеркнуть, что в стремлении Жоффруа к обобщениям, в натурфилософском желании «познавать и знать то, что не видишь глазами» (Гете) сказался протест против ограничения задач науки чисто описательной работой. Ж. Сент-Илер защищал научное направление, уводящее науку от ограниченного эмпиризма, хотя и выраженное в абстрактных формах. Таким образом, в общей исторической перспективе идеи Этьена Жоффруа Сент-Илера, несомненно, должны расцениваться как очень важные элементы эволюционной тео-

рии, хотя этой последней он, конечно, не создал, оставаясь, как было сказано, сторонником идеи ограниченной изменяемости видов.

Тот замечательный факт, что ученые, субъективно далекие от подлинной эволюционной теории, в то же время объективно подготовляли почву для ее развития, ярко выражен и в сравнительно-анатомических работах Оуэна (1804—1892). Оставаясь на почве креационизма, Оуэн выдвинул идею неизменного *архетипа* (первичного типа животного), за счет которого развились (в качестве его вариаций) все видимые формы животных. Он разработал также чрезвычайно плодотворное учение об *аналогичных* и *гомологичных* органах, основанное на тщательных сравнительно-анатомических исследованиях.

Под гомологичными органами Оуэн понимал «один и тот же орган у разных животных» (например, передняя конечность любого наземного позвоночного животного, независимо от ее функции и формы — ласт кита, крыло птицы, рука обезьяны и т. п., рис. 33).

Под аналогичными органами Оуэн понимал «часть тела или орган у животного, имеющий ту же функцию, что и другой орган у другого животного» (например, крыло птицы и крыло бабочки). Легко видеть, что понятие «аналога» Ж. Сент-Илера, совмещавшее как гомологию, так и аналогию, Оуэн диференцировал. Учение о гомологии впоследствии сыграло огромную роль в обосновании эволюционных представлений.

Идея единства плана и гомологии развиваются также и в ботанике. Так, де Кандоль (1778—1841) показал, что многообразие в строении цветка в пределах различных естественных семейств растений может быть сведено к определенному «плану симметрии». Отсюда неизбежно вытекало, что многообразие форм как бы исходит из их единства.

Крупный шаг в этом направлении сделал в 1851 г., как указывал Тимирязев, Гофмейстер (1824—1877). Исследуя половой процесс у растений, Гофмейстер установил, что в основном закономерности его общи для всего растительного царства. Ему удалось показать с большой убедительностью, что половые элементы споровых растений функционально соответствуют этим же элементам у цветковых. Стало ясным, что общность закономерностей полового процесса связывает споровые с цветковыми и, следовательно, эти большие группы не могут рассматриваться оторванно друг от друга. Гофмейстер, по выражению Тимирязева, перебросил мост через пропасть, разделявшую две большие группы растительного царства.

Итак, в области сравнительной анатомии были выработаны очень важные понятия и идеи: 1) было обосновано учение о корреляциях, приведшее к представлениям о целостности системы организма; 2) было разработано учение о планах строения, показавшее единство форм одного типа; 3) были также сделаны попытки распространить закон единства плана на весь животный мир (Э. Ж. Сент-Илер); 4) в ботанике были также показаны явления единства плана, а Гофмейстер связал общими узами споровые и цветковые растения; 5) было разработано учение о гомологичных органах (Оуэн), показавшее детализованное сходство различных форм позвоночных; 6) анатомические знания и знания по морфологии организмов вообще заметно выросли.

Эволюционное значение этих данных было выяснено Дарвином.

§ 4. Эмбриология. Важные успехи были также достигнуты в области эмбриологии. Были развернуты исследования по эмбриологии позвоночных, быстро приведшие к важным обобщениям. Меккель (1781—1833) еще в 1821 г. указал, что «организмы тем проще, чем ближе они стоят к моменту своего возникновения», и что «развитие отдельного организма совершается по тем же законам, что и разви-

тие всего ряда животных, т. е. высшее животное в главных чертах своего развития проходит ниже его стоящие ступени».

В первой половине XIX века совершенно явственно развивалась мысль о параллелизме между развитием эмбрионов высших животных и развитием животного царства. Это явление было формулировано в качестве особого закона, согласно которому в отношении развития отдельных организмов следует говорить не только о ступенях развития и изменении формы вообще, но о развитии, протекающем параллельно развитию животного царства. Эта закономерность привлекла к себе внимание исследователей. Ратке (1793—1860) исследовал развитие органов дыхания птиц и млекопитающих, открыл у эмбрионов жаберные щели и предложил сравнивать эти последние с жаберными щелями рыб. Пандер (1794—1865), наблюдая через каждый час развитие цыпленка, описал последовательные стадии его формирования. Он установил образование зародышевых листков и обосновал положение, что их появление обеспечивает развитие органов цыпленка (1817).

Несколько позднее крупнейший эмбриолог первой половины XIX века К. Э. Бэр (1792—1876) опубликовал замечательную работу «Об истории развития животных» (1828), в которой он сопоставил зародышевую организацию представителей различных классов позвоночных и пришел к следующим выводам.

1. Общее образуется в зародыше раньше, чем специальное. Таким образом, у зародыша ранее всего появляются признаки типа.

2. Из более общего образуется менее общее, пока, наконец, не возникнет самое специальное. Следовательно, если сперва у зародыша образуются признаки типа, то позднее развиваются признаки класса, к которому данное животное принадлежит, далее — отряда, рода, наконец — вида и особи.

3. Следовательно, зародыши разных классов сперва сходны, а затем отклоняются в своем развитии друг от друга и «вместо того, чтобы проходить стадии других определенных животных форм, указывает Бэр, они все более отдаляются от них».

4 Наконец, как указывает Бэр, «по существу зародыш высшей животной формы никогда не бывает похож на другую животную форму, а лишь на ее зародыша».

Эти закономерности эмбрионального развития получили название закона Бэра.

Закон Бэра явственно указывает на общность в развитии эмбрионов позвоночных. Их удивительное сходство на ранних стадиях развития (рис. 31) поразило самого Бэра. В его законе отражен, в сущности, тот факт, что все зародыши позвоночных воспроизводят общие признаки типа, т. е. как бы исходят из общего типа организации, развиваясь в дальнейшем в разных направлениях, или как говорит Бэр, обособляясь друг от друга. Замечательно, что под влиянием работ Бэра, систематики первой половины XIX века указывали, что для определения данной формы в системе важно знать ранние стадии ее эмбрионального развития. Эта идея явилась одним из стимулов к развитию эмбриологических исследований. Все эти факты позднее сыграли большую роль в обосновании эволюционной теории.

Следует отметить, что в первой половине XIX века эмбриологические данные, вне всякой связи с эволюционной идеей, стали использоваться для выяснения элементов «сродства» и построения естественной системы. Эмбриологические работы Бэра позволили развить взгляд, что признаки, первыми появляющиеся в ходе эмбрионального развития, — наиболее важны и, следовательно, характеризуют данную группу. Агассиц и Гульд в 1848 г. выразили эту мысль в следующем положении: «Если, следовательно, классификация должна быть истинной и естественной, то она должна соответствовать последовательности появления органов в эмбриональном развитии». Так, у эмбрионов позвоночных происходит ранняя закладка нервной трубки и хорды (признаки, характерные для всей этой группы, начиная от рыб и до мле-

копитающих включительно). Следовательно, хорда и нервная трубка — важнейшие признаки позвоночных животных.

Стадии и фазы эмбрионального и личиночного развития широко используются зоологами первой половины XIX века для выяснения «сродства» между группами. Эмбриологический метод был, например, широко использован в трудной работе по расшифровке внутренних отношений огромного и путанного «типа червей». В 40-х и 50-х годах XIX века Катрфаж (1849), Мильн-Эдвардс, И. Мюллер (1852), ван Бенеден (1854) и многие другие авторы руководились в указанной работе строением личинок и эмбриогенезом различных групп червей.

При этом вскрывались связи между типами и, следовательно, понемногу дискредитировалась идея Кювье об их замкнутой обособленности. Так, один из зоологов описываемой эпохи писал: «Теперь выяснено, что молодые личинки кольчатых, мягкотелых и иглокожих, особенно голотурий, сходны между собой». Из этих фактов еще не делается эволюционных выводов, но почва для этих последних становится все более прочной.

Во второй четверти XIX столетия были сделаны крупнейшие завоевания в области клеточной теории. В 1833 г. Роберт Броун (1773—1858) открыл в растительных клетках ядро. Растительные клетки описываются в работах целого ряда исследователей: Шпренгеля (1802), Бернгарда (1805), Х. Тревирануса (1811), открывшего вслед за Корти (1773) движение протоплазмы в клетках хары, Майена (1830), Мильн-Эдвардса (1823) и в целом ряде работ Пуркинье (1830—1839). Валентин (1835), И. Мюллер (1834) и другие исследователи изучают животные клетки. Уже Дютроше в своих работах (1824—1837) развил идею общности тонкой структуры животных и растительных тканей. Матиас Шлейден (1804—1881) в 1838 г. пришел к выводу, что низшее растение может быть приравнено к клетке и что всякое сколько-нибудь более развитое растение представляет агрегат совершенно обособленных, замкнутых в себе отдельностей, таких же точно клеток». Через год Шванн (1839) обосновал общую клеточную теорию, распространенную как на растительное, так и животное царство. Этим был установлен важный факт, перебросивший мост между животным и растительным царствами и положивший прочное научное основание учению об единстве органического мира.

Успехи морфологии сопровождались ростом физиологических знаний. Многие морфологи первой половины XIX века были вместе с тем и физиологами. В связи с этим сводки по морфологии животных носили характер анатомо-физиологических работ. Физиологический аспект приобретает особое значение в связи с общим воззрением на сущность жизненных процессов. Идея естественных законов проникает и сюда и даже находит в области физиологии свое наиболее яркое выражение. Еще в начале века знаменитый химик Берцелиус (1779—1848) посвятил свои «Лекции по животной химии» (1806—1808) изучению химического состава животных тканей. Он пришел к выводу, что жизнь не включает какой-либо особой «жизненной силы» и, что ее происхождение «следует искать в общих основных силах первичной материи». Явления жизни Берцелиус рассматривал лишь как результат действия «еще неизвестных механо-химических процессов». Близкие воззрения высказывал и Франсуа Мажанди (1785—1855), настаивавший на возможности распространения законов физики и химии на явления жизни. Один из учеников и последователей Берцелиуса, Велер (1800—1882) в 1828 г. синтезировал лабораторными методами мочевину, а Юлий Роберт Майер (1814—1878) в 40-х годах прошлого века обосновал закон сохранения и превращения энергии, распространив его также и на органическую природу.

Если, таким образом, клеточная теория установила идею единства животного и растительного царства, то указанные выше работы, во-первых, перебросили мост от неорганической к органической природе и, во-вторых, нанесли тяжелый удар *витализму,* исходившему из ложных представлений о существовании особой «жизненной силы» (vis vitalis), недоступной научному исследованию.

Физиология пошла преимущественно по пути физико-химического понимания жизненных процессов, хотя витализм и не был полностью отброшен. В начале 50-х годов, т. е. к середине XIX века знания по физиологии были относительно обширными. Были изучены основные функции главнейших систем органов. В трактовке физиологических процессов получает большое значение причинный их анализ.

В литературе описываемого времени появляются указания на опасность телеологического объяснения жизни, так как последняя должна покоиться на материальных причинах, а не на целях. В одной из сводных работ 1852 г. говорится, что, вопреки представлениям телеологов, «цель» в организмах далеко не всегда достигается. Так, например, «мы полагаем, что главная цель яйца заключается в том, чтобы из него развилось молодое животное; однако бесконечно большое число яиц этой цели не достигает». Подобные факты противоречат или во всяком случае ограничивают телеологическую оценку жизни. Физиологические исследования в общем склоняли ученых к материалистическому (механистическому) пониманию жизни, гораздо более соответствующему и практическим целям науки.

§ 5. Биогеография и экология. Значительные успехи были достигнуты в области биогеографии. В первой половине XIX века географическое распространение организмов деятельно изучалось. Появляется большое число фаунистических и флористических работ, широко развивается землеведение. А. Гумбольдт еще в начале XIX века (1807) развил мысль о зависимости географического распространения организмов от климатических и других условий их существования.

Оставаясь сторонником теории творения, Форбс в 1846 г. высказал идею, что каждый вид происходит из единичного центра и сделал попытку рассматривать современную фауну Британских островов в ее прошедших связях с фауной европейского континента. Таким образом, в идеях Форбса выявляются элементы исторического понимания фактов биогеографии.

Благодаря исследованиям Вагнера (1844), Форбса (1846), Шмарда (1853) и др. было выяснено понятие о зоогеографических областях. Сравнительный анализ фаун этих областей поставил перед биогеографами общую проблему о причинах различий и сходств между фаунами. При этом уже в 40-х годах XIX века были установлены факты, которые требовали специального объяснения. Так, было, например, показано, что очень сходные фауны наблюдаются в относительно отдаленных друг от друга частях света. Напротив, соседние области обладают часто резко отличной фауной. Эти отношения ученые стремились объяснить прямым влиянием внешних факторов. Подобное объяснение сторонники теории творения допускали весьма охотно, так как местные изменения рассматривались как обратимые, а вовсе не как превращение видов. Однако объяснить сходство видов отдаленных областей и глубокие различия видов соседних областей прямым влиянием внешних факторов было трудно. Эти явления объяснимы только с эволюционной точки зрения, которую, однако, не принимали. Поэтому даже крупные ученые середины XIX века (например, Аггасиц) говорили, что описанные выше факты — проявления «мудрого плана» творца.

Однако, трудно себе представить, чтобы эти «объяснения» были всегда искренни. В действительности многих серьезных ученых, сви-

деятелей замечательных изобретений первой половины XIX века (паровые машины, телеграф, фотография и т. п.), они уже не удовлетворяли и часто были лишь выражением мнения официальной науки.

В первой половине XIX века залагаются также элементы экологии — науки об отношениях организмов к среде. Самый термин еще отсутствовал, однако уже широко трактовалась сущность экологического взгляда на живые существа, т. е. мысль о необходимости познавать живую форму в ее взаимоотношении с условиями среды — идея, которую развивал еще Бюффон.

Большая заслуга в распространении экологического аспекта принадлежит русским ученым. Например, С. Куторга еще в 1839 г. писал: «изучение многосторонних отношений животных к внешнему миру и определение гармонии их внешних форм по отношению к среде, составляет высшую и важнейшую задачу зоологии». Куторга указывал, что эта задача важнее, чем занятие «сухой зоологической номенклатурой».

Аналогичные идеи высказывал позднее другой русский зоолог — Рулье. В одной из своих лекций (1851) он писал: «Исследовать три вершка ближайшего к исследователю болота относительно растений и животных, исследовать их в постепенном взаимном развитии организации и образа жизни посреди определенных условий». Именно на фоне тесных связей между организмом и средой Рулье пытался трактовать «закон постепенного образования всего существующего». Эти идеи, несомненно, содержат в себе элементы исторического понимания природы. В чистом экологическом аспекте написана и замечательная работа Н. А. Северцова: «Периодические явления в жизни зверей, птиц и гад Воронежской губернии» (1855).

§ 6. Геология и палеонтология. В области этих наук также происходят знаменательные сдвиги.

Большое значение, прежде всего, имели работы Кювье — основателя палеонтологии. Исследуя остатки вымерших животных и изучая их расположение в последовательных геологических напластованиях, Кювье констатировал смену форм позвоночных от одного геологического горизонта к другому. Далее, он установил, что по мере приближения к современным геологическим напластованиям, вымершие формы становятся все более похожими на современные. Так, в поверхностных наносах он нашел представителей современных родов млекопитающих, относящихся, однако, к другим, ныне не существующим видам. Глубже залегают костные останки представителей вымерших родов и семейств. Еще глубже млекопитающие исчезают и появляются остатки вымерших пресмыкающихся (игуанодоны, ихтиозавры, плезиозавры и т. п.).

Таким образом Кювье обнаружил: а) смену форм во времени, б) нарастание сходства вымерших форм с современными в последовательных геологических напластованиях, в) повышение организации в направлении от древних геологических горизонтов к новейшим.

Описываемые явления, казалось бы, должны были привести Кювье к эволюционным представлениям. Этого, однако, не случилось. Кювье принимал, что каждый геологический период имел свою фауну, обособленную от предшествовавшей и последующей. Таким образом, «развитие» типа позвоночных понималось, как последовательность форм, сменявших друг друга, но вовсе не связанных узами преемственности и родства. Эта точка зрения получила свое выражение в выдвинутой Кювье теории катастроф. Согласно этой теории различия фаун двух соседних геологических горизонтов объясняются следующим образом. Допустим, что какое-либо катастрофическое явление (например, вторжение моря) уничтожило фауну данной страны. В следующую геологическую эпоху она может быть заселена новыми формами, проникшими из других стран. Следовательно, смена фаун двух соседних геологических горизонтов объясняется не их преемственным историческим развитием, а катастрофой и последующим вселением (иммиграцией) новых форм. Преемственных, исторических связей между соседними эпохами, по Кювье, нет.

Таким образом, любая геологическая эпоха является замкнутым целым. Легко видеть, что в этой концепции сделана попытка обойти

формы составляют большинство. Следовательно, органический мир изменялся постепенно. Лайелл прекрасно видел, что его теория, утверждающая историческое понимание геологических процессов, неизбежно ставит на очередь вопрос об историческом развитии организмов.

Однако Лайелл отнесся крайне сдержанно к проблеме органической эволюции. Во всяком случае, он относился совершенно отрицательно к концепции восходящей лестницы, а также к ламаркизму, главным образом потому, что в этих концепциях идея восходящего развития не только не подкрепляется фактами, но даже противоречит им.

§ 7. Общая оценка естествознания первой половины XIX века. Итак, в биологических науках и в геологии описываемой эпохи были достигнуты значительные успехи.

Основное значение имело энергичное накопление фактического описательного материала. Далее, на широкой фактической базе систематики, сравнительной анатомии, эмбриологии, клеточной теории, биогеографии, экологии и палеонтологии были сделаны важные обобщения и вскрыты закономерности, имевшие впоследствии огромное значение в обосновании эволюционной теории. Важнейшими из них были: 1) учение о естественных группах, 2) идея о генеалогическом древе, 3) представление об изменяемости видов, 4) учение об единстве плана строения, 5) учение о гомологичных органах, 6) закон Бэра, 7) установление смены форм в течение геологического времени (Кювье), 8) нарастание сходства вымерших форм с современными в последовательных геологических горизонтах, 9) теория Лайелла.

Общий стиль биологических наук изменился. Они стали точными науками. Были также выработаны более строгие методы полевых и лабораторных исследований. Во всех областях естествознания вопрос о методе исследовательской работы был поднят на сравнительно большую высоту. При этом важнейшее значение имело широчайшее распространение сравнительного метода исследования. Он водворялся решительно всюду, и едва ли можно сомневаться в том, что при этом в биологических науках применялся метод, которого требовал Жоффруа Сент-Илер: сравнивать не только то, что сходно, но и то, что различно — основной метод, при помощи которого устанавливается явление движения (развития).

В работах Кювье, Этьена Жоффруа Сент-Илера, Бэра, Гете, де Кандоля и других ученых конкретизируется мысль, что явления сходства и различий, наблюдаемые в многообразии органического мира, нужно понимать в их единстве. Идея единства плана и его вариаций (в пределах ли типа, или еще шире — это уже другой вопрос) и есть наиболее общая и наиболее характерная идея биологии первой половины XIX века. Эта идея позднее (уже на новой почве) вошла в состав эволюционной теории Дарвина.

§ 8. Общественно-исторические предпосылки развития дарвинизма. Описанные выше успехи наук о природе, как уже указывалось, были связаны с развитием капиталистической системы. Для понимания условий, в которых сложилось эволюционное учение Дарвина, очень важно познакомиться не только с состоянием наук о природе, но и с некоторыми специфическими особенностями развития капитализма в первой половине XIX века.

Выше уже указывалось, что английский капитализм этого времени переживал эпоху бурного подъема. Общая обстановка, в которой развивалась капиталистическая промышленность описываемой эпохи, способствовала, в частности, широкому применению некоторых важных технических изобретений.

Еще в 1769 г. Уатт изобрел паровой двигатель. В XVIII же веке были изобретены станки для выработки пряжи, а в 1785 г. Картрайт взял патент на «механический ткацкий станок» (power loom). Широкое применение пара во всех отраслях промышленности и ее механизация на основе новой техники создают в Англии (еще в конце XVIII и в особенности в начале XIX века) совершенно новые производственные отношения, известные под названием *«промышленной революции»*. Сущность последней заключается в победе машинного производства над ручным. «Вся последующая история английской промышленности,—говорит Энгельс,— повествует лишь о том, как ручная работа уступала машине одну позицию за другой [1].

Новый способ производства изменил социальную структуру английского общества и в частности подчеркнул основную сущность капиталистической системы, а именно, что «национальное богатство тождественно с народной бедностью» (Маркс, Капитал, т. 1). И действительно, новые производственные отношения привели к разорению городских ремесленников и деревенских кустарей, к уничтожению их ручного ткацкого ремесла, неспособного конкурировать с фабрично-заводской техникой, к их массовому обеднению, к эмиграции в крупные промышленные центры, наконец, к их пролетаризации в условиях фабрично-заводского труда и безработицы.

С консолидацией этих типичных капиталистических отношений, с ростом успехов капитализма за счет угнетаемых масс появляются и неизбежные спутники его, промышленные кризисы. Первый типичный кризис разразился в 1825 г., в дальнейшем они повторяются примерно через каждые 10 лет.

В этих условиях резко возрастают классовые противоречия. Маркс и Энгельс в знаменитом «Манифесте коммунистической партии» (1848) констатируют, что «общество все более и более раскалывается на два большие враждебные лагеря, на два большие, стоящие друг против друга класса — буржуазию и пролетариат». В годы наибольшего развития «промышленной революции», т. е. в 30-е, 40-е годы XIX века, эти классовые противоречия сказались в резком подъеме рабочего движения, получившего название *чартизма*. В 40-х годах чартистское движение захватило весь английский рабочий класс, а французская революция 48-го года еще усилила его развитие.

Буржуазия была напугана и повела ежесточенную борьбу с рабочим классом. Для выяснения генезиса дарвинизма необходимо ознакомиться с методами идеологической борьбы капитализма с рабочим классом путем распространения специфических политико-экономических и связанных с ними философских идей. В первой половине XIX века, в частности, широкое распространение получили политико-экономические воззрения А. Смита и Р. Мальтуса, на которых нам и необходимо остановиться в указанной выше связи.

В своей известной работе «Исследование о природе и причинах богатства народов» (1776) Адам Смит (1723—1790) развил экономическую теорию, исследующую факторы «национального богатства». Не вдаваясь в изложение этой теории, остановимся на некоторых особенностях ее методологии. Смит исходил из широко распространенной во второй половине XVIII века идеи об естественных законах, из которых он выводил свое учение о свободной конкуренции. Последнее было направлено на защиту экономических интересов буржуазии. Согласно учению о свободной конкуренции, двигателем последней является «естественное» своекорыстие, — «естественное» первенство индивидуалистических интересов человека.

Именно этот, якобы, «естественный» эгоизм человека и есть, согласно Смиту, основной источник «национального богатства». Последнее достигается согласно формуле: «Дай мне то, что мне нужно, и ты получишь то, что тебе нужно». Человек — «естественный» эгоист — обеспечивает свои корыстные интересы, удовлетворяя корыстные интересы других людей.

«Мы, — писал Смит, — обращаемся не к их гуманности, а к их эгоизму, и никогда не говорим им о наших нуждах, а об их выгодах». Этим путем, согласно Смиту, осуществляются личные интересы, т. е. накапливается личное богатство. Сумма индивидуальных богатств и есть, якобы, «национальное богатство».

Важнейшей предпосылкой теории Смита является положение, что личные интересы каждого человека-индивидуалиста, якобы, неизбежно приводятся в гармоническое сочетание с интересами целого, т. е. государства. Эти отношения, по мнению Смита, объясняются тем, что в процессе свободной конкуренции все те, которые не сумели осуществить свои выгоды через удовлетворение корыстолюбия своих конкурентов, устраняются, как бы выбрасываются из жизни. У Ч. Диккенса (Приключение Оливера Твиста) дано следующее замечательное описание смитовских идей, вложенное в уста бандита Фейгина: «Вы не можете заботиться о себе, номере первом, не заботясь обо мне, номере первом... Чем больше вы цените свой номер первый, тем больше вы заботитесь о моем... Так и должно быть, иначе вся наша компания развалится». «Философия» Фейгина и есть философия капитализма, основанная на своекорыстной «гармонии» индивидуалистов.

Обратимся теперь к учению Мальтуса. Роберт Мальтус (1716—1834) получил широкую известность, как автор нашумевшей книги «Опыт о законе народонаселе-

[1] Маркс и Энгельс, Сочин., т. III, с. 306.

ния» (1792). В этом поистине мрачном произведении Мальтус выступил с реакционной «теорией» народонаселения. По Мальтусу, человеческое население возрастает в геометрической прогрессии (1, 2, 4, 8 и т. д.), а средства существования, якобы, в арифметической прогрессии (1, 2, 3 и т. д.). Вследствие этих отношений, по Мальтусу, неизбежно перенаселение и нехватка средств существования, что Мальтус пытался изобразить, как «естественный закон» природы.

Спрашивается: какими же средствами можно ограничить действие описанного «закона природы»? Мальтус рекомендует всем неимущим воздерживаться от брака, чтобы ограничить размножение и тем самым уменьшить конкуренцию. В противном случае сама природа восстановит утраченное развновесие между количеством населения и средствами существования с помощью ее «естественных орудий» — безработицы, голода, эпидемических болезней, приводящих к высокой смертности.

Таким образом, перенаселение ведет к обострению конкуренции и гибели «неприспособленного» пролетария. «На великом пиру природы, — говорит Мальтус, — для него не осталось места; природа повелевает ему удалиться, и в большинстве случаев сама приводит в исполнение свой приговор».

Теория Мальтуса глубоко ошибочна и реакционна. То, что Мальтус называет «диспропорцией между размножением и средствами существования», есть в действительности не «закон» природы, а следствие капиталистической системы. Мальтус пытался оправдать капиталистическое неравенство, возводя его в неизменяемый «закон природы» и толкуя капиталистические отношения антиисторически, как нечто постоянное.

Капиталистическое общество первой половины XIX века широко пропагандировало смитовский принцип свободной конкуренции между индивидуалистами и идеи мальтузианства. Бокль в «Истории цивилизации» писал, что в Англии его времени нельзя было «найти ни одного сколько-нибудь развитого человека (читай: буржуа, А. П.), который не постыдился бы следовать мнениям, преобладавшим до Адама Смита».

Для нас значительно существеннее, однако, анализ этих тенденций, предложенный Марксом. Маркс указал, что идея конкуренции стала руководящей идеей английского буржуазного общества. Он писал, что «общественное разделение труда противопоставляет друг другу независимых товаропроизводителей, не признающих никакого иного авторитета, кроме конкуренции, кроме того принуждения, которое является результатом борьбы их взаимных интересов, подобно тому, как в мире животных bellum omnium contra omnes (война всех против всех) есть в большей или меньшей степени условие существования всех видов».

Принцип «войны всех против всех», основанный на индивидуалистической конкуренции, как известно, был выдвинут и провозглашен, как мерило общественных взаимоотношений, еще Гоббсом, видевшим в этом антисоциальном принципе естественное право человека, проявление природного закона самосохранения. В Англии в первой половине XIX века на почве классовых противоречий принцип Гоббса получил широчайшее распространение.

Итак, в Англии первой половины XIX века были широко распространены: а) идея свободной конкуренции, б) учение о перенаселении, в) идея «естественной» гибели — в условиях перенаселения — всех неудачных конкурентов, не умевших сочетать свои корыстные интересы с корыстными интересами других людей.

Сказанное выше четко выражено в формуле «слабейший убирается ко всем чертям» (Корбет), хорошо показывающей сущность капиталистической конкуренции.

Описанные идеи были хорошо известны Дарвину, и они натолкнули его на некоторые аналогии, сыгравшие большую роль в синтезе его эволюционной теории.

§ 9. Идея селекции в английском сельском хозяйстве первой половины XIX века. Рассмотрев господствующие идеи XIX века в области социологии и политэкономии, перейдем к идеям, распространенным в английском сельском хозяйстве.

Ведущую роль в Англии играло крупное капиталистическое сельское хозяйство, теснейшим образом связанное с английской фабрично-заводской промышленностью и обслуживавшее последнюю.

Промышленность стимулировала не только количественный, но и качественный подъем сельскохозяйственной продукции.

Требования промышленности стимулировали широкое развитие

селекции, или отбора, как основного метода улучшения сельскохозяйственных животных и растений.

Селекция (включая, разумеется, и гибридизацию) как метод улучшения сортов растений возникла, впрочем, значительно раньше. Еще в 1694 г. Камерариус доказал, что семя растения есть продукт полового процесса. В XVIII столетии были развернуты блестящие работы по искусственной гибридизации растений. Особенно много в этом направлении сделали Кельрейтер (1733—1806), Шпренгель (1750—1816), Луи Вильморен (1816—1860), разработавший во Франции основы селекции свеклы, Найт (1759—1838), Сажрэ (1763—1851) и другие гибридизаторы. В Англии селекционная работа достигает в XVIII и в особенности в первой половине XIX века весьма значительных успехов. В области растениеводства в историю селекционной работы вошли имена Лекутера, Патрика Шейрифа, Галлета и др.

Лекутер впервые четко показал, что путем отбора можно создать новые сорта растений (его пшеница «Бельвю де Талавера» славится до настоящего времени). Значение отбора показал также Шейриф, выведший ряд новых сортов (монгосуэльская и гоптаунская пшеницы; гоптаунский овес и др.). Шейриф писал, между прочим, что, если отбирать для скрещивания из поколения в поколение только те растения, которые «обладают желаемыми для известной породы злаков свойствами в наивысшей степени и если это продолжать в течение нескольких лет, то успех, по всей вероятности, будет, наконец, достигнут».

Для Шейрифа было ясно, что путем отбора из поколения в поколение лучших растений создаются новые сорта. Несколько позднее отбор был блестяще разработан Галлетом. В 1857 г. он выбрал колос пшеницы, содержащий 47 зерен. Высеяв их, Галлет в 1858 г. нашел в урожае растение с 10 колосьями, причем в лучшем колосе было 79 зерен. В 1859 г. было выбрано растение с 22 колосьями и в лучшем из них было 91 зерно. В 1861 г. Галлет нашел в урожае растение с 52 колосьями, и в лучшем из них было 123 зерна. В первой половине XIX века подобный метод, основанный на подборе единичных лучших представителей, имел широкое распространение.

В области животноводства были достигнуты не менее крупные успехи. Путем методического отбора знаменитый Бэквелл (1725—1795) произвел радикальное улучшение лейстерской овцы, быстро составив себе имя на поприще скотоводства. Эффект был поразителен, так как методическим отбором лучших единичных производителей из поколения в поколение Бэквелл добился заранее поставленных целей: сделал костяк своих овец более тонким и, не увеличивая размеров тела, значительно повысил их живой вес, т. е. их мясную продукцию. Была повышена также скороспелость.

Его метод получил широкое распространение в крупных животноводческих хозяйствах Англии. Чарлз Коллинз (1750—1836) удачно выбрал (при участии своего брата Роберта) бычка-производителя («Губбак»), принадлежащего к короткорогому отродью крупного рогатого скота, и создал методическим отбором новую породу, известную под названием шортгорнов.

Аналогичная работа была произведена и другими животноводами. Хорошие производители ценились очень высоко. Например, Бэквелл за племенного барана, отданного внаймы для улучшения стада, получал (за летний сезон) до 6000 гиней (примерно 38 000 руб.). Подобные факты указывают на экономическую заинтересованность племенной работой. И действительно, в Англии первой половины XIX века происходит широкая работа по созданию новых форм животных и растений.

Самое существо метода, при помощи которого создавались новые формы, хорошо рисуется в следующих положениях Галлета:

а) любое растение дает хотя бы один колос, отличающийся наибольшей продуктивностью по сравнению с другими;

б) зерна (семена) любого растения также не равнозначны по продуктивным качествам;

в) постоянным отбором лучших зерен (семян) из лучших колосьев можно повысить качества растения.

Ведя отбор по семенам, Галлет внимательно прослеживал судьбу каждого из полученных растений, постоянно отбирая лучшие экземпляры и лучшие семена.

Уверенность животноводов и растениеводов в своем всемогуществе при создании новых форм была очень велика. Дарвин ссылается, например, на Юатта (1838), указывавшего, что «начало отбора дозво-

ляет земледельцу не только слегка изменять признаки своего стада, но и изменять их совершенно». Вопрос ставился таким образом, что путем обсуждения вырабатывался желательный «образец совершенства», который затем и осуществлялся отбором.

Очень многие особенности наружной и внутренней организации животных и растений оказались доступными изменяющему действию отбора. Дарвин перечисляет целый ряд деятелей (Бэквелл, Коллинз, Лестер, Юатт, Ричардсон, Райт, Сибрайт и др.), работавших в области селекции.

Идея создания посредством постоянного отбора новых форм, наиболее соответствующих текущим хозяйственным интересам, распространялась также при помощи многочисленных и частых выставок по разным отраслям сельского хозяйства, племенных книг, журналов, а также путем организации сельскохозяйственных обществ, клубов и т. п.

Дарвин, глубоко оценив значение селекции в создании новых форм, дал теоретическую разработку достижений сельскохозяйственной практики и положил последнюю в основу своей эволюционной теории.

Итак, в первой половине XIX века условия были совершенно иные, чем в эпоху Ламарка.

Прежде всего, значительно выросли биологические науки. Правда, как уже указывалось, все они развивались на почве теории творения (креационизма). Поэтому разобранные нами биологические концепции были все-таки еще не выражением всеобъемлющей теории развития, а такими же «элементами эволюционизма», какими аналогичные идеи были в XVIII столетии (глава III).

Однако в первой половине XIX века эти «элементы эволюционизма» количественно и качественно выросли. Возникли новые отрасли биологических знаний: сравнительная анатомия, эмбриология, клеточная теория, биогеография, палеонтология.

Широкое распространение идеи естественных законов, связанное с экономическими интересами буржуазии, способствовало развитию этих наук в плане, который не соответствовал принципам креационизма. Факты основных биологических наук противоречили креационизму, так как не могли быть им объяснены. Почему виды образуют естественные группы? Чем объяснить тот факт, что формы одного типа многообразны и в то же время объединены единством плана, т. е. всеобъемлющим сходством? Каковы причины удивительного сходства гомологичных органов? Почему и животным, и растениям свойственно принципиально сходное строение клеток? Почему так поразительно сходны эмбрионы позвоночных? Как объяснить закономерную смену форм во времени, вскрытую палеонтологами? Каковы причины удивительных «законов палеонтологии»? и т. д.

Эти и им подобные вопросы не получали на почве креационизма удовлетворительного и, как подчеркнул Дарвин, е д и н о г о, общего ответа. Выше было указано, что д'Орбиньи, например, ратовавший за теорию катастроф, объявил непостижимым факт смены форм во времени.

Креационизм не мог дать требуемого естественного объяснения законам органической природы. Как указывает Тимирязев, нужно было или отказаться от всякого объяснения, или искать его в ином мировоззрении — историческом.

Крупнейшие креационисты XIX века — Жорж Кювье, Агассиц, д'Орбиньи, Оуэн и многие другие ученые предпочли стать на первый путь, успокоившись на том, что явления природы — выражение «разумного плана». Такое «естественное» объяснение законов природы в эпоху парового двигателя и телеграфа знаменовало отказ от

всякого объяснения. Поэтому не оставалось ничего другого, как объявить, что задачи науки заключаются только в констатации фактов и закономерностей, определяемых «разумным планом» творца, тогда как причинное познание органической природы и ее историческое развитие — отрицались как задачи, якобы, стоящие вне научного знания.

Идейным выразителем этого реакционного направления, развивавшего, по существу, принцип беспринципного голого эмпиризма, был Огюст Конт (1798—1857), проводивший в своем «Курсе позитивной философии» мысль, что «положительное» (позитивное) знание имеет своей задачей открытие и точное определение естественных законов, тогда как установление причин явлений «должно быть отвергнуто навсегда, как стремление к недостижимой цели». Специально в области биологии Конт решительно стал на антиэволюционную точку зрения.

Однако Лайелл в сущности показал, что естественное объяснение геологических явлений заключается в исторической трактовке их.

Работами Лайелла как бы завершаются основные теоретические завоевания науки первой половины XIX века, и, с другой стороны, они служат введением к новой эпохе, которую можно назвать эпохой Дарвина.

ГЛАВА V
ЧАРЛЗ ДАРВИН И ЕГО УЧЕНИЕ

§ 1. Биография Дарвина. Школьные и студенческие годы. Чарлз Дарвин (рис. 6) родился 12 февраля 1809 г. в Англии, в городе Шрюсбери. Уже в школьном возрасте, как говорится в его «Автобиографии», у него проявляется «вкус к естественной истории», страсть к коллекционированию, интерес к вопросу «об из-



Рис. 6. Чарлз Дарвин

менчивости растений». Развитию любви к природе способствовали условия жизни в Шрюсбери. В эту пору, когда Чарлз Дарвин был еще мальчиком, Шрюсбери был окружен пышными пастбищами. Дом отца Дарвина возвышался на крутом берегу реки. К дому примыкала оранжерея и сад, засаженный различными декоративными деревьями и кустарниками. В провинциальных городках природа всегда ближе к человеку, чем в больших центрах. И Дарвин все свое свободное время проводил в

общении с природой. Он наблюдал птиц и насекомых, увлекался рыбной ловлей, охотой и т. п. Сухое «классическое» преподавание, господствовавшее в тогдашних школах, не могло увлечь живого, вдумчивого мальчика. «Школа, как воспитательное средство, — писал Дарвин в своей «Автобиографии», — была в моей жизни пустым местом».

Когда Дарвину исполнилось шестнадцать лет, отец, Роберт Уоринг Дарвин, врач по профессии, определил сына в студенты Эдинбургского университета. Это было в 1825 г. Отец хотел, чтобы Ч. Дарвин сделался врачом. Однако и в университете Дарвина преследовала все та же «классическая» мертвечина. Он писал: «Лекции доктора по анатомии человека были так же скучны, как он сам, и я получил отвращение к этому предмету». Операции той эпохи делались еще без анестезии, и они произвели на Дарвина потрясающее впечатление. Два виденных им оперативных случая, как пишет Дарвин, преследовали его целые годы.

Неудивительно, что и здесь, в университетские годы, в центре внимания Дарвина оставались натуралистические экскурсии в природу. Общение с некоторыми молодыми, но опытными натуралистами (в особенности Грантом и Кольдстримом) позволило Дарвину познакомиться с приемами биологических полевых наблюдений. Микроскоп открыл перед ним некоторые возможности лабораторной работы с микроскопическими объектами, и в 1826 г. восемнадцати лет от роду, он делает небольшой доклад в Плиниевом обществе по поводу личинок одной из мшанок (Flustra). Другая короткая статья устанавливает, что шаровидные тела, рассматривавшиеся как ранние стадии развития одной водоросли, в действительности являются оболочками яиц пиявки Pontobdella muricata. Грант водил Дарвина на заседания Вернеровского общества, где ему довелоеь слышать несколько докладов по естественным наукам. Следует подчеркнуть, что приобретаемые этим путем знания питали умственные интересы Дарвина вне каких-либо университетских занятий. Напротив, университетские лекции не гармонировали с живыми интересами Дарвина, с его любовью к полевому наблюдению, к непосредственной работе натуралиста. Лекции по зоологии и геологии «были неимоверно скучны».

Вскоре отцу Дарвина стало известно, что мысль сделаться медиком «совсем не улыбалась его сыну». В 1828 г. Дарвин был переведен в Кембриджский университет, так как отец решил, что Чарлзу Дарвину, «лучше всего готовиться в пасторы». «Когда подумаешь, — писал Дарвин, — как свирепо нападали на меня позднее сторонники церкви, просто смешно вспомнить, что я сам когда-то имел намерение сделаться пастором».

Три года, проведенные в Кембридже, — говорит Дарвин, — были также потеряны, «в смысле академических занятий, как и годы, проведенные в Эдинбурге и в школе».

Однако, и в Кембридже попрежнему Дарвин продолжал развивать свои естественноисторические познания. Их углублению, несомненно, способствовало близкое общение Дарвина с двумя профессорами — ботаником Генсло и геологом Седжвиком. Генсло был широко образованным ученым и превосходным педагогом. Несомненно, что он в значительной степени способствовал углублению ботанических познаний Дарвина и, в частности, в области методики полевых ботанических исследований. Аналогичную роль сыграл Седжвик. Образованный и опытный геолог, Седжвик в момент знакомства с Дарвином занимался изучением геологических формаций северного Уэльса. Генсло просил Седжвика позволить Дарвину участвовать в геологическом путешествии по этой части Англии. В начале августа 1831 г. Дарвин и Седжвик предприняли продолжительную геологическую экскурсию. «Эта экскурсия, — писал Дарвин, — принесла мне ту несомненную пользу, что научила меня разбираться в геологии целой страны», т. е. способствовала расширению и углублению его знаний в области методики полевых геологических исследований.

§ 2. Путешествие на «Бигле». В том же 1831 г., в сентябре, по возвращении из геологической экскурсии и при содействии Генсло, Дарвин был зачислен в качестве натуралиста в состав экипажа британского военного брига «Бигль». «Бигль» готовился под начальством капитана Фиц-Роя к длительному плаванию. Он отправлялся к берегам Южной Америки для исследования Патагонии, Огненной земли, побережий Чили, Перу и островов Тихого океана, для изучения условий плавания, обследования и съемки берегов и выполнения различных специальных поручений английского адмиралтейства. Путешествие предстояло длительное и не совсем безопасное. Дарвин без колебания покидает берега родной страны. 27 декабря 1831 г. маленький 235-тонный бриг, распустив паруса, уходит в далекий океан...

Ко времени, когда Дарвин отправился в свое знаменитое путешествие, он был уже высоко образованным человеком. Эдинбург и Кембридж, не выполнив своего прямого назначения, косвенно способствовали умственному развитию молодого Дарвина. Он был в курсе современной ему изящной словесности, хорошо знал научную

литературу в области ботаники, зоологии и геологии, был опытным натуралистом и обладал основательными знаниями в области методики зоологических, ботанических и геологических полевых исследований. Генсло в своем письме к Дарвину от 24 августа 1831 г. оценивал его как законченного натуралиста, способного по-настоящему наблюдать и «отмечать все то, что заслуживает быть отмеченным в естественной истории». Путешествие на «Бигле» продолжалось с 27 декабря 1831 г. по 2 октября 1836 г. Ученик Генсло превзошел все ожидания своего учителя. Как говорит Дарвин, «путешествие на «Бигле» было, конечно, самым важным событием моей жизни, определившим всю мою последующую деятельность». Натуралист «Бигля» должен был обслуживать на борту корабля все естествознание. Он был «геологом, ботаником, зоологом». Я был вынужден, — пишет Дарвин в «Автобиографии», — внимательно сосредоточиться в нескольких отраслях естественной истории, благодаря чему изощрялись мои способности к наблюдению, хотя, прибавляет он, они были хорошо развиты и ранее».

Всего важнее было изучение геологии посещенных стран.



Рис. 7. Ленивцы

1 — ископаемый Mylodon robustus, 2 — современный Bratridactylus (Из Полякова)

Среди книг, взятых Дарвином с собою, был первый том «Основ геологии» Лайелла (1830). «Эта книга, — писал Дарвин, — оказала мне большую пользу... Самое первое исследование, которое мне пришлось сделать, продолжает он, обнаружило мне с полной очевидностью громадное превосходство основной точки зрения Лайелла, по сравнению с идеями авторов других сочинений». Это признание Дарвина тем более интересно, что Генсло, напутствовавший своего ученика, предупреждал его о необходимости использовать богатый материал «Основ геологии», но ни в коем случае не следовать смелым реформаторским взглядам Лайелла. Вопреки советам Генсло, Дарвин обратил большое внимание именно на идеи Лайелла.

Путешествие было длительным. В связи с задачами, поставленными перед «Биглем», Дарвин имел возможность производить частые поездки на берег, совершая порою довольно длительные натуралистические экскурсии, исследуя геологию, флору и фауну посещенных местностей.

Несомненно, геологические исследования Дарвина представляли выдающееся явление в науке, а их результаты были знаменательны.

Так, изучая геологию Южной Америки, Дарвин твердо убеждается в несостоятельности «изобретенной» теории катастроф и подчеркивает, следуя Лайеллу, значение естественных факторов в истории земной коры и ее животного и растительного населения. Палеонтологические находки в Южной Америке сопоставляются им с современной фауной этого материка. Ему тотчас бросается в глаза тесное сродство между вымершими и современными животными Южной Америки — «между многими вымершими неполнозубыми и современными муравьедами и броненосцами (рис. 7). Наконец, еще более близкое родство между ископаемыми и современными видами Ctenomys и Hydrochoerus (тукотуко и водосвинки). Некоторые формы поражают его тем, что совмещают признаки нескольких современных отрядов. Эти факты свидетельствуют о связях между формами геологической современности и геологического прошлого — явление, которое производит на Дарвина глубокое впечатление. «Я не сомневаюсь, — пишет Дарвин в своем дневнике, — в том, что это удивительное сходство между вымершими и современными животными одного и того же материка прольет когда-нибудь больше света на вопрос о появлении и исчезновении организмов на земной поверхности, чем какой бы то ни было другой разряд фактов».

Никто другой, как именно Дарвин и «пролил свет» на эти факты, показав позднее в своем «Происхождении видов», что отмеченное им сходство между вымершими и современными видами объясняется тем, что последние — изменившиеся (эволюировавшие) потомки первых. Дарвин фактически установил наличие преемственных связей между современными и вымершими формами.

Далее Дарвин обратил пристальное внимание на факты географического распределения живых существ. Так, сравнивая фауну Южной и Северной Америки, Дарвин задумывается над причинами их значительного различия. В Южной Америке — ряд форм (американские обезьяны, лама, тапиры, ленивцы, муравьеды, броненосцы), которых нет в Северной; в свою очередь в последней имеются формы, отсутствующие в Южной Америке. Дарвину и в голову не приходит рассматривать эти факты статически, с точки зрения теории творения. Напротив, он залагает основы исторического метода в зоогеографии, оценивая фауну Южной и Северной Америки в ее изменении, в ее соотношениях с геологическим прошлым. Дарвин вскрывает причины зоогеографического разобщения и изменения первоначально сходных фаун Южной и Северной Америк.

Привлекая для зоогеографических выводов палеонтологический материал, Дарвин писал, что в недавнем прошлом «Северная и Южная Америка стояли ближе друг к другу по характеру своих наземных обитателей, чем теперь». Причина утраты прежнего сходства заключается в том, что общие обоим материкам формы вымерли, а в дальнейшем произошла изоляция фаун Южной и Северной Америки друг от друга благодаря наличию непроходимой преграды в южной части Мексики. Здесь раскинулось обширное плоскогорье и «только немногим видам удалось пройти через эту преграду».

Итак, современная фауна Южной и Северной Америки — результат естественных процессов. «Я не знаю, — говорит натуралист «Бигля», — другого случая, где бы так определенно обозначались и эпохи, и способ распадения одной большой области на две хорошо охарактеризованные зоологические провинции».

Дарвин широко синтезирует данные зоогеографии, геологии и палеонтологии, и кажется, что анализ фауны Америки дан не человеком, еще далеким от эволюционной теории, а напротив, — зоогео-

графом-эволюционистом, вооруженным историческим методом исследования. Особенно интересны данные, собранные им в отношении Галапагосских островов. Этот архипелаг расположен в Тихом океане на экваторе, в 700 км от западных берегов Южной Америки. Здесь Дарвин имел возможность изучать своеобразные эндемичные (встречающиеся только в данном месте) формы галапагосских мухоловок, вьюрков (рис. 8), дроздов-пересмешников, галапагосского канюка, сову, своеобразную галапагосскую морскую ящерицу — амблиринха (рис. 9), черепах и т. п. Дарвин обращает внимание на ряд замечательных фактов, характеризующих фауну Галапагосских островов.

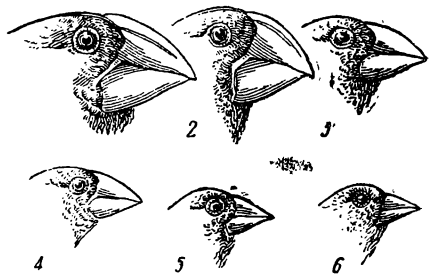


Рис. 8. Галапагосские вьюрки
1 — Geospiza magnirostris, 2 — G. strenua, 3, 4 — G. fortis, 5 — G. fuliginosa, 6 — G. parvula (Из Дементьева)

Ему бросается в глаза, что галапагосская фауна несет на себе печать сходства с фауной Южной Америки, но вместе с тем отлична от нее, так как представлена сходными, но все же другими видами. Дарвин спрашивает себя: «почему здесь коренное население было сотворено по американскому типу организации?». Он еще не дает категорического ответа на поставленный вопрос. Он только тщательно

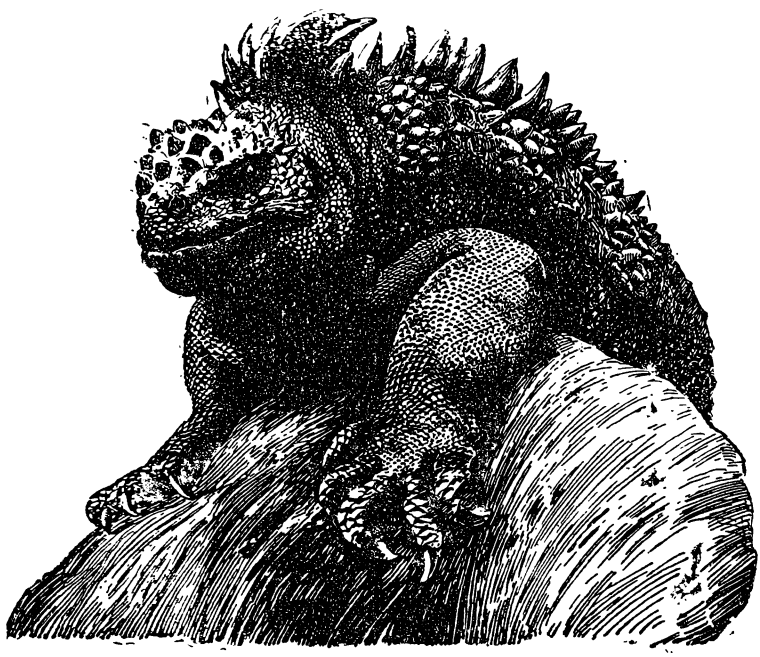


Рис. 9. Галапагосский амблиринх (С фотографии)

записывает факты в свой дневник, размышляет над ними, анализирует их и, вместе с тем, сопоставляя их, с удивительной проницательностью устанавливает связи между ними. Однако ответ на поставленный вопрос уже ясен из замечания Дарвина, что животные островов Зеленого мыса, отличаясь от фауны африканского побережья, все же носят африканский отпечаток, между тем, как на Галапагосском

архипелаге (примыкающем к Америке) они носят печать американского происхождения.

В этом сопоставлении звучит вывод из него. Очевидно, обитатели островов Зеленого мыса — это изменившиеся (эволюировавшие) потомки африканских форм, тогда как формы Галапагосских островов — эволюировавшие потомки форм Южной Америки. Впрочем, сам Дарвин занят пока что не выводами, а собиранием фактов. Он обращает внимание на то, что каждый остров галапагосской группы имеет некоторое число своих форм, явно родственных формам других островов той же группы, но в то же время отличающихся от них. Например, на каждом острове галапагосской группы имеется своя форма вьюрка, но все они, вместе взятые, образуют одну естественную группу. «Можно действительно представить себе, — пишет Дарвин, — что был взят один вид и модифицирован в различных концах архипелага». Другими словами, все галапагосские виды вьюрков, очевидно, произошли от одного первоначального. В этом решении вопроса подчеркнуто несогласие с теорией творения. Дарвин высказывает ясно выраженное сомнение в том, чтобы «творческая сила» (творец, А. П.) создала для каждого острова особый вид вьюрка. Не без чувства легкой иронии пишет он: «чрезвычайно удивляешься количеству творческой силы, если можно употребить это выражение, проявившейся на этих малых, голых и скалистых островах». Во время путешествия Дарвин еще не высказывает какой-либо эволюционной концепции, он пока еще не эволюционист, а только строгий и пристрастный критик креационизма, — строгий потому, что он хочет верить прежде всего фактам — пристрастный по той простой причине, что при первом же соприкосновении с фактами он все яснее видит несостоятельность креационизма. Так, в 1835 г. в черновой записи о галапагосских дроздах-пересмешниках, Дарвин прямо пишет, что «зоология Архипелага вполне заслуживает исследования, ибо такого рода факты подорвали бы неизменность видов».

«Бигль» проделал большой кругосветный путь. Покинув Англию, он сперва следовал вдоль восточных (атлантических), а затем западных берегов Южной Америки. В сентябре 1835 г. он достиг упомянутых выше Галапагосских островов, а затем пересек Тихий океан, чтобы обследовать прибрежные воды Новой Зеландии и Австралии. В мае 1836 г. «Бигль» — у берегов Африки. Обогнув ее южную оконечность, «Бигль» 17 августа снова очутился в Атлантическом океане, пересек его и, посетив еще раз берега Бразилии, направился на родину. 2 октября 1836 г. корабль бросил якорь у берегов Англии.

§ 3. Главные работы Дарвина. Прошло шесть лет с того часа, когда Дарвин покинул пределы своей родины. В течение длительного путешествия он накопил колоссальный геологический, зоологический и ботанический материал.

Тотчас по возвращении Дарвин принимается за работу. Сперва он занялся приготовлением к печати «Дневника путешествия». На это не потребовалось много времени — настолько этот путевой дневник тщательно велся. Позднее он подготовил к печати рукопись «Геологические наблюдения» и стал приводить в порядок материалы для издания «Зоологии путешествия на «Бигле»».

Эта работа (опубликована в 1839—1943 гг.) носила коллективный характер. Оуэн обработал вымерших млекопитающих, Вотергауз — современных, Гульд — птиц, Уэлл — пресмыкающихся и земноводных, Дженнингс — рыб. Что касается Дарвина, то он занялся материалами по геологии и опубликовал три работы: «О строении и распределении коралловых рифов» (1842), «Геологические наблюдения над вулканическими островами» (1844), «Геологические исследования в Южной Америке» (1846). Все эти работы написаны в духе Лайелла и не потеряли своего значения и ныне, в особенности теория о происхождении коралловых островов и рифов.

Еще в январе 1839 г. Дарвин женился, а 14 сентября 1842 г. он переехал из Лондона в Даун, где и жил до самой смерти, всецело погрузившись в научную работу. В 1837 г. Дарвин начинает записывать свои мысли об эволюции организмов. В записной книжке 1837—1838 гг. уже довольно ясно намечены основные эле-

менты будущей эволюционной теории. Дарвин прежде всего высказывает свое убеждение в изменяемости (трансмутации) видов. Он ссылается при этом на свои наблюдения в Америке и в особенности на Галапагосских островах, как на факты, приведшие его к эволюционным воззрениям. Он записывает также мысль о связи между процессом превращения (трансмутации) видов и процессом приспособляемости. Уже в это время Дарвин указывает на вымирание неприспособленных и выживание приспособленных. Эти мысли интересуют его в связи с вопросом о причинах превращения видов.

В записной книжке 1837—1838 гг. Дарвин совершенно ясно рисует эволюцию видов в образе «древа жизни». При этом он записывает: «Древо жизни лучше, пожалуй, называть кораллом жизни, основания ветвей отмерли, так что переходов не видно».

Прочтение в 1838 г. книги Мальтуса, широко распространенной, как мы видели, в Англии, натолкнуло Дарвина на более четкие формулировки уже ранее родившихся мыслей о борьбе за существование в природе, примеры которой Дарвин уже наблюдал, изучая органический мир Америки. Дарвин целиком погружается в работу. Он обращает особое внимание на сельскохозяйственную литературу, отражающую успехи английского животноводства и растениеводства. Он также вступает в переписку с животноводами и растениеводами, накапливая огромный материал. В 1855 г. Дарвин занимается разведением голубей с целью проверки данных об искусственном отборе.

Перед его умственным взором в 1839 г. уже вырисовываются основные черты теории эволюции. В 1842 г. он пишет связный очерк последней. В этом очерке дано учение об искусственном отборе, доказывающее, что культурные породы и сорта создаются человеком, и устанавливается, что в естественных условиях действует другая причина — отбор в борьбе за существование, в которой уничтожаются неприспособленные и сохраняются обладатели полезных качеств (приспособленные). В очерке даны также основные доказательства эволюции. Тем не менее очерк предназначался лишь для самого себя. Только в 1844 г. Дарвин решает посвятить в свои затаенные мысли ботаника Гукера. В письме к нему от 11 января 1844 г. Дарвин пишет о своем убеждении, что виды изменчивы. Здесь же он отказывается «от глупого ламарковского стремления к прогрессу, приспособления вследствие медленного хотения животных и пр.» «Мне кажется, — продолжает он, — что я открыл (каково самомнение!) простой способ, благодаря которому виды прекрасно приспособляются к различным целям». Итак, Дарвин продолжает развивать свои идеи: обоснование эволюционного процесса, как факта, через причинное объяснение его приспособительного характера.

В 1844 г. Дарвин уже полностью оценил значение для его теории сельскохозяйственной практики. В 1844 г. он пишет Гукеру, что до него никто не подходил к вопросу об эволюции видов «со стороны разновидностей, возникающих от приручения, и не изучал всего, что известно о приручении». В очерке 1844 г. мы имеем уже полное изложение эволюционного учения. Дарвин подробно рассматривает изменчивость, наследственность, принципы искусственного и естественного отбора, доказательства эволюции.

В 1856 г. найдены все звенья основного закона развития органических форм. Виды непрерывно образуются в процессе сохранения и накопления приспособительных (полезных) изменений и взаимного расхождения и обособления в результате естественного вымирания промежуточных форм.

В 1856 г., по совету Лайелла, Дарвин приступает к труду «О происхождении видов». Работа была доведена до половины, когда в начале лета 1858 г. английский зоолог и путешественник, Альфред Уоллес, прислал Дарвину свой рукописный очерк — «О наклонности разновидностей безгранично удаляться от их первоначального образа».

В этом очерке Уоллес совершенно ясно выражает идею о борьбе за существование и естественном отборе, т. е. основную идею эволюционного учения Дарвина. Интересно, что на первые мысли об естественном отборе Уоллеса навели воззрения Мальтуса. Взгляды Уоллеса изложены очень ясно, но бегло, неполно. У него нет дарвиновского размаха, обилия материала, длительной 20-летней работы над вопросом, а главное — целостной эволюционной теории. Нет в статье Уоллеса и дарвиновского анализа глубокой связи между процессами искусственного и естественного отбора.

Уоллес просил передать статью Лайеллу. Статья эта совместно с выдержками из очерка теории Ч. Дарвина (под названием «Об изменении органических существ в естественном состоянии; о естественных способах отбора; о сравнении домашних рас с истинными видами») и была доложена в заседании Линнеевского общества, а затем статьи обоих авторов были напечатаны в августе 1858 г. в журнале общества.

Напечатаны они были по настоянию друзей Дарвина — Лайелла и Гукера, пославших их секретарю Линнеевского общества с соответствующим случаю письмом. В последнем указывалось, что оба автора (Дарвин и Уоллес) пришли к своим взглядам независимо друг от друга. В отношении Дарвина в письме было указано, что его статья есть извлечение из труда, известного Гукеру еще в 1844 г. и набросанного Дарвином еще ранее. Далее, в письме сообщается, что статья Уоллеса на-

писана в феврале 1858 г., следовательно, много позднее. Наконец, в нем указывается, что просьба напечатать статью Уоллеса обязана инициативе Дарвина, и что, со своей стороны, авторы письма считают важным, в интересах науки, одновременное напечатание и статьи Дарвина. Воззрения, изложенные в статьях, по мнению Лайелла и Гукера, могут служить «точкой отправления для других исследователей».

Позднее Уоллес писал: «Я всегда сознавал и теперь сознаю, что Ч. Дарвин начал заниматься этим вопросом гораздо раньше меня и исполнение трудной задачи — изложение происхождения видов — не выпало на мою долю».

Для Дарвина предварительный очерк 1858 г. был началом трудоемкой работы. В июле 1858 г. по настоянию Гукера и Лайелла Дарвин берется за перо, чтобы изложить «в одном томе» теорию происхождения видов. Это была труднейшая работа. Нужно было дать ясное изложение теории, не загромождая его обильными фактами, которыми Дарвин располагал. В то же время нельзя было ослаблять оснащенности теории, чтобы не лишить ее убедительности. Книга Дарвина «О происхождении видов путем естественного отбора или сохранение благоприятствуемых пород в борьбе за жизнь» вышла в свет 24 ноября 1859 г. Было напечатано 1250 экземпляров, которые оказались распроданными в тот же день. «Это, без сомнения, главный труд всей моей жизни, пишет Дарвин в своей «Автобиографии». Вскоре вокруг «Происхождения видов» загорается борьба, которая (независимо от устремлений ее участников) свидетельствует о том, что, если недавно Дарвин был только хорошим, даже крупным ученым, то после 1859 г. он вскоре уже становится знаменем нового направления в науке. Не покладая рук, Дарвин переходит к очередным работам. В 1868 г. он публикует замечательную книгу «Изменения животных и растений под влиянием одомашнения». Эта книга — яркий документ дарвиновского научного творчества Дарвин, сам, конечно, того не желая, демонстрирует в этой книге огромный размах и глубину накопленных систематическим трудом знаний. Книга эта — сплошной арсенал фактов, вооружающих эволюционную теорию Дарвина, но вместе с тем она насыщена также и идеями, имеющими огромное значение в практике сельского хозяйства.

В 60-х и 70-х годах прошлого столетия Дарвин опубликовал ряд важных ботанических работ. Последние являются плодом многолетних, кропотливейших наблюдений и экспериментов и должны, строго говоря, рассматриваться как интереснейшие этюды по теории и практике дарвинизма, затрагивающие отдельные его элементы. В 1871 г., как бы завершая здание своей эволюционной теории, Дарвин публикует «Происхождение человека и половой отбор». Вопрос о естественном происхождении человека с роковой необходимостью вытекал из теории дарвинизма. Он висел в воздухе. В пользу животного происхождения человека высказались крупнейшие последователи Дарвина, Гексли и Геккель. Книга Дарвина утвердила в науке теорию животного происхождения человека. В 1872 г. выходит в свет другая работа Дарвина — «О выражении ощущения у человека и животных», которая сперва была задумана как глава предыдущей книги. В 1881 г. Дарвин опубликовал работу «Образование растительного слоя деятельностью дождевых червей и наблюдения над образом жизни последних». «Главным моим наслаждением и единственным занятием в течение всей жизни, писал Дарвин в своей «Автобиографии», были научные труды».

§ 4. Дарвин, как ученый. Всегда останется неоспоримым фактом, что Дарвин был величайшим биологом XIX столетия, равного которому трудно подыскать и в наше время.

Основной чертой его гения было замечательное умение видеть факты природы в их взаимных связях. Блестяще анализируя явления, Дарвин в то же время обладал огромным синтетическим умом, который позволял ему находить отношения между отдельными явлениями и связывать их в одно целое.

Другой, столь же ценной чертой его гения была вдумчивая проницательность,

с которой он наблюдал природу. Факты природы Дарвин умел видеть в их мельчайших проявлениях. Часто наблюдается, что исследователь в горячем увлечении видит только то, что составляет непосредственную цель его исследований. Дарвин видел также все побочные факты опыта и наблюдения и (как свидетельствует его сын — Френсис Дарвин) умел использовать их как «новую точку отправления».

Эта последняя черта была связана с другой, имеющей, быть может, величайшее значение. Дарвин никогда не был в плену ходячих представлений. И когда факты противоречили им, Дарвин превращал их в оружие, удары которого ломали привычные концепции и открывали пути к новым.

Эта редкая черта сказалась еще в юношеские годы в одном из эпизодов, связанных с Седжвиком.

Однажды Дарвин рассказал Седжвику о тропической раковине, найденной в песчаной яме одним из рабочих. Седжвик был креационистом и не задумываясь ответил, что раковина попала в яму, конечно, случайно, так как если бы это было ее действительное местонахождение, то подобный факт был бы «несчастьем для геологии». В этом суждении сказалась зависимость идей Седжвика от креационистской догмы и общепринятых ходячих представлений. Нам она может показаться нелепой, но факты, когда люди оказываются неспособными ломать раз принятые каноны и формы мышления, — явление обычное. Величие крупного ученого — в умении ломать общепринятые, но уже отжившие догмы и создавать новые направления в науке. Дарвин отнесся к ответу Седжвика критически. В ту пору (1831 г.) он еще не был эволюционистом. Однако тропическая раковина на английской почве заставляет его высказать мысль, что «наука представляет такую группировку фактов, из которых можно выводить общие законы или заключения». Уже в 1831 г. он был готов сломать старые теории, если они не соответствуют фактам. Он не был удовлетворен ответом Седжвика. Позднее, во время путешествия, свободный дух Дарвина отбросил несостоятельный креационизм и нашел новый путь к пониманию истории органической природы.

Однако отмеченные выше черты еще не заканчивают его характеристики. Огромный вклад в науку, сделанный Дарвином, несет на себе также печать исключительного трудолюбия. Еще в школьные годы он отличался значительным упорством в работе. Как он писал в своем Дневнике, ему «всегда доводилось испытывать чувство удовольствия, когда удавалось понять какой-нибудь более сложный предмет». Эта черта еще усилилась позднее. Взявшись за работу, хотя бы продолжавшуюся годами, Дарвин неизменно доводил ее до конца.

Так, над систематикой усоногих раков он работал 8 лет, не чувствуя особого интереса и влечения к ней, поскольку она не лежала в русле его основных интересов, даже тяготясь ею. И все же он довел ее до завершающего конца!

Это волевое трудолюбие было связано с последовательной методичностью в работе. Он никогда не работал порывами с неровной поспешностью, разорванной периодами бесплодного покоя. Напротив, его труд был размерен и четок. Никогда в жизни не вступал Дарвин в сделку со своей совестью, ни в оценке своих успехов, ни в критике своих промахов. Без этой глубокой честности любой гений часто бесплоден в науке. Даже в конце своей жизни Дарвин вовсе не был спокойным старцем, неспособным к горячим чувствам. В молодости нахождение новых для английской энтомофауны видов жуков приводило его в состояние экстаза, а в зрелые годы, убеленный сединами, Дарвин в полной мере обладал страстностью ученого, борца за свои идеи. Если он всегда был готов прислушиваться к голосу критики и сам критиковал себя сильнее, чем кто-либо иной, то, с другой стороны, он всегда страстно и подчас с ядовитой иронией отражал нападки и защищал свою теорию, будучи глубоко убежден в ее правильности. Дарвин никогда в этих случаях не отступал от своих позиций.

Иногда указывается, что, например, в «Происхождении видов» он обошел вопрос о происхождении человека и выступил с этой темой только после других ученых (Гексли и Геккель). Однако это не был поступок малодушного человека, а скорее шаг умного стратега, который хотел сперва утвердить свою теорию эволюции в целом, чтобы вслед затем изложить ее неизбежные следствия.

Воззрения Дарвина на природу вообще и на эволюционный процесс в частности были проникнуты материалистическим духом. Основной закон органической эволюции — закон естественного отбора, — как это будет видно из дальнейшего, не совместим с идеализмом и религиозными представлениями. Дарвинизм привел его основоположника к неверию в бога; по своей сущности Дарвин был антирелигиозен, как антирелигиозен и самый дарвинизм.

Личный облик Дарвина глубоко симпатичен. Он был высоко гуманным человеком. Он был враг всякого насилия, рабства и эксплоатации. Как подлинный ученый, он умел оценивать окружающие его общественные явления с высоты прогрессивных общечеловеческих идеалов. Вот один из фактов, доказывающих сказанное. В июле 1877 г. лучший его последователь, К. А. Тимирязев, прощался с Дарвином после оживленной и интересной беседы, происходившей в доме Дарвина в Дауне. На прощание Дарвин сказал: «В эту минуту вы встретите в этой стране много глупых людей, которые только и думают о том, чтобы вовлечь Англию в войну с Россией,

но будьте уверены, что в этом доме симпатии на вашей стороне, и мы каждое утро берем в руки газеты с желанием прочесть известие о ваших новых победах».

Эти слова Дарвина превосходно рисуют его нравственный облик, но в то же время в них отражается та глубокая внутренняя честность и объективность, которая отличает его, как истинного ученого.

Отмеченные выше черты Дарвина, как ученого, сыграли, разумеется, решающую роль в создании системы его эволюционной теории, в ее глубокой самокритике и тщательной проверке, в ее обосновании фактами и обобщениями, превратившими дарвинизм в науку об органической эволюции. При всем том не могут быть упущены из виду те факторы, которые были рассмотрены в предшествующей главе и которые, с одной стороны, вооружили Дарвина богатым арсеналом добытых в первой половине XIX века фактов, а с другой, обусловили самое содержание и методологию его эволюционной теории. Несомненно, отправным пунктом, с которого началось формирование эволюционных идей Дарвина, была историческая концепция Лайелла.

В дальнейшем Дарвин широко использовал данные современных ему биологических наук (гл. IV). Однако эти материалы были не основой, а лишь дополнением к тому богатому арсеналу фактов, которыми он владел. Этот богатый арсенал фактов, доказывающих эволюцию, был собран и добыт самим Дарвином во время его путешествия на «Бигле» и позднее в Англии. Эволюционные воззрения Дарвина сложились под влиянием его личных наблюдений. Указанием на это обстоятельство открывается изложение эволюционной теории в «Происхождении видов», а также в замечательном «Введении» к книге «Изменение животных и растений в состоянии одомашнения». Здесь очень четко указывается на то, что факты географического распространения организмов и их геологической истории, добытые Дарвином во время путешествия, лежат в основе его эволюционной теории.

Близкое знакомство Дарвина с практикой английского сельского хозяйства открыло перед ним путь к созданию общего учения об эволюции культурных форм путем искусственного отбора. И в этой области творчество Дарвина было, однако, самостоятельным. Английские селекционеры хорошо владели практикой создания новых пород и сортов. Однако они были далеки от идей эволюции культурных форм. Никакой эволюционной теории они, конечно, не создали. Практика лишь накопила некоторые ее элементы. Превращение же этих элементов в целостную теоретическую концепцию — всецело заслуга Дарвина. На почве этой концепции он разработал и углубил теорию селекции. Поэтому именно он (а не английские животноводы и растениеводы) является основоположником научной селекции.

В теории селекции Дарвин синтезировал в одно целое фактические данные об эволюции культурных форм и ее причины (факторы), основанные на учении об изменчивости, наследственности и искусственном отборе. Таким образом, из данных сельскохозяйственной практики Дарвин построил стройную, целостную теорию эволюции культурных форм, неразрывно связанную с ее причинной основой — теорией искусственного отбора.

Что касается теории эволюции естественных видов, то первоначально Дарвин, во время путешествия нашел л и ш ь п е р в о е звено ее — самые факты эволюции. Дарвин вместе с тем понял, что в теории эволюции естественных видов должно быть найдено и второе звено, т. е. объяснение причин или движущих сил эволюции. Дарвин предвидел, что причиной или движущей силой эволюции естественных видов должен быть отбор. Однако здесь возникало затруднение. Какие причины производят отбор в естественной обстановке? Именно в этом вопросе чтение книги Мальтуса и вообще идеи, господствовавшие в английском обществе, натолкнули его на мысль о перенаселении и конкуренции. В голове Дарвина выковались недостающие звенья: перенаселение, как источник борьбы за существование, борьба за существование, как источник естественного отбора, естественный отбор, как двигатель эволюции. Факты эволюции, явления борьбы и отбора в естественной обстановке были изучены Дарвином еще во время путешествия. Но теперь, после чтения Мальтуса, блеснула идея о взаимных связях этих элементов. Теория была создана и затем проверена и обоснована кропотливым многолетним трудом.

Таким образом, выясняется ведущее значение Дарвина в формировании научной эволюционной теории. Успехи селекции, развитие биологических наук и политико-экономические идеи буржуазных экономистов начала XIX века были почвой, благоприятной для создания эволюционной концепции. И действительно, именно на этой почве, как уже указывалось, родились эволюционные представления Уоллеса, столь сходные с дарвиновскими. Однако кроме благоприятных условий нужен был гениальный ум, который мог бы синтезировать накопленные знания. Короче — нужен был не Уоллес, а Дарвин. С гениальной прозорливостью синтезировал он фактические данные об эволюции и закономерности эволюционного процесса, давая им единое причинное объяснение. В этом стройном целом трансформизм, как учение об эволюции и теория Дарвина, вскрывающая ее движущие силы, слились в единую неразрывную систему науки об органической эволюции.

Научная работа Дарвина не прекращалась до самой его смерти. 17-го апреля 1882 г. он еще следил за очередным опытом, а 19-го около 4 час. пополудни великого ученого не стало. Незадолго до смерти Дарвин сказал: «я совсем не боюсь ее».

§ 5. Эволюционная теория Ч. Дарвина. Вводные замечания. Эволюционная теория Дарвина изложена им в «Происхождении видов». Во введении к этой работе Дарвин развивает общие принципы своей теории, рисует ее структуру, останавливается на избранном методе исследования.

А. Постановка проблемы теории эволюции в «Происхождении видов». «Путешествуя на корабле ее величества «Бигль» в качестве натуралиста, я был поражен некоторыми фактами, касающимися распределения органических существ в Южной Америке, и геологическими отношениями между прежними и современными обитателями этого континента... Факты эти, кажется, освещают до некоторой степени происхождение видов — эту тайну из тайн». Этими словами начинается «Введение» в «Происхождение видов», и они ясно показывают, что первоначальным источником теории явились личные наблюдения Дарвина, произведенные во время путешествия на «Бигле».

Характерно, однако, что Дарвин не ограничивает себя установлением самого факта эволюции. Напротив, указав на значение путешествия на «Бигле» в формировании его личных эволюционных представлений, Дарвин вместе с тем подчеркивает, что совершенно недостаточно констатировать факт эволюции. Он указывает, что заключение о существовании эволюционного процесса, даже хорошо обоснованное, оставалось бы неудовлетворительным, если бы одновременно не были показаны причины эволюции видов. Дарвин устанавливает при этом способ, при помощи которого можно вскрыть причины эволюции. Виды эволюируют (по Дарвину) в процессе приспособления к среде. Следовательно, нахождение причины приспособительной изменчивости видов, вскрывает и основной фактор эволюции органических форм. Такова постановка проблемы теории эволюции у Дарвина.

Легко видеть, что она существенно отличается от постановки той же проблемы у Ламарка. Процесс приспособления органически включается в процесс эволюции и, таким образом, не мыслится Дарвином, как нечто, только сопровождающее эволюцию. Напротив, Дарвин рассматривает процесс приспособления, как необходимое условие органической эволюции, так как через развитие приспособлений осуществляется и самый эволюционный процесс.

Б. Метод Дарвина. Каким же путем можно решить проблему приспособительного процесса, а, следовательно, и основной причины эволюции? Для решения этого вопроса Дарвин применяет метод, который был совершенно новым в его время.

Он обращается к данным практики выведения новых пород животных и сортов растений. Практика этой работы показывает, что новые культурные формы (порода, сорт) возникают путем ведущегося из поколения в поколение методического отбора тех особей, которые наиболее соответствуют определенным интересам человека, т. е. наиболее «приспособлены» к ним.

Через методический отбор наиболее ценных особей (производимый из поколения в поколение) происходит относительно быстрое накопление новых хозяйственно ценных особенностей. Этот процесс накопления и приводит к глубокой качественной перестройке организма животных и растений, к созданию новых пород и сортов.

Не происходит ли в природе аналогичный процесс? Другими словами, не возникают ли дикие виды через непрерывный, происходящий из поколения в поколение отбор особей, наиболее соответствующих условиям их жизни? Именно эту мысль Дарвин и развивает в своей книге. Он проводит аналогию между процессами эволюции культурных форм и диких видов, устанавливая, что и там, и здесь движущей силой эволюции является отбор.

Для Дарвина необычайно характерно постоянное сопоставление данных практики по выведению культурных пород и сортов с аналогичными явлениями эволюции диких форм. Мало того, практика выведения культурных форм служит для Дарвина основой и выходом к теории эволюции диких форм. Теория Дарвина не «прилагается» к практике, а органически вытекает из нее, в свою очередь обогащая практику. Не следует думать, однако, что вопрос идет только о практике сельского хозяйства. Сужать таким образом понятие практики нельзя, так как в него входит и практика теоретической научно-исследовательской работы, в которой, как мы видели, Дарвин был великий мастер. Хотя сам он и указывал, что работает в «истинно бэконианском» духе, но в сущности это не совсем так. Дарвин никогда не пользовался исключительно методом индукции. Накопление фактов служило для него отправным пунктом для построения теории, а последняя, в свою очередь использовалась дедуктивно для строго обдуманного отыскания новых, углубляющих ее фактов. Сущность метода Дарвина — постоянное приведение фактов в известную систему, в которой они сопоставляются в их взаимосвязях и взаимозависимостях.

§ 6. Изложение теории Дарвина. Учение об эволюции культурных форм. Из сказанного выше становится ясным, почему именно Дарвин начинает изложение своей теории с учения об искусственном

отборе, разбираемом им в I главе «Происхождения видов», а более детально в специальной работе «Изменение животных и растений под влиянием одомашнения».

Дарвин доказывает, что эволюция домашних животных и культурных растений движется искусственным отбором, производимым человеком. Отбор этот создает новые породы и сорта, причем эволюция их, как уже говорилось, осуществляется через приспособление к интересам и задачам хозяйства.

Учение об искусственном отборе состоит из следующих, неразрывно связанных элементов: учения об изменчивости, учения о наследственности и учения об отборе. Изменчивость и наследственность являются необходимыми предпосылками отбора, но сами по себе недостаточны для процесса образования новых пород и сортов. Последний достигается в результате сочетания всех трех факторов, причем отбор играет ведущую роль.

А. Изменчивость, ее причины и формы. Обращаясь к вопросу об эволюции культурных пород и сортов, Дарвин прежде всего останавливается на явлении изменчивости. Без изменчивости нет и отбора, изменчивость — предпосылка отбора, а стало быть, и эволюционного процесса.

Относительно причин изменчивости Дарвин указывает, что форма и характер изменения зависят от двух факторов: от природы организма и от воздействия внешних условий. Придавая первенствующее значение первому фактору, Дарвин вместе с тем высказывается в пользу *эктогенетической* точки зрения, согласно которой изменчивость возникает под влиянием факторов среды. Природа организма имеет важнейшее значение в том смысле, что каждый организм реагирует на влияние внешних факторов по-своему, специфически, поэтому один и тот же фактор среды может вызвать разные изменения у разных организмов.

Что касается механизма воздействия факторов среды на животное или растение, то Дарвин различал два возможных случая. Факторы среды воздействуют либо непосредственно на всю организацию животного или растения, либо косвенно, через «воспроизводительную систему» организма, под которой Дарвин понимал не только половые клетки, но все те органы или части тела, которые способны производить потомство.

Признавая, что изменения возникают под влиянием среды, Дарвин подчеркивал, что ее воздействие может изменить наследственную природу: а) половых клеток, б) развивающегося зародыша, в) взрослого организма. Дарвин указывал также, что в возникновении изменений большую роль играет скрещивание различных форм. Он считал, что скрещивание увеличивает изменчивость у потомков. У них, под влиянием скрещивания, появляются новые признаки, происходит усиление естественного процесса наследственной изменчивости.

Установив принципиальное отношение к проблеме изменчивости, Дарвин переходит к вопросу о формах изменчивости. Он различает две основные формы изменчивости: определенную и неопределенную.

Определенная изменчивость вызывается известным фактором, действующим на всю породу, на весь сорт, на всех особей этой породы или сорта (и, конечно, вида). «Все потомство особей, подвергавшихся, в течение нескольких поколений, известным условиям, говорит Дарвин, изменяется одинаковым образом». Сюда относятся, например: изменение роста в зависимости от количества пищи, изменение волосяного покрова под влиянием климата и т. д. Итак, определенная изменчивость носит массовый характер, захватывает всё поколение, возникает под влиянием определенного фактора среды, выражается у всех особей данного поколения сходным образом.

Неопределенная изменчивость носит единичный характер. Среди большого числа особей появляются единичные (и в этом смысле случайные) изменения. Как говорит Дарвин, «мы видим неопределенную изменчивость в тех бесконечно разнообразных незначительных особенностях, которыми отличаются особи того же вида и которые (и в этом важнейший признак неопределенной изменчивости! А. П.) невозможно объяснить унаследованием их от одного из родителей или от более отдаленных предков (рис. 10). Иногда резко выраженные

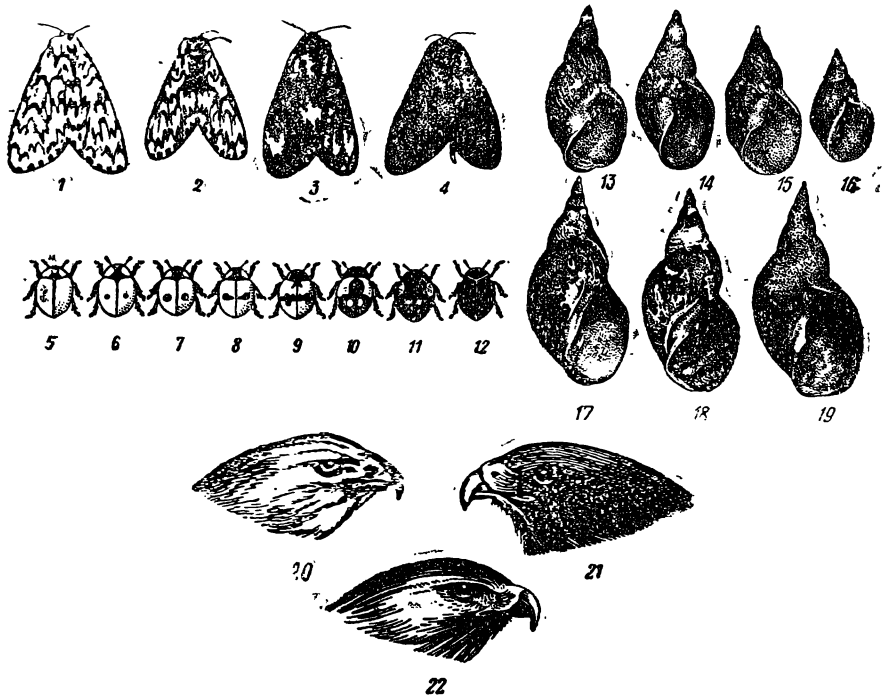


Рис. 10. Изменчивость признаков у животных

1— 4 — изменчивость бабочки-монашенки, 5— 12 — изменчивость божьей коровки (Coccinella bipunctata), 13—19 — большого прудовика (Limnaea stagnalis), 20—22 — сарыча (По разным авторам)

отличия, продолжает Дарвин, проявляются у молоди одного потомства. Итак, неопределенные изменения носят единичный характер. Они, как и определенные изменения, являются, однако, результатом изменений в условиях среды. Дарвин указывает, что, например, семена, созревшие в коробочке, «не подвержены абсолютно одинаковым условиям, так как они получают свое питание из различных точек».

Таким образом, каждая особь изменяется в известном смысле специфично, по-своему, не так, как другие. В этом отличие неопределенной изменчивости от определенной. Кроме определенной и неопределенной изменчивости Дарвин различает *коррелятивную* или *соотносительную* изменчивость, которая состоит в том, что изменение в каком-либо одном органе имеет своим следствием изменения и в других органах. Дарвин приводит целый ряд примеров коррелятивной изменчивости. Белые кошки с голубыми глазами обычно глухи; у бесшерстных собак недоразвиты зубы; у голубей с оперенными ногами обычно между наружными пальцами имеется перепонка; у голубей с длинным клювом — большие ноги и т. д. Подробнее взгляды Дарвина на корреляцию излагаются в главе VIII.

Дарвин делает из подобных фактов вывод, весьма важный для его теории. Он указывает, что человек, отбирая какую-нибудь особен-

ность строения, почти «наверное будет неумышленно изменять и другие части организма на основании таинственных законов корреляции».

Установив основные формы изменчивости, Дарвин подчеркивает, что для эволюционного процесса важны те изменения из числа описанных выше, которые наследственны, так как только наследственные изменения могут накапливаться (под контролем отбора) из поколения в поколение.

Наибольшее значение Дарвин придавал наследственной неопределенной изменчивости, в особенности мелкой, хотя он и не отрицал, что в некоторых случаях источником образова-

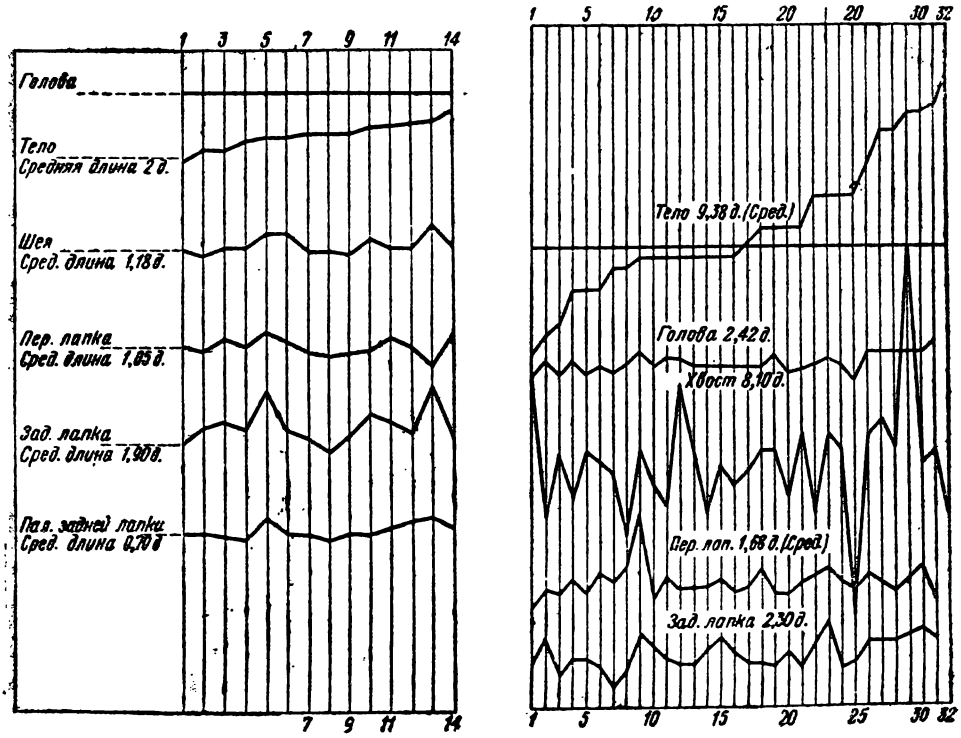


Рис. 10 (продолжение)

1 — изменчивость отдельных признаков у стенной ящерицы (Lacerta muralis), 2 — изменчивость отдельных признаков у белки (Sciurus caroliensis). По Уоллесу

ния новых форм были и крупные (резко выраженные) неопределенные наследственные изменения.

Б. Происхождение пород голубей. Установив понятие о наследственной изменчивости, Дарвин переходит к вопросу о происхождении пород и сортов культурных форм.

Дарвин, прежде всего, указывает, что породы и сорта отличаются необычайным многообразием — бóльшим, чем естественные виды, — и настолько значительным, что, например, породы животных одного и того же вида различаются между собой, как разные виды (рис. 11). Этот факт показывает, что породы изменяются.

Указав на полную несостоятельность представления, будто каждая порода происходит от особого предка (пришлось бы, например, допустить, что в одной Великобритании существовало множество диких видов овец!), Дарвин ставит своей целью доказать, что многочисленные породы и сорта, наблюдаемые нами, являются потомками немногих или даже одного измененного предка.

Дарвин показывает это на примере происхождения домашних голубей. Прежде всего, домашние голуби необычайно разнообразны (рис. 11). Во времена Дарвина было известно по крайней мере 150 пород голубей, из которых он изучил очень многие. Дарвин специально разводил их, переписывался с голубеводами и получал материал даже из Индии и Персии.

Дарвин устанавливает, на основании своих обширных исследований, что в основе этого разнообразия пород лежит огромная изменчивость голубей во всех наружных и внутренних признаках [размеров ног, крыла, хвоста, зоба, черепа, отдельных его костей, нижней челюсти, грудной кости, формы головы, клюва, зоба, оперения, формы хвоста, количества рулевых перьев в нём (12—40), особенностей полета и поведения, голоса, формы и размеров яиц, времени появления настоящего оперения у птенца и т. п.].

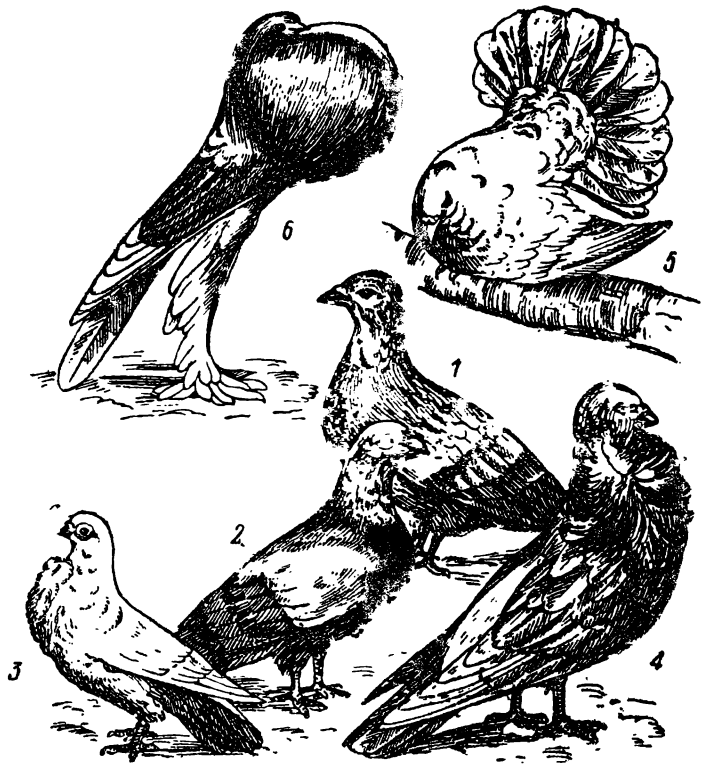


Рис. 11. Породы голубей

1 — дикий голубь, 2 — почтовый, 3 — совиный, 4 — якобинец, 5 — павлиний, 6 — дутыш (По Елагину из Богданова)

Породы голубей так разнообразны, что любой орнитолог, найдя их в диком состоянии, признал бы их за вполне определенные виды.

Дарвин, однако, доказывает, что все они произошли от дикого горного голубя Columba livia. К этому выводу он приходит на основании целого ряда фактов.

1. Ни один вид диких голубей, кроме C. livia, не имеет ни одного из отличительных признаков домашних пород.

2. С другой стороны, все породы домашних голубей обладают многими чертами сходства с диким горным голубем. Так, ни один из них не вьет гнезд на деревьях, сохраняя инстинкт дикого горного голубя, вьющего гнезда на отвесных скалах (в городах голуби вьют гнезда на карнизах домов). Все они кладут одну пару яиц; все они обладают сходным поведением во время ухаживания за самкой; все самцы одинаково воркуют, у всех цветных домашних пород — сходный металлический блеск на груди и т. д.

3. В пределах почти всех домашних пород голубей наблюдены случаи появления окраски и рисунка дикого горного голубя, при сохранении в остальном признаков данной породы. Особенно интересно в этих случаях появление у культурных пород двух поперечных черных полос на крыльях, столь характерных для дикого горного голубя.

4. Как показал Дарвин, при скрещивании голубей различных пород, иногда появляются гибриды с признаками дикого горного голубя.

5. Все гибриды между любыми породами голубей плодовиты. Этот факт косвенно также подтверждает взаимное родство голубей.

Совокупность подобных фактов делает наиболее вероятным предположение о происхождении домашних пород голубей от дикого горного C. livia. Если это верно, то, очевидно, все эти многочисленные породы произошли в результате изменения одной первоначальной формы. Этот вывод в известной степени справедлив для всех домашних животных и культурных растений.

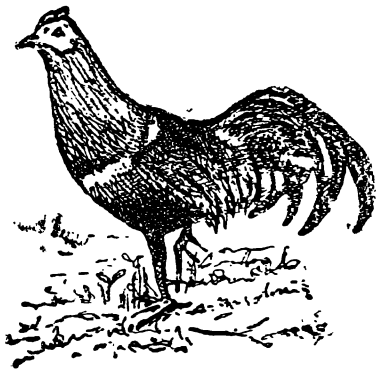


Рис. 12. Банкивский петух (Из Гааке)

В книге «Изменение домашних животных и культурных растений в состоянии одомашнения» Дарвин тщательным образом исследовал и систематизировал факты о происхождении домашних животных и культурных растений.

Так, он указывает, что все породы домашних кур происходят от дикой банкивской курицы (Gallus bankiva), обитающей и ныне в Индии, на Цейлоне и Зондских островах, и в отличие от других видов кур, обладающей многими чертами сходства с домашними породами кур (рис. 12). Дарвин перечисляет ряд доказательств происхождения последних от G. bankiva. Так, он указывает, что G. bankiva сходна с культурными породами по окраске. В особенности велико сходство по окраске между G. bankiva и примитивной породой бойцовых кур, а также «курицей туземной домашней породы в Пегу». Далее, очень сходны голос петухов культурных форм и пение петуха упомянутого дикого вида.

G. bankiva легко скрещивается с китайскими бентамками. Нужно также отметить, что G. bankiva легко приручается. Наконец, Дарвин указывает, что при скре-

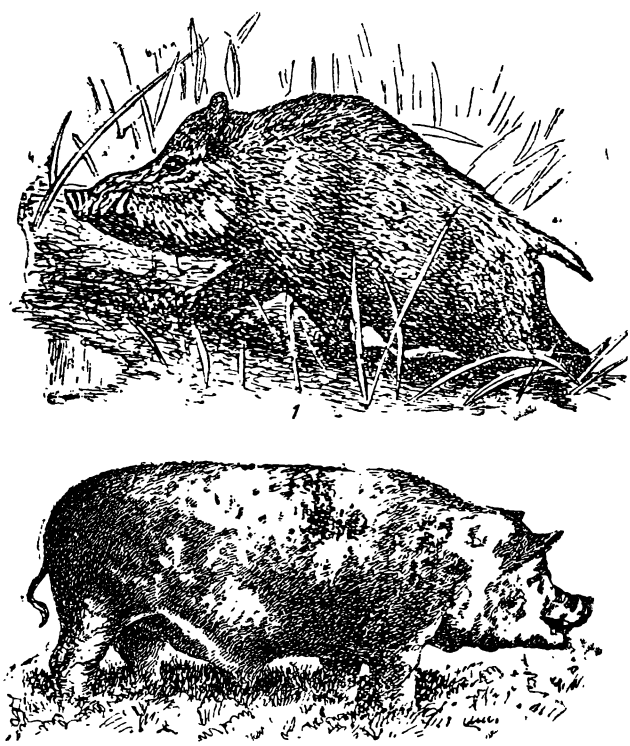


Рис. 13. Дикий кабан (1) культурная свинья (2)

щивании различных пород кур (в частности белых шёлковых куриц с испанским петухом) в потомстве были получены петушки, сходные с банкивским. Наряду с этим, Дарвин отмечает большую изменчивость G. bankiva — залог ее породных возможностей. Породы уток произошли от весьма сходной с ними кряквы (Anas boschas). Породы гусей произошли от дикого серого гуся. Породы кроликов берут свое начало от дикого кролика (Oryctolagus cuniculus), породы крупного рогатого скота про-

изошли от дикой формы — тура Bos primigenius. Породы свиней (рис. 13) связаны преемственностью с диким кабаном Sus scrofa и т. д.

Бесспорно, и культурные пшеницы, рожь, овсы, ячмени, картофель, хлопок, виноград и т. п. также произошли от диких предков.

Человек произвел эволюцию культурных форм в относительно большой срок. Начало одомашнения животных (в частности собаки) можно отнести к концу древнекаменного века.

Хотя часть домашних животных и культурных растений берет начало от нескольких диких видов, тем не менее число предков всегда очень не велико и гораздо меньше числа пород. В Англии, например, известно не менее 33 пород овец; число пород овец в других странах, вместе взятых, — значительно больше, тогда как число диких видов, за счет которых культурные овцы возникли, едва достигает пяти. Подобные отношения справедливы для всех домашних животных и культурных растений. Так, известно до 400 пород и отродий крупного рогатого скота; между тем число диких видов, с которыми их сравнивают, весьма не велико. Отсюда совершенно ясно, что многообразие и многочисленность культурных пород любого домашнего животного и растения можно объяснить только исходя из предположения об их эволюции.

В. Искусственный отбор. Констатируя факт эволюции культурных форм, Дарвин обосновывает его через объяснение причин эволюции. Каждая порода, каждый сорт обладает сложной совокупностью хозяйственных признаков, т. е. признаков, приспособленных к интересам человека. Дарвин указывает, что, разумеется, многие признаки возникли под влиянием внешних факторов, но смелым был бы тот человек, говорит он, который попытался бы приписать исключительно этим факторам различия между тяжеловозом и скаковой лошадью, между борзой и ищейкой, гончим голубем и турманом.

Возникает вопрос, как достигнуто совершенство этих хорошо развитых хозяйственно полезных признаков культурных форм, а также, как создавалась вся система признаков, характеризующих породу. Каким образом достигнуто, например, прирожденно-мощное развитие признаков английского скакуна? Как возникла сложная система этих признаков: могучая грудь, легкость тела, стройность и сила ног, сухая шея и голова, стремительность и неутомимость? На подобные вопросы Дарвин отвечает следующим образом.

Используя практику английского сельского хозяйства, он устанавливает, что человек добился столь глубоких изменений домашних животных и растений при помощи искусственного отбора. Породы, приспособленные к диференцированным интересам человека, не могли возникнуть внезапно. Напротив, они постепенно создавались, как бы «слагались» накоплением нужных человеку признаков, путем отбора подходящих производителей.

Рассмотрим схему искусственного отбора.

1. В поголовье скота, в голубиной стае, на делянке, в поле — человек среди многих форм подмечает какое-либо отдельное животное или растение, обладающее каким-либо хотя бы и мелким, незначительным изменением, т. е. новым признаком, нравящимся человеку.

2. Обладатели таких изменений отбираются человеком в качестве производителей (подбор производителей).

3. Производители скрещиваются, а в их потомстве снова проводится подбор тех особей, которые унаследовали отбираемый признак.

4. При этом новый признак из поколения в поколение усиливается (интенсифицируется) в своем развитии, так как человек методически отбирает в потомство тех производителей, у которых избранный признак выражен резче.

Этот принцип, как мы видели, хорошо выявлен в работе Галлета, из года в год повышавшего урожай пшеницы отбором все более урожайных особей.

5. В то же время человек не только усиливает данный отбираемый признак,

но, скрещивая различных производителей, «компанует» в одном животном или растении целый ряд новых хозяйственно полезных признаков.

6. Следовательно, путем методического, из поколения в поколение проводимого отбора или селекции человек постепенно усиливает и накапливает наследственные изменения.

7. Так как всякое новое изменение, как уже было сказано, в силу закона корреляции, обусловливает появление других (коррелятивных) изменений, то отбор приводит не только к усилению и количественному накоплению отбираемых человеком особенностей, но и к глубокой качественной перестройке организма отбираемых форм.

8. Наряду с этим, все неподходящие формы выбраковывают (элиминируют), чтобы устранить их от скрещивания.

Эти мероприятия составляют основу методического искусственного отбора. Отбор *(селекция)* и выбраковка *(элиминация)* совершаются из поколения в поколение, производя непрерывное улучшение, а следовательно, и изменение культурной формы. «Никто, конечно, не подумает, говорит Дарвин, что наши лучшие сорта получились одним резким уклонением от естественного вида». Напротив, они создавались и улучшались постепенно, в результате методического отбора лучших производителей.

Г. Доказательства действия искусственного отбора. Действие отбора может быть показано при помощи косвенных и прямых доказательств. К числу косвенных доказательств относятся следующие факты. Широко известно, что животные и растения используются человеком различно. Например, лошади используются, как верховые, упряжные и грузовые. В соответствии с этим изменяются и их признаки, всегда адекватные рабочему назначению лошади. Тяжелое сложение грузовой лошади, как известно, резко отлично от экстерьера легкого скакуна. Точно так же молочный скот по своему экстерьеру отличается от мясного скота (рис. 14). Там, где человек заинтересован в специальной диференцировке пород, она в действительности и наблюдается. Так, например, как указывает Дарвин, домашний осел дает четко выраженные породы там, где осел играет большую роль в хозяйстве человека. Дарвин, например, указывает, что в Сирии существует четыре породы ослов: одна более легкая, ездовая — для женщин, другая — для верховой езды, третья, более плотного сложения — для сельскохозяйственных работ и четвертая — крупная дамасская порода. В Европе осел не играет большой роли в хозяйстве. Здесь нет и описанной диференцировки его пород. Очевидно, в Сирии человек вывел необходимые ему породы, тогда как в Европе подобная работа не производилась, или велась менее диференцированно.

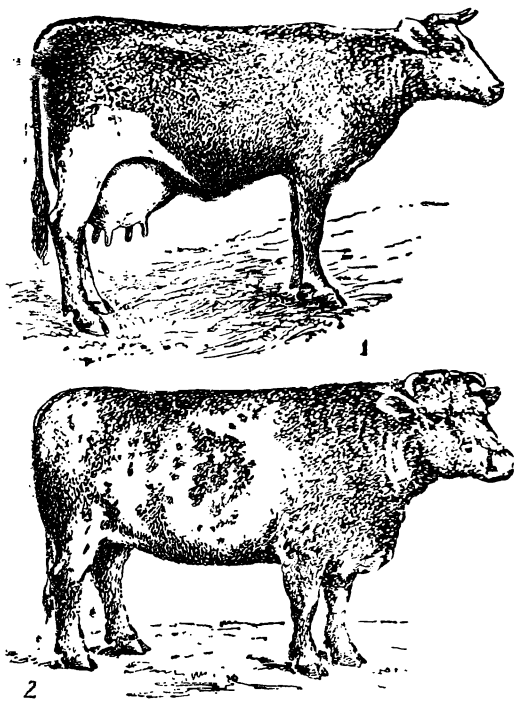


Рис. 14. Молочный (1) и мясной (2) скот (Из Азарова)

Различия между формами домашних животных с очевидностью идут по руслу хозяйственных интересов человека. Диференцировка интересов человека приводит к диференцировке пород и сортов и притом преимущественно в признаках, имеющих хозяйственное значение. Например, различные сорта капусты наиболее четко диференцированы по строению и форме листьев, тогда как цветы раз-

личных сортов этого растения однообразны. С точки зрения теории отбора это явление понятно. Отбор шел по листьям, а не по цветам, так как именно листья капусты имеют хозяйственное значение. Напротив, у анютиных глазок, столь популярных в цветоводстве, изумительно изменчивы цветы и довольно однообразны листья. Это

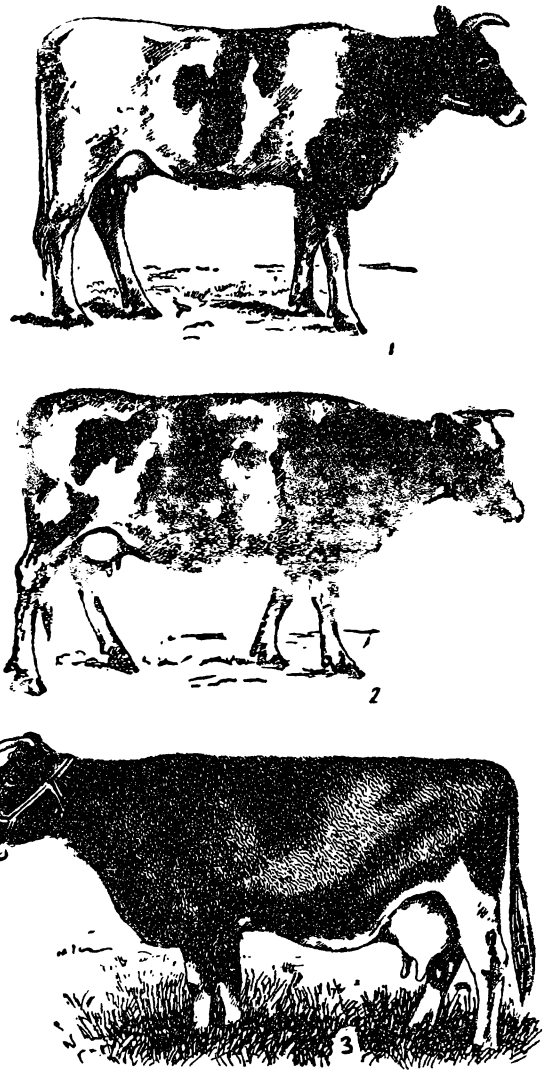


Рис. 15. Эволюция остфризского скота

1 — середина XIX века, 2 — конца XIX века, 3 — современная форма. Изменилось распределение окраски, заметно увеличились размеры вымени, преобразован экстерьер (Из Азарова)

объясняется тем, что в данном случае человек заинтересован именно в цветах. У различных сортов картофеля листья и цветы мало изменены, и наибольшие отличия — в форме, величине, окраске и качестве картофельных клубней, которыми и определяется хозяйственное значение картофеля. Сорта яблонь, груш, слив и т. п. преимущественно различаются по плодам. Напротив, у всех тех форм, у которых ценятся не плоды, а семена, сортовая дифференцировка идет по семенам и т. д. Таким образом, наиболее изменчивы, наиболее диференцированы именно те органы, которые имеют хозяйственное значение. Этот факт может получить только одно естественное объяснение. Очевидно, человек производил отбор и мето-

дически изменял его накопляющим действием те особенности, которые представляют хозяйственный интерес.

Другой группой фактов, являющихся косвенным доказательством действия искусственного отбора, нужно считать следующие отношения. Количество сортов данного растения или пород данного животного определяется соответствующей заинтересованностью человека. Так, упоминавшиеся выше анютины глазки не подвергались селекции до 1810—1812 гг., и диференциации на сорта до этого времени не было известно. Однако позднее эти цветы «вошли в моду». Диференцировка вкусов потребителя вызвала необходимость диференцировки сортов. В 1835 г. в продаже было, как указывает Дарвин, до 400 разновидностей анютиных глазок.

Гиацинт был ввезен в Англию в 1596 г. из Леванта. В 1597 г. насчитывалось всего 4 сорта этого растения. Повышение интереса к нему стимулировало и сортообразование. В 1768 г. насчитывалось около 2000 сортов, а в 1864 г. это число упало до 700. Эти факты явственно показывают, что гиацинт изменялся и диференцировался на сорта в зависимости от интересов человека, под влиянием искусственного отбора.

Третья группа фактов, указывающих на действие искусственного отбора,— изменения растительных и животных форм на протяжении больших промежутков времени.

Так, ссылаясь на Геера, Дарвин указывает, что семена многих растений (пшеница, овес, ячмень, горох, чечевица, мак), разводимых древними обитателями побережий швейцарских озер, были значительно мельче, чем семена современных сортов. Подобные же факты по отношению к животным были собраны Рютимейером, который показал, что породы овец, рогатого скота и лошади бронзового века были мельче, чем современные.

«Сравните, — писал Дарвин, — растения и животных, появляющихся на наших бесчисленных выставках, с их родичами, если они известны, или с более отдаленными предками. Они сильно изменились». Это замечание Дарвина легко подтверждается документальными данными. Даже в пределах одной и той же породы, на протяжении относительно небольших промежутков времени констатируется явственная изменяемость, по крайней мере экстерьерных признаков. Меняются, однако, и комплексы хозяйственных признаков, в том числе и показатели продуктивности (рис. 15). При этом изменяемость имеет отчетливое направление, а именно, в сторону интенсификации хозяйственно важных признаков и свойств. Эта направленность изменяемости косвенно подтверждает действие искусственного отбора.

К прямым доказательствам отбора относятся факты селекции — создание человеком на наших глазах новых сортов растений и пород животных за относительно короткое время. Сюда относятся данные об успехах селекции в XIX столетии, а равно факты современной нам селекционной работы. Дарвин ссылается в своей основной работе, посвященной искусственному отбору («Изменение животных и растений в состоянии одомашнения»), на данные большого числа, преимущественно английских авторов, непосредственных свидетелей творческого действия искусственного отбора, приводящего к относительно быстрому созданию новых или к изменению и улучшению старых пород и сортов. При этом бросается в глаза, что эти изменения всегда шли в направлении плановых заданий животноводства и растениеводства.

Дарвин указывает, например, что глубоким целенаправленным изменениям подвергались овцы Бэквеля и Уэстерна; «наши свиньи — пишет Дарвин со слов Коррингема, — в течение последних 20 лет подверглись полной метаморфозе, вследствие строгого отбора вместе со

скрещиванием... Прежде требовалось, — продолжает он, — чтобы гребень испанского петуха стоял прямо, и через 5—6 лет все хорошие птицы имели прямые гребни. Польский петух не должен был иметь ни гребня, ни сережек, и птицу, имеющую их, сочли бы негодною; потом стали требовать бороду, и из 57 кур, выставленных недавно (1860) в Хрустальном дворце, все имели бороды». В течение нескольких лет — указывает Дарвин — был увеличен вес уток, гусей, индеек и кур, т. е. выведены более крупные породы. Во Франции путем отбора было достигнуто заметное увеличение процента белых коконов шелковичных червей. Те же отношения наблюдаются у растений.

Из описанных выше фактов с очевидностью вытекает, что искусственный отбор вырабатывает хозяйственно полезные признаки культурных форм, изменяя последние и превращая их в новые породы и сорта. Следовательно, искусственный отбор, производимый человеком, и есть движущий фактор эволюции домашних животных и культурных растений.

Д. Обстоятельства, благоприятствующие отбору. Чтобы искусственный отбор протекал успешно, необходим ряд специальных условий, повышающих эффект его действия.

Характеристика этих условий, предложенная Дарвином, весьма типична, лишний раз подчеркивая связь идей Дарвина с фактами, накопленными английским сельским хозяйством. Следующие обстоятельства или условия благоприятствуют отбору:

1. Значительная степень изменчивости. Чем чаще проявляется изменчивость, тем больше вероятий создания новых форм.

2. Большое число особей, среди которых производится отбор. Чем больше число особей, тем чаще проявляется изменчивость, а следовательно — тем шире возможности отбора.

Дарвин приводит по этому поводу множество характерных примеров. Так, садовники-профессионалы «всегда побивают любителей на выставках новых разновидностей», так как первые имеют дело с гораздо большим числом особей. Овцы лучше в более крупных стадах, принадлежащих крупным хозяйствам.

В этом правиле отбора сказывается влияние эпохи Дарвина: вопрос идет о преимуществах крупного сельского хозяйства. В крупном хозяйстве отбор идет успешнее, чем в мелком.

3. Большое число особей облегчает также браковку. Дарвин писал: «Когда у лорда Риверса спросили, каким образом ему всегда удается иметь первостатейных борзых, он отвечал: «я развожу много и многих вешаю». Те же отношения, — указывает Дарвин, — справедливы и для других случаев отбора.

4. Устранение нежелательных скрещиваний, ведущих к ухудшению породы. Это условие в отношении животных обеспечивается огораживанием земельных участков — мера, широко практиковавшаяся в Англии XIX века.

5. Тщательность и внимание при проведении отбора также имеют огромное значение. Изменения, отбираемые селекционером, часто едва заметны для невнимательного или неопытного человека. Дарвин подчеркивает, что в большом числе случаев отбор имеет дело с очень мелкими изменениями, которые лишь в последующих поколениях становятся резче выраженными под влиянием отбора соответственных производителей.

Поэтому в работе селекционера внимательность и наблюдательность имеют огромное значение.

6. Накопляющее действие отбора, по Дарвину, является главным условием успеха в создании новых форм. Именно это условие позволяет человеку увеличивать размеры и вес зерна пше-

ницы, плодов яблони, улучшать качество сала у свиньи, быстроту бега лошади и т. д.

Накопление изменений у потомков скрещиваемых производителей обусловливает глубокую перестройку организма. Как уже указывалось, отбором человек не только усиливает полезные наследственные изменения, но и накапливает новые. Как мы уже указывали, наследственные изменения обычно обуславливают возникновение соотносительных (коррелятивных) изменений. Изменения в одном органе так или иначе влияют на всю систему организма, как целого. Таким образом, под влиянием отбора вся система организма подвергается глубокой, коренной перестройке.

Е. Отбор — творческий фактор. Итак, отбор создает породу и сорт. Отбор, следовательно, не есть простое «сито», выбраковывающее негодных и сохраняющее приспособленных. Представление об отборе, как «сите», не верно, оно свидетельствует о непонимании сущности его действия. Первоначально отобранные производители с новыми особенностями, возникшими в результате неопределенной изменчивости, еще не являются новыми породами (или сортом), они лишь носители новых качеств, лишь материал для отбора. Однако, скрещивая и продолжая отбор по тем же признакам в ряде поколений, человек постепенно усиливает и накапливает у культурной формы подходящие изменения. Путем накопления и усиления новых особенностей он добивается коренной перестройки организма животного и растения и создает новую породу или сорт, с качественно новыми признаками и с новой системой корреляций.

Из сказанного ясно, что любое домашнее животное или культурное растение неизбежно приспособлено к интересам человека. Эта приспособленность, очевидно, — прямое следствие браковки всех неподходящих форм и сохранения тех, особенности которых удовлетворяют интересам человека.

С другой стороны, накопляющее действие отбора характеризуется особенностью, которую Дарвин тщательно подчеркивает.

Она состоит в том, что накопление новых признаков достигается в процессе расхождения или дивергенции первоначально близких форм. Дарвин указывает, что средняя, или промежуточная, форма обычно не сохраняется человеком. Строго говоря, следуя за Дарвином, можно утверждать, что если бы человек сохранял промежуточные формы, то не было бы и отбора. Все действие отбора основано на накоплении нового, т. е. уклонений от средней нормы, от промежуточных форм. Именно уклонения от промежуточных форм и ценятся в дарвиновской теории искусственного отбора, который только тогда и приобретает творческое значение, когда он ставит своей задачей не статическое сохранение данной породы или сорта, а их непрерывное улучшение, т. е. изменение.

Поэтому в сельском хозяйстве обычно не бывает «универсальных» пород или сортов. Напротив, породы и сорта образуются и улучшаются в порядке непрерывной их диференцировки в разных направлениях, в соответствии с разными направлениями интересов хозяйства.

Дарвин указывает, например, что «в ранний период истории» люди какого-либо одного племени нуждались в легких и быстрых лошадях, а другого — в тяжелых, грузных. По мере выработки и тех и других, промежуточные формы теряли свое хозяйственное значение и переставали разводиться. Благодаря этому легкие и грузовые лошади все больше расходились по своим признакам. Отбор, — говорит Дарвин, — всегда стремящийся к крайнему пределу, вместе с пренебрежением и медленным угасанием промежуточных и менее ценных форм, — вот ключ к тайне, каким образом человек достиг таких блестящих и поразительных результатов.

Это, конечно, не исключает создания комбинированных форм, например, мясомолочного скота, лошадей среднего типа и т. п. Напротив, в современной нам селекции такие породы стали играть большую роль. Однако они являются лишь выражением возрастающего многообразия форм, углубления их дивергентного развития.

Следовательно, творческая функция искусственного отбора теснейшим образом связана с дивергенцией. Последняя есть необходимое условие и в то же время неизбежное следствие отбора, который, как мы видим, постоянно ведется человеком путем создания новых форм в новых направлениях и разрушения промежуточных, старых форм. Вследствие этого между обособившимися и разошедшимися породами или сортами очень часто нет прямых связей, а только окольные, через вымершего общего предка, т. е. промежуточную родоначальную форму.

§ 7. Изложение теории Дарвина. Эволюция видов в природной обстановке. Как указывает Дарвин, эволюция видов в природной обстановке происходит под влиянием факторов, аналогичных тем, которые определяют эволюцию культурных форм.

Представления Дарвина об отношениях между эволюцией культурных форм и диких видов можно уяснить себе при помощи таблицы 4.

ТАБЛИЦА 4

	Эволюция культурных форм	Эволюция диких видов
1. Источником эволюции служит	наследственная изменчивость	наследственная изменчивость
2. Процесс эволюции обусловлен действием	искусственного отбора	естественного отбора
3. Отбор наследственных изменений производит	человек	условия среды — через истребление наименее соответствующих ее условиям
Сохраняются формы, обладающие изменениями	преимущественно полезными человеку	полезными исключительно для самих организмов
5. Формы, обладающие менее полезными изменениями	выбраковываются	вымирают
6. Вследствие этих причин (4,5) живые организмы оказываются приспособленными	к интересам человека	к условиям среды
7. Непрерывный процесс отбора (2—6) приводит	к накоплению изменений, приспособленных к человеку, и изменений коррелятивно с ними связанных, к глубокой перестройке органической формы, к созданию новых пород животных и сортов растений	к накоплению приспособительных и с ними связанных коррелятивных изменений, к глубокой перестройке органической формы, к образованию новых видов животных и растений

Из этой таблицы видно, что источником эволюции и по отношению к диким формам остается наследственная изменчивость. Дарвин и в этом случае различает те же типы изменчивости, которые он исследовал по отношению к культурным формам (§ 6). При этом он настойчиво подчеркивает, что индивидуальные (неопределенные А. П.) отличия крайне важны, так как они часто наследственны. Они доставляют естественному отбору материал для накопления новых особенностей подобно тому, как человек накопляет у своих домашних животных и культурных растений индивидуальные отличия и создает новые формы. И по отношению к естественным видам Дарвин принимает, что главное значение имеют мелкие индивидуальные (неопределенные) изменения. Он указывает, что эти мелкие изменения мало интересны для систематика, но очень важны для его теории, так как они предста-

вляют, как говорится в «Происхождении видов», «первые шаги к образованию разновидностей».

Из материалов предшествующей главы видно, что Дарвин мог в этом вопросе опереться на многочисленные данные, накопленные наукой его времени. Выше указывалось, что зоологи и ботаники первой половины XIX века живо интересовались явлением изменчивости. У Дарвина имеются некоторые ссылки на отдельных предшествовавших и современных ему авторов, исследовавших внутривидовую изменчивость. Так, он ссылается на исследование А. де Кандоля по систематике дуба. Де Кандоль нашел, что дубы весьма изменчивы в целом ряде признаков, как, например, в форме листьев, характере их краевых очертаний (прямой, вырезанный, перистый), особенностях их поверхности (гладкая или покрытая волосками), в числе тычинок, в строении пыльников (заостренные или округлые), в количестве желудей, их размерах, времени их созревания и т. д.

Широкая изменчивость дубов делает работу систематика затруднительной. Дарвин цитирует замечание де Кандоля, что с углублением исследований в ряде случаев становится трудным разграничивать виды, так как по мере разрастания сведений о формах дубов «промежуточные формы всплывают одна за другой, а с ними растут и сомнения относительно границ вида».

Почему же Дарвин так внимательно останавливается на явлениях изменчивости? Дарвину важно показать, что изменчивость особей населения вида есть основа, на которой развивается изменяемость самого вида. Чтобы подтвердить факт изменяемости видов, Дарвин использует ряд доказательств этого процесса.

А. Сомнительные виды. Под последними Дарвин понимает систематически соседние формы, по отношению к которым трудно сказать, виды ли они или только подвиды более крупного вида. Неясность границ между сомнительными видами проистекает из наличия переходных особей между ними и соседними видами. Вследствие этих отношений одни авторы рассматривают такие формы как подвиды, а другие — как самостоятельные виды. Понятно, что в результате этих расхождений во мнениях общее число видов исчисляется различно. Так, например, ботаник Уотсон, по просьбе Дарвина, составил для него список 182 британских видов растений, которые должны быть отнесены к группе «сомнительных» (не то виды, не то подвиды).

Для некоторых родов британских растений один ботаник указывал 251 вид, тогда как другой всего 112. Разница между этими цифрами дает представление о количестве «сомнительных» видов (139), очевидно, не резко отделенных от соседних видов и вследствие этого спорных.

По одним данным насчитывается 40 000 видов водорослей, а по другим 15 000 видов; одни авторы перечисляют 150 000 видов покрытосеменных, а другие 125 000; по одним данным британской флоре присущи 15 видов ивы, а по другим 31; согласно представлениям некоторых специалистов, общее число видов птиц равно 10 000, другие насчитывают до 15 000 видов и т. д. Эти различия частично связаны с тем, что не всегда легко установить, является ли данная форма видом или подвидом.

Дальше мы рассмотрим значение этих фактов.

Б. Значительная изменяемость широко распространенных видов. Другим доказательством изменяемости видов Дарвин считал тот факт, что виды, имеющие большие ареалы распространения с разнообразными условиями существования, как правило, образуют ряд географических подвидов.

Правильность этого положения показана данными табл. 5, где перечислены некоторые виды млекопитающих с широким ареалом.

Как правило, виды с небольшими ареалами обычно дают небольшое число подвидов или даже не дают их совсем.

ТАБЛИЦА 5

Наименование видов	Число подвидов (по Огневу)
Бурый медведь (Ursus arctos)	8
Лисица (Vulpes vulpes)	17
Соболь (Mustela zibellina)	6
Горностай (M. erminea)	11
Ласка (M. nivalis)	8
Пищуха альпийская (Ochotona alpina)	6
Пищуха северная (Och. hyperborea)	5
Заяц-беляк (Lepus timidus)	10
Летяга (Pteromys volans)	9
Белка (Sciurus vulgaris)	18

В. Интенсивная изменчивость видов больших родов. Дарвин указывает, далее, как на одно из доказательств изменяемости видов, на тот факт, что во многих случаях, в пределах данной страны наиболее изменчивы виды больших родов (т. е. родов с большим числом видов). Для проверки этого положения он расположил растения двенадцати стран и жесткокрылых насекомых двух областей в две почти равные группы: виды больших родов, с одной стороны, виды малых родов — с другой. Оказалось, что относительное большее число видов, образующих разновидности, было на стороне больших родов, а не малых. Сверх того, виды больших родов, если только они образуют разновидности, неизменно образуют их в большем числе, чем виды родов малых.

Дарвин указывает, однако, и на существование исключений из этого правила, когда виды малых родов (с небольшим числом видов) дают много разновидностей. Дальше мы увидим, что это исключение очень важно.

Г. Незначительность различий между видами больших родов. Наконец, Дарвин указывает, что «в больших родах размеры различий между видами нередко крайне малы».

Таковы категории фактов, на которые Дарвин ссылается, как на доказательства изменяемости видов.

Попытаемся сопоставить перечисленные категории фактов в их взаимных связях. Допустим, что виды действительно изменяются. Сделав это допущение, легко объяснить на его основе те факты, о которых говорит Дарвин (разделы А—Г).

1. По аналогии с эволюцией культурных форм следует ожидать, что если естественные виды эволюируют, то особи естественных видов должны быть способны к изменчивости. Этот факт, как мы видим, подтверждается: внутри системы вида наблюдается изменчивость, а следовательно, предпосылка для эволюции естественных видов налицо.

2. Если виды эволюируют, то мы можем ожидать, что на данном отрезке геологического времени, среди основной массы вполне обособившихся, легко отличимых и определимых, должны находиться и такие виды, процесс обособления которых еще не закончился. Подобные виды не имеют, следовательно, явственных границ и воспринимаются нами, как спорные (не то виды, не то разновидности). Как мы видели, такие виды действительно существуют, и они были Дарвином названы сомнительными.

К сказанному надо прибавить, что внутри системы вида наблюдается существование мелких и более крупных разновидностей и, наконец, подвидов. Учитывая перечисленные факты, Дарвин указывает,

что разновидности следует понимать, как зарождающиеся новые виды, а вид — как резко обозначившуюся разновидность.

3. Если этот вывод справедлив, то в природе должны наблюдаться свидетельства этого процесса превращения разновидностей в самостоятельные виды. При этом теоретически можно ожидать, что если виды дают много разновидностей и если эти разновидности действительно являются зарождающимися видами, то род, к которому данные виды принадлежат, в ряде случаев будет большим. В геологическом прошлом он был малым родом, однако интенсивное образование разновидностей (зарождающихся видов) привело к тому, что бывшие разновидности обособились, превратились в самостоятельные виды и прежний малый род стал большим. Этот процесс, совершающийся в масштабах геологического времени, как правило, протекает по сравнению с нашей жизнью, крайне медленно. Тем не менее, мы можем быть в ряде случаев его свидетелями. Как было выше указано, существуют и большие роды, которые, повидимому, продолжают эволюировать, так как входящие в их состав виды продолжают давать много разновидностей. Однако в ряде случаев имеются исключения, так как известны малые роды, виды которых тем не менее дают много разновидностей. Дарвин указывает, что эти исключения не опровергают, а напротив, подтверждают рассматриваемую закономерность. Было бы непонятно с эволюционной точки зрения, если бы все роды были большими. Большой род в ряде случаев был в геологическом прошлом малым родом, тогда как о современных малых родах, виды которых дают много разновидностей, можно сказать, что в геологическом будущем вероятно их превращение в большие роды.

4. Если сказанное выше верно, то в больших родах, в состав которых входят виды, богатые разновидностями, должны существовать сомнительные виды, т. е. виды, как бы захваченные нами в момент их образования. Как было указано, подобные виды действительно наблюдаются в больших родах.

Итак, виды трактуются Дарвином как динамические системы, охваченные процессом эволюции, общую картину которой Дарвин рисует следующим образом.

Материалом для эволюционного процесса является единичная или неопределенная (индивидуальная) изменчивость. Единичные изменения составляют, как говорит Дарвин, первые шаги к образованию разновидностей. Разновидности могут быть весьма мелкими, но они являются ступенями к более крупным разновидностям, а эти последние составляют «ступени к подвидам, а затем к видам». Таким образом ясно выраженная разновидность может быть названа зарождающимся видом, а вид есть резко обозначившаяся разновидность.

В процессе обособления новых разновидностей многие из них вымирают, другие полностью обособляются и превращаются в новые виды. Следовательно, старый вид распадается, разрушается, но в процессе этого разрушения дает начало новым видам, совокупность которых составляет один естественный род. В самых грубых и общих чертах дальнейшую эволюцию этих видов можно изобразить следующим образом. Внутри видов данного рода идет дальнейший процесс распада и связанного с ним творчества новых видов. Тогда род становится процветающим, «большим». Дальнейшая диференцировка видов будет иметь своим следствием такие значительные различия между видами-потомками, что прежний род распадается, образуя новые роды. На протяжении огромных промежутков времени эта углубляющаяся диференцировка приведет в конце концов к еще более глубоким расхождениям между потомками: они окажутся представителями различных семейств и отрядов и даже классов, а через колоссальные промежутки геологического времени — и новых типов. Таким образом, кате-

гории системы должны трактоваться как реально существующие степени расхождения первоначально близких видов.

Таковы основные представления Дарвина об эволюции видов, захватывающие не только виды, но и остальные систематические группы. Следовательно, объясняя эволюцию видов, Дарвин объясняет также эволюцию родов, семейств, отрядов, классов, типов.

§ 8. Причины эволюции видов. Рассмотрев факты, доказывающие эволюцию видов, набросав общую картину последней, Дарвин переходит к анализу ее причин. Этот анализ открывается замечательными мыслями, которые показывают глубину его.

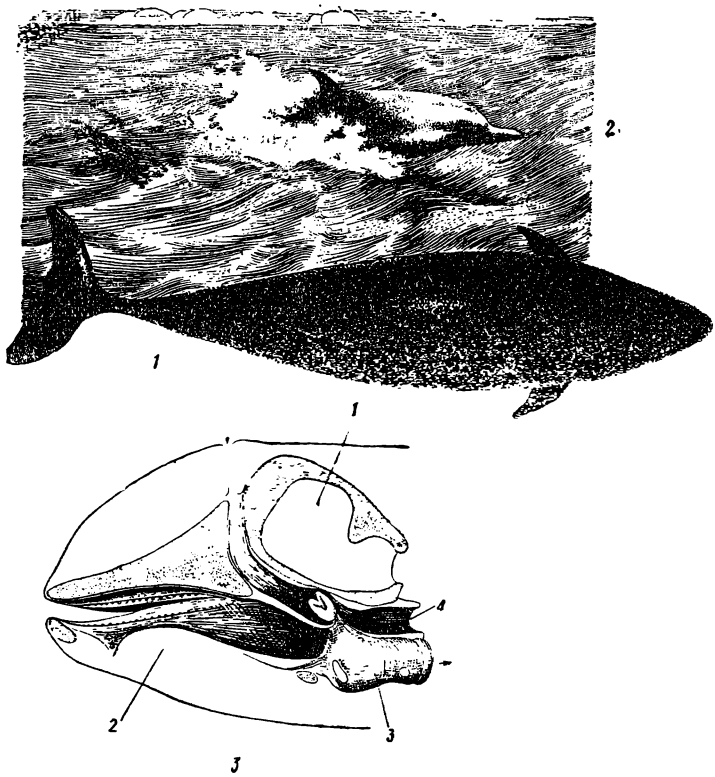


Рис. 16. Приспособления к водному образу жизни у дельфинов

1 — черноморский дельфин Phocaena relicta (Из Абеля); 2 — дельфин (Delphinus delphis), плывущий за пароходом. На быстром ходу корпус выброшен из воды (По фото, из Illustration); 3 — медианный разрез через голову дельфина (Phocaena communis). Череп залит пунктиром. 1 — мозг, 2 — язык, 3 — гортань, 4 — пищевод (Из Гентшеля)

Дарвин подчеркивает, что самый факт изменчивости и образования даже резко обозначившихся разновидностей, «мало поможет нам в понимании того, каким образом виды возникают в природе».

Следовательно, учение об изменчивости не вскрывает причин эволюции. Ключ к объяснению эволюции Дарвин видит в выяснении причин, по которым виды, эволюируя, в то же время приспособляются к новым условиям существования, и притом во всех жизненно-главных чертах морфо-физиологической организации. Эволюция видов, по Дарвину, совершается через эволюцию их приспособлений, т. е. носит приспособительный характер.

Следовательно, причинное объяснение эволюционного преобразования (исторической трансформации вида) может быть достигнуто через причинное объяснение истории его приспособляемости к определенным условиям существования.

Здесь происходит тот же процесс, что и при эволюции культурных форм. Последние эволюируют, приспособляясь к интересам человека. По аналогии с культурными формами можно принять, что приспособленность естественных видов — также результат отбора наиболее приспособленных, но производится он не человеком, а самими условиями среды.

Обратимся к некоторым примерам, которые покажут явление приспособленности организмов к условиям среды.

1. Приспособления или адаптации организмов к условиям жизни (относительная целесообразность) проявляются прежде всего в морфофизиологической организации живых форм. Ближайшим образом адаптация выражается в соответствии морфофизиологической организации любой живой формы условиям ее местообитания и образа жизни.

Чтобы показать этот замечательный факт, остановимся на организации дельфинов. Предварительно напомним, что млекопитающие — типичные наземные позвоночные. Дельфины, как и все киты, без сомнения происходят от сухопутных предков. Тем не менее, они полностью утратили связи с сушей и могут существовать только в воде. В связи с этим они достигли высокого совершенства приспособлений к водному образу жизни.

Тело дельфинов приобрело форму торпеды. Все выдающиеся части, мешающие скольжению в воде, либо полностью исчезли (наружное ухо), либо «убраны» в гладкий, обтекаемый корпус тела (млечные железы самок, наружные мужские половые органы). Эпителий кожи приобрел как бы полированную поверхность (рис. 16) — свойство, увеличивающее легкость скольжения в воде. Образовался жировой спинной плавник. Передние конечности превращены в ласты, соответствующие грудным плавникам рыб. Задние конечности исчезли, уступив свою функцию жировому хвостовому плавнику. Эта замена конечностей хвостовым плавником усовершенствовала движение. Толкающий, движущий, локомоторный орган отнесен далеко назад, на «корму» торпеды. Это приспособление настолько же совершеннее гребущих лап, насколько винтовой пароход, с его кормовым винтом, совершеннее колесного. Работая хвостовым плавником, дельфин мчится по воде, как моторная лодка, по временам выбрасывая от сильного хода всю переднюю часть тела в надводное положение (рис. 16) и развивая скорость до 50 км в час. Внутренняя его организация также сильно изменена. Под кожей развился мощный слой жира, уменьшающего удельный вес животного и играющего роль изолятора, препятствующего чрезмерной отдаче тепла через лишенную шерсти кожу. Утрачена не только ушная раковина, но и полностью зарос наружный слуховой канал. Замечательные преобразования претерпели ротовая полость и носоглотка. Зубы утратили обычную для млекопитающих форму. Нет диференцировки на резцы, клыки, премоляры и моляры. Все зубы приобрели приближенно одинаковую форму гарпунных зубов, приспособленных не для жевания, а для захватывания и удерживания рыб. Дельфин, не прожевывая, заглатывает свою добычу вместе с водой. При таких условиях любое наземное млекопитающее легко захлебнулось бы водой, попадающей в дыхательное горло. У дельфинов этого не бывает, так как гортань у них приподнята и прижата к внутренним носовым отверстиям (хоанам). Таким образом, дыхание осуществляется только через носовую полость (у дельфинов непарную), тогда как через ротовую полость дыхание не осуществимо. Это устройство гарантирует от попадания воды в гортань через рот (рис. 16). Слюнные железы исчезли, они не нужны, поскольку зубы потеряли жевательную функцию. В этой же связи язык утратил подвижность и стал похож на язык рыб. Носовые отверстия соединились в одно непарное, переместившееся далеко назад, на лоб, и прикрытое спереди щитком, препятствующим проникновению воды в носовую полость.

Процесс приспособления к водному образу жизни воздействовал также на особенности размножения дельфинов. Как правило, у млекопитающих при рождении детеныш появляется на свет головой вперед. Случаи, когда детеныш рождается в обратном положении, аномальны и затрудняют роды. По данным Слепцова (1940) у черноморского дельфина Delphinus delphis имеются обратные отношения. Дельфины рождаются хвостовым концом вперед. Это положение при рождении имеет адаптивное значение. Первым актом новорожденного млекопитающего является вздох. Вздох наполняет легкие воздухом и служит первой ступенью к новой, постэмбриональной жизни. Рождение дельфина головой вперед повело бы к тому, что голова в критический момент перехода от утробной к внеутробной жизни погрузилась бы в воду. Первый вздох — введение в постэмбриональное существование — был бы не возможен. Напротив, — рождение хвостом вперед оставляет голову некоторое время над водой. Этого момента достаточно, чтобы легкие наполнились воздухом. Уже через час после рождения новорожденный дельфин способен самостоятельно следовать за

матерью. Отметим, наконец, что осмотическое давление крови у дельфинов близко к таковому у морских рыб (костистых).

Все эти преобразования не нарушили, однако, основных признаков, характерных для класса млекопитающих. Два затылочных мыщелка в черепе, пятипалый скелет грудного ласта, строение позвоночника и переднего пояса конечностей, наличие диафрагмы, левая дуга аорты, постоянная температура тела, безъядерность эритроцитов, поразительно высокое развитие полушарий переднего мозга, разобщенность выводных путей пищеварительной и мочеполовой системы, вынашивание плода в матке, развитие типичных околоплодных оболочек, наличие усов (вибриссов) у эмбрионов, закладка на ранних стадиях развития двух пар конечностей, кормление молодых молоком, — все эти и многие другие признаки свидетельствуют о принадлежности дельфинов к плацентарным млекопитающим.

Таким образом, дельфины — настоящие млекопитающие, однако изменившиеся, в соответствии с водным образом жизни, т. е. приспособившиеся к нему. Приспособленность формы выступает здесь как объективное явление органической природы.

Подобные же явления наблюдаются и у растений, морфологические признаки которых претерпевают преобразования, зависящие от условий среды и достигающие порой поразительного совершенства.

Особенно интересные приспособления наблюдаются в строении так называемых энтомофильных, т. е. опыляемых насекомыми цветов.

Дарвин, специально изучавший процесс опыления у орхидных, описывает его в частности для одной британской орхидеи Orchis mascula (рис. 17).

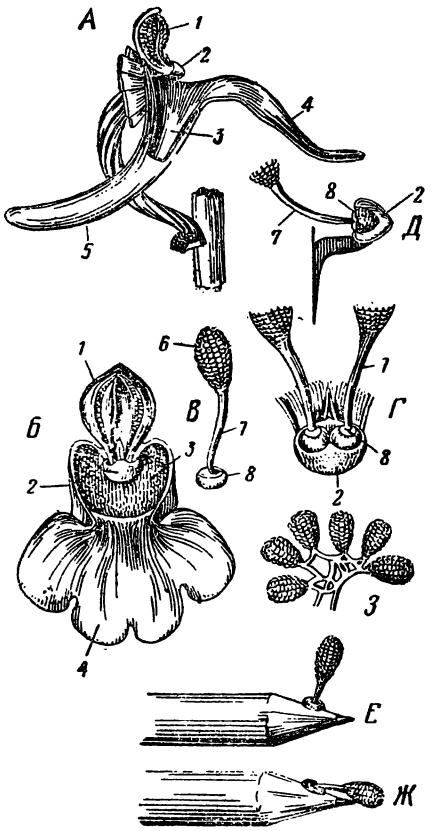


Рис. 17. Орхидея Orchis mascula

I — двухгнездный пыльник, 2 — клювик, 3 — рыльце, 4 — губа, 5 — нектарник, 6 — пыльцевая масса, 7 — хвостик поллиния, 8 — липкие диски поллиния: А — сбоку, Б — спереди, В — один поллиний (видны пакетики пыльцы), Г — поллиний спереди, Д — разрез через клювик, Е — пыльцевая масса, только что прикрепившаяся, Ж — она же после окончания процесса опускания, 9 — пакетики пыльцы, связанные эластичными нитями (По Дарвину)

Цветок этой орхидеи снабжен длинной шпорцей, которая служит нектарником. При рассматривании цветка спереди обнаруживается, что над входом в нектарник *(5)* находится рыльце *(3)*, а под рыльцем небольшой клювик *(2)*, служащий основанием для тычинок. Последние снабжены пыльниками в виде особых гнезд, наполненных пыльцой *(1)* и называемых поллиниями. Поллинии возвышаются над рыльцем, а несущие их две тычинки опираются на свои широкие основания *(8)*, имеющие форму дисков. Подошва последних клейкая и, в свою очередь, опирается на внутреннее углубление клювика.

Когда пчела садится на нижнюю губу цветка и пробирается отсюда в шпорцу (нектарник), она касается головой клювика. Внешняя стенка клювика немедленно разрывается, вследствие чего обнажаются клейкие основания дисков, на которых сидят обе тычинки с их поллиниями. Оба диска приклеиваются при этом к голове насекомого и, следовательно, обе тычинки с поллиниями уносятся им. Вскоре они, завядая, наклоняются вперед, и когда пчела проникает в следующий цветок, то поллинии оказываются в таком положении, что непосредственно соприкасаются с рыльцем и, следовательно, опыляют его.

Предположим теперь, что в цветке орхидеи имеются два рыльца, разделенных срединной перегородкой. При этом условии тычинки описанной организации оказались бы мало пригодными, так как была бы возможность, что поллинии, принесенные насекомым, прикоснутся не к рыльцам, а к перегородке между ними. Очевидно, при наличии двух рылец было бы полезно устройство, гарантирующее одновременное опыление обоих рыльцев. Это имеется у орхидеи Orchis (anacantis) pyramidalis.

Цветок этой орхидеи с двумя рыльцами (рис. 18), между которыми расположен клювик *2*, опущенный в самый канал нектарника. Обе тычинки сидят не на двух дисках, как у O. mascula, а на одном общем диске, нижняя поверхность которого клейкая, как у O. mascula. Прикосновение бабочки (пытающейся ввести хоботок в нектарник) к клювику вызывает горизонтальный разрыв его передней стенки, вследствие чего обнажается клейкая поверхность диска. Последний имеет седловидную форму, причем хоботок бабочки, направляемый в нектарник, проходит как раз под седловидным диском, который и прилипает к хоботку. Мало того, под действием воздуха диск все более загибает свои края и плотно охватывает хоботок, почему возникает впечатление, будто бы диск пронзен хоботком. Когда диск охватывает таким образом хоботок, то обе тычинки, стоявшие первоначально на диске под небольшим углом друг к другу, взаимно все больше отклоняются, как два разделенных пальца. В таком положении они и уносятся бабочкой. Угол, образованный двумя тычинками, соответствует расстоянию между обоими рыльцами, и когда бабочка, несущая тычинки, проникает в новый цветок, обе поллинии прикасаются к двум им противостоящим рыльцам. Таким образом, достигается одновременное опыление обоих рылец. Дарвин с полным основанием рассматривает описанное устройство цветка, как одно из самых изящных приспособлений к опылению.

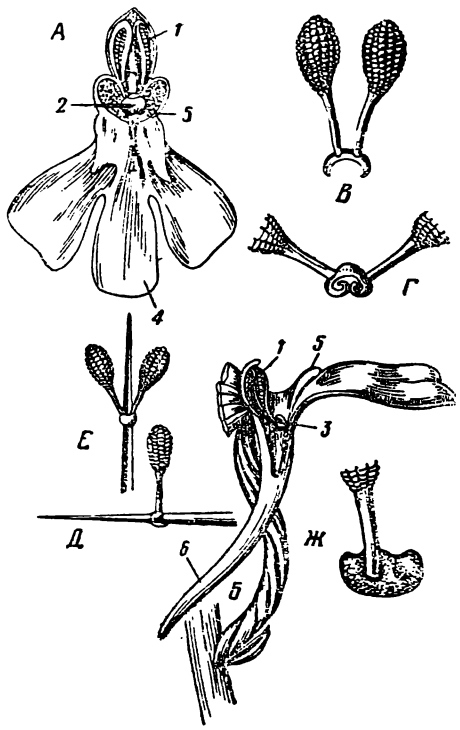


Рис. 18. Орхидея Orchis pyramidalis

1 — пыльник, 2 и 3 — клювик, 4 — губа, 5 — направляющая пластинка на губе, 6 — нектарник, А — спереди, Б — сбоку, В — два поллиния, прикрепленные к седлообразному диску, Г — диск, не охвативший какого-либо предмета после сокращения, Д — поллинии, удаленные посредством введения иглы в нектарник; игла охвачена седельцем вследствие сокращения, Е — те же поллинии после второго движения и последующего опускания, Ж — диск сверху, насильственно сплющенный. Видно углубление, вызывающее второе движение поллиния (По Дарвину)

Действительно, описанные приспособления представляют удивительный механизм, все части которого тонко приспособлены к акту опыления при помощи насекомого.

Ограничимся пока приведенными примерами, показывающими, что организация растений и животных многосторонне адаптирована к условиям среды. Эта адаптированность организации, по Дарвину, достигается естественным отбором. Рассмотрим его механизм.

§ 9. Схема действия естественного отбора. По Дарвину механизм действия естественного отбора слагается из ряда факторов.

А. Перенаселение (ср. главу IV, § 8). Одним из главнейших условий отбора в естественной обстановке является (по Дарвину) *перенаселение*. Последнее возникает, как следствие геометрической прогрессии размножения. Все организмы, дающие даже относительно небольшое потомство, в конечном счете, размножаются весьма интенсивно. Если бы все потомство любого организма оставалось в живых, то «в силу принципа размножения в геометрической прогрессии численность его быстро достигала бы таких огромных размеров, что ни одна страна не могла бы прокормить его» (Дарвин).

Приведем некоторые примеры размножаемости организмов.

Особенно велики плодовитость и размножение у низших организмов — одноклеточных и низших многоклеточных. Было, например, сделано следующее наблюдение над размножением гидры. 29 апреля в сосуд было посажено 225 гидр, из которых 62 несли почки. Гидр хорошо кормили (циклопами) и 5 мая в сосуде оказалось 1172 гидры с 1044 почками.

Самка галловой нематоды Heterodera marioni, повреждающая корни многочис-

ленных культурных растений, откладывает 18 000 яиц. Паразит человека, аскарида — A. lumbricoides — продуцирует в день 200 тыс. яиц.

Плодовитость и размножаемость высших животных также очень велика. Обыкновенный окунь дает 200—300 тыс. икринок, у трески число икринок доходит до 10 млн. Самка зеленой лягушки мечет 5000—10 000 икринок. Плодовитость высших позвоночных ниже, но размножаемость все же очень значительна.

Серая крыса (пасюк) приносит в среднем 8 крысят в помете, а число пометов в год достигает пяти. Новорожденные, достигнув 3 мес., приступают к размножению. Дарвин указывает, что даже слон, принося за свою жизнь не более 6 детенышей может дать начало поколению, которое за период 740—750 лет выразится числом около 19 млн. особей.

Те же отношения мы наблюдаем у растений. Вот некоторые примеры плодовитости сорных растений: одно растение осота дает 19 000 семян, будяка 35 000, пастушьей сумки 73 000, заразихи 143 000, белены 446 500 и т. п.

Итак, размножаемость организмов очень велика. Тем не менее в природе мы никогда не наблюдаем тех количеств особей любого вида животного или растения, которые можно было бы ожидать, исходя из размеров плодовитости видов. Напротив, большинство потомства гибнет.

По мнению Дарвина, перенаселение и есть основная причина борьбы за существование, которую приходится вести организмам.

«Это, — говорит Дарвин, — учение Мальтуса, с еще большей силой приложенное ко всему растительному и животному миру».

Б. Борьба за существование. Дарвин понимает термин борьба за существование в широком и метафорическом смысле. Борется и животное и растение. Борьба происходит и между организмами и с физико-химическими условиями среды. Борьба может носить характер непосредственных конфликтов между организмами или, что чаще, — косвенных. Конкурирующие организмы могут даже непосредственно не соприкасаться друг с другом и тем не менее находиться в отношениях ожесточенной борьбы. Борьба между двумя растениями не менее ожесточенна, чем между двумя подвижными животными. Ясно, следовательно, что понимать борьбу за существование грубо, вульгарно, как простую физическую схватку, нельзя.

Дарвин указывает в «Происхождении видов»: «мы не должны забывать, что каждое единичное органическое существо, можно сказать, напрягает все свои силы, чтобы увеличить свою численность; что каждое из них живет, только выдерживая борьбу в каком-нибудь возрасте своей жизни; что жестокое истребление неизменно обрушивается на старого или молодого в каждом поколении или с повторяющимися промежутками. Уменьшите препятствия, сократите истребление хотя бы в самых малых размерах, и численность вида почти моментально возрастает до любых размеров».

С какими же именно факторами среды приходится бороться организмам? Другими словами: какие факторы ограничивают численность вида? Дарвин указывает, что численность вида ограничивается множеством условий. Большое значение имеет, конечно, количество пищи. Чем меньше пищевых ресурсов и больше численность вида, тем меньше приходится корма на долю каждой особи, тем чаще она подвергается действию голода со всеми его последствиями, тем выше и смертность. Далее, важное значение имеют климатические условия. Дарвин указывает, что в его имении зимой 1854—1855 г. погибло 4/6 общего количества птиц. Когда какой-нибудь вид, указывает Дарвин, сильно размножается, его поражают эпизоотии, в частности — глистные заболевания (инвазии), вызываемые паразитическими червями. Такие эпидемии резко понижают число особей вида. На численность вида могут также влиять хищники или вообще формы, уничтожающие известную часть населения вида, которым они кормятся. Например, Дарвин указывает, что «на клочке земли в три фута длиной и два шириной, вскопанном и расчищенном, где появлявшиеся

растения не могли быть заглушены другими, я отмечал все всходы наших местных сорных трав по мере их появления, и оказалось, что из 357 взошедших 295 были истреблены, главным образом, слизняками и насекомыми».

Дарвин также подчеркивает, что перечисленные и другие факторы среды действуют при этом на численность организмов через посредство очень сложной цепи взаимоотношений. Так, например, было показано, что в Парагвае не наблюдается одичалых лошадей, рогатого скота и собак. Оказалось, что одичание здесь не происходит вследствие истребительной деятельности «известной мухи, кладущей свои яйца в пупки этих животных, как только они родятся». Достаточно представить себе, что в Парагвае уменьшилось число насекомоядных птиц, вследствие этого возросла численность паразитических насекомых, нападающих на муху, уменьшилось, следовательно, число мух, — и вскоре откроется возможность к одичанию домашних животных. Но тогда лошади и крупный рогатый скот воздействуют на растительность, что повлияет в свою очередь на численность насекомых, а следовательно — на насекомоядных птиц и т. д.

«В Стаффордшире, — пишет Дарвин, — находилась обширная и крайне бесплодная равнина, которой никогда не касалась рука человека; но несколько сот акров той же равнины 25 лет назад были огорожены и засажены шотландской сосной. Перемена в природной растительности засаженной части была замечательна: не только относительное число растений вересковой формации совершенно изменилось, но появилось 12 новых видов (не считая злаков и осок). Но влияние на насекомых было еще больше, так как в сосновой посадке стали обычными шесть видов насекомоядных птиц, не встречавшихся в остальной равнине, где водилось два или три разных вида насекомоядных птиц».

«Мы видим, — говорит Дарвин, — насколько сильным оказалось влияние, вызванное введением одного только дерева».

Очень большую роль в ограничении численности, по Дарвину, играет взаимная конкуренция между организмами. Дарвин указывает, например, что вновь проросшие семена «чаще всего погибают от того, что проросли на почве, уже густо заросшей другими растениями». Конкуренция между организмами принимает особенно острый характер в тех случаях, когда вопрос идет о взаимоотношениях между формами, обладающими сходными потребностями и близкой организацией. Поэтому борьба за существование между видами одного рода — резче, чем между видами разных родов. Так, по указанию Дарвина, в некоторых частях Шотландии сильное размножение дрозда-дерябы вызвало уменьшение численности певчего дрозда, местами прусак вытесняет черного таракана, в Австралии обыкновенная пчела вытесняет местную, лишенную жала, в Соединенных Штатах Америки один вид ласточки вытесняет другой и т. д. Еще резче и напряженнее конкуренция между особями и разновидностями одного и того же вида.

Дарвин, например, указывает что «если несколько разновидностей пшеницы будут посеяны вместе и смешанные семена высеяны вновь, то некоторые из них, более соответствующие климату и почве или, естественно, более плодовитые, дадут больше семян и, таким образом, в несколько лет вытеснят остальные разновидности. Для поддержания в постоянном отношении смеси даже таких близких между собой разновидностей, как душистый горошек различных колеров, необходимо собирать семена отдельно и смешивать их в надлежащей пропорции, иначе численность более слабых разновидностей будет постепенно уменьшаться и, наконец, они совершенно исчезнут. Так же и с разновидностями овцы, утверждают, что одни разновидности горных овец вытесняют другие, так что их нельзя держать вместе. Тот же резуль-

тат был подмечен при содержании вместе нескольких разновидностей медицинской пьявки». Эта конкуренция между особями и разновидностями или видами тем острее, чем больше число особей.

Дальше мы увидим, что эти различия в интенсивности борьбы за существование между близкими и более отдаленными формами имеют большое теоретическое значение.

Перечисленные факторы — недостаток пищи, хищники, паразиты, неблагоприятные климатические воздействия, конкуренция между особями одного и разных видов — ограничивают численность любого из них. Каждый год, в зависимости от действия факторов среды, подвергается уничтожению известный процент потомства и населения вида в целом. Однако если часть особей погибает, то другие оказываются в состоянии преодолеть неблагоприятные условия. Эти результаты отношений со средой, имеющие своим следствием гибель известной части индивидуумов и переживание другой их части, и являются внешним выражением процессов борьбы за существование. Возникает естественный вопрос: почему же именно одни особи выживают, а другие гибнут?

Разумеется, в каждом отдельном случае причины гибели или выживания могут быть весьма различными. Если, однако, рассматривать явление в целом, то, как показывает Дарвин, оно подчиняется определенным биологическим закономерностям.

Дарвин указывает, что вследствие естественной изменчивости особей любого вида, они далеко не равны по своим наследственным особенностям. Наследственная изменчивость приводит, таким образом, к неоднородности населения вида. Неоднородность же наследственной организации особей имеет следствием неравноценность их по отношению к среде, их биологическое неравенство.

Следовательно, одни особи или их группы лучше соответствуют среде, другие ей также соответствуют, но в каких-либо отношениях в меньшей степени, чем первые. В этом смысле и можно сказать, что первые обладают более полезными (для самих себя) признаками, т. е. лучше приспособлены, чем вторые. Именно поэтому они и выживают.

В. Естественный отбор. Переживание наиболее приспособленных и гибель менее приспособленных Дарвин называет *естественным отбором*. Как подчеркивает Дарвин, отбор есть природный фактор, сохраняющий полезные изменения. Он указывает также на то, что под естественным отбором не следует понимать какой-либо сознательный выбор. Это есть лишь естественное следствие гибели всех менее приспособленных. Отбор лучших осуществляется через гибель менее удовлетворительных. Само собою понятно, что естественный отбор осуществляют естественные факторы среды: температура, влажность, свет, климат, паразиты, конкуренты, враги, трудности добывания пищи. Чтобы объяснить действие естественного отбора, Дарвин предлагает ряд, как он выражается, воображаемых примеров.

1. Предположим, что в данной области живут волки, питающиеся различными животными, которыми волки овладевают силой, хитростью или быстротой. Предположим, далее, что в данной стране или области увеличилось число быстроногих оленей, а количество другой добычи уменьшилось, и притом в то время года, когда волки наиболее терпят от недостатка пищи. Легко понять, что в этих условиях преимущества будут иметь более быстроногие волки. Они преимущественно будут сохраняться, давать потомство, а, следовательно, состав популяции вида в данной местности изменится. Дарвин подтверждает реальность этого вымышленного примера данными, согласно которым в Соединенных Штатах, в Катскильских горах, встречаются две разновидности волка — более легкая «с обликом изящной борзой», преследующая оленей, а другая более грузная, нападающая на овец. Наличие таких форм легко объясняется отбором.

2. Рассмотрим другой, более сложный пример Дарвина. Некоторые растения выделяют сладкий сок (нектар), который собирается насекомыми. Если этот сок выделяется у основания прилистников, как, например, у бобовых, или на нижней стороне листьев, как у обыкновенного лавра, то посещения насекомыми растениям ничего не дают. Однако представим себе, что нектар стал выделяться внутри цветов

некоторых экземпляров данного растения. Тогда посещающие их насекомые будут осыпаться пыльцой и затем перенесут ее на другие цветы, способствуя тем самым их опылению и оплодотворению пыльцой первого растения. Таким образом, будет достигнуто перекрестное оплодотворение, которое в ряде случаев оказывает благотворное воздействие на потомство. Последнее будет иметь преимущества в борьбе за существование, и постепенно образуются такие формы растений, у которых нектар выделяется внутри цветка и которые опыляются насекомыми. Таким образом, через приспособление цветка к опылению его насекомыми произошло изменение растения. Оно приобрело новые особенности, стало другой формой, специально приспособленной к опылению насекомыми.

Легко себе представить, что в природной обстановке благодаря постоянному естественному отбору особей, наиболее соответствующих данным условиям, постепенно происходит изменение старых форм и образование новых. При этом, в основном, отбор действует через сохранение и накопление мелких наследственных изменений. Как указывает Дарвин, даже незначительное удлинение или ничтожное изменение формы хоботка пчелы делает ее способной добывать нектар из цветка, недоступного для других пчел. Этот факт, при сильном распространении данного растения в определенной местности, даст преимущество тем роям, к которым принадлежат пчелы с едва заметно измененным хоботком. Таким образом, в соответствующей местности пчелы будут несколько отличаться от пчел других местностей. В конечном счете, путем постоянного сохранения особей, обладающих изменениями, наиболее подходящими к данным цветам, насекомые окажутся «приспособленными» к ним. Однако можно с полным правом перевернуть вопрос и сказать о самых цветах, что они приспособлены к определенным насекомым, с определенной длиной хоботка и т. д. и т. п.

Итак, Дарвин срывает маску таинственности с удивительного явления приспособленности живых форм к окружающей среде, в частности, и друг к другу.

Не таинственное «стремление», позволяющее, якобы, организмам приобретать организацию, которую нужно иметь в данных условиях, не какая-то мистическая цель, которую, якобы, преследует организм, не воля творца, якобы, виновного в гармонии природы, а *железный закон необходимости* определяет приспособленность живых форм к условиям среды. Формы, организация которых не соответствует данным условиям, или которые соответствуют им в меньшей степени чем другие, попросту вымирают. Так как этот процесс истребления форм, негодных для данных условий или годных в меньшей степени, чем их конкуренты, происходит ежечасно, захватывает все возрасты, оба пола, то, как правило, мы и видим в природе только приспособленных. Всё неприспособленное или менее приспособленное отметается прочь — бракуется так же, как это делает сельский хозяин со своими домашними животными и культурными растениями.

Итак, в природе происходит непрерывный естественный отбор форм, обладающих наиболее полезными в данных условиях изменениями.

Дарвин всегда подчеркивал, что отбор подхватывает мелкие изменения, если они полезны. Не всегда, впрочем, легко установить, в чем их польза. Например, в чем может выражаться преимущество плода с пушистой кожицей по сравнению с другим плодом, имеющим гладкую кожицу? И, однако, как сообщает Дарвин, «в Соединенных Штатах плоды с гладкой кожицей страдают от жука из рода Curculio гораздо более, чем плоды с пушистой кожицей». Малейшее изменение длины или формы хоботка пчелы может повлиять на ее успех или неуспех в данной местности и т. д.

Таким образом, процесс эволюции начинается с отбора мелких полезных изменений, которые усиливаются, накапливаются и комбини-

руются в дальнейшем ходе его. Этот вопрос будет еще рассмотрен в главе X.

Г. Половой отбор. У многих птиц самцы обладают яркой окраской, демаскирующей их, или громким голосом, выдающим их присутствие. Эти случаи настолько широко распространены и настолько противоречат общему представлению о полезности (приспособленности) ведущих признаков вида, что они, на первый взгляд, не согласуются с основными принципами теории естественного отбора. Это кажущееся противоречие разъясняет предложенная Дарвином теория полового отбора. «Эта форма отбора, — писал Дарвин, — определяется борьбой между особями одного пола, обычно самцами, за обладание особями другого пола».

Таким образом, половой отбор есть частный случай внутривидового естественного отбора, связанного с периодом размножения. Основное значение его — в стимуляции процессов размножения.

Дарвин различал две формы полового отбора. В одних случаях самки остаются пассивными и происходит прямая борьба между самцами «с целью прогнать или убить соперников». В других случаях самки активны, причем самцы не борются друг с другом, а лишь конкурируют между собой» с целью возбудить или очаровать особей другого пола, обыкновенно самок, которые не остаются пассивными, но выбирают наиболее привлекательных самцов» (Дарвин).

Очевидно, при первой форме полового отбора его результатом должно быть появление сильного и здорового потомства, воспроизводящего свойства здоровых, сильных, хорошо вооруженных самцов. Отбор более сильных, хорошо вооруженных приводит в рядах поколений к увеличению шпор у петухов или к более мощному развитию рогов у копытных, к большей активности, физической силе, большому росту и т. д.

При второй форме полового отбора, производимого самкой, в рядах поколений совершенствуются вторично-половые признаки «щегольяния» самца, яркость и пышность его оперения, особенности его брачных песен, способов ухаживания за самкой, привлекающее действие издаваемого запаха и различные другие формы привлечения ее внимания. Очевидно, отбор на эти признаки должен в ряде поколений привести к их усилению. Таким образом, преимущественно в результате действия этой второй формы полового отбора и возникла яркая окраска самцов многих птиц и бабочек. Яркая окраска, громкое пение, разносимый ветром запах могут сыграть роковую роль в жизни самца. Однако, с другой стороны, эти качества, сплошь и рядом отрицательные в условиях сложной жизненной обстановки, в то же время имеют огромное положительное значение, повышая шансы данных самцов на оставление потомства. Закон размножения поколений господствует над интересами отдельной особи.

Таково, по Дарвину, происхождение этого, казалось бы, биологического парадокса — возникновения бросающейся в глаза, демаскирующей окраски самцов.

С процессами полового отбора связано явление *полового диморфизма* (самец и самка очень многих видов животных, в особенности насекомых и птиц, обладают различными вторично-половыми признаками). Половой диморфизм можно рассматривать как следствие полового отбора. В «Происхождении видов» Дарвин останавливается на последнем лишь коротко. Очень подробно, с привлечением большого фактического материала, половой отбор рассматривается в другой книге Дарвина «Происхождение человека и половой отбор». Из огромного числа фактов, собранных Дарвином в качестве доказательств полового отбора, мы здесь остановимся лишь на одном примере.

Дарвин описывает поведение самца фазана-аргуса, как яркий пример специального использования птицами наряда для привлечения и возбуждения самок в период спаривания.

Самцы фазанов-аргусов Argusianus argus имеют пестро-бурую окраску. Последняя, несомненно, обладает маскирующим значением, так как хорошо гармонирует с общим фоном кустарниковых зарослей, в которых аргусы держатся. Окраска крыльев довольно диференцирована. Первостепенные маховые перья окрашены в темный коричневый тон и покрыты кольчатыми пятнами. Стержень пера темноголубой, а параллельная ему внутренняя часть пера имеет светлокаштановый фон, густо покрытый маленькими белыми точками. Дарвин пишет, что эти перья так красивы, что

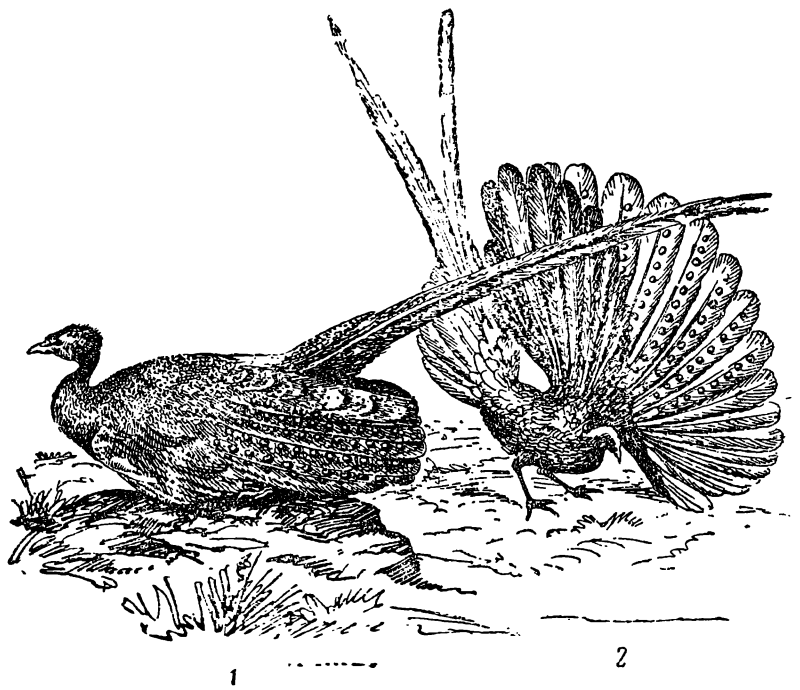


Рис. 19. Фазан-аргус (Argusianus argus)

1 — в обычной позе, 2 — при щеголянии перед самкой. (из Дарвина)

видевшие их находили их более похожими «на произведение искусства, чем на произведение природы».

Второстепенные маховые перья украшены большими глазчатыми пятнами. В обычное время широкие и длинные второстепенные маховые перья прикрывают собою первостепенные. В период размножения, завидев самку, аргус поднимает кверху хвост и распускает в виде большого веера или щита свои крылья (рис. 19). При этом первостепенные маховые перья обнажают свой нежный рисунок, а пятна на второстепенных маховых, в условиях верхнего освещения, приобретают рельефный орнамент, превращаясь в большие, выпуклые шары. Неся этот щит перед собой, аргус прячет под ним голову и лишь иногда просовывает ее сквозь перья, ориентируясь, таким образом, в положении самки. Вся эта сцена не оставляет сомнений в том, что самец специально «демонстрирует» свой наряд или щеголяет перед самкой, хотя, разумеется, вопрос идет не о сознательных действиях, а об известном *рефлексе* на присутствие самки.

Очевидно, только половой отбор мог создать в процессе исторического развития подобное совершенство орнамента, иначе трудно объяснить причины возникновения его.

Д. Обстоятельства, благоприятствующие естественному отбору. При рассмотрении искусственного отбора были перечислены обстоятельства, благоприятствующие его действию. Совершенно в параллель искусственному отбору, Дарвин исследует обстоятельства, благоприятствующие образованию новых форм посредством естественного отбора.

По Дарвину, естественному отбору благоприятствуют:

1. Достаточная частота возникновения неопределенных наследственных изменений.

2. Многочисленность особей вида, увеличивающая вероятность проявления изменчивости.

3. Неродственное скрещивание. Дарвин специально останавливается на этом явлении, имеющем в ходе естественного отбора очень большое значение. Дарвин, в частности, указывает, что в популяции вида скрещивание происходит даже там, где как правило имеет место самооплодотворение (например, у самоопыляющихся растений). В качестве примера Дарвин ссылается на следующий опыт. Если вырастить в открытом грунте в близком соседстве друг от друга несколько разновидностей капусты, то независимо от того, что пестик цветка капусты окружен своими собственными тычинками, все же в ряде случаев цветок оплодотворяется пыльцой другой разновидности. Дарвин вывел 233 сеянца различных разновидностей капусты, и из них только 78 сохранили чистые признаки данной разновидности, остальные оказались помесями. Очевидно говорит Дарвин, «что пыльца другой разновидности осиливает собственную пыльцу данного цветка». В этом явлении, по словам Дарвина, проявляется общий закон полезности скрещивания с другими особями того же вида.

Согласно этому закону, помеси, полученные в результате неродственного скрещивания, в ряде случаев будут иметь преимущества в смысле мощной организации. Последние увеличивают их шансы на выживание по сравнению с потомством, полученным от самооплодотворения, когда в длинном ряде поколений часто наступает вырождение или ослабление потомства. Таким образом, даже у самоопылителей скрещивание полезно, так как оно интенсифицирует жизненные функции. Эта закономерность, по предложению Тимирязева, была названа законом Дарвина, который, быть может, удобнее всего назвать *правилом интенсификации жизненных функций у помесей.*

4. Изоляция. Изоляция также благоприятствует отбору. Как указывает Дарвин, «В ограниченном и изолированном ареале, если он не очень велик, органические и неорганические условия жизни будут обычно почти однородны, так что естественный отбор будет стремиться изменить все изменяющиеся особи одного и того же вида в одном и том же направлении».

5. Обширность ареала вида также благоприятствует отбору. В пределах большого ареала вид часто представлен большим числом особей, а, следовательно, чаще проявляется изменчивость. С другой стороны, в условиях большого ареала каждая новая форма, обладающая какими-либо преимуществами, имеет возможность широкого расселения. Широкое расселение способствует ее диференцировке на новые формы, т. е. делает процесс отбора и эволюции более интенсивным.

6. Накопляющее действие естественного отбора является главным условием его успеха, совершенно подобно накопляющему действию искусственного отбора. В этом накопляющем действии отбора — основа его творческой видообразующей деятельности. Творческой роли отбора Дарвин и уделяет пристальное внимание.

§ 10. Творческая роль естественного отбора в образовании новых органических форм и закон дивергенции. Чтобы правильно понять идеи Дарвина о творческом значении естественного отбора, необходимо помнить, что отбор происходит непрерывно на протяжении рядов следующих друг за другом поколений. Из поколения в поколение сохраняются только те формы, которые соответствуют данным условиям в наибольшей мере. Отсюда понятно, что из-

менения, наиболее пригодные для жизни в данной обстановке, должны из поколения в поколение накопляться.

«Естественный отбор, — говорит Дарвин, — действует только путем сохранения и накопления малых наследственных изменений, каждое из которых выгодно для сохраняемого существа».

С другой стороны, следует помнить, что отбор особей, наиболее соответствующих данным условиям (наиболее приспособленных в естественной обстановке), достигается не путем какого-либо сознательного выбора, а истреблением и, следовательно, вымиранием особей, менее соответствующих (менее приспособленных) данным условиям. Вымирание и отбор идут рука об руку, как равно необходимые условия преобразования форм. Как же идет этот процесс выживания одних и гибели других? Можно ли в ходе процесса накопления полезных свойств подметить в рядах поколений какую-либо общую закономерность?

Дарвин устанавливает, что отбор идет совершенно закономерно. Опираясь на свои выводы из учения о борьбе за существование, он с особой настойчивостью подчеркивает значение в ходе отбора степени интенсивности, т е. степени напряженности конкуренции между живыми формами.

Мы уже видели, что, по Дарвину, борьба за существование наиболее напряженна, наиболее истребительна между близкими формами, т. е. обладающими близко сходными организацией и жизненными потребностями. Напротив, ее напряженность, как правило, меньше между формами, взаимно менее сходными, т. е. взаимно уклоняющимися и по организации, и по потребностям.

Легко понять, что близкие между собой формы неизбежно будут находиться в менее выгодных условиях, чем взаимно уклоняющиеся. Чем ближе взаимные потребности (в условиях сходной организации), тем меньше особей может просуществовать на данной площади и, следовательно, тем больше взаимная конкуренция, тем выше смертность. Напротив, чем различнее особи по своей организации и потребностям, тем больше может их выжить на единице площади и тем меньше их взаимная конкуренция и их смертность.

Эти отношения Дарвин доказывает некоторыми наблюдениями.

Так, если один участок земли засеять одним видом травы, а другой травами, принадлежащими к нескольким различным родам, то во втором случае получится большее число растений и большее количество сена, чем в первом.

На этих же отношениях основано широкое применение смешанных культур (вика и овес, клевер и тимофеевка и т. п.), а равно севооборотов. При севообороте, как известно, урожай больше, чем в случаях, когда почва из года в год используется под одну и ту же культуру, так как различные растения кормятся за счет различных веществ почвы, которая, следовательно, используется равномерно, или даже, как при культуре бобовых, обогащается азотистыми продуктами.

Эти же отношения Дарвин вскрыл и в естественных условиях. Как правило, в естественной обстановке существуют только «смешанные культуры» — комплексы различных видов. На участке дерна, размеров 4×3 фута Дарвин, например, нашел 20 видов растений, относившихся к 18 родам и 8 семействам, стало быть, весьма различных по своему строению и по физиологическим потребностям.

При таких отношениях взаимная конкуренция между растениями меньше, так как различные растения отличаются различными требованиями к почве и, следовательно, каждое из растений находится в более благоприятном положении. Отсюда понятно столь обычное многообразие форм (видов), населяющих какую-либо область или местообита-

ние. Многообразие форм (видов) есть очевидная биологическая необходимость, связанная с ее результатом — ослаблением взаимной конкуренции, а следовательно, и с улучшением условий существования.

Эти факты позволили Дарвину сформулировать общий биологический закон, согласно которому наибольшая сумма жизни осуществляется при наибольшем разнообразии строения, отправлений и потребностей. Закон Дарвина мы назовем для краткости общим законом *полезности многообразия органических форм*. Этот закон и кладется Дарвином в основу теории творческой роли отбора.

Попытаемся, на основании изложенных данных, проанализировать ход естественного отбора в пределах системы дикого вида.

1. Вследствие присущей всем организмам неопределенной изменчивости, в населении вида неизбежно появляются различные особи с новыми признаками. Естественно, что физиологические особенности и жизненные потребности этих особей несколько отличны от потребностей типичных особей вида. Это явление изменчивости хорошо известно селекционерам-практикам. Даже если вырастить на делянке так называемую «чистую линию» какого-либо самоопылителя (потомство одного самоопыляющегося растения), то и в ней неизбежно появятся новые формы.

2. Следовательно, население вида неизбежно становится неоднородным. В основную массу средних, исходных форм вида всегда вкраплены новые, уклоняющиеся формы.

Таким образом, на известной стадии развития вида его население будет состоять из основной массы типичных (исходных) форм и форм, уклоняющихся, приобретающих новые особенности.

3. Внутри этого неоднородного населения вида происходит, как указывает Дарвин, борьба за существование и, в частности, взаимная конкуренция между особями.

4. Как уже было указано выше, борьба за существование приводит к гибели менее приспособленных (менее соответствующих данным условиям) и к переживанию наиболее приспособленных (наиболее соответствующих данным условиям).

5. Какие же формы попадают в положение неприспособленных и гибнут? И, напротив, какие именно формы попадают в положение приспособленных и выживают?

Дарвин указывает, что, как правило (если рассматривать процесс в исторической перспективе), вымирают исходные формы, ставшие в ходе возникновения новых (уклоняющихся) форм промежуточными, выживают же уклоняющиеся (изменившиеся).

Это явление связано с рассмотренным выше общим законом полезности многообразия. Все исходные формы, ставшие промежуточными, имеют близкие жизненные потребности и, следовательно, находятся в условиях напряженной борьбы за существование. Отсюда понятно, что однообразие, повышающее взаимную конкуренцию, — вредно. Оно увеличивает интенсивность взаимной конкуренции и понижает шансы особей на выживание, а следовательно, понижает и их численность.

Уклоняющиеся формы в этом отношении находятся в более благоприятном положении. Входя в состав населения вида, они существуют в условиях менее интенсивной конкуренции, так как их интересы в меньшей степени сталкиваются с интересами других форм. Разумеется, не всякое изменение полезно. Не все уклонившиеся формы выживают. Однако формы, изменения которых дают определенные преимущества в жизненной борьбе, имеют бо́льшие шансы на выживание, а следовательно, и численность их увеличивается.

Таким образом, новые, т. е. уклонившиеся (изменившиеся) формы на протяжении известного времени увеличиваются в численности за счет промежуточных форм.

6. Понятно, что чем значительнее полезные уклонения, тем (в известных пределах) они и полезнее. Отсюда ясно, что под непрерывным действием отбора в ряде последовательных поколений будет происходить: 1) вытеснение промежуточных форм, 2) сохранение наиболее приспособленных уклоняющихся форм, 3) постепенное усиление и накопление признаков различий между уклоняющимися формами.

7. Итак, первоначально близкие внутривидовые формы на протяжении известного времени глубоко расходятся по всем существенным для жизни особенностям.

Этот процесс расхождения форм, приводящий к образованию внутри вида новых форм, отличающихся друг от друга по своей организации и потребностям, Дарвин называет процессом дивергенции.

8. Процесс дивергенции должен быть назван *законом дивергенции*, который непосредственно вытекает из закона полезности многообразия.

Там, где многообразие возникло, оно будет развиваться и дальше. Таким образом, внутривидовые формы взаимно все глубже расходятся, так как расхождение дает преимущество. Оно уменьшает взаимную конкуренцию, повышает возможности питания на одной и той же площади, так как у разных форм возникают и различия в потребностях. Оно повышает, следовательно, возможности размножения. Короче, дивергенция есть биологическая необходимость, неизбежное следствие из того факта, что наибольшая сумма жизни осуществляется при наибольшем разнообразии.

9. Итак, развившись на почве неоднородности населения вида, процесс дивергенции, в свою очередь, углубляет неоднородность вида. В его населении формируются *разновидности*. Закон полезности многообразия продолжает действовать в этом разнородном населении. Очевидно, что чем оно многообразнее, тем больше его численность.

10. Возрастание численности населения вида увеличивает шансы на возникновение новых изменений, а это ведет вид к процветанию. В частности, увеличение численности и внутривидовой изменчивости приводит к расширению ареала вида. Однако в этих условиях преимущества уклоняющихся форм (по сравнению с типичными промежуточными) скажутся с новой силой, так как именно у уклоняющихся форм, обладающих новыми особенностями, всегда будет больше шансов оказаться в известном соответствии с условиями новых местообитаний, чем у прежних форм (с промежуточными чертами), сохранивших особенности, более соответствующие условиям основной территории вида. С течением времени однако условия существования изменяются и на основной территории вида.

Промежуточные формы и в этом случае имеют меньше шансов на выживание, тогда как среди уклоняющихся, с большей вероятностью окажутся формы, относительно соответствующие новым условиям.

11. В конечном счете, в процессе исторического развития вида в нем произойдут глубочайшие изменения. Исходные формы нацело вымрут. Вымрет, конечно, и часть уклоняющихся форм, оказавшихся в противоречии с основными условиями среды, однако другие выживут.

12. В условиях большого ареала этот процесс вымирания и выживания различных разновидностей идет диференцированно.

В различных частях ареала сохраняются разновидности, приспособленные к данным местным условиям, и таким образом, постепенно, путем выживания потомства, наиболее соответствующего этим условиям, в отдельных частях ареала вырабатываются местные, или *локальные разновидности*. Последние в конечном счете, путем непрерывного

выживания наиболее приспособленных, превращаются в *местные расы*, или *подвиды*.

Таким образом, ареал вида разбивается на соседствующие друг с другом подвидовые ареалы, каждому из которых соответствует определенный подвид, приспособленный по преимуществу к условиям своего (подвидового) ареала.

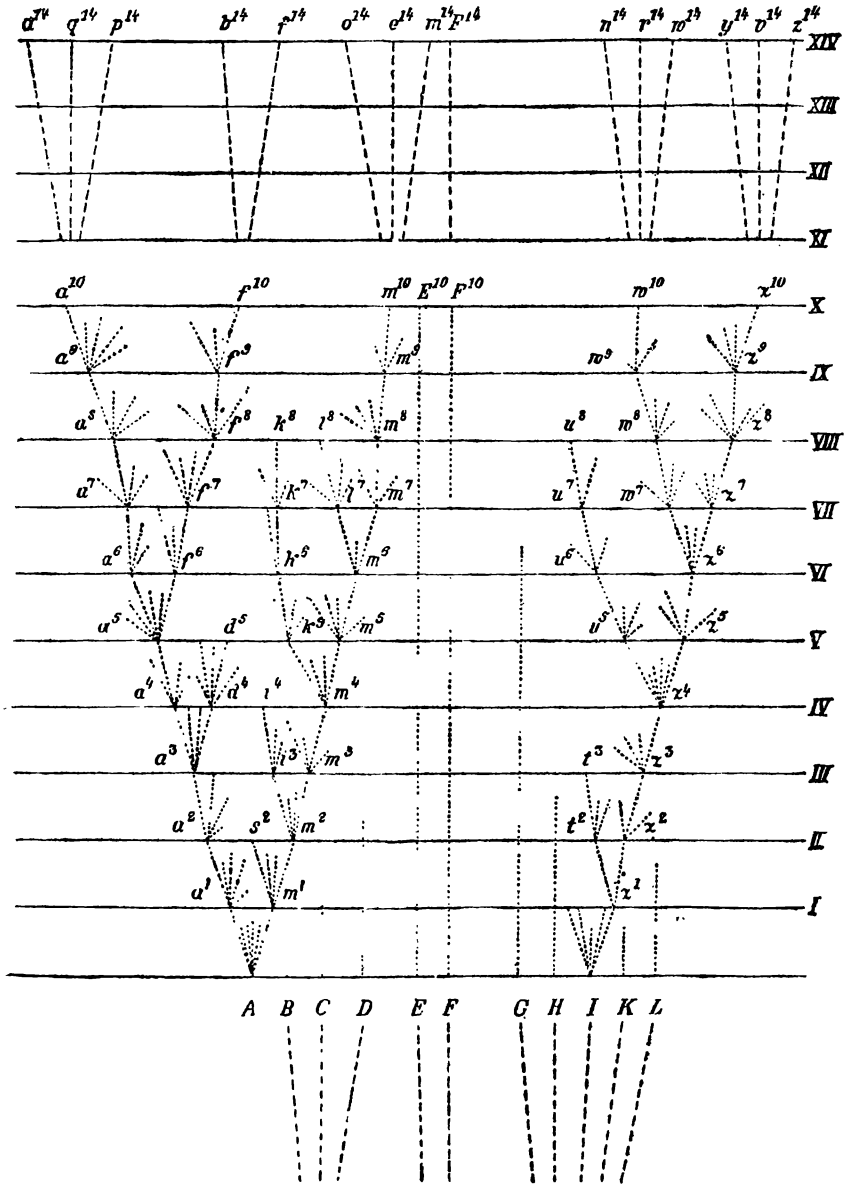


Рис. 20. Схема дивергенции по Дарвину

Объяснение в тексте

13. Что же будет происходить внутри подвидовых ареалов и местообитаний? Очевидно, — описанный выше процесс (пп. 1—13) дивергенции, т. е. накопления различий. Вследствие этого подвиды расходятся еще более. В конечном счете такие подвиды настолько взаимно качественно обособляются, что приобретают значение новых молодых видов, а их подвидовые ареалы становятся новыми видовыми ареалами.

Следовательно, от *разновидностей* процесс идет в сторону образования *местных рас (подвидов)*, а подвиды развиваются в новые виды. Именно поэтому Дарвин и говорит, что разновидность есть зачинающийся вид, а вид — обособившаяся разновидность.

14. Само собой понятно, что внутри молодых видов происходит тот же процесс дивергенции. И так как каждый из них имеет свой ареал, со специфическими условиями, то в пределах каждого такого вида дивергенция идет по-своему — специфично, в зависимости от условий среды и особенностей вида. Из сказанного понятно, что эти молодые виды взаимно все больше расходятся, а различия между ними все углубляются.

15. Итак, вида, с которого мы начали этот обзор (п. 1), больше не существует. Исчезли также многие из видов-потомков, образовавшихся за счет его диференцировавшейся системы. Другие выжили, но при этом изменялись в различных направлениях и разошлись в своем развитии. По мере этого расхождения их родственные связи постепенно ослабевали. Наши категории системы (род, семейство, отряд, класс, тип) и выражают эти степени расхождения первоначально близких форм.

Дарвин дает графическую схему (рис. 20), показывающую эволюцию видов на протяжении многих поколений. Виды *A, B, C, D, E* и т. д. изображают родоначальников, с которых условно был начат этот обзор. Многие из них бесследно вымерли *(B, C, D, H, K ...)*. Другие продолжали существовать несколько более продолжительное время *(E, G)*. Однако и они вымерли. Такова, как правило, «судьба» тех видов, население которых не обладало достаточной интенсивностью изменчивости, вследствие чего и их возможности приспособления были ограничены. Напротив, в пределах вида *A*, например, много различных изменений (они показаны пунктирными линиями, отходящими от вида *A*). Многие из этих изменений оказались «неудачными», и их обладатели погибли в борьбе за существование (обрывающийся пунктир, идущий от вида *A*). Однако другие уклоняющиеся формы выжили, вытеснили понемногу промежуточные (исходные) формы, типичные для вида *A*, и, накопляя неопределенные изменения, а также изменения, коррелятивно с ними связанные, превратились в новые виды a^1 и m^1.

С железной необходимостью описанный процесс дивергенции идет дальше. На известном отрезке геологического времени, в результате дивергенции, за счет некогда существовавшего вида A и его потомков (видов a^1, a^2, a^3 и т. д. и видов m^1, m^2, m^3 и т. д.) образовались виды a^{14}, q^{14}, p^{14} и т. п. На этом дивергентном пути огромное число видов вымерло, постоянно уступая место происшедшим от них новым видам. Только немногие виды дожили до эпохи, в которую живут виды a^{14}, q^{14} и т. п. без особых изменений, по сравнению со своими далекими предками. Таков вид F^{14}, происшедший от вида *F*. Такие виды сохраняют древние черты. Однако они крайне редки, и в основном эволюция видов происходит путем дивергенции. От одного или немногих предков (монофилия) происходит много видов, образующихся путем выживания уклоняющихся форм и развития в разных направлениях (дивергенция).

Таковы главные особенности эволюции видов.

Дарвиновское учение о дивергентном ходе эволюционного процесса, таким образом, устанавливает, что эволюция видов, как правило, осуществляется:

1) путем вымирания неприспособленных (в исторической перспективе, это — исходные и промежуточные формы), 2) выживания приспособленных (как правило это уклоняющиеся), 3) накопления от поколения к поколению различий, т. е. дивергенции, 4) постепенного

ослабления родственных связей между расходящимися формами, и образования новых видов.

Таким образом, естественный отбор и дивергенция необходимо связаны друг с другом. Отбор влечет за собою дивергенцию, дивергенция обогащает творческое действие отбора.

§ 11. Последствия естественного отбора. А. Из предыдущего параграфа видно, что первейшим следствием естественного отбора будет нарастание многообразия видов одной естественной группы. Единые в своем происхождении, виды одной естественной группы вместе с тем многообразны. Этот закон единства в многообразии есть прямое следствие отбора и дивергенции, причем он имеет широчайшее распространение, о чем подробнее говорится в гл. XI.

Б. Далее, как уже указывалось, степени расхождения видов различны. Виды a^{14}, q^{14} ближе друг к другу, чем, например, a^{14} и b^{14}. Последний в свою очередь, ближе к виду f^{14} и т. д. Образуя одну естественную группу, виды взаимно разошлись в разной степени и составляют подгруппы меньшей емкости. Следствием естественного отбора дивергенции будет возникновение группировок видов по степеням родства и проистекающая отсюда необходимость распределения видов по тем же или разным родам,—семействам, отрядам, классам и типам, в зависимости от степени их расхождения. Дарвин указывает, что необходимость подобной классификации непосредственно вытекает из факта эволюции (на основе закона дивергенции). Другими словами, категории системы и соответствующие им реальные роды, семейства, отряды, классы, типы о т о б р а ж а ю т ход и с о с т о я н и е д и в е р г е н т н о й э в о л ю ц и и на д а н н о м о т р е з к е в р е м е н и. Следовательно таксономическая (систематическая) дифференцировка видов есть п р я м о е с л е д с т в и е о т б о р а (рис. 21).

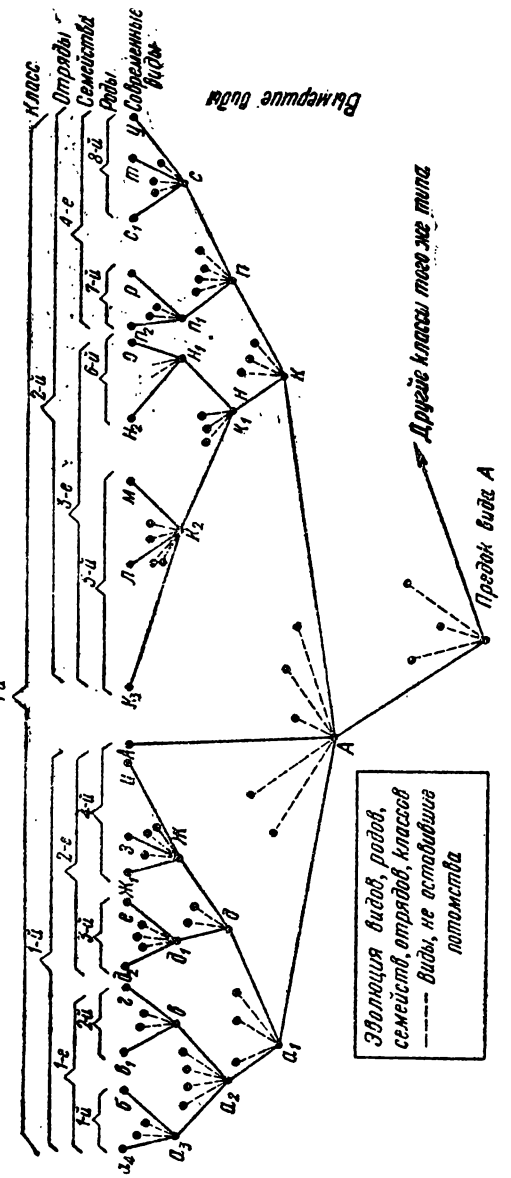


Рис. 21. Схема дивергенции

A — первоначальный вид, остальные — его потомки. Дужками показано образование родов, семейств, отрядов, классов и т. д. (Оригинал)

В. Далее, Дарвин указывает, что естественный отбор через накопление полезных изменений приводит к с о в е р ш е н с т в о в а н и ю п р и с п о с о б л е н и й. Этот процесс очень важен. Он объясняется тем, что естественный отбор, начав действовать в известном направлении, сохраняет его в дальнейшем. Происходит это по следующим при-

чинам. Как указывает Дарвин, «две разновидности (возникшие от одного вида А. П.) будут в общем все еще подвергаться действию тех же условий, которые вызвали изменения их родителей, а наклонность к изменчивости сама по себе наследственна; следовательно, они также будут стремиться к дальнейшему изменению и обыкновенно в том же направлении, как и их родители».

Из поколения в поколение при этом будут выживать те особи, у которых данный полезный признак выражен наиболее полно, наиболее совершенно. То же будет происходить и с другими полезными признаками. Следовательно, естественный отбор неизбежно приводит к совершенствованию организации, приспособлению ее к условиям существования.

Г. Это совершенствование приспособлений в очень многих случаях связано с другой особенностью эволюции, а именно с тем, что она сопровождается не только совершенствованием приспособлений, но и повышением организации. Это явление — одно из важнейших следствий отбора, выраженное в том, что от низших групп организмов возникают высшие группы.

Однако, признавая повышение организации одним из важнейших следствий отбора, Дарвин подчеркивает, что существование высших форм жизни вовсе не означает окончательного вытеснения низших форм. В течение всей истории органического мира имело место одновременное существование низших и высших групп. О формах, более сложно организованных, нельзя безотносительно говорить, что они лучше приспособлены, чем низшие. Образ жизни, который свойственен, например, дождевому червю, не требует повышения его организации — он связан только с совершенствованием приспособлений, которые необходимы для жизни в определенной среде. Аналогично этому и личинки мух, копошащиеся в фекальных массах, или кишечные паразиты нуждаются не в более высокой организации, а только в совершенствовании приспособленности к особым условиям жизни. Понятно также, что в среде обитания личинок мух, кишечных паразитов и т. п. высшие формы, например, птицы и млекопитающие, не могут быть их конкурентами.

Очевидно, следовательно, что, существование более высоко организованных форм вовсе не предполагает обязательного вытеснения низших форм и что повышение организации не может рассматриваться (как думал Ламарк) в плане учения о каком-то «стремлении» организмов к совершенствованию. Напротив, повышение организации есть одна из необходимых форм приспособления, во многих случаях, к новым и более сложным условиям среды. Не случайно высшие формы жизни развились на суше, а не в воде. Разнообразные условия наземного существования предъявляют значительно более высокие требования, чем водная среда, и выковывают более высокую организацию.

Таковы, по Дарвину, основные причины одновременного существования низших и высших групп организмов.

Д. Если, однако, естественный отбор творит в процессе дивергенции виды, новые роды, семейства, отряды, новые классы и типы, если он совершенствует формы, если он повышает их организацию и обеспечивает многообразие приспособлений и различия в высоте организации; если он определяет тот факт, что в настоящее время земля населена и низшими и высшими формами, то следует помнить и причиняемое им вымирание видов.

Вымирание — необходимая сторона творчества новых форм, так как приобретение совершенства, удивительной приспособленности форм к условиям их существования достигается устранением всех менее приспособленных. Вымирание менее приспособленных (менее соответ-

ствующих условиям среды) — полезно, так как оно устраняет их от скрещивания с наиболее приспособленными и, следовательно, способствует более быстрому совершенствованию форм (ср. условия, благоприятствующие искусственному отбору). Чем же определяется вымирание форм?

Следует помнить, что для того, чтобы какая-либо форма оказалась менее приспособленной и начала вымирать, нужно, чтобы появилась форма более приспособленная, так как понятие «приспособленный» — относительно. Гибель одних форм определяется преимуществом других. Эту закономерность Дарвин формулирует следующим образом: «Родоначальные формы и все промежуточные формы и разновидности должны вообще оказаться истребленными самим процессом образования и совершенствования новой формы». Итак, накопление новых признаков, лучше соответствующих новым условиям существования, неуклонно подвигается вперед. Этот процесс идет через диференцировку, обеспечивающую возникновение многообразных новых видов. Через накопление различий (дивергенцию) происходит диференциация форм в системе старого, исходного вида и образование за счет этой диференциации новых видов.

Каждый новый вид есть новое целое, исторический продукт накопления новых особенностей. Этот сложный процесс не следует, однако, представлять себе как простое суммирование новых наследственных особенностей. Каждое наследственное изменение влечет за собой новые коррелятивные изменения, т. е. перестройку всей системы организма. Таким образом, накопление, как количественный процесс, постоянно влечет за собой возникновение нового качества, коренную перестройку всей системы организма.

§ 12. Бессознательный и методический отбор. В табл. 3 были показаны различия между искусственным и естественным отбором. Сущность этих различий состоит в том, что первый, в основном, идет через выбор человеком наилучших форм, тогда как второй осуществляется путем истребления менее приспособленных. Таким образом, искусственный отбор есть позитивный, а естественный отбор — негативный процесс. — Эти различия имеют, конечно, качественный характер, и на них строились некоторые возражения против дарвинизма. Указывалось, что в таком случае искусственный отбор не может служить отправным моментом для теории естественного отбора. Возражение это не верно. Табл. 3 показывает, что механизмы процессов искусственного и естественного отбора все же параллельны. Дарвин предложил весьма четкое и методологически правильное доказательство в пользу полной правомерности связывания учений об искусственном и естественном отборе в целостную теорию эволюции. Он указал, что естественный отбор, под влиянием деятельности человека, переходит в искусственный отбор. Таким связующим звеном является бессознательный отбор — особая форма отбора, производимого человеком на первых ступенях его культурного развития.

Под бессознательным отбором Дарвин понимал «сохранение человеком наиболее ценных особей и уничтожение наименее ценных, помимо сознательного намерения изменить породу», — следовательно, внеплановый отбор, который можно противопоставить плановому, целенаправленному, или методическому отбору. Бессознательный отбор, по Дарвину, сплошь и рядом протекал и протекает совершенно подобно естественному, т. е. путем истребления неудовлетворительных особей, следовательно, в негативных формах. Примером может служить выпалывание ненравящихся растений садовниками или уничтожение неудовлетворяющих животных. Дарвин приводит интереснейший пример из истории инков. Инки устраивали большие охоты, сгоняли диких животных в центральный пункт и убивали всех старых самцов и

самок гуанако, вигоней и оленей, а молодых и здоровых отпускали на волю. Такой метод, по существу, совершенно аналогичен естественному отбору. Дарвин указывает также, что исторически эти негативные формы отбора переходили в позитивные, когда отбор понемногу превращался в плановый методический, идущий путем выбора конкретных форм. Таким образом, естественный отбор связан с бессознательным, а последний переходит в методический, почему границы между ними совершенно относительны. Важно также подчеркнуть указания Дарвина на то, что и в настоящее время искусственный и естественный отбор всегда воздействуют на культурные формы одновременно. Например, плотное телосложение бойцовых петухов, их крепкое и густое оперение, играющее роль кольчуги, их острые, низко посаженные шпоры, массивный клюв, смелость и т. п. — все эти признаки отбирались не только человеком, но и в петушиных боях, где более сильные, лучше вооруженные и лучше защищенные особи, убивая своих соперников, оставляли лучшее потомство.

Мы видим, что грани между искусственным и естественным отбором стираются и обе формы отбора выявляются, как аналогичные факторы эволюционного преобразования живых форм. Эти данные Дарвина служат весьма существенным косвенным доказательством в пользу теории естественного отбора и вместе с тем имеют (о чем говорится дальше) огромное практические значение

ГЛАВА VI
КРИТИЧЕСКИЙ АНАЛИЗ ТЕОРИИ ДАРВИНА

§ 1. Введение. Теория Дарвина сыграла огромную роль в обосновании и укреплении исторического взгляда на органическую природу, придав новый смысл и новые цели всем биологическим наукам.

Этот факт был подчеркнут самим Дарвином и оценен многими его современниками. После работ Дарвина исторический метод становится руководящей основой биологических исследований. Характерно, однако, что отклики на теорию Дарвина, начиная с 1859 г. и вплоть до современности, — крайне противоречивы. Положительному отношению одних критиков противостоит резко отрицательное отношение других. Первые принадлежали и принадлежат к прогрессивному лагерю науки, вторые отражают реакционные течения в ней. Причины отрицательного отношения к теории Дарвина со стороны реакционного лагеря прекрасно видны из оценки ее основоположниками марксизма-ленинизма.

К. Маркс и Ф. Энгельс высоко оценивали теорию Дарвина, в основном, по следующим причинам: 1. Дарвин открыл и фактически обосновал закон развития органического мира; 2) предложил материалистическое объяснение основной особенности органической эволюции, — ее приспособительного характера, вскрыв основной направляющий ее фактор; 3) существенно подкрепил этим материалистическое мировоззрение, оружие пролетариата.

Маркс писал Энгельсу: «книга Дарвина («Происхождение видов») дает естественно-историческую основу нашим взглядам». Эту же мысль Маркс высказывает и в письме к Лассалю, указывая, что сочинение Дарвина «годится, мне кажется, как естественно-научная опора исторической классовой борьбы». В этом же письме высказана глубокая мысль, что в книге Дарвина «не только нанесен смертельный удар «телеологии» в естественных науках, но и эмпирически выяснено ее разумное значение». Другими словами, не только показан самый факт приспособленности организмов (органическая целесообразность), но дано материалистическое причинное объяснение его, изгоняющее из биологии учение о целях, якобы осуществляемых органической (живой) природой.

Энгельсом также отмечено, что Дарвин «нанес сильнейший удар метафизическому взгляду на природу». В. И. Ленин сравнил роль Маркса с ролью Дарвина, который «поставил биологию на вполне научную почву, установив изменяемость видов и преемственность между ними»...

И. В. Сталин высоко ценит Дарвина, как представителя подлинной науки, «той науки, которая имеет смелость, решимость ломать старые традиции, нормы, установки, когда они становятся устарелыми, когда они превращаются в тормоз для движения вперед и которая умеет создавать новые традиции, новые нормы, новые установки».

Отмеченные выше положительные стороны теории Дарвина — причина ненависти реакционного лагеря к ней.

Рассмотрим последовательно положительные и отрицательные стороны теории Дарвина.

§ 2. Общие основания положительной характеристики теории Дарвина. Оценке положительных сторон теории Дарвина полезно предпослать несколько общих замечаний об ее достоинствах.

в) Логическая стройность теории Дарвина является одним из характерных признаков ее. Основные элементы теории, в особенности учение об отборе, неизбежно ведут к признанию эволюционного процесса. В «Происхождении видов» Дарвин с неотразимой убедительностью показывает, как из процессов борьбы за существование и естественного отбора неизбежно вытекает процесс приспособительной трансформации или преобразования и эволюции видов. Можно утверждать, что современники Дарвина и наиболее последовательные сторонники его восприняли историческое понимание природы именно на конкретной почве теории отбора.

б) Фактическая обоснованность теории Дарвина. Однако, дело далеко не в одной логической убедительности теории. Сила логических построений теории Дарвина — во всесторонней фактической обоснованности и конкретности ее.

Дарвин оперировал огромным количеством фактов. Именно в этом смысле следует понимать его признание, что он работал «в истинно бэконианском духе». Во всех положениях своей теории Дарвин неуклонно шел по пути подлинного материалиста, всегда от природы к человеку, от бытия к сознанию, а не наоборот. Природа для него не натурфилософская абстракция, а «совокупное действие и результат многих естественных законов», причем под законами природы Дарвин понимал «доказанную последовательность явлений».

Этот материалистический аспект наложил на теорию Дарвина глубокую печать, составляет ее основу.

в) Связь теории Дарвина с сельскохозяйственной практикой. Материалистическая сущность теории Дарвина проявляется также в ее органических связях с сельскохозяйственной практикой, из которой Дарвин исходил совершенно сознательно. Все элементы его теории — изменчивость, наследственность, учение об отборе, учение о дивергенции и т. п. — опираются на эмпирические данные современного ему животноводства и растениеводства, или сопоставляются с ними. Эта связь теории с практикой носит органический характер. «Почти излишне напоминать, — писал Тимирязев в 1888 г., — насколько учение Дарвина обязано фактам, приобретенным практическими деятелями на поприще садоводства и скотоводства. Всем известно, что одна из главных заслуг этого ученого заключается именно в том, что он воспользовался этим громадным запасом фактических знаний для построения своей теории, что самой основной мыслью своего учения он обязан практике. Едва ли в истории наук можно найти более разительный пример плодотворности взаимного влияния этих двух отраслей человеческого знания — теоретической и практической» («Публичные лекции и речи»).

Это единство теории и практики, последовательно и неизменно развиваемое Дарвином во всех частях его эволюционного учения, придает последнему особую ценность. Оно составляет основу, на которой Дарвин построил причинное объяснение эволюционного процесса и превратил эволюционную теорию в науку об органической эволюции.

С описываемой точки зрения эволюционная теория Дарвина удовлетворяет тем требованиям, которые предъявляет к научному знанию марксизм-ленинизм.

§ 3. Элементы материалистической диалектики в теории Дарвина. Дарвин не связывал, да и не мог связывать проблемы органической эволюции с законами и категориями материалистической диалектики. Тем не менее, его теория, построенная на объективных закономерностях, которым подчиняется историческое развитие живых форм, соответствует основным положениям диалектического материализма.

А. Познание факторов органической эволюции в их взаимных связях. Органический мир трактуется Дарвином, как исторически целостная система, в которой каждое предшествующее звено обусловливает каждое последующее. Виды связаны определен-

ными степенями родства друг с другом. Между ними существует тесная экологическая связь, вырабатывающаяся в условиях сложных взаимоотношений со средой. Эволюция любого вида по теории Дарвина всецело определяется его отношениями с окружающей биотической и абиотической средой. Преобразование вида рассматривается Дарвином, как результат конкурентных отношений с другими видами. В то же время оно сопряжено с изменямостью отношений вида к жизненной обстановке. Приспособления толкуются не просто как определенные морфологические структуры, а в связи с отношениями между организмом и средой. То, что является приспособлением при одних условиях, перестает им быть в других.

Особенно важно подчеркнуть, что Дарвин с предельной четкостью вскрыл картину взаимосвязей между основными факторами эволюции — изменчивостью, наследственностью и отбором. Дарвин впервые показал, что эволюция обеспечивается действием всех трех указанных факторов в их единстве. Если изменчивость и наследственность, сами по себе, не могут обеспечить эволюционный процесс, то, с другой стороны, отбор без изменчивости и наследственности — бессилен. Дарвин с необычайной четкостью показал, наконец, что эволюционный процесс имеет приспособительный характер и что, вскрывая причины приспособлений, тем самым удается вскрыть причины эволюции. Таким образом, все элементы теории Дарвина — изменчивость, наследственность, отбор, процесс приспособляемости, процесс трансформации видов — связаны в единое целое. Трансформация видов органически связывается с причинным ее объяснением. Трансформизм и дарвинизм образуют единую, целостную систему.

Б. Понимание органических форм в их непрерывном развитии. Как было разъяснено в предшествующей главе, процесс эволюции видов, по Дарвину, основывается на выживании наиболее приспособленных форм. «Если в течение долгого периода, — указывает Дарвин, — появляются наследственные изменения, каким бы то ни было образом полезные для известных существ, ... тогда немилосердная и постоянная борьба за существование приведет к тому, что полезные видоизменения, как бы они ни были слабы, будут сохраняться или подбираться, а бесполезные и невыгодные будут уничтожаться».

Этот процесс, как было уже разъяснено в главе V, идет рука об руку с выживанием наиболее изменчивых органических форм. Как указывал Дарвин, «потомки какого-нибудь вида будут иметь тем более успеха, чем разнообразнее будет их строение». Следовательно, успех в жизненном состязании неизбежно связан с изменяемостью форм. Чем больше наследственная изменчивость, чем она разнообразнее, тем больше шансов у соответствующих форм оказаться в относительном соответствии с новыми условиями существования.

Возникает, однако, следующий вопрос. Если в сериях последовательных поколений происходит непрерывное изменение форм и выживание наиболее приспособленных, то может ли этот процесс завершиться достижением безотносительной гармонии, когда вид окажется абсолютным совершенством, а дальнейшие изменения его прекратятся?

Теория Дарвина дает на этот вопрос отрицательный ответ. Дальше будут разобраны доказательства, что всякое приспособление остается таковым лишь в определенной жизненной обстановке, за пределами которой оно теряет свое значение.

Применим эти соображения к истории вида. В ряду поколений неизбежно возникают новые формы. С другой стороны, жизненная обстановка, рассматриваемая в историческом аспекте, также изменяется. Изменения организмов и среды, конечно, закономерны, и их результатом будут закономерные изменения отношений между орга-

низмом и средой, т. е. изменение приспособлений к последней. В новых условиях нужны новые формы приспособлений или изменение прежних, теряющих свой приспособительный характер в условиях новой или измененной жизненной обстановки. С другой стороны, при наличии изменчивости всегда возникают формы, оказывающиеся в каких-либо отношениях лучше приспособленными к новым условиям, чем прежние формы. Даже минимальное преимущество может иметь решающее значение. Хорошее неизбежно уступает место несколько лучшему, относительно более соответствующему новым отношениям. Из этого видно, что процесс отбора наиболее приспособленных неотвратимо будет продолжаться все дальше и дальше. Практически это означает непрестанность эволюционного процесса. Если изменяемость в ряду поколений данного вида недостаточна, или изменений в нужном направлении нет, то, как правило, такой вид угасает, так как в новых условиях его приспособленность снижается и он теряет способность конкурировать с другими формами.

Без изменений, без эволюции нельзя удержаться в жизни. Поэтому, как указывает Дарвин, изменчивые виды процветают, а мало изменчивые, как правило, угасают и вымирают. Следовательно, эволюция есть необходимость, вытекающая из процессов наследственной изменчивости и отбора.

Мы видим, что в теории Дарвина виды рассматриваются в их развитии. Формула Дарвина: разновидность есть зачинающийся вид, а вид — обособившаяся разновидность — диалектична. Вид трактуется в ней, как динамическая, движущаяся система, как особая форма движения организованной материи, как этап исторического развития живых форм.

В. Элементы диалектического понимания развития в теории Дарвина. Итак, Дарвин показывает, что историческое развитие (движение) есть неотъемлемая черта органической природы. Однако нельзя упускать из виду, что развитие можно трактовать различно. В. И. Ленин (1914) предупреждал о необходимости различать «ходячую идею эволюции» и диалектико-материалистическое понимание ее. В первом случае эволюция толкуется, как чисто количественный процесс, как уменьшение или увеличение (рост), как плавно протекающее изменение форм. Во втором случае оно толкуется как скачкообразное, революционное, с перерывами постепенности, совершающееся путем превращения количества в качество, через разрешение внутренних противоречий, через постоянное возникновение новых форм, обусловливающих вымирание старых, в недрах системы которых они возникли.

Как трактуется развитие в теории Дарвина? На первый взгляд, как будто бы неверно, в «ходячем» смысле. В главе II «Происхождения видов» говорится, что термин «вид» автор считает «совершенно произвольным, придуманным ради удобства...» В главе XV той же книги Дарвин указывает, что его теория делает понятным правило «natura non facit saltum» (природа не делает скачков), которое все более «подтверждается», «по мере расширения наших знаний». Отсюда делается вывод, что теория Дарвина строится на принципе условности границ между видами, на отрицании реальности их. Многие последователи Дарвина возвели принцип условности вида в «дарвинистический» принцип, в основу теории (Геккель и др.).

Эти представления являются, однако, плодом путаницы и недоразумений. Разумеется, если рассматривать виды в исторической перспективе, то нужно их признать временными и преходящими, так как одни виды преобразуются в другие. Однако, в каждый данный исторический момент, наряду с сомнительными видами, связанными переходами с другими, существуют так называемые «хорошие виды»,

не дающие переходных форм к другим видам и, следовательно, отделенные от них разрывом (hiatus).

Дарвину эти факты были превосходно известны. Более того, самое существо его теории строится на основаниях, весьма близких именно к диалектико-материалистической концепции развития. Рассмотрим доказательства сказанного.

Ленин обосновывает диалектико-материалистическое учение о развитии на почве *закона единства и борьбы противоположностей*. Развитие любой вещи, явления, организма, биологического вида, общества и т. п. есть «самодвижение», т. е. саморазвитие. Под саморазвитием Ленин понимает, разумеется, не «автономное», изолированное, независимое от окружающей среды развитие. Напротив, под ним понимается возникновение и разрешение антагонистических противоречий, естественно возникающих в самой системе данной вещи, явления, организма, биологического вида, общества и т. п., в их связях с окружающими условиями.

Ленин («К вопросу о диалектике») конкретизирует понятие о противоречиях в целостной системе на примере отношений двух категорий: *отдельного* (единичного) и *общего*. Так, он пишет: «... Иван есть человек; Жучка есть собака и т. п. Уже здесь... есть *диалектика: отдельное* есть *общее*». Дальше Ленин разъясняет, в чем существо диалектических противоречий между *отдельным* и *общим*. Всякое отдельное, например, «Жучка» — не существует иначе, как в той связи, которая ведет к общему. Всякое отдельное есть общее. Жучка есть собака, т. е. обладает признаками, свойственными всем собакам, т. е. *общему*. Однако суть вопроса в том, что «Всякое общее лишь приблизительно охватывает все отдельные предметы. Всякое отдельное неполно входит в общее и т. д. и т. д.». Например, Жучка, обладая чертами, общими для всех собак, неизбежно обладает своими, отдельными, единичными чертами, делающими ее в известных отношениях непохожей на всех других собак, т. е. индивидуумом. Следовательно, в этих своих единичных, индивидуальных чертах «Жучка» находится в известном противоположении с общим — «собакой вообще». Ее индивидуальные, отдельные черты естественно противополагаются особенностям последней.

Итак, сама система «Жучки» внутренне противоречива. Когда говорится «Жучка есть собака», то уже в этом утверждении противополагаются отдельные и в этом смысле случайные черты ее — тем общим чертам ее же, которые свойственны всем собакам. Эти отношения определяются тем фактом, что в любой особи совмещаются признаки индивидуальные и видовые. Таким образом, в предложении: «Жучка есть собака» вскрываются элементы диалектики, — единство и борьба противоположностей отдельного и общего.

Анализ отношений между отдельным и общим показывает, что всякое отдельное означает некоторое изменение в системе общего. Легко понять, что количественное накопление новых черт возводит отношения между отдельным и общим в ранг антагонистических противоречий. Новые индивидуальности, новое отдельное, в конечном счете, больше не соответствует прежнему общему. В результате количественного накопления возникает новое общее, идущее на смену старому. Ленин подчеркивает, что в ходе диалектического развития отдельное становится общим. Следовательно, накопление количественных изменений приводит, в конечном счете, к новому качеству. Новое качество есть изменение коренное, катастрофическое, перерыв в постепенности развития, разрушение старого и возникновение нового общего, связанного с новыми отдельными. Однако, эти последние, в свою очередь, лишь неполно входят в общее. В новой системе возникают описанные выше процессы. Развитие непрестанно продол-

жается дальше. Представления Дарвина об эволюции видов приближаются к описанной концепции. Этой последней прежде всего целиком соответствуют дарвиновские представления об отношениях между особями (отдельное) и видом (общее). В основу процесса Дарвин кладет неопределенные или индивидуальные изменения, т. е. изменения отдельных особей. Структурно вся его теория основывается на том, что новое отдельное — новые индивидуальности, новые мелкие разновидности при известных условиях становятся более крупными разновидностями, эти последние превращаются затем в подвиды, а подвиды становятся новыми видами (новое общее). Дарвин писал: «разновидности... я рассматриваю, как ступени к более резко выраженным и постоянным разновидностям, а эти последние — как ступени к подвидам, а затем и видам». Следовательно, представления Дарвина об индивидуальных, неопределенных наследственных изменениях, как основе эволюции видов, весьма близки к диалектико-материалистическому представлению о развитии. Каков же, по Дарвину, механизм превращения отдельного (индивидуального) в новое общее? Дарвин дает ответ, необычайно близкий к диалектико-материалистическому решению вопроса. Необходимо, прежде всего, помнить, что в любой особи совмещены признаки общие, видовые и признаки единичные, отдельные, индивидуальные.

Далее, нужно помнить, что каждый индивидуум, каждая особь является некоторым уклонением от общего, она всегда есть, пусть весьма мелкий, но новый шаг в развитии. Именно в этом существо индивидуальности. Отсюда ясно, что всякий индивидуум, каждая особь, воспроизводя типичные родительские черты, в то же время вносит в популяцию вида элементы нового (отдельного). А так как особи скрещиваются между собой, то новые черты неизбежно накапливаются, в особенности, если они полезны.

Неоднократно и настойчиво указывает Дарвин на накопляющее действие отбора, как на главный фактор видообразования.

Накопление полезных изменений первоначально — чисто количественный процесс. Практически это выражается в том, что новые особи, отличные от прочих особей вида, систематик относит еще к тому же виду. Отбор приводит к накоплению в организме новой разновидности не только новых полезных изменений, но и изменений, коррелятивно с ними связанных. Происходит глубокая, коренная качественная перестройка организма. Так как особи, обладающие новыми полезными особенностями, численно накопляются в населении старого вида, то в конечном счете они приобретают и более крупное систематическое положение. Если эти новые формы локализовались, например, в определенных местообитаниях, они сплошь и рядом приобретают значение местных (локальных) рас, которые могут обособиться в новые виды. В конечном счете новые неопределенные наследственные изменения, проявившиеся в отдельных особях, становятся новым общим, образуют признаки нового вида.

Дарвин, разумеется, не пользуется терминологией материалиста-диалектика. Однако, суть его теории видообразования весьма близка к диалектико-материалистическим представлениям о развитии отдельного в общее.

Показав, каким образом отдельные неопределенные (индивидуальные) изменения становятся новым общим, Дарвин тем самым показал, что в органической природе происходит процесс перехода количества в качество, полезных изменений — в новые приспособления, отдельных носителей новых полезных изменений — в популяцию нового вида.

Далее, и в этом наиболее замечательная черта теории Дарвина, процесс развития нового вида рисуется им на основе противоречий, конкретно — конкуренции между новыми

формами и формами старыми. Дарвин неоднократно подчеркивал, что в ходе исторического развития видов новые формы вытесняют прежние. В главе VI «Происхождения видов» имеется замечательная формулировка диалектической противоречивости развития. Дарвин писал: «родоначальные формы и все промежуточные разновидности должны вообще оказаться истребленными самим процессом образования и совершенствования новой формы».

В системе старого вида возникают новые формы. Их накопление меняет лицо вида. Как указывает Дарвин, «так как с течением времени деятельностью естественного отбора образуются новые виды, то другие должны становиться все более редкими и, наконец, исчезать». Рождение нового влечет за собой гибель старого.

Развитие форм, протекающее на основе антагонистических противоречий между ними, необычайно ярко иллюстрируется в «Происхождении видов» на примере отношений между подвидами одного вида. Дарвин указывает, что наблюдаются случаи, когда между двумя подвидами, занимающими соответствующие части видового ареала, в узкой промежуточной полосе сохраняется промежуточная разновидность, связывающая оба подвида. Если эта промежуточная разновидность представлена относительно небольшим числом особей, то она, в конечном счете, вымирает, так как при малой численности понижаются шансы на появление благоприятных изменений, и вследствие этого промежуточная разновидность не выдерживает конкуренции с более многочисленными подвидами. «Таким образом, в жизненном состязании формы более обыкновенные (в смысле большей распространенности и численности, однако — исторически новые А. П.) будут побеждать и вытеснять формы менее распространенные, так как эти последние медленнее изменяются и совершенствуются» («Происхождение видов»).

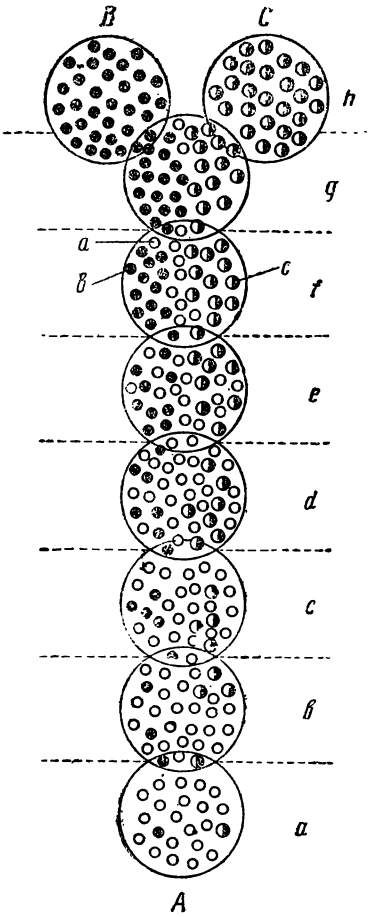


Рис. 22. Схема процесса видообразования

Кружки показывают популяцию вида и заходят друг за друга, чтобы показать, что между последовательными формами имеется преемственность. Маленькие кружки в больших кругах условно обозначают особи, принадлежащие к различным „разновидностям" (но не мутациям!). Горизонтальные линии ограничивают геологические горизонты (a, b, c, ... и т. д.). Условно показана дифференцировка вида — предка A только на две формы (в действительности, как правило, количество внутривидовых форм много больше). Через накопление особей уклоняющихся „разновидностей" и вымирание промежуточных форм вид A дифференцируется на две новые формы. В сечении горизонта g произошел качественный скачок, образовались новые виды. (Ориг.)

Естественно, что в результате вымирания промежуточного подвида, между остальными, связывавшимися им подвидами, установится разрыв (hiatus). Такие именно отношения между подвидами одного и того же вида в действительности и наблюдаются в природе. «Новые усовершенствованные разновидности, — писал Дарвин, — будут неуклонно замещать и истреблять старые, менее совершенные и промежуточные разновидности; таким-то образом виды делаются в значительной степени определенными и самостоятельными». В этом дарвиновском положении выявляется подлинная диалектика развития.

Новые виды возникают через «раздвоение» единого на взаимоисключающие противоположности...» (Ленин).

Для пояснения сказанного обратимся к рассмотрению диаграммы, схематично изображающей процесс видообразования по Дарвину (рис. 22).

Пусть на протяжении горизонта *a* существовал вид *A*, представленный «белыми» особями. Допустим далее, что в следующем поколении, в сечении горизонта *b*, в популяции вида *A* появились разновидности, «темно окрашенные» и «полосатые» (рис. 22). Обе эти формы, несомненно, находятся в известном противоречии с общим обликом вида. Допустим при этом, что и темная и полосатая окраски — полезны и дают их обладателям некоторые преимущества. Кроме того, они меж собой не конкурируют, в то время как белые формы находятся в условиях интенсивной взаимной конкуренции.

В этих условиях, в ряде следующих друг за другом поколений *(c—e)* число «темных» и «полосатых» форм возросло, а «белых» уменьшилось. В сечении горизонта *f* вид диференцировался на три формы: *a, b* и *c*. При этом форма *a*, занимающая промежуточное положение, численно не велика и вследствие этого постепенно вытесняется формами *b* и *c*. В результате она вымирает (горизонт *g*). Прежний вид *A* исчез, его место занято возникшими в его же системе видами *b* и *c* (горизонт *h*).

Прослеживая весь ряд поколений от *a* до *h*, легко констатировать, что он непрерывен (что показано на рис. 22 тем, что круги *a, b, c, d*.... заходят друг за друга). Но в то же время этот ряд поколений качественно прерывист. Примерно на линии горизонта *g—h* количественное накопление новых форм и обусловленное ими вымирание старых форм приводит непрерывный ряд поколений к новому качеству, к качественному скачку, к отмиранию старого, к перерыву постепенности, к образованию новых видов *(B* и *C)*. Таким образом, в теории Дарвина четко выявляется единство прерывности и непрерывности эволюционного процесса.

Этот момент очень важен. Некоторые исследователи ограниченно толкуют прерывность эволюционного процесса. Они полагают, что прерывность эволюции выражается только в обособленности геологически современных видов (прерывность «по горизонтали» см. рис. 22, виды *B* и *C)*. В действительности, основным содержанием понятия о прерывности эволюции является качественная прерывность ее в «вертикальном ряду» (во времени), например, от вида *A* к видам *B* и *C*.

На протяжении любого горизонта, разумеется, можно наблюдать разные степени обособления новых видов. Одни виды вполне обособились и превратились в так называемые «хорошие виды» (хороший вид — bona species), с ясно очерченными признаками отличий. Другие, напротив, находятся в фазе неполного взаимного разделения и рассматриваются, как спорные, «сомнительные» виды, третьи достигли только значения подвидов и т. д. Итак, виды существуют реально, но они развиваются и дают начало новым видам. Такова самая сущность видообразования, выясняющаяся в свете учения Дарвина и составляющая основное содержание его теории видообразования.

Из сказанного ясно, что нет оснований приписывать Дарвину идею о виде, как всегда условной, всегда нереальной категории. Такое представление не вытекает из существа его теории. Виды, разумеется, условны, но только в том смысле, что они временны, так как превращаются в другие виды.

Подводя итоги этой проблеме, Дарвин писал: «я полагаю, что виды обладают довольно хорошо определенными границами, и ни в какой период не бывает неразрешимого хаоса изменяющихся и промежуточных звеньев». Все сказанное свидетельствует о том, что теория Дарвина вскрывает законы диалектического развития биологических видов. Она, прежде всего, демонстрирует закон единства и борьбы противоположностей. Этот закон действует во внутренне противоречивой системе вида, развивающегося через раздвоение на взаимнопротивоположные части. В теории Дарвина выявлен процесс перехода количества в качество, образование качественно новых видовых форм через количественное накопление новых наследственных и коррелятивных изменений в преемственных рядах поколений (рис. 22). Таким образом, показан прерывистый, скачкообразный характер эволюции. Каждый новый вид, возникая в системе предшествующего вида и оставаясь в ходе своего образования свя-

занным с последним непрерывным рядом поколений (рис. 22), является в то же время качественным скачком — перерывом в постепенном развитии (рис. 22). Целостная система вида полна внутренних противоречий, являющихся внутренним источником его необходимого развития.

Однако, внутренние противоречия системы вида возникают, разумеется, из его связей с окружающей средой, абиотическими и биотическими факторами. Эти связи, сами по себе, неизбежно также противоречивы. Противоречивость их и выявляется Дарвином в понятии о борьбе за существование. Организмы борются с физико-химическими факторами среды, добывают пищу, размножаются, защищаются от врагов и, наконец, конкурируют с другими организмами.

Борьба с физико-химическими факторами проистекает из факта неизбежных противоречий между организацией живых форм и условиями среды, к которым они приспособлены всегда лишь относительно. Эти противоречия всегда ведут к преобразованиям систем вида, так как всегда в популяции его имеются особи или группы, в большей мере соответствующие условиям среды, чем предшествующие формы. Однако, их преобладание также относительно, так как и организмы, и условия среды продолжают изменяться и, следовательно, успех новых форм относителен в пространстве и во времени. Поэтому дальнейшее преобразование неизбежно.

Мы видим, что борьба с физико-химическими факторами среды и отношения между особями органически связаны. Но в этих связях, основанных на биологическом неравенстве, имеется другая форма противоречия — несоответствие между размножением (количеством нарождающихся особей), с одной стороны, и наличием средств к существованию (кормовая база, пространства, гнездовья и т. п.), с другой. Количество особей, в ряде случаев, превышает наличные средства к существованию. Отсюда — обострение конкуренции за пищу, за пространство, за гнездовья, за убежища и т. п. В ходе этой конкуренции между особями — биологическое их неравенство, бóльшая или меньшая приспособленность к условиям жизни — приобретают еще большее значение. Существование вида, так же как отдельных особей, построено на сложной системе противоречий. Наличие биологического неравенства особей (преимущественность одних перед другими) становится на основе этих противоречий источником неизбежного преобразования вида, его эволюции.

§ 4. Проблема случайности и необходимости в теории Дарвина. Предшествующие данные (§ 3) вскрывают существо дарвиновской интерпретации случайности и необходимости. Эта последняя, несомненно, близка к марксистско-ленинскому пониманию ее. Правда, в области этой проблемы Дарвин, так же как и в области проблемы развития вида, приближается к диалектико-материалистическому пониманию явлений лишь стихийно. У Дарвина можно найти и правильную и неправильную трактовку случайности.

Рассмотрим подробнее неправильное и правильное понимание случайности у Дарвина.

Неправильно, прежде всего, отрицание случайности, как объективного явления. Часто случайность рассматривают как невыявленную «закономерность» (явление, причина которого нам не известна). С этой точки зрения случайности вообще в природе нет. Подобные утверждения имеются и у Дарвина.

Далее, неправильно представление о случайности, как о чем-то противоположном необходимости. Согласно метафизическим представлениям любое явление либо случайно, либо необходимо. Случайность и необходимость, будто бы, абсолютно противоположны друг другу. Они не переходят друг в друга. Случайность не может развиться в необходимость. Такое понимание случайности и называется метафизическим, т. е. основанным на отрицании развития в системе данного явления.

Правильное толкование случайности основано на утверждении, что в природе действительно наблюдаются случайные явления, т. е. что ей свойственна объективная случайность. Строго говоря, всякое единичное, не ставшее еще массовым, из ряду вон выходящее явление носит объективно случайный характер.

Правильное толкование случайности основано на исторической концепции, в системе которой нет места абсолютному противоположению случайного необходимому. Напротив, случайность рассматривается в ее связях с необходимостью, в ее переходе и развитии в необходимость, Энгельс расценивал, как положительную сторону теории Дарвина, тот факт, что Дарвин «в своем составившем эпоху произведении, исходит из крайне широкой, покоящейся на случайности фактической основы». Случайностью, в применении к теории исторического развития организмов, являются наследственные неопределенные изменения. Разумеется, каждое из них, само по себе, закономерно, т. е. возникает по определенным причинам. Но каждое из этих индивидуальных неопределенных изменений объективно случайно по отношению к типичным «массовидным» особенностям данного вида и по отношению к условиям, в которые они попадают. Однако, как указывает Дарвин, именно эти случайные, неопределенные изменения являются тем материалом, за счет которого строятся, под контролем отбора, новые приспособления. Их накопление (и связанных с ними корреляций) и ведет к перестройке организма. При этом накапливаются преимущественно полезные, т. е. приспособительные неопределенные изменения.

Таким образом, в теории отбора категория случайности, независимо от личных философских взглядов самого Дарвина, получает подлинно научное освещение.

Неопределенное, индивидуальное изменение случайно, в указанном выше смысле. Оно составляет то отдельное (то новое, измененное), что диалектически, т. е. в развитии, противополагается общему. Однако это случайное, неопределенное, индивидуальное, отдельное, единичное изменение становится необходимостью, если оно полезно (т. е. имеет приспособительное значение).

В ходе отбора, под влиянием его накопляющего действия, неопределенные, случайные изменения, если только они полезны, развиваются в необходимые, жизненно важные приспособления. Следовательно, случайность развивается в необходимость. В «Происхождении видов» дан ряд примеров, на которых можно показать, каким образом осуществляется этот процесс. Остановимся на некоторых из них. Случайное сходство насекомого с возможными в его местообитании предметами, например, листьями, сучьями, складками коры, пятнами на ней и т. д. оказывается полезным, так как защищает от насекомоядных птиц, не замечающих своей жертвы. Таким образом, это сходство становится приспособлением, дающим насекомому известные преимущества по сравнению с другими, необходимостью, обеспечивающей более интенсивное размножение и жизненный успех вида. Каждое новое изменение, усиливающее сходство насекомого с окружающими предметами и делающее его еще более скрытым, увеличивает его шансы на существование. Так создается удивительное сходство насекомого с предметами его жизненной обстановки.

Если мы примем, что «насекомое первоначально по счастливому случаю оказалось похожим на сухой сучок или опавший лист и что это насекомое слегка изменяется в разных направлениях, мы должны признать, что все те изменения, которые делают его более похожим на такой предмет и тем самым благоприятствуют его защите, будут сохраняться» («Происхождение видов»). Случайные (неопределенные) изменения приводят к закономерному развитию. На основе случайных изменений возможно развитие сложнейших органов. В качестве примера Дарвин берет такой сложный орган, как глаз. Каким образом мог развиться такой орган? Дарвин указывает на многочисленные ступени от простого и несовершенного глаза к наиболее сложно построенному и совершенному и подчеркивает, что каждая такая ступень полезна для ее обладателя. Он указывает также, что глаз подвержен наследственной изменчивости, и полезные изменения закрепляются в потомстве. Все эти факты позволяют утверждать, что мысль о происхождении сложного глаза из простого путем накопления (действием отбора) полезных наследственных изменений — вполне вероятна.

Действительно, в пределах больших естественных групп животного царства можно установить многочисленные градации сложности в строении глаза.

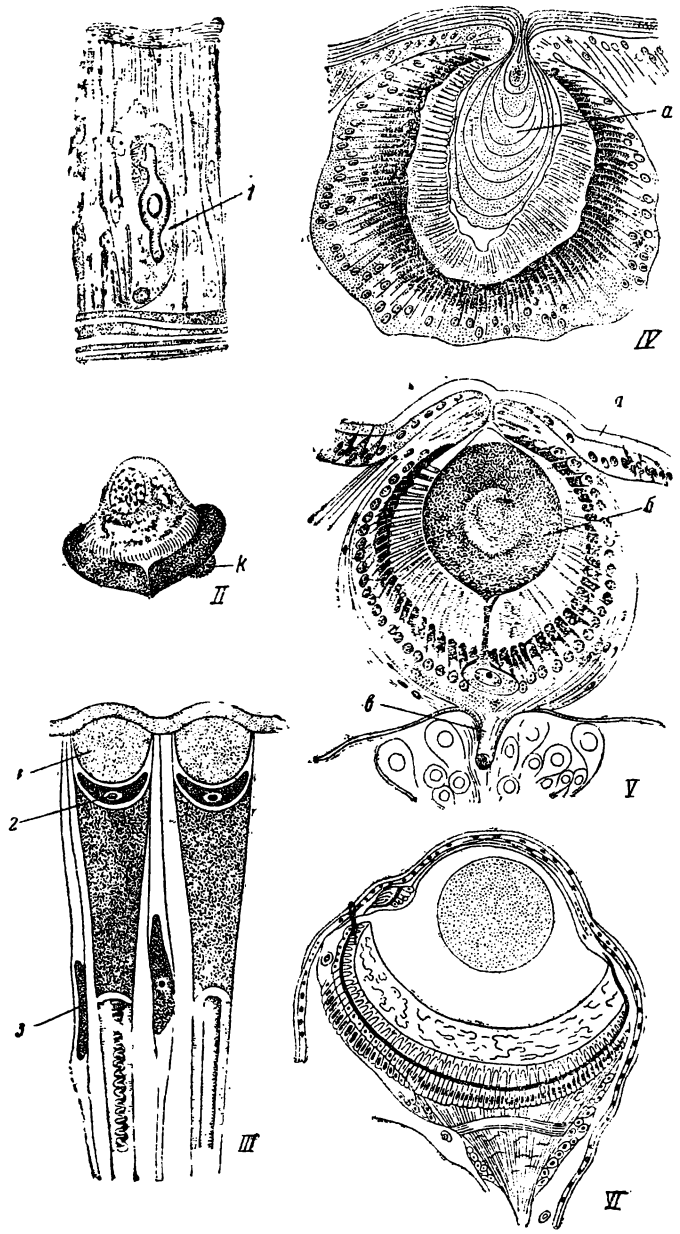


Рис. 23. Постепенное усложнение в строении глаз полихет.

I — фоторецепторная клетка в коже дождевого червя. (Из Беера), II — глазок полихеты Spio fuliginosus. Одноклеточный глазной бокал (к-ядро) охватывает фоторецепторную клетку. (Из Беера), III — расположенные на жабрах глазки полихеты Branchioma vesiculosum: 1 — преломляющее тело, 2 — ядро фоторецепторной клетки, 3 — пигментные диски (Из Беера), IV — глаз Eunice torquata: а — преломляющее тело, в — пигментный слой ретины с чувствительными клетками (Из Ливанова), V — глаз полихеты Phyllodoce laminosa: а — эпителий, б — хрусталик, в — зрительный нерв (Из Беера), VI — глаз полихеты Alciopa contrainii. Обращает на себя внимание сходство с глазом позвоночных. (Из Ливанова)

Проследим, в качестве примера, усложнение глаза в пределах типа кольчатых червей (кольчецы, Annelides). На низших ступенях развития глаз, как таковой, отсутствует, некоторые же функции его принимают на себя особые светочувствительные органы, лишь отдаленно напоминающие глаза. Это так называемые фоторецепторы (светоприемники).

Так, у дождевых червей в кожном эпителии имеются отдельные светочувствительные клетки, связанные с нервной системой. Уже эти примитивные фоторецепторы (рис. 23, *1*), рассеянные в коже, весьма полезны для их обладателя, хотя это даже не орган зрения, а только особо измененные клетки кожи, ставшие светочувствительными. Дневной свет, посредством этих примитивных фоторецепторов, заставляет избегающих его червей держаться в земле, что весьма полезно для них, так как на поверхности земли они были бы истреблены многочисленными дневными животными. Значит, даже на этой примитивной стадии развития, когда глаз представлен всего лишь одной соответственно измененной клеткой, он оказывается биологически полезным, повышая шансы на выживание. Следовательно, относительно незначительные изменения в отдельных клетках кожи перерастают в биологически необходимое защитное приспособление. Этот факт подтверждает мысль Дарвина о полезности даже мелких и незначительных изменений (первые шаги образования органа).

У многих нехищных полихет также имеются примитивные фоторецепторы. Таковы, например, глазки у полихеты Spio fuliginosus (рис. 23, *2*). Они состоят из двух клеток. Одна из них играет роль светочувствительной клетки (фоторецептор), другая — роль пигментного бокала. Четыре таких «глаза» расположены на головном конце червя. Два передних глаза имеют одноклеточный пигментный бокал, два задних — двухклеточный, так что фоторецепторы S. fuliginosus различны по степени сложности. Развитие пигментного бокала представляет существенное улучшение в строении фоторецептора, так как усиливает его светочувствительную функцию.

Несколько сложнее устроены жаберные глаза у другой живущей в трубке полихеты — бранхиомы [Branchioma vesiculosum (рис. 23, *3*)]. Фоторецепторная клетка вытянутой формы, причем передняя ее часть играет роль линзы. За ней лежит ядро, задняя часть клетки превращена в проводящий пучок, а по бокам ее лежат две пигментных клетки. Комплекс таких глазков (омм) собран на жаберных нитях. И эти глазки лишь воспринимают свет и тьму. В них имеется, однако, некоторое усовершенствование: передняя часть клетки превращена в линзу, собирающую свет.

У хищных полихет глаза значительно сложнее. У Eunice (рис. 23, *4*) они имеют форму эпителиальных ямок, внутри которых лежит светопреломляющее тело, поддерживаемое опорными клетками эпителия. Далее следует многоклеточный светочувствительный слой, состоящий из клеток, частично пигментированных. Орган покрыт кутикулой. Подобные глаза значительно совершеннее предшествующих. Во всяком случае они способны к грубому различению предметов. У другой хищной, хорошо плавающей полихеты, Phyllodoce laminosa, развит хрусталик, имеются пигментный слой, светочувствительные клетки и явственный зрительный нерв (рис. 23, *5*). У хищных полихет из семейства Alciopidae глаз приближается по своему строению к глазам позвоночных (рис. 23, *6*). Замечательно, что глаза этих червей способны к аккомодации и, следовательно, к установке на дальность видения.

Избранные примеры относятся, разумеется, к современным формам и не образуют исторического ряда. Тем не менее они показывают степени совершенствования органа и рисуют общую картину, на основании которой можно себе представить, как шёл процесс совершенствования глаза на протяжении его эволюции.

В ходе исторического развития отбор, превращая случайные изменения в приспособления, перестраивает всю систему организма, все его органы, все фазы и стадии его индивидуального развития. Все признаки организма взаимозависимы и обусловлены коррелятивными связями. Поэтому в результате действия отбора живая форма оказывается приспособленной к данному образу жизни в целом ряде признаков, как было показано на примере дельфина. Следовательно, возникает слаженный, целостно и всесторонне адаптированный организм — приспособленная система, а не простая сумма отдельных приспособлений. Так, по выражению, К. А. Тимирязева, из «хаоса случайностей», из случайных, отдельных, неопределенных изменений механизм отбора создает поражающие наше воображение гармоничные органические формы.

§ 5. Проблема органической целесообразности в теории Дарвина. Выше уже указывалось, что Маркс и Энгельс отмечали в качестве большой заслуги Дарвина произведенный им материалистический анализ явлений приспособлений или органической целесообразности. Дарвин предложил убедительное причинное объяснение ее — теорию естественного отбора форм, которые обладают наиболее полезными в данных условиях изменениями.

Рассмотрим этот вопрос подробнее.

По Дарвину, приспособленная, или адаптированная организация составляет основу характеристики любого биологического вида. Из

данных, изложенных в главе V, видно, что приспособление (адаптация) есть такая особенность морфо-физиологической организации живой формы, ее индивидуального развития, ее реакций и поведения, которые обеспечивают существование в конкретных внешних условиях. В этом смысле организация любой формы целесообразна. В ходе онтогенеза, на всех его стадиях и фазах, организм достигает видимого соответствия условиям жизненной обстановки. Этой проблеме Дарвин уделял огромное внимание, так как путем причинного объяснения органической целесообразности достигается причинное объяснение эволюционного процесса.

а) Факты, доказывающие, что адаптация есть реальное, действительно наблюдаемое явление органической природы, были приведены в главе V (§ 8). Ряд других фактов рассматривается дальше.

б) До работ Дарвина эти факты толковались, однако, как свидетельство «скрытого умысла, или цели, обнаруживающихся в процессе созидания организмов» (Тимирязев). Адаптированность организмов сводилась (в скрытой или явной форме) к действию нематериальных факторов, или к проявлению мудрости творца. Констатируя этот факт, крупный ученый XIX века Дюбуа-Раймон указывал, что «давно уже привыкли рассматривать эту проблему, как не решаемую естественным путем».

Итак, до Дарвина органическая целесообразность рассматривалась как одна из загадок природы.

в) Дарвин существенно изменил эту точку зрения. В его теории вопрос ставится следующим образом.

Приспособления возникают из случайных неопределенных изменений. Они исторически развиваются в рядах поколений путем постоянного устранения отбором всех менее приспособленных. Органические формы преобразуются шаг за шагом. В каждом поколении возникают различные изменения, разные, биологически неравные, формы. Одни из них выживают и дают последующие поколения, другие гибнут. Этот процесс продолжается и в последующих поколениях. Таким образом, достигнутое приспособление оказывается не результатом свойства или способности организмов изменяться в соответствии с условиями среды, а результатом выживания «избранных» форм. Можно сказать, что путь к приспособительному совершенству, при всей относительности последнего, устлан останками павших поколений.

Очевидно, приспособление не есть некоторое абсолютное внутреннее свойство данного организма. Наоборот, всякое приспособление оказывается лишь явлением относительного и временного соответствия (конкретного признака или физиологической особенности) конкретным условиям среды.

Понятие «приспособление» и «признак» не обязательно совпадают. Не всякий признак есть приспособление. В новых условиях определенные признаки могут сохраниться, но в то же время они могут потерять значение приспособлений. Следовательно, приспособление относительно, временно, преходяще, оно, повторяем, есть не свойство, а лишь явление отношений конкретных признаков к конкретным условиям.

Из этих фактов вытекает дарвиновское понимание различий между изменением и приспособлением. Изменения могут иметь различное значение: они или полезны, или вредны, или индиферентны. Изменение становится приспособлением только тогда, когда оно полезно. Такова постановка проблемы приспособлений у Дарвина. Ввиду ее важности расмотрим ее подробнее. Прежде всего, если бы организмы обладали особым свойством или способностью всегда изменяться приспособительно, то нельзя было бы констатировать у них

элементов нецелесообразного, или дистелеологического состояния, организации или поведения. В действительности же подобные состояния организации и поведения имеют место. Рассмотрим некоторые примеры.

1. Дистелеологический характер морфологических структур. Естественно, что ожидать среди диких видов частых случаев дистелеологических состояний нельзя. Подобные формы подвергаются естественному истреблению (элиминации).

Тем не менее, дистелеологические морфологические состояния безусловно существуют. Прежде всего сюда относятся многочисленные уродства. Не останавливаясь на них подробнее, следует подчеркнуть, что они возникают как под влиянием внутренних (эндогенных) факторов, так и внешних (экзогенных). И в том, и в другом случае уродливые формы возникают и развиваются в ходе онтогенеза. При этом уродства могут возникать как во внутренних, так и в наружных органах и их системах, приобретая в ряде случаев смертельное (летальное) значение. Самый факт возникновения уродства показывает, что органическая целесообразность относительна и что в самой живой материи нет каких-либо нематериальных «сил», которые направляли бы развитие организма непременно в сторону целесообразной структуры. Единственной такой силой — притом вполне материальной — является естественный отбор, устраняющий всех уродов, которые в данных условиях не жизнеспособны. Однако, нужно иметь в виду, что самое понятие уродства относительно. Некоторые уродства сравнительно жизнеспособны, хотя и должны во многих случаях рассматриваться как дистелеологические состояния. Было, например, установлено, что в населении некоторых видов брюхоногих моллюсков, обладающих нормальной правозавитой раковиной, наблюдаются уклоняющиеся (аберрантные) формы с левозавитой раковиной. Гаузе и Смарагдова (1939) показали, что левозавитые раковины брюхоногого Fruticicola lantzi, при прочих равных условиях, значительно менее жизнеспособны. Авторы полагают, что левозавитые формы обладают дефектом в ассимиляционных процессах и наряду с этим процесс потребления запасов протекает у них физиологически менее экономно. Особенности организации некоторых форм легко приобретают дистелеологическое значение. Так, например, у насекомых наблюдаются дистелеологические состояния при рождении личинок и во время личиночной линьки, а равно в период превращения во взрослую форму (imago). Личинки окаймленного плавунца отрождаются с нежными покровами белого цвета. Было показано (Blunck, 1916), что в это время они очень уязвимы и заметны и многие из них становятся жертвами рыб, лягушек, тритонов, и крупных насекомых. Когда личинки начинают линять, то не всякая линька проходит удачно. Многим особям линька вообще не удается. Нередки случаи, когда личинка не может высвободить ног или головы из старой кожи. Многие из них после линьки бывают настолько утомлены, что не могут достигнуть поверхности воды. Такие личинки поголовно задыхаются.

Своеобразные явления наблюдаются у некоторых низших рачков, например у Bosmina, Podon, Evadne и других форм. Попав на поверхность воды, они не могут вновь погрузиться в нее вследствие несмачиваемости кутикулы. Такое же явление наблюдается у некоторых свободно живущих пресноводных круглых червей и т. п.

Все же в естественной обстановке дистеологические состояния являются исключением. Совершенно другие отношения наблюдаются в тех случаях, когда организмы освобождаются из-под контроля естественного отбора. В этих случаях дистелеологическая организация наблюдается весьма часто. Таковы, например, отношения у одомашненных форм.

У мазаевских баранов наблюдается переразвитие, приводящее к ряду дистелеологических признаков. Так, спираль рогов закручивается столь круто вниз и внутрь, что затылок животного сильно сдавливается. Если у переразвитых баранов не отпиливаются концы рогов, то животные погибают примерно на 2—3-м году жизни. Мошонка мазаевских баранов настолько атонична, что свешивается далеко вниз и мешает ходить. Кожа у них легко повреждается. У переразвитого шортгорнского скота наблюдается понижение продуктивности, плохая молочность. Роды проходят крайне тяжело вследствие переразвития мускулатуры бедра. У некоторых английских свиней наблюдается укорочение черепа, приводящее к неравномерному развитию челюстей. Зубы укороченной верхней челюсти не совпадают с одноименными зубами нижней челюсти и животное плохо пережевывает пищу. Далее наблюдается сужение носовых каналов, чем затрудняется дыхание, животные плохо едят, кашляют и т. п. Дистелеологические явления известны также у собак. У французских бульдогов часто наблюдается закручивание рудиментированного хвоста на бок. Садясь на хвост, собака постоянно раздражает его ткани. Эта травма приводит к образованию кисты. У той же породы наблюдается склонность к злокачественным

опухолям. У хохлатых падуанских кур теменные кости черепа вздуты и продырявлены, что всегда грозит повреждением головного мозга. Хохол у этой породы, намокая во время дождя, свешивается вниз, закрывая глаза. Хохол вообще сужает их зрительное поле. Л. Райт указывал, что некоторые формы хохлатых кур плохо переносят климатические условия открытых и влажных мест. В подобных местах «они мрут, как мухи». Хохол у цыплят голландских кур препятствует им своевременно замечать приближающуюся опасность, и они часто становятся добычей ворон и дневных хищных птиц. У некоторых пород голубей, например, у короткоклювых турманов, птенчики не могут пробить скорлупу яйца, а самки, с их маленькими клювами, не могут кормить своих птенцов. По указанию Дарвина, у польских голубей вокруг глаз сильно развита голая кожа. Иногда она так разрастается, что «один голубь... едва ли мог видеть зерна, подбирая их с земли». У замечательных японских иокагамских петухов (рис. 24) хвостовые перья достигают необычайной длины: до $3^1/_2$—4 м. Такие петухи сидят в особых клетках с верхним светом, а хвост свешивается вниз и всячески охраняется. Когда петуха выпускают на прогулку, присматривающий за ним работник поддерживает хвост на весу, или же хвост наматывают на специальную катушку. У вуалехвостов и телескопов хвостовой и парные плавники в значительной степени утратили свою двигательную функцию, а тело — способность к быстрому скольжению в воде. При попытках быстро плыть вуалехвосты часто зарываются носом вниз, описывая как бы «мертвую петлю» и прекращают поступательное движение.

В условиях искусственного отбора описанные формы продолжают существовать. В естественных условиях они не встречаются, так как были бы немедленно уничтожены действием естественного отбора. Однако, самый факт появления подобных нецелесообразных форм показывает, что организм, сам по себе, вовсе не обязательно целесообразен. Когда органическая форма выключается из действия естественного отбора, у нее сплошь и рядом появляются признаки и особенности, не возможные в естественной обстановке. Наблюдения над культурными линиями плодовых мух (дрозофил) показывают, что они сплошь и рядом не выживают в естественных условиях. Из этих фактов видно, что органическая целесообразность не есть сущность живых форм, или их «основное свойство». Целесообразная организация создавалась в ходе отбора, через элиминацию нецелесообразных форм, в том числе и тех типов, которые могут возникать и существовать под защитой человека. Именно по этим причинам нецелесообразные признаки, возможные у одомашненных форм, элиминируются у диких видов.

2. Дистелеологическое поведение животных также далеко не редкое явление. Рассмотрим некоторые примеры. Почвенная нематода Rhabditis coarctata способна инцистироваться, причем, как правило, цисты прикрепляются к конечностям и даже к ротовым органам жуков. Так как жуки подвижны, то такое использование их полезно для нематоды, обеспечивая ее распространение. Было, однако, показано, что цисты прикрепляются иногда к голове личинок мух. Такие цисты не могут обеспечить распространения нематоды, так как личинки мух не уходят с места кормежки. Совершенно очевидно, что прикрепление цист к личинкам мух нецелесообразно.

Гусеницы процессионного шелкопряда передвигаются скоплениями, причем каждая задняя гусеница идет по паутинному следу соответствующей передней. Фабр проделал следующий опыт. Некоторое количество гусениц было посажено на край стеклянного сосуда. Первая гусеница двинулась по круговому пути, имея перед собой последнюю, замыкавшую плотное кольцо гусениц. Двигаясь друг за другом, гусеницы описывали круг по краю сосуда в течение семи дней. И лишь вследствие случайного отклонения одной из них, непрерывное круговое движение было нарушено. Стабильность инстинктивных действий в описанном случае оказалась нецелесообразной, так как, следуя друг за другом, гусеницы были обречены на голод.

Куколки некоторых бабочек-стеклянниц (Sesiidae) сидят в ходах древесины. С приближением срока отрождения бабочек, они продвигаются к выходу, высовываясь до половины наружу. Перемещение обеспечивается движениями брюшка, снабженного поясами острых шипиков, и имеет приспособительное значение, облегчая выход бабочек, которые не могли бы выбраться наружу из длинного хода. В случае сотрясения дерева, куколки втягиваются обратно в свои ходы. Отрождение бабочек происходит тогда в глубине, они не могут выбраться наружу и поголовно

погибают. Таким образом, реакция куколок, вообще говоря полезная, оказывается весьма рискованной в период рождения бабочек.

Интересный пример дистелеологического поведения можно подчеркнуть из наблюдений Беклемишева (1930) над питанием личинок комара Anopheles. Беклемишев указывает, что личинки Anopheles поглощают пищу не избирательно, механически набивая свой кишечник взвешанными в воде частицами. Состав сестона (взвешанная в воде смесь органических и неорганических частиц), как указывает Беклемишев, „очень часто... может оказаться вредным или опасным для личинок Anopheles, делая непригодными для них те или иные водоемы". Таким образом, механическое поглощение любого сестона показывает, что выживаемость личинок определяется их отношением к среде, а не какой-либо внутренней „изначальной" целесообразностью.

Общеизвестный представитель полезных насекомых, яйцеед трихограмма (Trichogramma evanescens рис. 25), откладывает яйцо в яйце озимой совки.

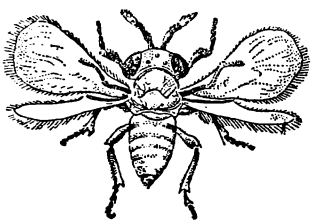


Рис. 25. Трихограмма (Tr. evanescens)

Вместо гусеницы из яйца бабочки выходят молодые трихограммы. Этим пользуются для борьбы с совкой, выпуская трихограмм на площадях, пораженных вредителями. Было замечено, что при очень обильном выпуске трихограмм поражаемость яиц вредителя не увеличивается. Оказалось, что трихограмма откладывает свои яйца в яйца совок, уже зараженные другими трихограммами. Было выяснено, что трихограммы не отличают здоровых яиц от зараженных. Перезараженность яиц совок ведет к тому, что часть развивающихся в них трихограмм гибнет, среди остальных рождаются дефективные, например, карликового роста, с пониженной плодовитостью или вообще нежизнеспособные. Таким образом, в биологии самой трихограммы имеются дистелеологические черты, ограничивающие ее размножение.

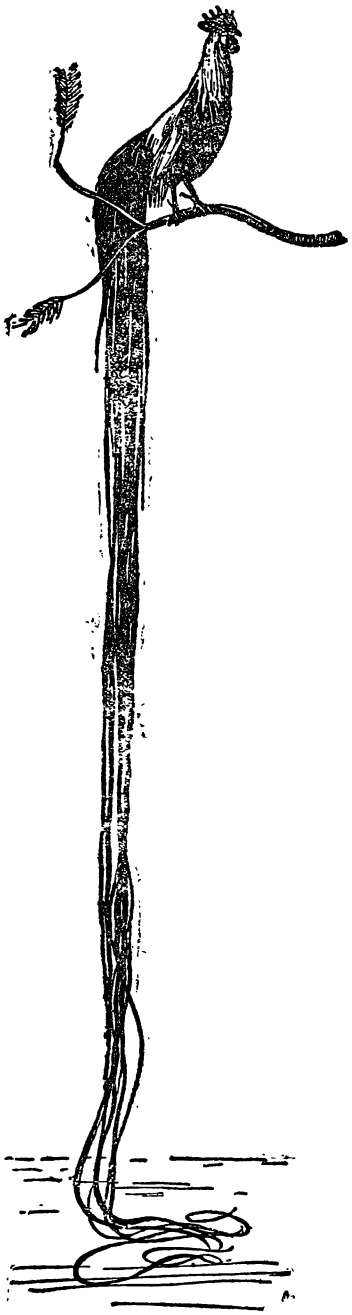


Рис. 24. Иокагамский петух (С фотографии)

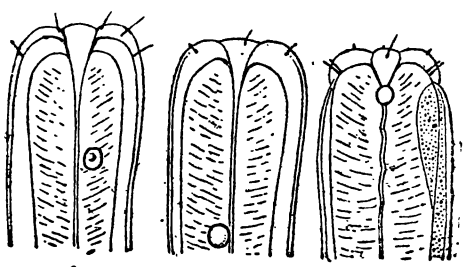


Рис. 26. Три вида нематод из рода Monhystera

1 — почвенная форма, 2 — пресноводная, 3 — морская (1,2 — по де-Ману, 3 — по Парамонову)

Известно, что амфибии не переносят длительного пребывания на сухой, нагретой солнцем, почве. Тем не менее автор наблюдал, например, лягушек, которые пытались преодолеть железнодорожную насыпь в жаркий летний день. Многие из них остались на насыпи и высохли под лучами солнца. Был описан случай, когда в

жаркий июльский день на накаленный черноземный грунт (температура на поверхности земли достигала 62°) вылезла зеленая жаба Bufo viridis и тут же высохла (Огнев и Воробьев, 1924).

Русская выхухоль Desmana moschata приспособлена к водному существованию и делает в берегах водоема норы, выходное отверстие которых открывается только в воду. В нормальных условиях это выгодно, так как обеспечивается полная безопасность от возможных наземных врагов и непосредственный контакт с водной средой и кормовой базой. Файст (1921) описал последствия зимних паводков, когда холодная вода заливает лед озера и берега, затопляя норы выхухоли. Строение нор становится причиной гибели животных, которые не могут выйти на поверхность земли, а уходят в воду, т. е. под лед, где задыхаются и гибнут. Следовательно, то, что было полезным в одних условиях, оказалось гибельным в других.

Описанные случаи также говорят против представления об органической целесообразности, как «основном свойстве» живых форм.

3. Неполнота или приближенность приспособительной организации. Если все же в подавляющем большинстве случаев организмы всесторонне приспособлены к своей жизненной обстановке, то эти приспособления обычно носят лишь приближенный, а не абсолютно совершенный характер. Приспособление, говоря словами Дарвина, «не может быть признано наилучшим из всех возможных при любых возможных условиях».

В очень большом числе случаев морфологическая организация живых форм настолько мало специализирована или так неспецифична, что по ней трудно определить свойственный им образ жизни. На рис. 26 показаны три вида свободно живущих нематод. Одна из них живет в почве, другая в пресной воде, третья в полусоленых водах лимана, пограничных с морем. Тем не менее, их морфологическая организация совершенно однотипна. Подобные случаи не составляют редкости. Высокая специализация не достигается, если в ней нет биологической необходимости или если в данной среде нет более совершенных конкурентов. Например, у оляпки, как говорит Дарвин, «самый проницательный наблюдатель, исследующий мертвую птицу, не заподозрил бы подводных привычек, а между тем эта птица... существует только благодаря своей способности нырять, пользуясь своими крыльями под водой и цепляясь ногами за камни». Как известно, оляпка охотится под водой за личинками водных насекомых, моллюсками и ракообразными. Ее морфологические приспособления к подводным экскурсиям не специфичны, но, очевидно, иметь такую организацию биологически достаточно.

В ряде случаев морфологическая организация приводит даже исследователя к ошибочным выводам об образе жизни соответственных организмов. Например, подушкообразная форма растения не всегда свидетельствует об его приспособленности к холоду, так как эта же форма свойственна некоторым сухолюбам жарких областей. У животных сплошь и рядом обнаруживаются те же отношения. Американский крот Scalopus aquaticus имеет большие плавательные перепонки на лапах, откуда происходит и его видовое название. Однако последнее было дано Линнеем, не знавшим, что этот крот ведет не водяной, а обычный для кротов подземный образ жизни. Вообще об адаптивном значении признака можно судить только в том случае, когда выяснено его отношение к соответствующей среде.

Дарвин приводит в «Происхождении видов» целый ряд примеров. «Тот, кто верит, — писал он, — что все существа созданы такими, какими мы их теперь видим, должен порою испытывать изумление при виде животного, привычки которого не соответствуют его строению». Дарвин упоминает о горных гусях, которые обладают перепончатыми лапами, но лишь изредка приближаются к воде. Фрегат, как правило, не опускается к поверхности океана, «а между тем все четыре пальца у этой птицы соединены перепонками». Напротив, лысухи — типичные водяные птицы, а между тем «пальцы их только оторочены перепонкой». Водяная курочка хорошо плавает, хотя ее морфологический облик ничего не говорит об этом. Один из дятлов — Colaptes campestris имеет все типичные приспособления для лазанья по деревьям. Тем не менее, — пишет Дарвин, — «в некоторых обширных областях эта птица не лазит по деревьям и строит свои гнезда в норах по берегам рек», тогда как в других местностях этот же дятел «посещает деревья и выдалбливает дупло для своего гнезда в их стволах». Можно было бы привести очень большое число аналогичных примеров. Они показывают, что совершенство приспособлений в ряде случаев весьма

приближенно, неполно, далеко от идеала. Приспособления никогда не бывают абсолютно совершенными, но зато, как в описанных выше примерах, они часто едва выражены и не специфичны. Эти факты также говорят против изначальной целесообразности, как «основного свойства», изначальной способности организма к целесообразным реакциям. Очевидно, описанные выше формы далеки от совершенства, хотя и осуществляют свои жизненные задачи. Весьма вероятно, что несоответствие их организации образу жизни свидетельствует о начинающихся или недавно возникших изменениях в этом последнем. При этом морфологическая организация еще не изменилась. Вообще в природе нет механически однотипного соответствия между организацией живой формы и средой ее обитания и ее образом жизни. Сплошь и рядом одни и те же жизненные задачи выполняются различными органами. Так, у некоторых растений крылья семян образованы за счет выростов прицветных чешуй (хвойник, Ephedra), у других — завязи (ревень и джузгун Calligonum), у третьих — в результате разрастания долей околоцветника и т. п.

Аналогичные факты широко распространены. Мы не можем создать трафаретной схемы адаптаций, которые имели бы универсальное применение. Очень многие высокогорные растения, например, приспособляясь к низким температурам, приобретают типичное строение холодолюбов: приземистый рост, распластанные и даже прижатые к земле (она не так быстро охлаждается) стебли и т. п. На Алтае, в зоне подвижных осыпей некоторые высокогорные растения скрывают свои длинные побеги под слоем угловатых камней. У холодолюбов наблюдается сильное опушение листьев и лепестков (эдельвайс). Многие растения приобретают форму плотной подушки, состоящей из скученных, связанных побегов. Одно алтайское растение Saussurea involucrata обладает бледнозелеными листьями, свернутыми, как кочан капусты. Если их раздвинуть, то в пространстве между ними обнаруживаются корзинки темнофиолетовых цветов! Некоторые высокогорные растения не имеют всех описанных выше приспособлений. Их стебли вздымаются вверх, листья совершенно гладкие, общий морфологический облик не сходен с таковым холодолюбов. Тем не менее, их адаптации против холода весьма совершенны. Их ткани изобилуют обширными межклетниками, в которых сохраняется нагретый днем воздух.

Таким образом, приспособления к холоду оказываются неожиданно многообразными, осуществляясь самыми различными средствами.

То же и у животных. Как известно, хвостовое оперение птиц имеет существенное значение в полете. У плохих летунов, в особенности у многих нырковых птиц, хвостовое оперение коротко и слабо развито. Однако в некоторых случаях слабое развитие хвостового оперения сочетается с относительно быстрым полетом. В этих случаях рулевую функцию хвоста берут на себя снабженные плавательными перепонками лапы (например, у чистика, Cephus grillea).

Следовательно, только экологическое наблюдение может точно выяснить функцию органа, и эта последняя в ряде случаев может оказаться совершенно неожиданной. Эти факты хорошо подчеркивают относительность приспособлений, отсутствие абсолютной, раз навсегда данной, шаблонной равнозначности между органом и его функцией в определенной среде.

Как правило, приспособление достигает лишь той степени совершенства, *которая достаточна в данных условиях*. Высокое совершенство приспособлений дельфина к водному образу жизни определяется совершенством плавательных приспособлений рыб, за которыми дельфин должен охотиться в условиях широкого морского простора. Он *не может* уступать им в адаптированности к водному образу жизни, а наоборот, *должен* превосходить их, иначе его питание окажется ограниченным.

Когда условия жизни не предъявляют столь высоких требований, приспособления не достигают и столь высокого совершенства, так как

жизненные задачи выполняются и без них. Отсюда понятно и существование форм, организация которых неспецифична или даже, по видимости, не соответствует данной жизненной обстановке.

Это обстоятельство ясно указывает, что приспособление не дано заранее, как некое свойство организма, а определяется в каждом конкретном случае соответствующими условиями среды. Если, например, в данных условиях лов рыбы может быть достигнут без специаль-



Рис. 27. Малый суслик

На фоне профиля типичной растительности полынной пустыни.

ных приспособлений, то не будет стимулов и к их возникновению и развитию. Так, наша пресноводная кутора нападает на окуней, обладая едва выраженными приспособлениями к плаванию.

4. Приспособления, как выражение отношений между организмом и средой. Из сказанного выше видно, что мерой совершенства каждого приспособления является внешняя среда. Как правило, большинство приспособлений остается таковым

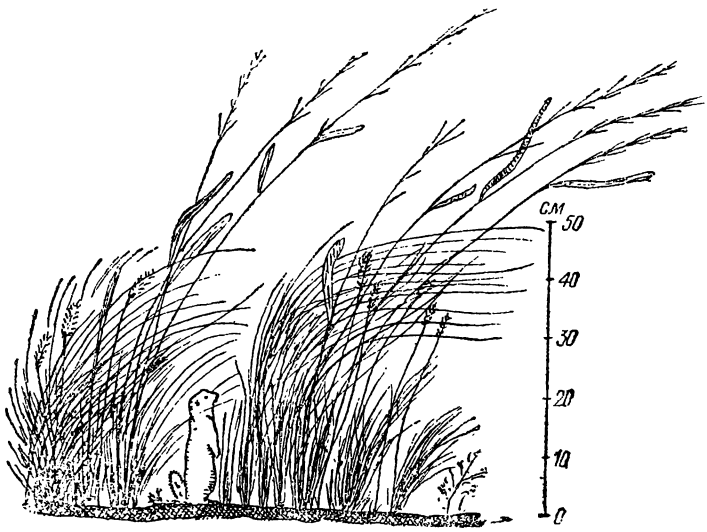


Рис. 28 — он же

На фоне профиля типичной растительности ковыльной степи (По Бируле)

лишь в совершенных конкретных условиях. Им свойственна пространственная и временная относительность. То, что является приспособлением в одних условиях, перестает быть им в других.

Исследования биологии малого суслика показали, что в условиях полынной полупустыни поведение этого грызуна построено по принципу: «первому заметить врага и своевременно уйти от него в нору» (Бируля, 1941). Это поведение в условиях полынной пустыни целесообразно и отвечает интересам индивидуальной и коллективной защиты колонии сусликов от врагов. Тревожный свист одного из них служит предостерегающим сигналом для других. Однако исторически сложившееся поведение теряет свое адаптивное значение в густом и высоком травостое ковыльных степей, где труднее во-время заметить врага и где сигнализация не оберегает и всю колонию (рис. 27, рис. 28). В новых условиях целесообразное поведение потеряло свою адаптивную значимость.

Приведем еще один наглядный пример. Личинки малярийного комара Anopheles maculipennis очень многочисленны в водоемах, заросших роголистником (Ceratophyllum) урутью (Myriaphyllum) и трехдольной ряской (Lemna trisulca), тогда как обилие плавающих рясок, а также кувшинок и белых лилий для личинок неблагоприятно. Если плавающие ряски покрывают, как часто наблюдается, все водное зеркало водоема, то затрудняется доступ атмосферного кислорода к личинкам. Было установлено, что если количество кислорода в воде ниже 4 миллиграммов на литр, то развитие личинок становится не возможным (Беклемишев, 1932). Часто наблюдается, что водоемы покрываются и заполняются различной водной растительностью. Следовательно, количественное распределение в них личинок неизбежно окажется очень пестрым, а степень их адаптированности в разных условиях весьма различной.

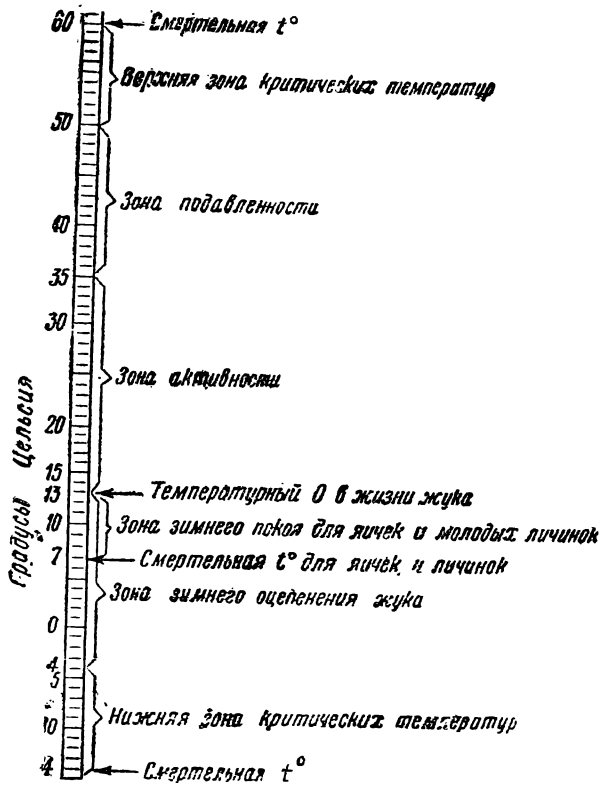


Рис. 29. Шкала температурных лимитов жизни хлопкового долгоносика (Из Гёнтера)

Физиологическая приспособленность к определенным условиям вообще играет огромную роль. Рис. 29 показывает пределы температурных лимитов жизни хлопкового долгоносика, его яиц и личинок. «Зона активности» жука замкнута в относительно узкие пределы и уже — 7° являются смертельной температурой для его яичек и личинок. Очевидно, что эти факторы лимитируют и распространение жука.

Опаснейший вредитель сельского хозяйства, луговой мотылек характеризуется следующими оптимумами и пределами тепла и влажности (табл. 6).

ТАБЛИЦА 6

Фазы развития	Температура, °С		Влажность, %	
	оптимум	пределы	оптимум	пределы
Яйцо	26—30	11—37	100—25	100—0
Гусеница I стадии	24—30	9,5—40	100—85	100—75
Гусеница II—V стадий	18—33	13—37	100—80	100—30
Куколка	22—30	12,5—38	100—60	100—5
Взрослые насекомые	22—25	18—32	100—80	100—60

Эти данные безусловно определяют в известной мере тот факт, что физиологическая приспособленность вида в разных частях ареала различна (по значению и степени). Следовательно, концентрация вида в разных частях ареала неизбежно будет пестрой, как и видно, например, на карточке распространения лугового мотыль-

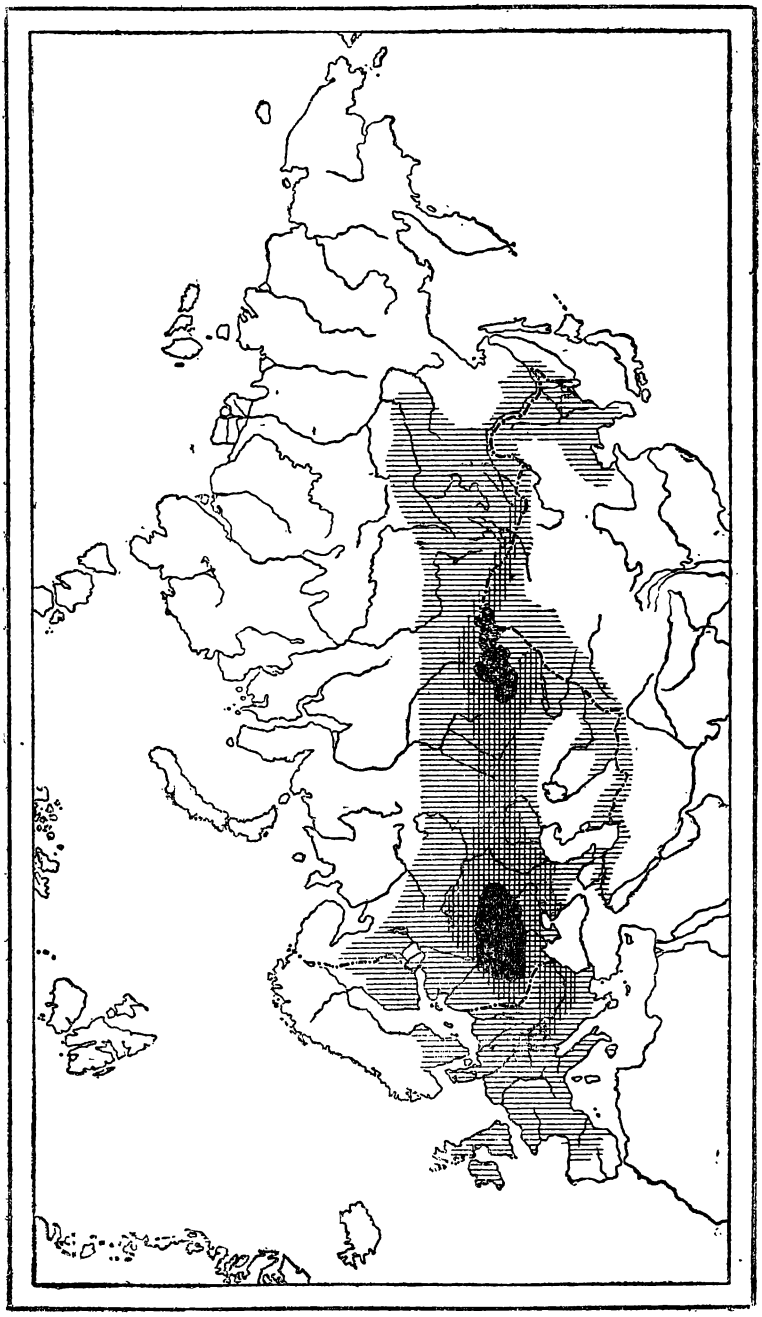


Рис. 30. Карточка распространения лугового мотылька (По Кожанчикову)

ка (рис. 30). Таким образом, причины неравномерного распределения вида в границах его ареала определяются пределами его морфо-физиологических адаптаций. В смене этих связей большую роль играют также сами организмы.

Одним из частных проявлений влияния данного организма на адаптивную ценность признаков других организмов являются отношения между хищником и его жертвой. И в этих случаях наблюдаются изменения адаптивной значи-

мости признаков. Например, столь действительное средство защиты, как колючий, иглистый покров ежа, не действителен против филина, который разрывает его на части и заглатывает куски тела своей жертвы вместе с иглами. Известно также, что сумчатый волк овладевает ехиднами и поедает их вместе с кожей и иглами. Следовательно, защитные приспособления этих животных теряют свое адаптивное значение при наличии указанных хищников, оставаясь действительными в отношении других.

Было показано (Беляев, 1927), что если окраска богомолов соответствует окраске растений, на которых сидят эти насекомые, то последние оказываются хорошо замаскированными. В этих случаях некоторые птицы — в опытах Беляева чеканы-каменки и пустельги — поедают преимущественно тех богомолов, окраска которых отлична от фона растений. Если же окраска соответствует последнему, то птицы истребляют богомолов лишь частично. Таким образом, совпадение окраски богомола с окраской субстрата, т. е. гомохромия, полезно и имеет защитное, адаптивное значение, несовпадение, или гетерохромия, — вредно. Однако адаптивное значение гомохромии было действительно, когда истребителями были чеканы и пустельга. Когда же на площадку налетели вороны, то они съели и гомохромных и гетерохромных богомолов, т. е. «приспособленных» и «неприспособленных». Адаптация не как свойство организма, а как выражение отношения, выступает здесь весьма явственно.

Относительность адаптаций была также хорошо показана Сюиннертоном (1919). По Сюиннертону, несъедобность или съедобность некоторых насекомых, выделяющих пахучие защитные экстракты, определяется не только свойствами последних, но также физиологическим состоянием птицы. Каждое насекомое защищено своей «несъедобностью» только в отношении тех птиц, которые в данный момент недостаточно голодны, чтобы есть его. При большем же голоде поедается и такое «несъедобное» насекомое. При меньшем — оно не берется и будет съедено более съедобное. Относительность адаптации здесь вполне явственна.

В описанных выше примерах была показана относительность приспособлений к условиям, изменяющимся в пространстве. Однако, уместно различать также относительность приспособлений во времени. Эта последняя доказывается фактами вымирания многочисленных видов, родов, отрядов, а в некоторых случаях — классов и даже типов. Некоторые данные по этому поводу уже приводились. Общей причиной вымирания видов является утрата приспособляемости к новым условиям среды, хотя, конечно, детали этого процесса в каждом отдельном случае — различны.

Выводы. Итак, фактический материал подтверждает дарвиновскую интерпретацию органической целесообразности. Эта последняя прежде всего, несомненно, существует. Приспособленность органических форм к их жизненной обстановке — бесспорный факт. Однако приспособленная или «целесообразная» организация не есть «изначальное свойство» организма. Целесообразная организация создается в ходе истории органической формы путем постоянного уничтожения (элиминации) менее целесообразных. Приспособления всегда относительны. В естественной обстановке постоянно наблюдается колебание адаптивной значимости признаков и физиологических свойств и даже переход приспособлений в свою противоположность. Правда, подобные случаи еще плохо изучены, и только поэтому их сравнительно мало обнаружено. Как говорит Дарвин, «согласно теории естественного отбора скорее представляется удивительным то, что не открыто еще большего числа подобных случаев отсутствия абсолютного совершенства».

Это замечание Дарвина показывает, насколько глубоко и методологически правильно понимал он явление органической целесообразности.

§ 6. Методологические ошибки в воззрениях Дарвина. Таким образом, теория Дарвина обладает рядом положительных сторон. Основная из них — в том, что Дарвин вскрыл подлинную диалектику исторического развития органических форм. Выше было уже отмечено, что диалектико-материалистическая концепция Дарвина носит, однако, лишь стихийный характер. Правда, это лишний раз подтверждает правильность диалектико-материалистического мировоззрения. Сам того не подозревая и не ставя себе подобных целей, Дарвин показал

законы диалектического развития в их живом действии. Однако именно стихийность диалектики Дарвина, не связанная с диалектико-материалистической философией, привела к тому, что многие формулировки различных положений Дарвина полностью противоречат внутренней диалектике его эволюционной концепции.

Так, выше было показано, что содержание теории Дарвина четко свидетельствует о том, что органическая эволюция качественно прерывиста. У Дарвина имеются отдельные диалектические формулировки этой проблемы и тут же, рядом с ними, мы находим совершенно неверные представления об эволюции, как о плавном, постепенном процессе, лишенном каких-либо скачков. Natura non facit saltum — эту неверную формулу Лейбница Дарвин охотно применяет для характеристики накопляющего действия естественного отбора, последствием которого является именно скачок, — качественная прерывность эволюции в непрерывных сериях поколений.

Элементы постепеновщины, ходячая идея плавного развития была широко распространена в науке дарвиновской эпохи. Она оказала влияние на его формулировки. Это тем более досадно, что неверной лейбницевской формулой Дарвин пытался главным образом иллюстрировать тот факт, что приспособленная живая форма создается не путем чуда, не внезапным творческим актом, а путем постепенного накопляющего действия отбора. Эта мысль, в применении к естественным видам, совершенно правильна. Однако она облечена Дарвином в наивную форму.

Серьезнейшим дефектом методологических построений Дарвина является его толкование причин борьбы за существование. Последнюю он рассматривал главным образом как результат перенаселения, основываясь при этом на концепции Мальтуса.

Энгельс совершенно четко указал на ограниченность этого положения Дарвина, хотя в ряде случаев борьба за существование действительно связана с перенаселением. Энгельс подчеркивает, что от подобных случаев необходимо отграничивать «те условия, при которых виды изменяются, — старые вымирают, а их место занимают новые, более развитые — без наличия такого перенаселения: например, при переселении растений и животных в новые места, где новые климатические, почвенные и прочие условия вызывают изменение». Подобные случаи происходят «без всякого мальтузианства». По Энгельсу, необходимо отличать «две совершенно разные вещи:

1) отбор под давлением перенаселения, где наисильнейшие, быть может, и выживают в первую очередь, но могут оказаться вместе с тем и наислабейшими в некоторых отношениях;

2) отбор благодаря большей способности приспособления к изменившимся обстоятельствам, где выживающие индивиды лучше приспособлены к этим обстоятельствам...»

Первая форма отбора связана с конкуренцией между организмами, когда, разумеется, перенаселение играет важную роль. Однако, в любой естественной обстановке организмы борются также с окружающими физико-химическими условиями среды. Ясно, что этого рода борьба не связана с перенаселением. Следовательно, последнее не есть общая или основная причина борьбы за существование.

Неверные представления Дарвина о причинах борьбы за существование коренятся, разумеется, в общественно-исторических условиях его эпохи. Мы уже указывали, что мальтусовская концепция значения перенаселения пользовалась в Англии середины XIX в. большим распространением и успехом. Дарвин, несомненно, находился под влиянием мальтусовских идей. Он писал, что его учение о борьбе за существование, как следствии перенаселения, есть «учение Мальтуса, с еще большей силой приложенное ко всему растительному и

животному миру, так как здесь не может оказывать влияния ни искусственное увеличение пищи, ни благоразумное воздержание от брака».

Учение Мальтуса Дарвин использует без надлежащей критики его. Некритическое отношение к мальтузианским спекуляциям было подвергнуто резкой и уничтожающей критике основоположниками марксизма. В письме к Энгельсу Маркс иронически замечает: «Замечательно, что Дарвин в среде животных и растений вновь открывает свое английское общество с его разделением труда, конкуренцией, открытием новых рынков, «изобретениями» и мальтусовской «борьбой за существование». Ту же мысль подчеркивает и Энгельс.

Некритически ссылаясь на Мальтуса, перенося его концепцию на отношения в царстве животных и растений, Дарвин тем самым, вопреки своим личным гуманным идеям, открывает выходы к неверной мысли, что развитие человеческого общества и органической природы совершается на основе однокачественных законов. Как пишет Маркс в цитированном выше письме, «у Дарвина царство животных представляет собою гражданское общество». Допуская механистический перенос общественных взаимоотношений на органическую природу, Дарвин, по указанию Энгельса, открывает тем самым и обратную возможность — распространения «зоологических» законов на общество. Разъяснив ошибку Дарвина, перенесшего концепцию Мальтуса на органическую эволюцию, Энгельс писал: «Проделав этот фокус... очень легко потом опять перенести эти учения из истории природы обратно в историю общества; и весьма наивно было бы утверждать, будто тем самым эти утверждения доказаны в качестве вечных естественных законов общества».

Все сказанное выше изобличает порядочную дозу наивности и классовой ограниченности философской концепции Дарвина. Он настолько далек от основных идей исторического материализма, от идей Маркса и Энгельса, что в рассматриваемых вопросах ему изменяют его блестящие способности строгого аналитика фактов и процессов. Дарвин не замечает, что его теория борьбы за существование и отбора опровергает реакционную концепцию Мальтуса. «Дарвин, — писал Маркс, — в своем превосходном сочинении не видел, что он опровергает теорию Мальтуса, открывая в царстве животных и растений «геометрическую» прогрессию. Теория Мальтуса основывается как раз на том, что он... геометрическую прогрессию человека противопоставляет химерической «арифметической» прогрессии животных и растений».

Отмеченный выше недостаток теории Дарвина показывает, что он не занимался вопросом о качественном различии форм развития. Проблема эволюции самих законов эволюции им не ставилась. Правда, в работах Дарвина мы находим элементы этой важной проблемы. Так, он совершенно ясно устанавливает, что закон отбора, несомненно, претерпел под влиянием человека известную эволюцию. По Дарвину, естественный отбор перешел под влиянием человека в особую форму бессознательного отбора, когда человек, одомашнивая на заре культуры различные растительные и животные формы, просто сохранял наиболее нравящиеся ему формы, не задаваясь целями планового создания определенных пород или сортов. В условиях низкой культуры содержимые человеком организмы подвергаются действию естественных условий борьбы за существование. Бессознательный отбор — переходная фаза от естественного отбора к методическому.

Однако, и сам естественный отбор на протяжении истории не был однокачественным. Как основной закон органической эволюции, он сам эволюировал.

Этот вопрос будет рассмотрен в специальной части нашего курса. Дарвин не ставил его, как самостоятельную проблему. Наоборот, как и его современники, и в частности подобно Лайеллу, Дарвин, по своим воззрениям, был ближе к униформистской точке зрения, согласно которой эволюция лика земли и организмов во все времена подчинялась одним и тем же законам. Законы природы понимаются, следовательно, не в их развитии, а как нечто неизменное, т. е. метафизически.

РАЗДЕЛ ТРЕТИЙ

СПЕЦИАЛЬНЫЙ КУРС ДАРВИНИЗМА

ГЛАВА VII

ОРГАНИЧЕСКАЯ ЭВОЛЮЦИЯ, КАК ОБЪЕКТИВНОЕ ЯВЛЕНИЕ ПРИРОДЫ

§ 1. Введение. Как уже было указано, систематический курс дарвинизма открывается обзором фактов, свидетельствующих в пользу трансформизма. Дарвин основал свою теорию на почве большого числа фактов, отчасти известных ему по данным современной литературы, но главным образом лично им собранных за время его путешествия на «Бигле». Факты эти убедили его в явлениях трансформации видов и послужили ему отправным пунктом к построению теории отбора. В «Происхождении видов» они вошли в состав ряда глав (X—XIV), посвященных фактическому обоснованию теории эволюции.

Примерно в том порядке и в той форме, как это было сделано Дарвином, фактическое обоснование эволюционной теории вошло в практику науки под названием д о к а з а т е л ь с т в э в о л ю ц и и. После работ Дарвина они разрабатывались целым рядом других авторов. В своем классически чистом виде доказательства эволюции излагаются преимущественно в работах авторов XIX века, в период, когда еще приходилось действительно доказывать преимущества эволюционной теории в объяснении ряда биологических фактов, по сравнению с теорией творения (креационизм). Защитники эволюционной теории пользовались обычно следующим методом. Излагались ряды фактов основных биологических наук, которые затем оценивались в свете эволюционной теории и креационизма. В результате этой оценки (обычно добросовестной и вполне научной) доказывалось, что дарвинистско-эволюционная точка зрения дает биологическим фактам вполне естественное, и как подчеркивал Дарвин, о д н о з н а ч н о е, а потому и убеждающее объяснение, тогда как креационистская теория такого единого объяснения им не дает. Отсюда следует вывод о справедливости и доказанности эволюционной точки зрения.

В настоящее время подавляющее большинство ученых признает, что органическая эволюция есть объективное явление природы. Тем не менее надо владеть логикой доказательств эволюции. Их изучение позволяет конкретно ознакомиться с о б ъ е к т о м науки об органической эволюции, т. е. с фактом эволюционного процесса. А это очень важно, так как отсекает в корне ошибочное представление, будто бы дарвинизм не имеет своего объекта исследования. Доказательства эволюции очевидно выявляют этот объект, и в этом их методологическое значение.

Как же следует строить доказательства эволюции? Со времени появления работ Дарвина установилось традиционное использование различных данных основных биологических дисциплин — палеонтологии, биогеографии, сравнительной анатомии, эмбриологии и т. д., которые свидетельствуют в пользу эволюционной теории. При таком обзоре доказательств эволюции получалось так, что дарвинизм, не имея, якобы, своего объекта исследования, черпает свои данные из ряда других наук, а не из собственной сокровищницы знаний. Классификация доказательств эволюции строилась не по-проблемно, а по признаку дисциплин, из которых они извлекались. Мы в нашем курсе построим доказательства эволюции по-проблемно. Что же именно нам предстоит доказать?

Прежде всего необходимо установить, что весь органический мир исторически целостен, пронизан чертами единства, т. е. имеет монофилетическое происхождение. Во-вторых, исходя из факта многообразия живых форм, нужно выяснить, что это последнее — прямой результат эволюционных преобразований организмов. Чтобы установить это, необходимо показать, однако, существование исторического процесса преемственных преобразований живых форм. Далее, для этой же цели нужно показать, каким же образом, в условиях монофилетического происхождения, возникло многообразие живых форм. Ведь это многообразие, как уже указывалось (гл. IV), не может быть представлено в виде прямого ряда форм — от низших к высшим и, напротив, значительно естественнее отображается в форме «древа жизни», со многими одновременно существующими ветвями. Очевидно, что возникновение такого «древа жизни» естественнее всего представить себе, как следствие широкой дивергенции (рис. 22). Стало быть, нужно доказать факт именно дивергентной эволюции. Наконец, должно быть показано, что эволюционный процесс носит приспособительный характер, т. е. осуществляется через приспособление организмов к эволюирующим условиям среды.

Таковы основные задачи, стоящие перед нами.

§ 2. Факты, свидетельствующие об исторической целостности (монофилетическом происхождении) органического мира. О справедливости этого положения свидетельствует огромное количество общеизвестных биологических фактов, которые мы лишь напомним, остановившись на главнейших из них.

а) Если органический мир исторически целостен, т. е. имеет монофилетическое происхождение, то следы этой общности его генезиса должны, в той или иной степени, сохраниться в организации любой живой формы. Ближайшие доказательства правильности этого предположения заключены в особенностях организации и функций растительных и животных клеток, т. е. в цитологических фактах. Не задерживаясь на деталях, напомним, что организация животной и растительной клеток принципиально, несомненно, идентична. Особенно демонстративны в этом смысле сходные закономерности митотического деления клеток (рис. 92), протекающего и в животных и в растительных клетках однотипно, по существу — по одной и той же схеме, в порядке одинаковых фаз кариокинеза, совершенно сходного «поведения» хромосом и т. п. Не менее замечательно всеобщее распространение процессов редукционного деления (мейозиса) половых клеток (рис. 93). Процессы мейозиса, по существу, сходны повсюду. Наконец, строение и процессы оплодотворения половых клеток повсюду принципиально однозначны. Поэтому схемы митоза, мейозиса и оплодотворения, показанные на рис. 92—94, годны, за исключением некоторых деталей, для объяснения этих процессов у самых различных живых форм. Упомянутые факты могут быть объяснены только на

почве представления о единстве всей органической природы, т. е. монофилетическом происхождении ее.

б) Сказанное выше может быть, однако, подтверждено и другими данными. Можно говорить не только о принципиальном сходстве в морфологической организации клеток и их делении, но и в целом ряде общих проявлений жизни в них. Явления питания, обмена веществ, роста, возбудимости, размножения и т. п. могут быть сведены к определенным закономерностям, которые иллюстрируются с равным успехом как на животном, так и на растительном материале. Именно на почве этого факта возможно и построение особой дисциплины — общей биологии, всё содержание которой — сплошное доказательство существования признаков и закономерностей жизни, общих для животных и растений. Наличие таких общих для них признаков и закономерностей жизни позволяет защищать взгляд, согласно которому жизнь, как целое, имеет единый «корень» происхождения — только этим и могут быть естественно объяснены упомянутые факты. Мы свободны также от чисто абстрактных, косвенно обосновываемых доказательств существования такого общего «корня». Напротив, мы знаем группу организмов, удовлетворяющую представлениям о нем. Таковы, как известно, жгутиконосцы, совмещающие, как класс, признаки животных и растений. Мы имеем солидные основания полагать, что за счет древних жгутиконосцев возникли два мощных ствола — царство животных и царство растений, и тот факт, что зелёные жгутиконосцы входят как в зоологическую, так и в ботаническую систему, с точки зрения дарвиниста, всегда останется лучшим доказательством единства органического мира — монофилетического происхождения его.

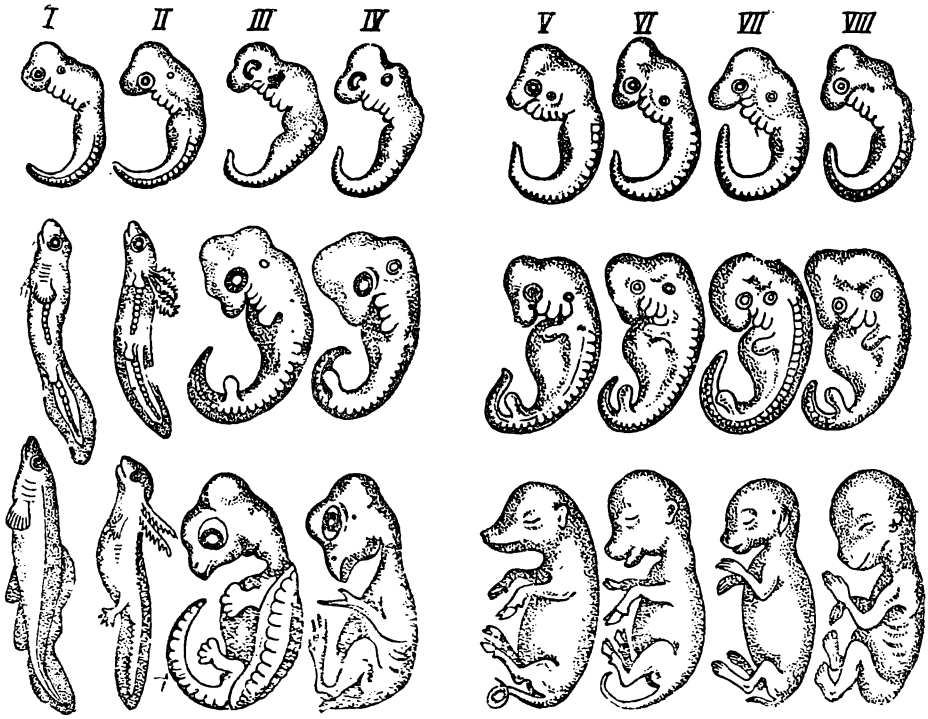


Рис. 31. Явление сходства между эмбрионами позвоночных

В вертикальных рядах: I — рыба, II — амфибия, III — рептилия, IV — птица, V — VIII — млекопитающее. Сходство очень велико на ранних стадиях развития (верхний ряд) и менее выражено на более поздних стадиях (онтогенетическая дивергенция, или обособление по Бэру). Из Роменса

в) От изложенных выше общих данных перейдем к некоторым деталям. Если мы, вслед за Дарвином, можем представить себе органический мир в форме разветвленного «дерева (коралла) жизни» со многими «пучками» боковых ветвей, то каждый такой «пучок» (сравни группы видов, берущих свое начало от общего основания, рис. 21), очевидно, имеет монофилетическое происхождение. Таким образом, мы можем себе представить, что, например, все позвоночные возникли от одного корня. Если это так, то при всем многообразии организации позвоночных, мы должны найти в этой последней следы общности их генезиса. Справедливость этой мысли легко показать.

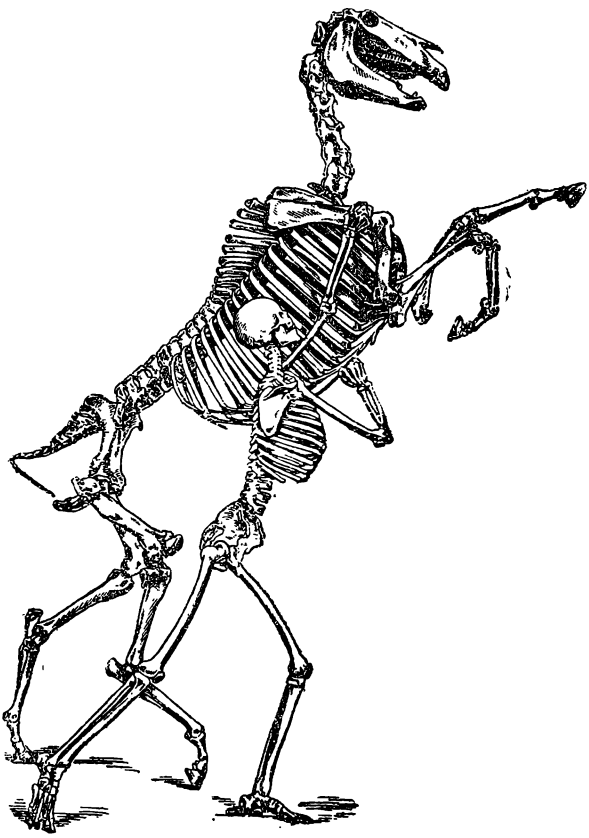


Рис. 32. Единство плана строения лошади и человека (Из Мэтью)

Одним из доводов в ее пользу может служить изумительное сходство эмбрионов позвоночных животных (рис. 31), на которое было обращено внимание многих исследователей задолго до Дарвина (гл. IV). Сходство между эмбрионами позвоночных носит, при этом, не поверхностный и не случайный характер, а напротив вполне закономерный, касаясь не только общей морфологии тела, но распространяясь также на детали их организации. Нельзя при этом говорить о сходных условиях существования представителей различных классов позвоночных — рыб, амфибий, пресмыкающихся, птиц и млекопитающих и, следовательно, объяснять это сходство аналогичными условиями развития. Напротив, сходство между эмбрионами сохраняется в о п р е к и глубоким различиям в условиях развития. Ту же картину находим мы и за пределами класса позвоночных. Едва ли, например, возможно говорить об одинаковых условиях развития морских, пресноводных и особенно паразитических ракообразных. Однако многим из них, неза-

висимо от среды обитания, свойственна личиночная стадия — науплиус. Подобные явления сходства эмбриональных стадий развития, в пределах естественных групп, могут получить только одно рациональное объяснение, не требующее каких-либо натяжек, а именно: это сходство есть прямое выражение родства.

г) Перейдем теперь к сравнению взрослых фаз развития. Рис. 31 показывает, что с наступлением более поздних стадий развития эмбрионов сходство между ними затушёвывается накоплением нарастающих различий. Сходство между взрослыми формами еще менее полно. Однако, внимательное сравнительно-анатомическое исследование обнаруживает, что и взрослые формы одной и той же естественной группы сохраняют черты глубокого принципиального сходства. Различия между ними покоятся на сходной основе.

Это факт явственно выступает, если мы учтем, что, как правило, многообразным формам одной естественной группы организмов свойственен общий или единый план строения (план композиции по Кювье).

Под планом строения понимается определенный тип организации. Например, позвоночным животным свойственен общий тип, или план строения. На рис. 32 показано единство плана строения скелета лошади и человека. С бросающимся в глаза постоянством сохраняются составные части скелета: осевой скелет (позвоночный столб), череп, передний (плечевой) и задний (тазовый) пояса конечностей, соответствующие им передние и задние конечности. Следовательно, в основе представленных на рис. 32 скелетов лежит единство общего плана их организации. Явление это распространяется на все системы органов, как наружных, так и внутренних.

Аналогичные отношения могут быть установлены и в пределах других типов животного, а равно и растительного царства. Явление единства плана строения требует причинного объяснения. Учение Дарвина дает простой ответ: наличие единства общего плана строения у многообразных видов одной естественной группы объясняется единством их происхождения.

Ценность этого ответа, однако, ограничивается тем, что единство плана устанавливается только для отношений внутри естественных групп, в конечном счете — для видов одного типа.

Разумеется, не может быть и речи об едином плане, например, для всех типов животного царства. Однако исторический взгляд на органическую природу приводит к необходимости установления связей между отдельными типами и, следовательно, между отдельными планами строения. Возможно ли связать отдельные типы? Да, возможно. Отдельные типы не являются замкнутыми системами организации. В зоологии и ботанике можно найти большое число примеров, из которых видно, что высшие типы организации выводятся из примыкающих к ним низших типов. Иногда связи между отдельными типами необычайно наглядны. Таковы, например, отношения между кольчецами (аннелиды, Annelides) и членистоногими. Проницательный Кювье не без основания соединял их в одну ветвь — членистых (Articulata). Так, представителям обоих типов свойственно сегментное строение тела, каждому сегменту (кольцу) тела соответствует всегда лишь одна пара придатков (парноподий у аннелид, членистые ножки у членистоногих), центральная нервная система в пределах обоих типов представлена брюшной нервной цепочкой, и там и здесь имеется окологлоточное нервное кольцо. Эти черты, указывающие на близость между обоими типами животных, получают еще более глубокий смысл, если мы вспомним замечательную организацию первичнотрахейных (Protracheata). У представителей этой группы еще сохраняются ти-

пичные сегментарные выделительные органы (как у кольчецов), конечности нерасчленены (как параподии кольчецов), стенка тела (как у кольчецов) представлена типичным кожно-мускульным мешком, а с другой стороны, у них имеются примитивные трахеи и ротовые конечности — признаки, свойственные членистоногим.

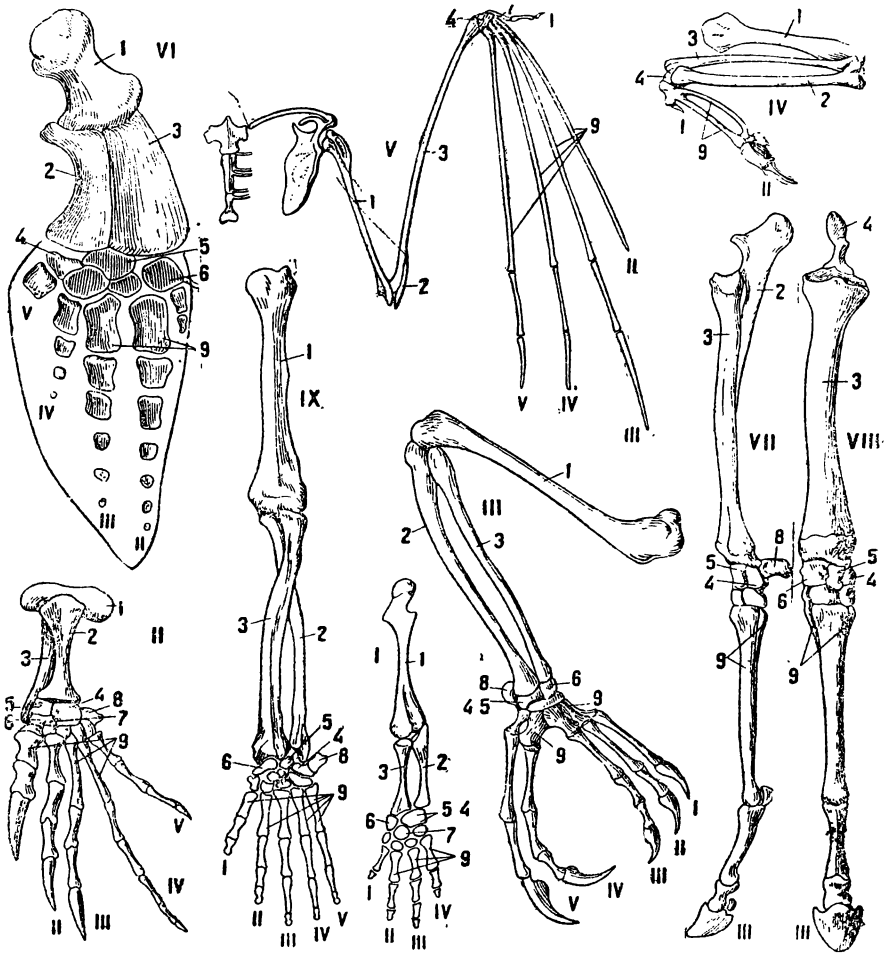


Рис. 33. Полная специальная гомология.

Крупные римские цифры обозначают: I — нога саламандры, II — нога трехкоготной черепахи, III — нога хамелеона, IV — нога (крыло голубя, V — крыло летучей мыши (Vespertilio murinus), VI — нога (плавник) дельфина (Phocaena communis), VII — VIII — нога лошади, IX — нога обезьяны. Повсюду: 1 — плечо, 2 — локтевая кость, 3 — лучевая к., 4 — ulnare, 5 — intermedius, 6 — radiale 7 — centrale, 8 — pisiformis, 9 — пясть. Римские цифры у пальцев показывают пальцы от первого до пятого (По разным авторам, преимущественно из Бючли)

Аналогичным образом, т. е. сравнительноморфологическим методом, устанавливается наличие связей и между другими типами животного царства. Исследователь, занятый этими вопросами, стремится составить общее генеалогическое древо, в котором устанавливаются связи между всеми типами животного царства.

Аналогичное генеалогическое древо строится и для растительных групп. Правда, связи между типами часто неясны. Однако с точки зрения дарвиниста это вполне понятно. Неясность сходства между представителями разных типов — результат утраты сходства, т. е. результат изменяемости.

Единство плана строения в пределах естественной группы организмов, как выражение их филогенетического родства, носит при этом

детальный характер, проникая в структуру и общую архитектонику отдельных органов и частей тела. Это обстоятельство еще резче и убедительнее подчеркивает, что сходство есть следствие и выражение родства. Сказанное видно из того факта, что, например, животным, обладающим сходным планом строения, свойственны гомологичные органы. В широком смысле слова, под гомологией понимается сходство между органами одинакового происхождения. Гомология наблюдается в различных формах. По Гегенбауру (1874) следует различать общую и частную гомологию. Мы здесь рассмотрим сперва последнюю, так как она охватывает отношения между органами одинакового происхождения, принадлежащими разным организмам, построенным по одному плану. В этих случаях факты явственного родства между различными формами одной естественной группы выступают очень ярко. На рис. 33 показаны примеры полной специальной гомологии — правые передние конечности ряда позвоночных. Всюду, как видим, сохраняется один и тот же план строения и притом не только для более крупных частей передней конечности (плечо, обе кости предплечья), но и для деталей организации пясти и запястья. Эти явления ярко свидетельствуют о родстве и не могут быть объяснены ничем иным, например, сходным образом жизни, так как на рис. 33 подобраны конечности форм, ведущих различный образ жизни.

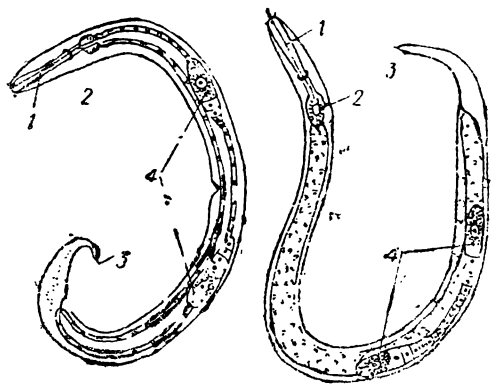


Рис. 34. Две нематоды из сем. Chromadoridae

Слева морская форма, справа — пресноводная. Несмотря на различие в среде обитания, сохраняется тот же план строения. 1 — пищевод, 2 — бульбус, 3 — концевая трубка выделительных хвостовых желез, 4 — яичник (По Шурманс-Стекговену и де Ману)

Сказанное выше по поводу передней правой конечности с той же убедительностью проявляется при сравнении решительно всех частей тела, общей топографии органов и т. п. Это обстоятельство в высокой степени облегчает приведение многообразия форм в известную систему, в пределах которой, например, сходные виды образуют одну естественную группу. На рис. 34 показаны два вида нематод из семейства Chromadoridae. Прозрачность кутикулы позволяет видеть сходство их анатомической организации — один и тот же общий план ее, который сохраняется при всех частных различиях между ними. Явление родства выступает совершенно ясно, особенно, если учесть, что представленные на рис. 34 виды нематод весьма различны по местообитаниям (пресноводная и морская). Глубоко различная среда их местообитания и различия в образе жизни обусловили их видовые различия. Однако внешняя среда, на данном отрезке времени, не отразилась на общих им основных признаках. Эти последние накладывают на них общую печать. Каждая естественная группа организмов характеризуется общей для всех входящих в ее состав видов системой признаков, развивающихся у всех особей этих видов, независимо от условий существования.

Таким образом, например, в любой части света, в любых климатических условиях, на севере, в тропиках, в условиях пустыни и на болоте любой вид злаков, характеризуясь своими видовыми призна-

ками, составляющими его особенные черты, в то же время будет обладать признаками, общими для всех злаков.

Каковы же причины этого замечательного явления, определяющего границы естественной группы? Почему известная естественная группа видов (например, злаки), при всем их частном многообразии, сохраняет в любом климате общие им всем черты, по которым тотчас устанавливается, что, например, данное растение — злак, или что данная нематода принадлежит к сем. Monhysteridae и т. п.? Совершенно очевидно, что такое стойкое сохранение известной системы общих сходных признаков, не исчезающих при любых условиях существования, — прямое следствие общности их происхождения. Этот простой и ясный ответ подчеркивает, что любая естественная группа берет начало от общего корня. Отсюда и понятно, что виды одной естественной группы должны иметь известное число общих им всем признаков.

д) До сих пор мы имели дело с фактами морфологического порядка. Однако, каждый организм имеет конкретную морфо-физиологическую характеристику, и форма любого органа и организма в целом всегда неразрывно связана с их функциями, с их физиологией. Очень большое число физиологических и биохимических фактов свидетельствует о единстве, монофилии отдельных естественных групп. Напомним и здесь некоторые примеры.

Известно, например, что гемоглобин и близкие ему пигменты входят в состав крови очень многих животных. Кроме позвоночных, близкие к гемоглобину пигменты имеются у немертин, пиявок, полихет, олигохет, у некоторых насекомых (Chironomus), ракообразных, некоторых моллюсков (Planorbis corneus) и т. п.

Сравнение химического состава гемоглобина позвоночных и пигментов беспозвоночных животных показывает, что при всех различиях они обладают значительным сходством. Так (по Гриффитсу), красящее вещество крови дождевого червя содержит 53,86—53,91% *C*, 7,02—7,10% *H*, ? *N*, 0,37—0,41% *S*, 0,39% *Fe*. Состав гемоглобина у позвоночных: 51,15—54,87% *C*, 6,76—7,39% *H*, 16,17—17,94% *N*, 0,39—0,85% *S*, 0,33—0,59% *Fe*. Таким образом, и там и здесь имеются одни и те же элементы в близких соотношениях.

Сравним содержание аминокислот в гемоглобине лошади и дождевого червя. Гемоглобин лошади содержит 2,38% триптофана, 0,74% цистина, 8,31% лизина, 3,57% аргинина, 8,13% гистидина, 3,38% тирозина. Красящее вещество крови дождевого червя содержит: 4,41% триптофана, 1,41% цистина, 1,73% лизина, 10,07% аргинина, 4,68% гистидина, 3,47% тирозина. Различия значительны (чему не следует удивляться, если вспомнить разницу в систематическом положении), но общий аминокислотный состав все-таки сходен.

Эти явления показывают, что можно говорить об элементах некоторой общности физиологической организации беспозвоночных и позвоночных.

К подобным же выводам можно притти на основании изучения функциональных особенностей целого ряда органов животных и растений. Так, например, мочевая кислота, как продукт обмена, обнаруживается у большого числа форм — от простейших (Protozoa) до хордовых. Ферменты типа трипсина и пепсина известны не только в пределах почти любой группы животного царства, но также у насекомоядных (плотоядных) растений.

Принимается, что эволюционное развитие животного мира привело к формированию двух главных стволов его: первичноротых (Prototostomia) и вторичноротых (Deuterostomia). Первые включают почти всех беспозвоночных, вторые — хордовых, иглокожих и некоторые другие группы. Деление на первичноротых и вторичноротых основывается

преимущественно на эмбриологических данных, т. е. на данных морфологии.

Работы целого ряда авторов показали, что деление на два больших ствола животного царства, установленное на основании эмбриологических данных, может быть обосновано и физиологической характеристикой. Так, в мышцах хордовых имеется особое органическое соединение — фосфаген. При раздражении мышцы фосфаген распадается на креатин и фосфорную кислоту. Фосфаген, или креатинофосфат был найден в мышцах всех хордовых. Далее, в мышцах первичноротых (большинство беспозвоночных) было обнаружено вещество, близкое к фосфагену, но в нем на месте креатина был найден аргинин. Следовательно, вместо креатинофосфата, у первичноротых имеется аргининофосфат.

Эти факты биохимического родства и различий могут быть объяснены только тем, что основные типы беспозвоночных действительно образуют одну главную ветвь эволюции, а хордовые (и некоторые другие группы, в том числе иглокожие) — другую.

Нужно указать еще на один интересный, с эволюционной точки зрения, факт. В мышцах некоторых групп организмов, а именно у части иглокожих, у кишечнодышащих, а равно у асцидий обнаружены как аргинино-, так и креатинофосфаты. Это обстоятельство указывает на отсутствие резких границ между обоими главными дивергентными стволами животных и подчеркивают факт монофилетического происхождения животного царства.

Аналогичные выводы могут быть сделаны по отношению к другим данным физиологии. Значительный интерес представляют, в частности, преципитиновые реакции.

Уже давно было показано, что инородные белковые тела (сыворотки), введенные в кровь животных, вызывают образование в ней особых антител. Если, например, ввести сыворотку угря в кровь кролика, собаки и змеи (Чистович, 1899), то сыворотки крови этих животных дают с сывороткой крови угря специфический осадок, тогда как с сыворотками рыб осадка не получалось. Было проделано большое число экспериментов, приведших к аналогичным результатам. Антитела, вырабатывающиеся в крови при введении в нее чужеродных белков, получили название преципитинов.

Если ввести сыворотку человека в кровь кролика, то в ней вырабатывается преципитин, который дает осадок с кровью человека и человекообразных обезьян, однако не дает его при введении в кровь любых других животных.

Из этого ясна близость крови человека и человекообразных обезьян. Совершенно также преципитин кролика, полученный введением ему крови лошади, давал осадок с кровью осла, но не давал его в крови других животных. Этим же методом была показана биохимическая близость крови лошади, осла и тапира; собак и лисиц, домашней свиньи и дикого кабана и т. п. Аналогичные данные были получены для ряда беспозвоночных животных. Введением в кровь кролика экстрактов растений была доказана биохимическая близость пластических веществ многих видов растений и была сделана попытка построить на данных преципитиновых реакций естественную систему некоторых растительных групп.

Как видим, изложенные данные показывают, что физиология дает ценные доказательства в пользу представлений о филогенетическом единстве живых форм.

Значительный интерес представляют также многочисленные факты паразитологии, некоторые из которых ниже указаны. Впервые Фурман (1908) сформулировал правило, по которому каждая естественная

группа птиц характеризуется специфичной в видовом отношении гельминтофауной, паразитирующей только в пределах данной группы птиц. В свете этого правила интересно отметить сходство гельминтофауны американских и австралийских сумчатых, установленное Цшокке (1904). Очевидно, что это сходство показывает родство американских и австралийских сумчатых. Гаррисон (1915) показал видовое сходство пухоедов, обитающих в перьевом покрове африканских страусов, американского нанду и австралийского казуара. Так как австралийская область, как материк, обособилась еще в эоцене, то указанное сходство фауны пухоедов прямо подтверждает родство перечисленных птиц и их монофилетическое происхождение.

Изложенный выше материал позволяет сделать следующие общие выводы:

1. Ряд фактов (см. а, б) показывает, что все живые организмы при всем многообразии их организации, обладают известными чертами сходства в клеточном строении и в общих им всем проявлениях жизни.

2. Каждая естественная группа организмов (см. в, г) характеризуется, при всем многообразии видов, входящих в ее состав, сходными закономерностями эмбрионального развития, единым планом строения и гомологичными органами, сходно расположенными в соответствии со сходной общей архитектоникой тела.

3. Ряд фактов физиологии и биохимии свидетельствует о сходстве между организмами различных естественных групп.

4. Все эти факты (1, 2, 3), вместе взятые, получают естественное объяснение в свете идеи о монофилетическом происхождении органического мира в целом и каждой естественной группы в частности. Если именно эта идея дает упомянутым фактам единственное естественное объяснение, то стало быть последние являются доказательствами исторической целостности органического мира.

§ 3. Факты, свидетельствующие о преемственных исторических преобразованиях или эволюции живых форм. Факты свидетельствующие об этом, весьма многочисленны, охватывая все данные биологии. Из их числа остановимся лишь на некоторых.

а. Прежде всего, данные табл. 1 (стр. 6) показывают факт закономерной смены форм животного и растительного мира на протяжении последовательных геологических эпох. В табл. 1 всюду подчеркнуто угасание старых форм и возникновение новых. Если табл. 1 ничего не говорит о преемственной смене отдельных видов, то зато в ней, при внимательном изучении, найдется материал, позволяющий заметить последовательное преобразование отдельных естественных групп. Так, в силуре происходит преобразование беззамковых плеченогих в замковые, Nautiloidea с прямыми раковинами заменяются формами с закрученными раковинами, цистоидеи уступают место бластоидеям, древние четырехлучевые кораллы — шестилучевым, на смену регулярным морским ежам появляются иррегулярные и т. п. Во многих подобных случаях палеонтологический материал позволяет явственно констатировать, что эта смена форм осуществляется в порядке изменения предшествующей организации и преобразования ее в новую. Другими словами, констатируется эволюция отдельных естественных групп организмов.

б. Нужно, однако, отметить, что изложенные факты еще не дают точных доказательств эволюции. Поэтому, хотя, например, Кювье своими личными исследованиями обнаружил факт смены форм и преобразования отдельных естественных групп в последовательных геологических горизонтах, он все же не делал отсюда эволюционных выводов и объяснял эту смену форм теорией катастроф (глава IV). Для

установления факта преемственной смены форм надо найти случаи, когда мы можем проследить последовательное преобразование серии родов и видов, в которых можно показать, что конкретные виды-потомки происходят через превращение видов-предков.

Классическим примером подобных случаев служит эволюция предков современной лошади, которую мы и рассмотрим.

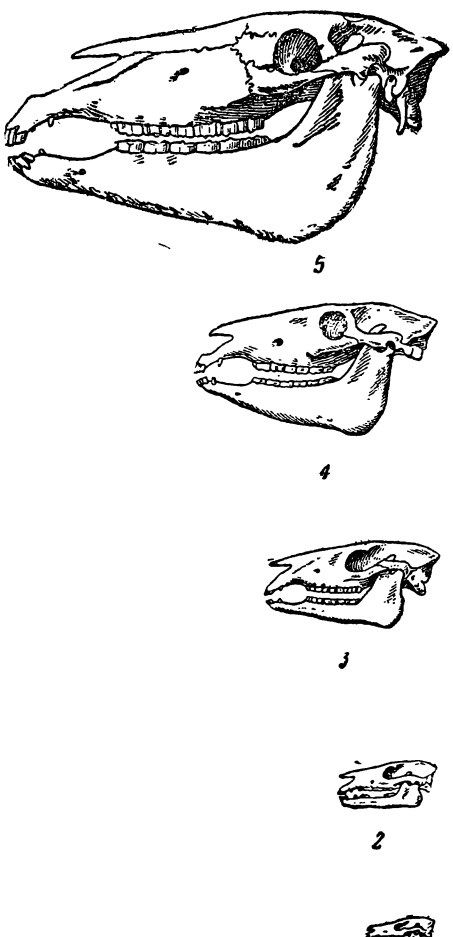


Рис. 35. Черепа некоторых предков лошади, сопоставленные в одном масштабе
1 — эогиппус, 2 — орогиппус, 3 — мезогиппус, 4 — меригиппус, 5 — лошадь (Из Мэтью)

Эволюция лошади охватывает большой промежуток времени. Древнейший предок лошади Eohippus относится к началу третичного периода, тогда как современная лошадь Equus известна только с плейстоцена, т. е. относится к четвертичному периоду (рис. 35, 36).

Виды рода Eohippus были маленькими лесными животными, высотой в 30 *см*. Они имели по четыре пальца на передних и три на задних ногах, что облегчало хождение и бег по топкой почве лесных болот. Судя по неспециализованным зубам, питались эти животные мягкой растительной пищей. Относятся они к нижнему эоцену Северной Америки.

За этой формой следуют среднеэоценовые орогиппусы (Orohippus), у которого на передних ногах имеются еще развитые 4 пальца. В верхнем эоцене появляется эпигиппус (Epihippus), у которого 4-й палец явственно уменьшен.

В олигоцене жил потомок предыдущих форм — мезогиппус (Mesohippus, рис. 36). У видов этого рода — три пальца, но при этом средний палец (третий) заметно сильнее остальных. Рост достигает 45 *см*.

В отмеченном ряду, в соответствии с изменением строения конечностей и роста, намечаются интересные изменения в зубной системе. Рис. 37 показывает, что бугорчатые передние зубы эогиппусов, приспособленные, как сказано выше, к мягкой растительной пище, превращаются у эпигиппусов в зубы с бороздками (гребнями). Это достигается слиянием отдельных бугров. Эволюция захватывает и ложнокоренные зубы. У эогиппусов они имеют треугольную форму, у эпигиппусов они становятся похожими на коренные (моляры), приобретая четырехугольную форму. Этот процесс моляризации ложнокоренных зубов, зависимый от перехода к более грубой степной растительной пище и необычайно характерный для лошади, делает ложнокоренные зубы похожими на коренные (моляры).

В верхнем олигоцене мезогиппус уступает место целому ряду форм: миогиппусу (Miohippus, рис. 36), анхитерию (Anchiterium), парагиппусу (нижний миоцен, рис. 36). Миогиппус и анхитерий жили в лесу, сохраняли сильно развитые боковые пальцы, служащие опорой

на мягкой лесной почве. Напротив, парагиппус отличался более короткими боковыми (IV и V) пальцами (рис. 36) и, повидимому, придерживался открытых пространств, обладая более быстрым бегом и более крупным ростом.

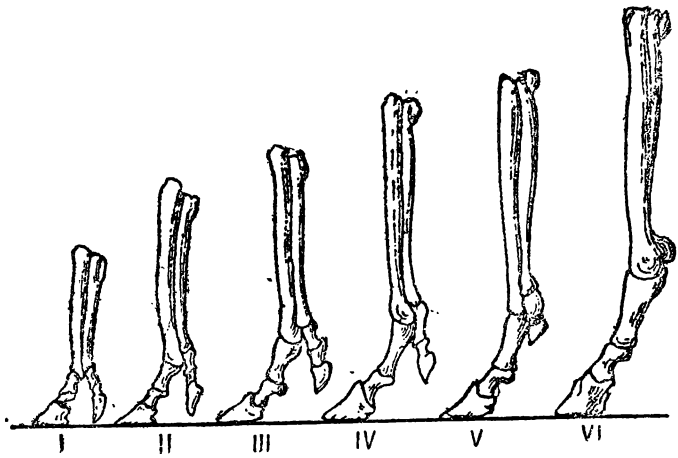


Рис. 36. Профильное изображение передних конечностей ряда лошадиных предков

1/5 естественной величины. 1 — Miohippus Bairdii, средн. олигоцен, 2 — M. intermedius, верхн. олигоцен, 3 — Parahippus atavus, средний миоцен. 4 — Merichippus primus, средний миоцен, 5 — M. eohipparion, средн. миоцен, 6 — Pliohippus Lalianus, нижний плиоцен (Из Вебера)

Первые две ветви вымерли бесследно, а парагиппус явился родоначальником следующего этапа лошадиного «ряда», — меригиппуса (Merichippus). Меригиппусы, несомненно, были жителями открытых пространств, причем у разных видов этого рода идет процесс укорочения боковых пальцев, у одних видов они длиннее (рис. 36), у других — короче, последние — прогрессивнее и ближе к быстроногим однопалым лошадям.

Наконец, у плиогиппуса (Pliohippus, плиоцен, рис. 36) этот процесс заканчивается. Плиогиппус — это древняя американская однопалая степная лошадь. Ее производят от меригиппуса. Последний, кроме того, является родоначальником гиппариона (нижний плиоцен), у которого имелось три пальца, из них второй и третий — рудиментарные. Гиппарион имел широкое распространение, проник даже в Евразию, но, повидимому, вымер бесследно.

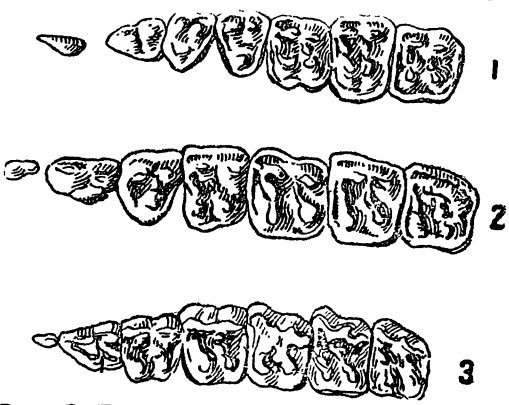


Рис. 7. Процесс моляризации ложнокоренных зубов у предков лошади

1 — эогиппус, 2 — орогиппус, 3 — эпигиппус. У эогиппуса все ложнокоренные имеют еще треугольную форму (Из Вебера)

В течение плиоцена плиогиппус дает еще одну однопалую форму — плезиппуса. По форме и размерам он уже близок к современной, известной с плейстоцена лошади Equus и, по данным американских исследователей (Мэтью) должен рассматриваться, как непосредственный предшественник ее. Возникнув в Америке, современная нам лошадь затем проникает в Евразию в числе нескольких видов. Что касается упомянутого американского плиогиппуса, то в верхнем плио-

цене от него, кроме плезиппуса, отчленяется ряд других форм (гиппидиум, оногиппидиум и др.), присущих Южной Америке, которые затем вымирают. В конечном счете все американские лошади вымерли, а европейские уцелели и затем вторично попали в Америку, на этот раз завезенные сюда вместе с завоевателями-европейцами, в начале XVI в.

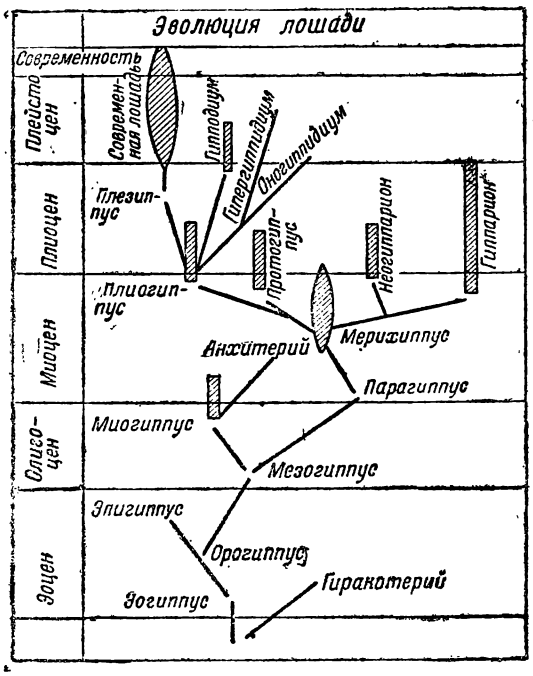


Рис. 38. Схема эволюции лошади. По Мэтью, с сокращениями.

В общем, отношения между перечисленными выше формами могут быть представлены изображенной на рис. 38 схемой, причем на ней показаны, кроме перечисленных форм и некоторые другие, образующие боковые, бесследно вымершие ветви. Таковы, кроме упомянутых анхитерия и миогиппуса, маленький гиракотерий, живший в эоцене и близкий к эогиппусу, с которым он связан, повидимому, общим происхождением.

Краткий обзор эволюции лошадей убедительно показывает процесс эволюции, ведущий к возникновению новых видов путем преобразования их предков.

Совершенно сходное заключение можно сделать при рассмотрении другого примера — эволюции слоновых (хоботных). В истоках эволюционного ряда слонов можно констатировать (рис. 39) относительно мелкие формы, представленные жившими в олигоцене меритериями, достигавшими величины современных тапиров. Меритерии были еще далеки от слонов, в частности, по строению зубной системы. От них берут начало олигоценовые палеомастодонты, которые, в общем уже сильно напоминают слонов, в особенности по строению черепа. Рядом с палеомастодонтами следует поставить файомию (Phiomia), повидимому, боковую ветвь слонового ствола. От файомии происходит целый пучок форм — средне- и верхнемиоценовые трилофодоны, нижнеплиоценовые тетралофодоны и другие формы (рис. 39, вся правая часть), которые целиком вымерли.

Что касается палеомастодонтов, то их дальнейшая эволюция приводит к возникновению новых форм мастодонтов, которые рассматриваются, в свою очередь, как предки стегодонов (рис. 39). Последние образуют переход от мастодонтов к настоящим слонам, представленным в геологической современности вымершим мамонтом и индийским и африканским слонами.

Если проследить изменения, которые характеризуют современных слонов по сравнению с их предками, то можно констатировать следующие черты: 1) увеличился рост, 2) мощного развития достиг хобот, 3) развились резцы верхней челюсти, превратившиеся в бивни, 4) остальные зубы подверглись редукции, кроме коренных, которые сильно развиты у современных слонов; 5) число поперечных гребней на зубах у современных слонов увеличено. Так, у Palaeomastodon (рис. 39, внизу) их три, у Mastodon этих гребней бывает пять и шесть, у стегодона имеется 6—12 низких, крышеобразно построенных гребней. Наконец, у современных слонов их до 27 (индийский слон). Изменились, конечно, и другие признаки. В целом, картина эволюции слонов явственно носит дивергентный характер, связана с вымиранием множества древних форм и вместе с тем приводит к усилению и накоплению новых изменений.

В обоих избранных примерах (лошади, слоны) явственно видно, что смена форм во времени носит преемственный характер и что лошадь и слоны являются современными нам этапами длительного процесса эволюции. Примеров этого рода мы знаем относительно боль-

шое число и некоторые филогенетические деревья отдельных естественных групп (например, головоногих моллюсков, сем. верблюдов, некоторых групп парнокопытных и т. д.) разработаны примерно с той же степенью полноты, которая достигнута в отношении сем. лошадиных и группы хоботных.

в. О факте преемственности в преобразовании форм свидетельствует также наличие так называемых переходных форм, под которыми понимаются формы, преемственно связывающие во времени две соседние группы — предшествующую и последующую.

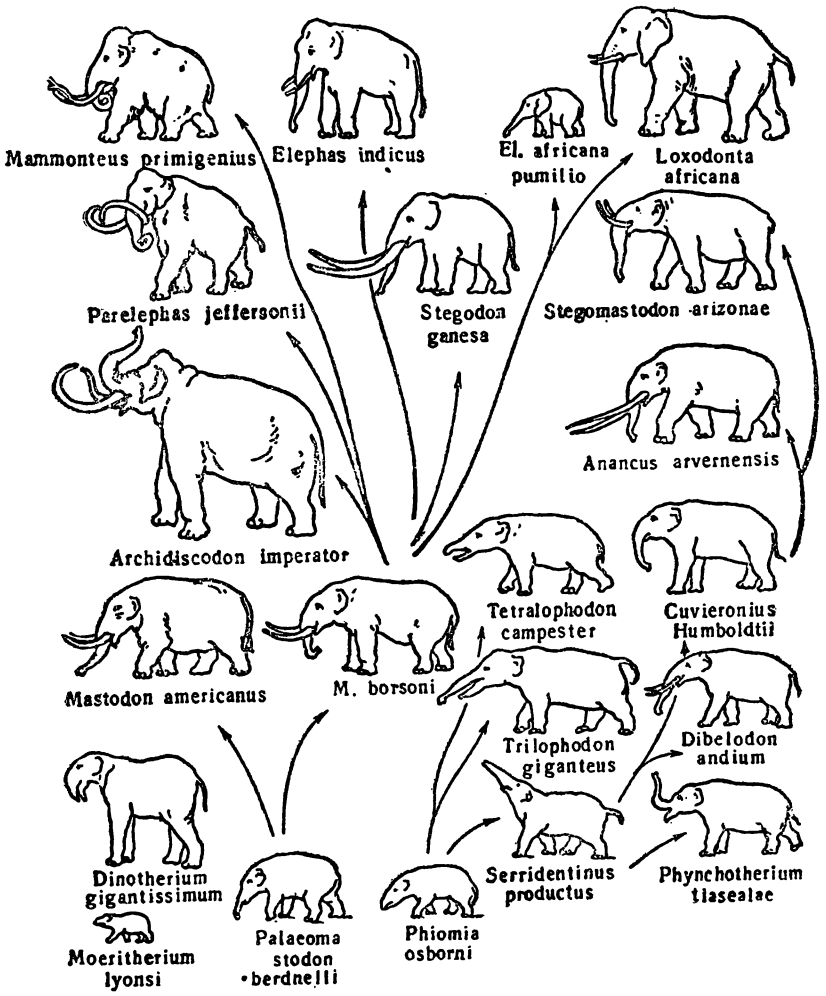


Рис. 39. Эволюция хоботных (Из Берри)

Как правило, переходные формы и группы совмещают некоторые особенности соседних групп. Как это указывалось уже в гл. IV, палеонтологи хорошо знали такие формы еще до Дарвина. Дарвин ссылается на Оуэна, называвшего их «обобщенными формами» и на Агассица, писавшего о «синтетических» типах. Примеры переходных форм довольно многочисленны. Остановимся лишь на некоторых из них.

1. Явственно промежуточное положение занимают, например, первоптицы (Archaeornithes) археоптерикс (Archaeopterux) и археорнис (Archaeornis). В ряде признаков первоптицы сохраняют типичные черты пресмыкающихся. С этими последними первоптицы сближаются, прежде всего, по строению черепа. Так, у археорниса отсутствовал роговой чехол клюва, челюсти были вооружены зубами, перьев на коже

головы не было. Скелет также в значительной степени был рептильным. Позвонки у первоптиц были подвижные, ребра очень тонкие, без характерных для птиц крючковидных отростков, брюхо было защищено, как у современных крокодилов, брюшными ребрами, которых у птиц не бывает. Хвост был очень длинным, как у ящериц. Скелет передних конечностей нес три свободных пальца, которые были вооружены длинными когтями, причем метакарпальные кости не были еще срощены (рис. 40), и, следовательно, кисть обладала свободной подвижностью.

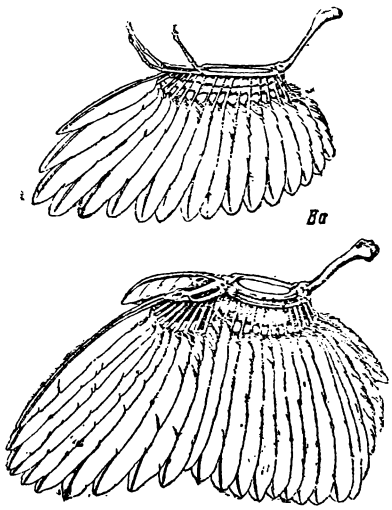


Рис. 40. Сопоставление строения крыла археоптерикса (Ва) и фазана (Из Абеля)

Однако, с другой стороны, передние конечности и хвост первоптиц несли явственно развитое оперение — признак, свойственный только птицам. Несомненно, что археоптерикс и археорнис были плохими летунами. Некоторые авторы полагают, что они не летали вовсе, а только планировали. Другие считают, что первоптицы летали, но только на короткие расстояния (перепархивание с дерева на дерево). Это заключение основано на ряде данных. Так, крыло первоптиц по форме сходно с крылом современных порхающих птиц, в особенности золотого фазана. Его величина не значительна. Маховые перья у первоптиц не имели прочной опоры в скелете пястья (metacarpus). Длинный оперенный хвост также не вяжется с быстрым полетом. Первоптицы представляли только одну из первых стадий в историческом развитии полета. Описанные черты их организации отличаются известной двойственностью. Рептильная природа первоптиц сочетается с признаками птиц. Эти отношения очень хорошо подчеркивают переходный характер их морфологической организации — от пресмыкающихся к птицам.

2. Такое же положение промежуточного звена между пресмыкающимися и млекопитающими играют некоторые представители древней примитивной группы рептилий — звероящеров (Theromorpha). Один из них (Cynognathus) показан на рис. 41. В облике этого пресмыкающе-

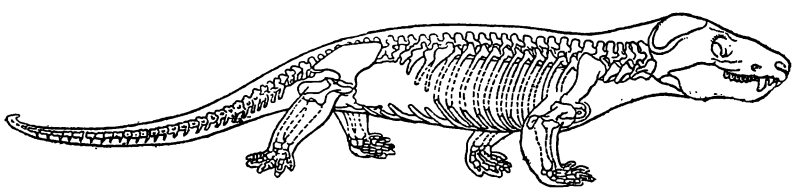


Рис. 41. Циногнат (Из Ромера)

гося много черт млекопитающих. У пресмыкающихся конечности обращены в стороны от главной оси тела. Вследствие этого тело «висит» на них, как на боковых пружинах (рис. 42). У млекопитающих конечности прижаты к телу и подобраны под корпус; следовательно, последний опирается на них, а не подвешен к ним (рис. 42). В связи с этим локоть у млекопитающих обращен назад, а колено — вперед. Очень сходно положение конечностей у изображенного на рис. 41 Cynognathus. Особенно интересно, однако, строение черепа у некоторых звероящеров. Число костных элементов в черепе некоторых из них уменьшается, приближаясь к черепу млекопитающих. Процесс этот

происходит за счет редукции или слияния некоторых черепных костей. Так, например, у зверопщеров происходит срастание заднетеменных костей, причем за их счет образуется характерная для млекопитающих межтеменная кость. Скуловая дуга образована за счет тех же элементов, что у млекопитающих. Далее, у циногнатуса явственно развито твёрдое нёбо — признак млекопитающих. Наконец, важным элементом их характеристики является развитие двух затылочных сочленовных бугров (как у млекопитающих) вместо одного, свойственного



Рис. 42. Положение конечности по отношению к туловищу у млекопитающих (молодой тамандуа-бандейра) и пресмыкающихся (серый варан). По разным авторам

рептилиям. Зубной аппарат зверопщеров диференцирован наподобие млекопитающих (наличие диференцированных резцов, клыков и коренных зубов, рис. 43).

Наряду с этим у зверопщеров сохраняются признаки рептилий, например, теменное отверстие в черепе, ряд черепных костей, свойственных рептилиям, и т. п. Таким образом, зверопщеры, могут рассматриваться как переходные формы, связывающие рептилий с млекопитающими. Количество переходных форм велико, и они подтверждают наличие связей между соседними естественными систематическими группами животных.

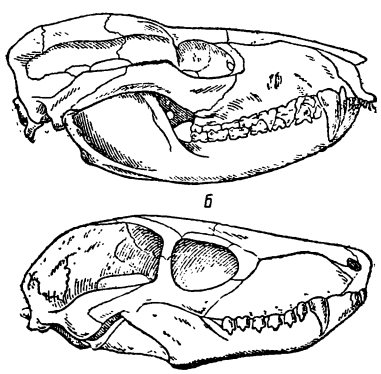


Рис. 43. Сравнение зубной системы зверопщера (А) — триасового иктидопсиса и современного опоссума (Б) (Из Грегори)

3. Среди растений также можно указать на ряд форм, обладающих чертами переходной организации. Таковы, например, семенные папоротники — птеридоспермы, связывающие папоротникообразные с семенными. Эти растения, игравшие значительную роль в каменноугольном периоде, производили не только споры (как папоротники), но и семена, как семенные растения. Хотя вайи птеридосперм были похожи на вайи папоротников, с другой стороны, они напоминали рассеченные листья некоторых семенных. Проводящая ткань их стеблей анатомически сходна с древесиной голосеменных (саговников) и т. п.

Перечисленные выше факты устанавливают явление филогенетической преемственности между видами (эволюция лошадиных, эволюция хоботных) и между соседними естественными группами (пресмыкающиеся — птицы, пресмыкающиеся — млекопитающие).

Подобных примеров, почерпнутых из области палеонтологии, известно относительно много, и в их свете наличие филогенетической преемственности между последовательно развивающимися формами и соседними группами — твердо доказанный факт.

г. До сих пор мы имели дело с палеонтологическими данными, позволяющими видеть эволюционный процесс, как реальную форму исторического развития. Палеонтологический материал, однако, освещает процессы эволюции не полно. Еще Дарвин отмечал неполноту палеонтологических документов. Они — фрагментарны, отрывочны. Формы, не имеющие скелетов или раковин, в большинстве случаев не сохраняются совсем. Палеонтолог сплошь и рядом имеет дело с неполными скелетами или даже с отдельными, разрозненными костными элементами. Организм, как целое, вообще недоступен ему. Кроме того, палеонтология доказывает лишь прошлое эволюционного процесса. Мы же должны научиться видеть его и в геологической современности, установить, что эволюция не только происходила, но и происходит ныне. Только при этом условии становятся вполне убедительными и палеонтологические данные.

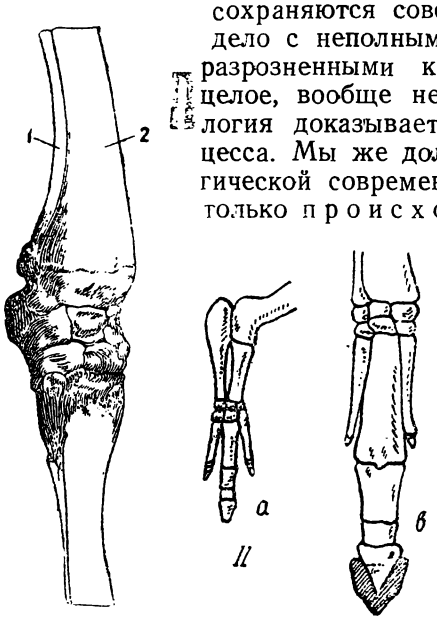


Рис. 44. Гомологизация передней конечности лошади с типичной конечностью

I — сравнительно-анатомические данные. Случай развития локтевой кости у годовалого жеребенка. 1 — локтевая, 2 — лучевая кость. II — эмбриологические данные: а — нога шестинедельного зародыша лошади. Показана редукция четвертого и пятого пальцев, в — дальнейший ход процесса (Из Вебера и Полякова)

Многочисленные факты позволяют вскрыть явление эволюции не только при изучении палеонтологических данных, но и иными путями.

г. Эволюционные выводы вытекают, прежде всего, из сравнительно-анатомического изучения современных нам форм. Выше мы уже касались явления специальной гомологии, чтобы подчеркнуть черты сходства между формами одной естественной группы и соответственно — идею монофилии. Однако, с эволюционной точки зрения, важно отметить не только черты сходства в строении гомологичных органов, но и различия между ними. В самом деле, если можно показать, что гомологичные органы становятся различными, то самый факт возникновения различий между ними приобретает значение доказательства эволюции.

Чтобы в этом убедиться, проанализируем ранее использованный пример специальной общей гомологии — передние правые конечности ряда позвоночных (рис. 33). Легко констатировать, что все эти конечности, сходные в общей архитектонике (единство типа организации), в то же время весьма различны в деталях. Так, передняя конечность кита образуется за счет того же числа гомологичных элементов, что и крыло птицы, но отличается от последнего в ряде частных признаков. Это связано с тем, что кит приспособлен к плаванию, а птица — к полету. Правые передние конечности этих животных гомологичны друг другу, но в то же время изменены, т. е. очевидно эволюировали в разных направлениях. Стало быть эволюировали и их обладатели.

Еще явственнее это в случаях неполной специальной гомологии, представленной на рис. 33 организацией передней ноги лошади. Нога лошади характеризуется выпадением ряда костных элементов.

Так, в ней исчезла лучевая кость (от нее сохранился лишь рудиментарный элемент — olecranon), а в пясти и запястьи — костные элементы I, II, IV и V пальцев. Сильно развит только третий палец, да остались костные элементы, связанные с исчезнувшими вторым и четвертым пальцами (две ossa calamiformia, рис. 33). Легко показать, что эти отношения — прямой результат эволюции. Так, у эмбрионов лошади имеются и лучевая кость и полные костные элементы трех пальцев (II, III и IV). Иногда в качестве аномалии, сохраняется и лучевая кость (рис. 44). Эти факты свидетельствуют о том, что лошадь произошла по крайней мере от трехпалого предка. Сопоставляя этот вывод с данными палеонтологии (см. выше), мы с полным основанием приходим к выводу, что лошадь — продукт эволюции многопалых предков.

Не менее убедительны доказательства эволюции, основанные на анализе случаев общей гомологии (см. дальше). Общая гомология охватывает органы, повторяющиеся в теле одного и того

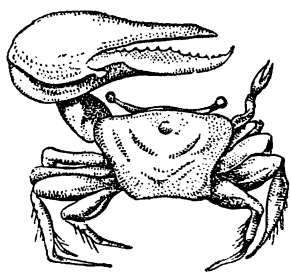


Рис. 45. Краб Uca pugilator

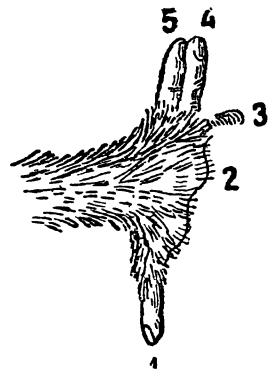


Рис. 46. Рука лемура Perodicticus calaberensis

1 — 5 — пальцы от первого до пятого (Из Абеля)

же организма, как вдоль длинной оси его тела, так и вдоль поперечных осей его. Дарвиниста интересуют по преимуществу различия, возникающие в случаях общей гомологии. В виду этого, рассмотрим некоторые примеры общей гомологии.

1. Гомотипия — развитие двух органов сходного плана, противостоящих друг другу, как зеркальное отражение. Таковы, например, правая и левая рука, правый и левый глаз и т. п. Гомотипичные органы симметричны друг другу и притом энантиоморфны, т. е. относятся друг к другу как зеркальное (обращенное) отражение. Однако симметрия их относительна и часто переходит в асимметрию, которая у многих форм становится их видовым признаком. Так, например, у краба Uca pugilator, живущего в мангровых зарослях южной Кубы, правая клешня значительно меньше левой (рис. 45). При приближении наблюдателя краб залезает в норку и прикрывается большой клешней. Так как для гомотипических органов характерна симметрия (как правило, правая и левая клешни одинаковы), ясно, что виды, обладающие асимметричными гомотипическими органами, произошли от видов с симметричным расположением их. Следовательно, явление асимметрии гомотипических органов имеет вторичное происхождение и является результатом эволюции. Как видно из приведенного примера (краб), асимметрия, являясь видовым признаком, имеет в то же время приспособительное (в нашем примере — защитное) значение.

2. Гомодинамия (серпальная гомология). Гомологичные органы, расположенные по длинной оси тела в сериальном порядке и развивающиеся из сходных зачатков, называются гомодинамичными.

Примеры: позвонки позвоночного столба, серия ребер, аортальные дуги, серия ножек у ракообразных и т. д.

В ряде случаев сериальные гомологи, сохраняя сходный план строения, стано-

Примером могут служить конечности речного рака. Отдельные конечности его следуют друг за другом и сходны в общем плане, состоя из равного числа частей, но резко различны в деталях строения. Первая и вторая пара конечностей функционируют как антенны, ряд пар конечностей преобразован в ротовые органы, далее следуют так называемые ногочелюсти, при помощи которых рак держит свою добычу, пара хватательных клешней, пять пар ходильных ног, столько же брюшных ножек, обеспечивающих (быстрыми колебаниями) приток свежей воды к жаберным карманам и придерживающих у самок отложенную икру, наконец, одна пара широких хвостовых плавательных конечностей. Достаточно сравнить эту последнюю пару с парой клешней, чтобы убедиться, какие глубокие изменения претерпевают гомодинамные органы, в связи с различием их функций.

3. Гомономия — явление сходства частей органа, расположенных по его поперечной оси. Пример: пальцы рук — гомономны друг другу.

И в этом случае наблюдаются резкие приспособительные изменения, имеющие значение видовых особенностей. Второй палец задней ноги у лемура Perodicticus calaberensis, например, резко отличается от остальных.



Рис. 47. Гомология у растений

1 — усики посевного гороха — гомологи листьев; 2 — иглы у барбариса — гомологи листьев, 3 — корневище купены, гомологичное стеблю; 4 — часть стебля филлантуса. Кладодии (4) гомологичны стеблю, а не листьям. Оригинал.

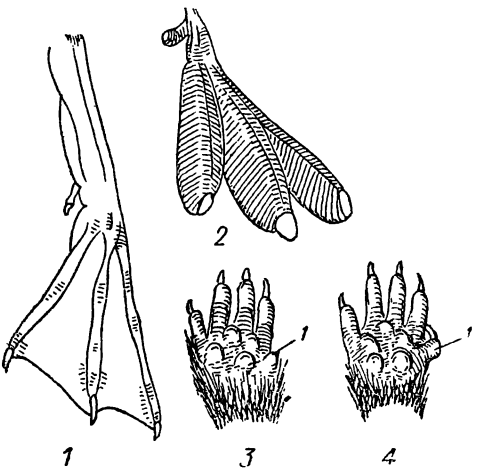


Рис. 48. Рудиментарные органы

1 — лапка гагары; 2 — лапка поганки с рудиментарным первым пальцем (1); 3 — лапка полевки (Microtus arvalis); 4 — она же, случай ненормально развитого первого пальца (1). (Из Житкова)

Вместо обычных трех фаланг, он содержит костный пенёк. Вооруженный острым когтем (в отличие от ногтей на остальных пальцах, рис. 46), он выполняет функцию «пальца для очистки меха». Совершенно ясно, что подобное строение пальца — результат эволюции.

Сказанное выше прекрасно иллюстрируется и на растительном материале. Рис. 47 показывает, какие глубокие превращения претерпевает лист, принимающий на себя самые разнообразные функции. Возможность наблюдать направления и характер эволюции гомологичных органов придает их изучению большую ценность. Превращения гомологичных органов отображают не только ход эволюции этих последних, но и эволюцию их обладателей (биологических видов).

д. Напомним, наконец, явления аналогичных сходств, под которыми понимаются случаи возникновения сходства между органами, генетически не имеющими ничего общего. Таково, например, сходство между спинным плавником акулы и кита, крыла насекомого и крыла птицы, глаза какого-либо кольчатого червя и млекопитающего и т. п. Возникновение подобных аналогичных сходств может быть понято только с исторической точки зрения, т. е. как результат соответственных эволюционных преобразований различных органов.

е. Остановимся теперь на явлении рудиментации органов. Под рудиментами понимаются органы, которые нормально закладываются, но в дальнейшем перестают развиваться и остаются у взрослых форм в недоразвитом состоянии. Такой рудиментарный орган утрачивает свою нормальную функцию, приобретает новую или не несет какой-либо специальной функции. Такие органы и называются рудиментами. Приведем некоторые примеры рудиментарных органов.

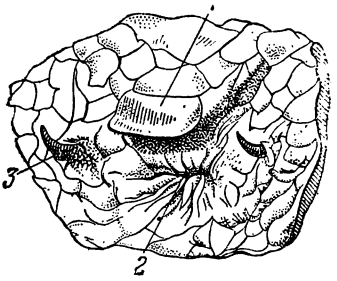


Рис. 49. Рудименты конечностей у питона (Python reticulatus)

1 — анальный щиток, 2 — анус, 3—рудименты конечностей (По препарату Биол. Музея Акад. Комм. Воспит., из Общей биологии Дорфмана)

Рудиментация пальцев. Распространеннейшей формой ее следует считать рудиментацию пальцев у наземных позвоночных, в особенности у птиц и млекопитающих. У многих птиц, например, гагар (Colymbidae), поганок (Podicipidae) и др. рудиментирован II палец, заметно уменьшенный по сравнению с остальными (рис. 48). В крыле птиц пальцы частично полностью исчезли, частично рудиментированы (рис. 33). У млекопитающих рудиментация пальцев широко распространена, характеризуя большие систематические группы. У полевок (Microtus) (рис. 48) полностью рудиментирован I палец передних ног; у собак имеется рудиментарный и не функционирующий I палец; у свиней захвачены процессом рудиментации II и V пальцы, тогда как III и IV служат опорой ноги; у лошадей полностью рудиментированы все пальцы, кроме III; у вымерших предков лошади, начиная с парагиппуса, нарастает рудиментация IV и II пальцев; интересные формы рудиментации пальцев наблюдаются у лемуров (рис. 46).

2. Рудиментация конечностей — также частое явление. У некоторых хвостатых амфибий рудиментированы и передние и задние ноги, причем степень рудиментации ног прямо пропорциональна длине тела. Очень удлиненные формы имеют резко рудиментированные конечности. Те же отношения у ящериц; например, у желтопузика, имеющего змеевидную форму тела, имеются маленькие рудименты задних ног. У питонов явственно выражены рудименты задних конечностей (рис. 49).

Среди млекопитающих у китов рудиментированы задние конечности и тазовый пояс, причем у одного и того же вида степень их рудиментации колеблется (рис. 50).

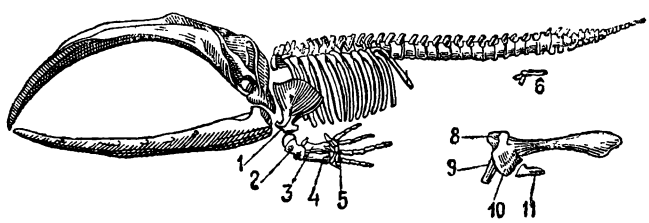


Рис. 50. Рудименты тазового пояса и конечностей у кита (Balaena mysticetus)

1 — лопатка, 2 — плечо, 3 — лучевая к., 4 — локтевая к., 5 — кисть, 6 — рудимент таза, представленного ниже, 7 — подвздошная к., 8 — лобковая, 9 — седалищная, 10 — бедряная, 11 — большая берцовая. (Из Вебера и Абеля)

У дельфинов (зубастые киты) задние конечности полностью исчезли. Однако, и здесь можно доказать, что их исчезновение — лишь конечный результат рудиментации. Так, было показано, что у эмбрионов дельфинов закладки конечностей совершенно явственны, но затем они исчезают. В одном случае у взрослого Delphinus delfis были обнаружены явственные рудименты задних конечностей (рис. 51).

3. Рудиментация зубов — также частое явление. У муравьедов они полностью рудиментированы, у остальных неполнозубых (броненосцы) зубы лишены эмали и корней. У хищных Carnivora заметно рудиментированы резцы, а у части парнокопытных — клыки и т. п.

4. Рудименты у беспозвоночных также многочисленны. У двукрылых рудиментирована задняя пара крыльев, превращенных в так называемые галтеры или жужжала. Нет задних крыльев у некоторых клопов, например, у красного клопа. У некоторых жуков (Carabus, Calosoma и др.) задние крылья заметно рудиментированы. У стафилинид сильно рудиментированы элитры. У самок светляка крыльев нет вовсе. Более или менее полная рудиментация крыльев типична для многих островных насекомых из различных отрядов (Diptera, Coleoptera, Lepidoptera

и т. д.). У многих форм, в том числе у пещерных, рудиментированы глаза. Наблюдается также рудиментация ротовых органов (например, у поденок, у некоторых бабочек и т. д.). В различных группах червей, например, у мермитид (Nematodes) и т. д., наблюдается рудиментация кишечника.

5. Рудиментация у растений касается всех органов. У некоторых грибов (Saprolegnia, Achlya) наблюдается рудиментация антеридиев. В цветах Melandrium рудиментированы тычинки, у многих зонтичных недоразвита чашечка, у самоопылителей наблюдается рудиментация венчика. У некоторых растений стебель берет на себя функцию листьев, а листья рудиментарны (рис. 47) и т. д.

Рудименты представляют двойной интерес. Во-первых, рассмотренные выше признаки не являются уродствами (в пределах данной группы организмов) и имеют значение важных систематических признаков соответствующей естественной группы. Во-вторых, сличение рудиментов с их нормальными гомологами (например, рудиментиро-

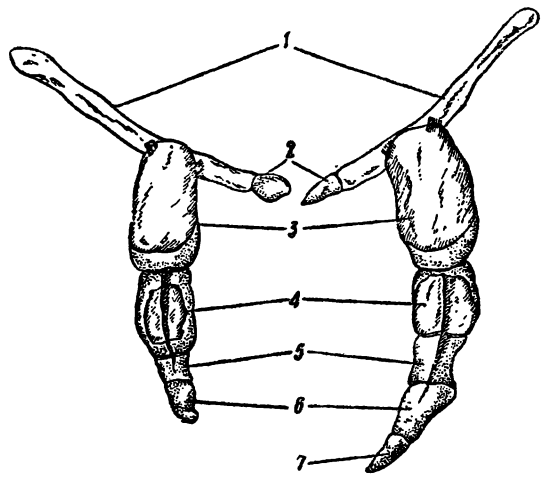


Рис. 51. Рудименты конечностей у дельфина (Delphinus delphis)

1 — тазовая к., 2 — эпифиз тазовой кости, 3 — бедро, 4 — голень, 5 — пястье, 6 — запястье, 7 — фаланги пальцев. Обращает на себя внимание, что правая конечность рудиментирована сильнее, чем левая (изменчивость рудиментарных органов). По Слепцову.

ванного тазового пояса с нормальным) показывает, что рудиментарный орган есть орган изменившийся, эволюировавший. Это последнее положение наиболее для нас важно. Особенно наглядны случаи, когда у массы представителей данного вида какой-либо орган рудиментирован, но и у отдельных особей того же вида он развивается полностью.

Так, на рис. 48 показана передняя лапка полевки Microtus arvalis, нормально имеющей четыре пальца, а именно II, III, IV, тогда как I палец явственно рудиментирован. Б. М. Житков описал случай, когда у полевки того же вида на месте рудимента оказался развитым нормальный I палец. Этот случай превосходно показывает, что рудиментация I пальца у полевки — результат изменения, ставшего видовым (даже родовым) признаком.

Подобные случаи не редки. К ним относятся, например, развитие у лошади трех пальцев — нормального III и двух боковых (II и IV), соответствующих грифельным костям нормальной лошади и т. д.

Описываемые случаи, известные под названием атавизмов, рассматриваются как возврат к признакам предков, или анцестральным признакам.

Случаи появления развитого I пальца у полевки, боковых пальцев у лошади или задних крыльев у красного клопа доказывают, что рудименты — результат изменения соответственных нормальных органов, а стало быть, виды с рудиментированными органа-

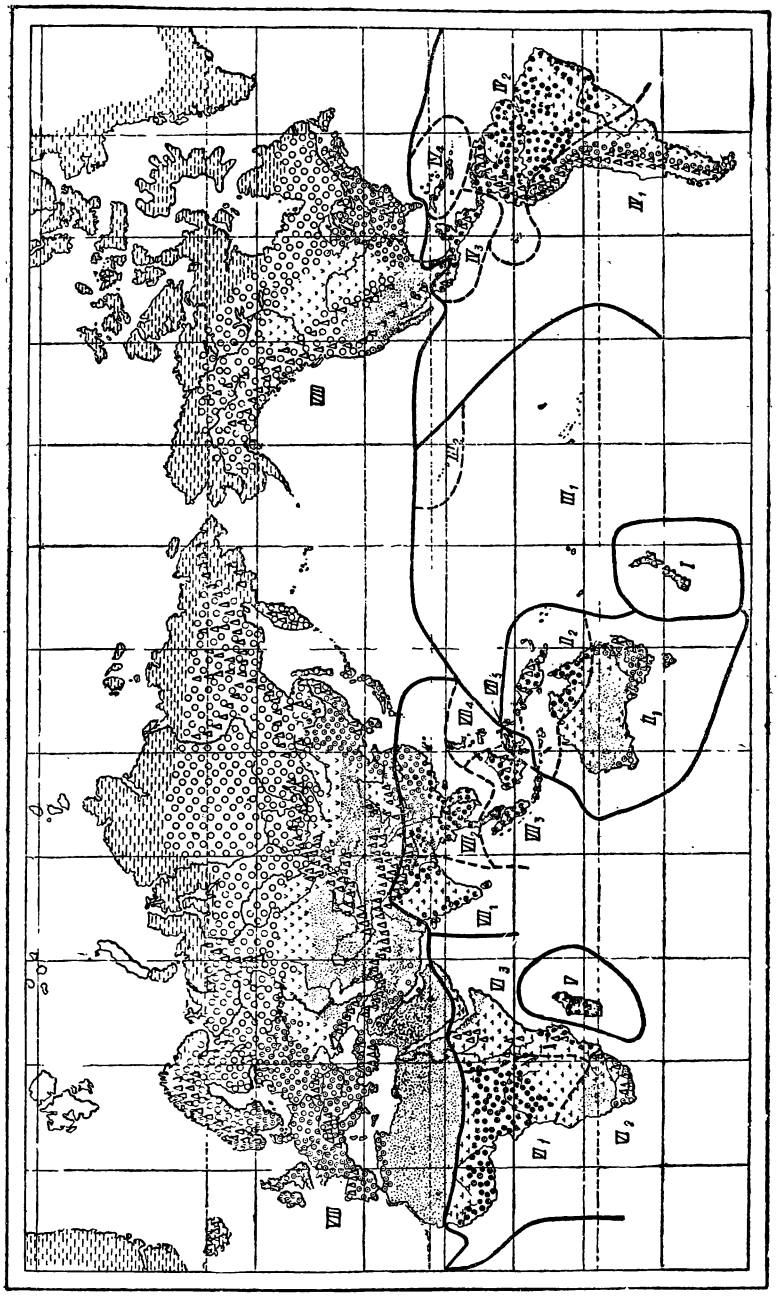


Рис. 52. Зоогеографические области

I — Новозеландская; II — Австралийская; III — Полинезийская; IV — Неотропическая; V — Мадагаскарская; VI — Эфиопская; VII — Индо-малайская; VIII — Голарктическая (Палеоарктическая и Неоарктическая). Из Бобринского.

ми произошли от форм, обладавших нормальными органами. Явление рудиментации — одно из доказательств эволюции.

ж. Ценные доказательства эволюции дает анализ многочисленных биогеографических отношений между различными видами и их группами.

Из большого числа биогеографических фактов, доказывающих эволюцию, остановимся лишь на некоторых. Прежде всего остановимся на сравнительной характеристике некоторых зоогеографических областей (рис. 52). Сравним сперва фауны Эфиопской и Индо-Малайской областей. Как в первой, так и во второй обитают человекообразные обезьяны, обеим областям свойственны полуобезьяны лори (семейство Lorisidae, подсем. Lorisinae), ящеры (отряд Pholidota), виверры (сем. Viverridae), кошки (сем. Felidae), гиены (сем. Hyaenidae), слоны (отр. Proboscidea), свиньи (сем. Suidae), оленьки (подотр. Tragulidea), антилопы (Antilopinae), буйволы, носороги и т. д.

Чем объясняются черты зоогеографической общности этих областей? Очевидно, вопрос идет об исторических связях между Африкой и Южной Азией и, следовательно, о кровном родстве общих им элементов фауны.

Фактическое положение вопроса таково. В третичное время фауны Африки и южной Азии обладали замечательным сходством. Так, в области Сиваликских холмов (подножье Гималаев) в плиоценовых слоях были обнаружены костные остатки ряда животных, частично ныне обитающих в Африке, частично в южной Азии. Таковы макаки (южная Азия), палеопитек (вымер), дриопитеки (вымерли), тонкотелые обезьяны (южная Азия), мастодонты, стегодоны (вымерли), носороги, бегемоты (Африка), свиньи (африканского типа), жирафы, антилопы (Африка) и т. д. Сходная фауна найдена в плиоцене Европы и Египта. Так, дриопитеки были широко распространены не только в южной Азии, но и в Европе. Этот род составляет, повидимому, корень, от которого берут начало современные африканские человекообразные обезьяны (горилла и шимпанзе) и предки человека.

Из этих данных видно, что эфиопская и индо-малайская фауны имеют несомненный общий корень. Отсюда сходство их фаунистических элементов. Однако отмеченные черты сходства следует рассматривать в их связях с различиями. Обеим областям свойственны общие отряды и иногда семейства, но роды и виды, а часто и семейства различны.

Так, например, человекообразные обезьяны Африки (гориллы и шимпанзе) образуют особые роды, в значительной степени отличные от индо-малайского оранга. Индо-малайские носороги Dicerorhinus и Rhinoceros принадлежат к другим родам, чем африканские Diceros и Ceratotherium, и хорошо отличаются от последних по ряду признаков. Африканские речные свиньи Potamochoerus и бородавочник Phaecochoerus принадлежат к другим родам, чем индийские Sus. То же следует сказать об антилопах и оленьках, об африканском (Loxodonta africana) и индийском (Elephas indicus) слонах, об ящерах и т. д.

Подобные отношения весьма обычны. Почему же именно, как правило, в разных зоогеографических областях одни и те же группы форм оказываются представленными разными видами, родами и даже семействами? Научное исследование не может, разумеется, ссылаться на божью волю.

Историческая точка зрения дает вполне удовлетворяющий ответ на эти вопросы. В геологическом прошлом, как указывалось, имел место тесный контакт между элементами африканской и южноазиатской фаун. Распространившись и там и здесь, соответственные формы в дальнейшем эволюировали независимо одна от другой. Геологическая давность процесса пространственного разобщения африканских

и южноазиатских представителей одной и той же формы и привела к тому, что они обособились не только в различные виды, но и в разные роды.

Таким образом, например, африканский и индийский слоны должны рассматриваться как разобщившиеся кровно-родственные формы, берущие начало от далекого общего корня, а затем эволюировавшие, с одной стороны, в Африке, а с другой, в Индии независимо друг от друга и достигшие родовых различий. Действительно, семейство слонов (Elephantidae) берет начало от стегодонов (Stegodon), широко распространенных еще в плейстоцене южной и восточной Азии (рис. 39). От стегодонов возникают две линии. Одна — индийская — ведет к современному индийскому слону, другая — к африканскому, который и ныне сохраняет некоторые черты сходства со стегодонами. Из этих фактов видно, что обособление африканской линии слонов от южноазиатской — очень давнее, почему их признаки и достигли степени родовых различий.

Обратимся теперь к сравнению фаун Евразии и Северной Америки. Здесь мы найдем существенно иную картину, а именно — громадное число близко сходных видов. Таковы, например, среди млекопитающих: американский и европейский бобры, далее пеструшки, зайцы, норки, выдры, лисицы, песцы, медведи, россомахи, рыси, северные олени, лоси. Многие из перечисленных форм безусловно принадлежат к одним и тем же видам (россомахи, рыси, бобры, северный олень, лось и др.), остальные — близкие виды.

Почему на этих двух материках много близких или даже идентичных видов? Исторический взгляд и в этом случае дает ответ. Очевидно, фауны Евразии и Северной Америки обособились геологически недавно — такое объяснение легко подтверждается фактами. Разобщение Азии и Северной Америки — очень позднее геологическое явление, относящееся к концу ледникового периода. Следовательно, близкие виды обоих материков разобщились геологически настолько недавно, что процесс их взаимного расхождения не достиг большой глубины.

Значит, чем позднее произошло разобщение материков, тем в меньшей степени успели разойтись родственные формы, тем больше сходство между ними. Наоборот, чем раньше произошло это разобщение, тем глубже степени расхождения форм соответственных материковых фаун, тем меньше сходство между ними. Итак, сопоставление фаун зоогеографических областей убеждает в том, что под влиянием указанных выше причин произошло ослабление или даже утрата сходства, т. е. процесс эволюционных преобразований, приведший к возникновению новых видов, все же связанных узами родства с соответствующими видами других зоогеографических областей.

3. Подобные же выводы могут быть сделаны в результате анализа фауны океанических островов, удаленных от материковых массивов. Островная фауна и флора характеризуются, как правило, большим числом эндемичных видов.

Под эндемиками понимаются формы, свойственные ограниченным местообитаниям или географическим пунктам (бассейн определенной реки, озера, горный массив, остров и т. п.), за пределами которых данные формы не встречаются. Эндемизм широко распространен в самых различных группах растений и животных. Эндемики особенно интересны, когда возможно их сравнение с соответствующими, близкими им формами соседних областей, поскольку такое сравнение позволяет обнаружить, что эндемики — это измененные потомки и родственники других, неэндемичных форм. В этих случаях эволюция весьма отчетлива.

На Дарвина сильное впечатление произвели эндемики Галапагосских островов. Здесь особенно ярко проявился тот факт, что эндемичные формы — результат эволюции. Отношения, существующие на Галапагосских островах, необычайно интересны и в частности некоторые особенности их орнитофауны.

Галапагосский архипелаг расположен в Тихом океане, на экваторе, в 700 *км* от берегов Южной Америки. На островах зарегистрировано 76 видов птиц. Среди них 12 видов — хорошие летуны, распространенные очень широко, свободно пересекающие морские пространства между островами и материком, и они не отличаются от своих материковых собратьев. Таков, например, рисовый скворец.

Среди прочих галапагосских птиц имеется целый ряд эндемичных видов и даже эндемичных родов, которые живут только на Галапагосских островах и неспособны сообщаться с материком. Таковы: галапагосский канюк, галапагосская сова, галапагосские пищухи, галапагосские вьюрки Geospiza и др. В общем 85% галапагосских птиц — эндемики. Все эти формы изменены по сравнению с материковыми, образуя особые виды и роды.

Эти факты необычайно четко указывают на наличие эволюционного процесса. Если птицы свободно сообщаются с материком, а следовательно, и скрещиваются с материковыми формами, они сохраняют «материковую» видовую принадлежность. Если они осели на островах и утеряли связь с материком, они оказываются измененными. Сохраняя печать американского происхождения, они обособляются при этом либо в особые виды американских родов, либо даже — в особые роды, все же сохраняющие известные черты сходства с американскими видами. Факт эволюции видов, их пространственного превращения, здесь налицо.

Другая группа фактов касается процессов изменяемости форм уже в пределах галапагосской орнитофауны. Дарвин заметил, например, что галапагосские виды вьюрков Geospiza диференцированы по отдельным островам этого архипелага, различаясь преимущественно по форме клюва — начиная от тонкоклювых и кончая формами с относительно толстым клювом (рис. 8). В общем, на Галапагосских островах известно 32 формы вьюрков, по несколько видов на одном и том же острове.

Дарвин был поражен этой изменяемостью галапагосских вьюрков. В «Дневнике изысканий» он делает единственно возможный вывод из этих фактов, высказывая допущение, что все эти местные островные формы вьюрков — результат изменяемости (модификации) одного первоначального вида. Действительно, это допущение остается единственным объяснением описанных фактов.

Касаясь фауны Галапагосских островов, Дарвин писал: «В песне пересмешника, в хриплом крике стервятника, в больших, похожих на канделябры, опунциях (кактус. А. П.), я ясно видел соседство Америки, хотя острова эти и разделялись таким огромным количеством миль океана... Еще удивительнее было то обстоятельство, что большинство обитателей каждого отдельного островка этого небольшого архипелага отличалось между собою видовыми признаками, хотя и обнаруживало чрезвычайно близкое сродство (например, виды вьюрков. А. П.)... Я часто задавал себе вопрос, каким образом могли появиться эти столь оригинальные животные и растения; самый простой ответ на это, казалось, был тот, что обитатели различных островов произошли друг от друга и подверглись постепенным изменениям в ряду последующих поколений, и что все население архипелага произошло от особей большого материка, именно Америки». Дарвин указывал, что это допущение несравненно обоснованнее, чем предполо-

жение, что на каждом из этих пустынных и скалистых островков имел место специальный акт творения.

Этот взгляд нашел полное подтверждение. Как правило, эндемичная фауна и флора океанических островов несет отпечаток фауны и флоры смежного с ней материка. Этот факт явственно указывает на источник островной фауны и флоры. С другой стороны, эволюция островных форм доказывается тем, что, как правило, чем дальше океанические острова от берегов, тем больше на них эндемиков.

Так, например, фауна и флора Британских островов, геологически недавно обособившихся от Европы и, кроме того, близко к ней расположенных, очень сходна с европейской. Огромное большинство видов растений, наземных моллюсков, насекомых, амфибий, рептилий, птиц и млекопитающих принадлежит к европейским видам и едва отличимо от них.

Иная картина на более отдаленных от материков островах. Так, на Мадагаскаре отсутствуют обезьяны, антилопы, зебры, жирафы, слоны, носороги, львы, гиены и др. Геология острова не дает никаких указаний на их прошлое пребывание здесь. Мадагаскар отделился от Африки в верхнем миоцене, еще до того, как указанные выше формы могли проникнуть на него. Зато древняя фауна Мадагаскара, благодаря островной изоляции, сохранила здесь свои примитивные черты. Таковы мадагаскарские тенреки Centetinae, принадлежащие к наиболее примитивным насекомоядным, примитивные хищники из семейства виверр, в особенности фосса Cryptoproсta ferox, многочисленные лемуры и т. д. Давность обособления этих форм привела к тому, что они резко обособились от африканских и систематически. Так фосса выделяется в особое подсемейство Cryptoproctinae, в которое входит лишь один вид. Точно так же мадагаскарский лемур ай-ай так резко отличается от других лемуров, что его выделяют в отдельное подсемейство Chiromyinae. Впрочем, и другие мадагаскарские лемуры — Lemurinae и Indrisinae — весьма своеобразны и образуют особые подсемейства.

Таким образом, в случаях, когда острова изолированы от материка, их фауна сохраняет печать общности, но в то же время значительно отличается систематически.

В виду этого на океанических островах число эндемиков прямо пропорционально их удаленности от материка (табл. 7).

ТАБЛИЦА 7

Островная фауна

(в скобках показано число видов-эндемиков)

Наименование островов	Их удаленность от материков	Число видов		
		Моллюски	Жуки	Гнездящиеся птицы
Азорские	1 400 *км* от Европы	71 (33)	212 (10)	34 (1)
Св. Елены	1 800 *км* от Африки	27 (27)	60 (43)	1 (1)
Гавайские	Более 3000 *км* от любого материка	Все 400—500 видов, $\frac{3}{4}$ родов и 1 семейство—эндемики	Большинство — эндемики	16 (16)

Из данных таблицы совершенно ясно, что на островах, изолированных от материков, образовались свои формы, преемственно связанные с материковыми. Эволюция здесь несомненна.

е. Однако, чтобы убедиться в этом, нет надобности непременно искать следов эволюции на островах. Напротив, не менее или даже более глубокие свидетельства ее видны и на широких пространствах материков. Любой вид, занимающий широкий ареал распространения, как правило, диференцируется на ряд связанных переходами местных рас или подвидов. Это явление — правило, отсутствие местных рас —

исключение. Например, среди наших млекопитающих лишь немногие не дают подвидов, и притом все это — формы, имеющие небольшой ареал, отличающийся однообразием условий.

Подавляющее число форм млекопитающих, птиц и других групп животных, а также растений дает ряд географических рас. В пределах СССР примером может служить распространение лисицы Vulpes vulpes, которая встречается по всему Союзу, обитает, следовательно, в разнообразных условиях и соответственно им дает свыше 20 подвидов. При этом, если соседние подвиды отличимы в немногих признаках, то крайние подвиды резко отличны. Например, северная лиса Vulpes vulpes vulpes, обитающая на крайнем севере Европейской части Союза, имеет относительно крупные размеры, короткие уши и яркий густой мех, тогда как казахстанская лиса V. v. karagan, караганка, отличается малым ростом, значительно меньшей массой

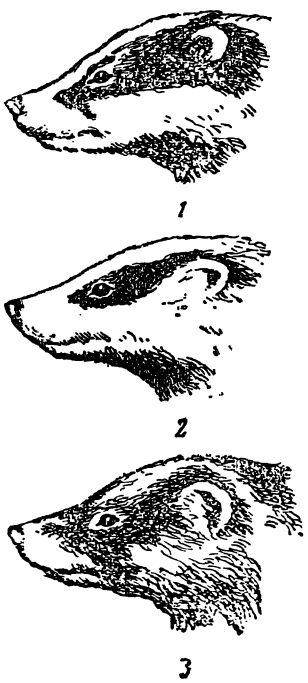


Рис. 53. Подвиды барсуков.

1 — европейская форма, 2 — песчаный барсук, 3 — амурский (Из Бобринского)

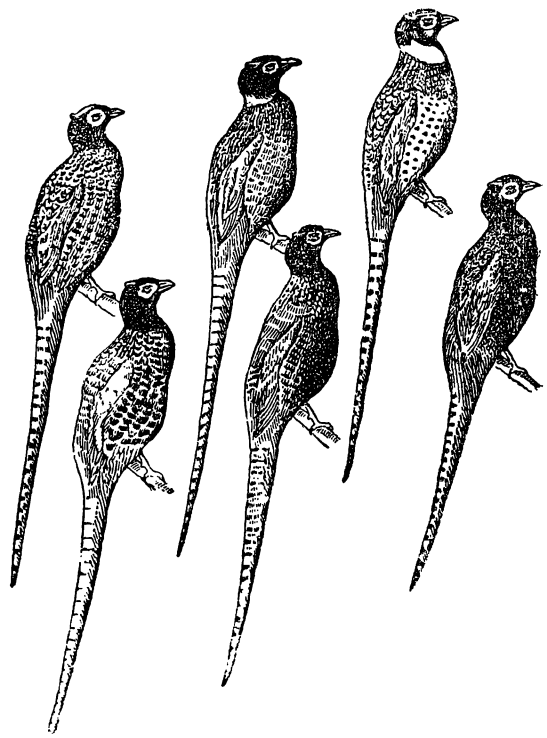


Рис. 54. Подвиды обыкновенного фазана (Phasianus colchicus)

1 — Кавказ, 2 — Алтай, 3 — Амур, 4 — Мургаб, 5 — Сычуань (зап. Китай), 6 — Япония. (Из Бобринского, по Клейншмидту)

тела, длинными ушами и заметно более бледным и менее густым мехом. При этом, если разложить на столе серию шкурок подвидов лисиц — от северной V. v.vulpes к среднерусской V. v. crucigera, от нее к степной V. v. stepensis и далее вплоть до караганки, — получится серия, движение которой покажет развитие вида в пространстве.

Очень наглядно изменение вида в пространстве на примере географических рас барсуков Meles meles (рис. 53). Барсук имеет широкий ареал распространения (русская равнина, Кавказ, Крым, большие пространства Евразии — до Амурского края включительно). На пространстве этого обширного ареала он дифференцировался на целый ряд форм, различающихся по многим признакам, в частности, по окраске меха, ширине темной полосы, идущей от глаза к уху, величине черепа.

Необычайное многообразие географических форм, отличающихся друг от друга главным образом по окраске и рисунку оперения, дает обыкновенный фазан Phasianus colchicus (рис. 54).

Рис. 55 показывает изменение формы клюва у географических рас камышевой овсянки Emberiza schoeniclа, причем наряду с изменением клюва изменяются размеры и масса тела. «Если поставить рядом маленькую камышевую овсянку с побережья Белого моря и огромную толстоклювую — с Сыр-Дарьи, то вряд ли придет кому-нибудь в голову считать их за один и тот же вид» (Портенко, 1928). И, действи-

тельно, крайние формы клюва (рис. 55, *1—8*) различаются столь резко, что счесть их за клювы одного и того же вида можно только при наличии промежуточных звеньев *(2—7)*.

Подобный же процесс пространственной местной диференцировки вида наблюдается и в других группах животных, например, у насекомых, у моллюсков и т. д., а также у растений.

Наиболее замечательной чертой пространственной диференцировки

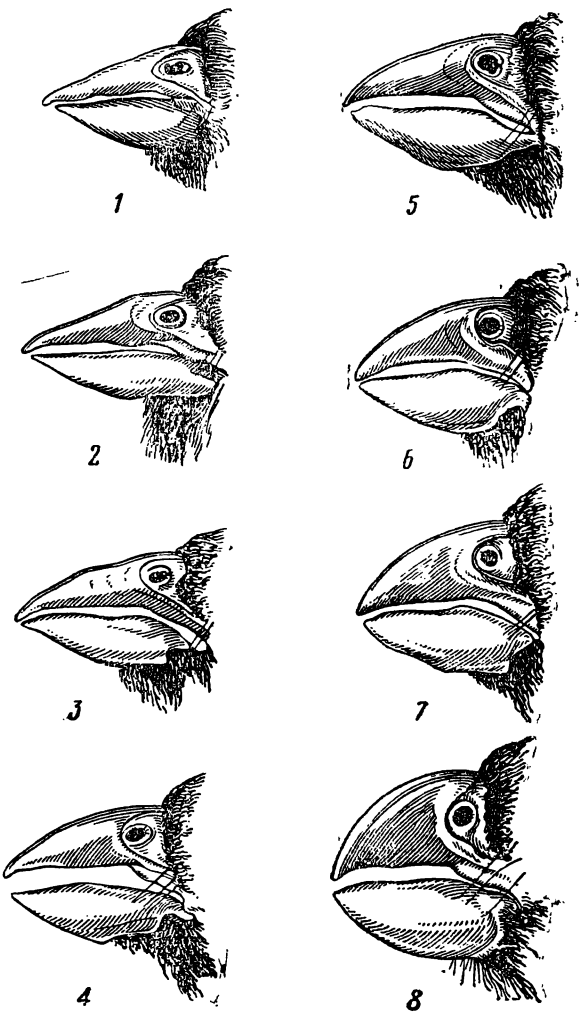


Рис. 55. Изменение формы клюва у подвидов камышевой овсянки (По Портенко)

вида на местные географические формы является тот факт, что в результате ее ареал вида превращается в мозаику подвидовых ареалов.

Подвидовые ареалы в пределах общего ареала одного и того же вида, как правило, не совпадают, и, следовательно, подвиды (одного и того же вида) взаимно исключают друг друга в своих подвидовых ареалах. Такие взаимно исключающие друг друга географические расы, или подвиды одного вида называются викарными географическими расами.

Из сказанного ясно, что каждая викарная форма есть очевидный продукт ее ареала. Пересекая ареал вида, проникая из одного подвидового ареала в другой, просматривая серии викарных форм, можно

убедиться, что вид изменяется, диференцируясь на подвиды, которые в дальнейшем обособляются в молодые новые виды. В ряде случаев мы можем наблюдать различные фазы этого процесса, которые мы, однако, рассмотрим позднее, в гл. X. Пока же лишь отметим, что подобно подвидам, молодые виды должны быть связаны между собою узами родства, — общей преемственной связью с видом-родоначальником. И действительно, например в отношении двух видов хорьков — темного и светлого (Putorius putorius и P. ewersmanni, рис. 56) не трудно установить наличие близкого родства между ними, вследствие чего не всегда легко провести точную границу между подобной парой видов. Оба хорька дают нам пример начальной фазы взаимного обособления видов. В данном примере мы являемся очевидцами и современниками процесса обособления двух новых видов, возникающих от одной первоначальной формы и связанных между собою родством, как два брата, возникших от общего предка. Таких примеров известно большое число, и мы к ним еще вернемся в гл. X.

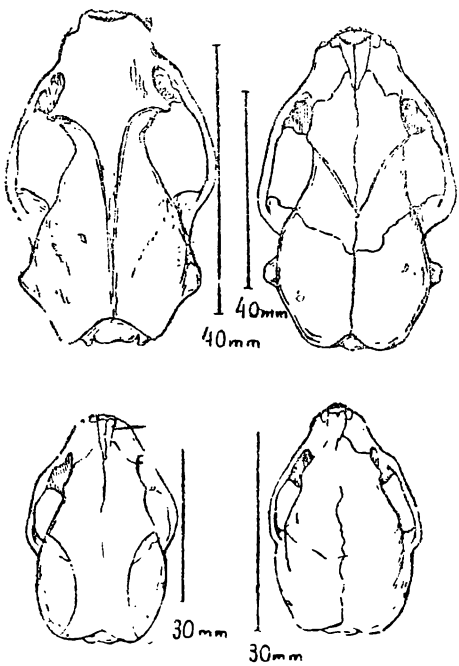


Рис. 56. Черепа хорьков: слева — обыкновенного (Putorius putorius), справа — светлого (P. ewersmanni)

Черепа их хорошо различимы, но черепа молодых хорьков обоих видов (внизу) весьма сходны. (Оригинал)

Итак, сравнительно-анатомические, палеонтологические и биогеографические данные, в их совокупности, позволяют нам значительно точнее установить самый факт эволюционного процесса. Мы констатируем его и в последовательных геологических горизонтах и в геологической современности, т. е. и в прошлом и в настоящем.

§ 4. Факты, доказывающие дивергентный характер эволюционного процесса.

Материал, изложенный в § 3, явственно свидетельствует также о дивергентном характере эволюционного процесса. Это хорошо видно на примере эволюции лошадиных и хоботных. Рис. 38 показывает, что многообразные формы, лежащие в истоке семейств лошадиных и хоботных, берут начало от соответственно единого корня (монофилия!), но затем от этого последнего возникает целый «пучок» форм. Исследователи, построившие, например, схему филогенетического развития лошадей, вынуждены были изобразить его в форме дивергентного пучка форм. На рис. 38 видно, например, что от плиогиппуса ответвляется целый веер форм — оногиппидиум, гипергиппидиум, гиппидиум, плезипус. Вся эта группа форм, по данным своей организации и по времени своего возникновения (все они принадлежат плиоцену) не может быть представлена в виде п р я м о г о преемственного ряда. И все они, в то же время, явственно преемственно связаны с плиогиппусом. Таким образом, по необходимости отношения между ними приходится изображать в виде дивергентного пучка форм, берущего свое начало от плиогиппуса. Отметим, что в действительности этот пучок лошадиных форм много богаче, чем это показано на рис. 38. Это видно из того, что на рисунке представлены только взаимо-

отношения родов. Но ведь роды содержат в своем составе большое число видов, и в графическом изображении каждый род лошадиного древа должен был бы быть изображенным в форме целого веера эволюирующих в разных направлениях видов. Представление о действительных соотношениях возникает в том случае, если мы учтем, что, например, по Мэтью, на сложном пути преобразования лошадиных предков вымерло 22 рода, включающих более 100 видов. По Осборну, надо



Рис. 57. Приспособительные типы рептилий

Вверху авиабионты: птеранодон (1), рамфоринх (2). Под ними гидробионты: мозозавр (3), плезиозавр (4), ихтиозавр (5). В центре амфибионт — бронтозавр (6). Рядом хтонобионты: трицератопс (7), цератозавр (8), игуанодон (9). Внизу примитивные формы — сеймурия (10) и циногнат (11). (Из Бобринского)

считать до 18 видов парагиппусов, 20 видов мезогиппусов, 11 видов протогиппусов и т. д. Если внести в нашу схему эволюции лошадиных все эти виды, то мы получим разветвленное дерево, которое окажется конкретным отображением схемы дивергентной эволюции, предложенной Дарвином (сравни рис. 21 и рис. 38). Таким образом, конкретные факты подтверждают эту схему. Мы можем считать, что дивергентное развитие — ведущий признак органической эволюции. Совершенно так же и эволюция хоботных носит явственно дивергентный характер. Аналогичные примеры известны и для других групп. Прослеживание эволюции более крупных таксономических групп, например, классов

также доказывает дивергентный характер органической эволюции. Так, все основные группы (например, земноводные, рептилии, млекопитающие) начинают свое существование с примитивных, относительно однообразных форм. Таковы стегоцефалы среди земноводных, котилозавры среди рептилий, а также примитивные млекопитающие триаса. Однако в дальнейшем группа, как правило, претерпевает приспособительную диференцировку и начинает развиваться в различных направлениях.

Превосходный пример дают рептилии (рис. 57). Возникнув в каменноугольном периоде от примитивных и неспециализованных котилозавров, пресмыкающиеся, начиная примерно с триаса, претерпевают приспособительную диференцировку — эволюцию в дивергирующих направлениях. Возникает многообразие форм. Рептилии проникают в различные местообитания, захватывают сушу, водные пространства, воздух. Они диференцируются, прежде всего, на хищных (плотоядных) и нехищных (растительноядных). Обе группы дают большое число высоко специализованных форм. Наземные формы как хищные, так и нехищные, дают ряд интересных типов организации, приспособленных к быстрому бегу, прыганью, лазанию, ползанию, рытью (землерои) и т. п. Таковы различные тероморфы, птиценогие (Ornithopodidae), мегалозавры, ящерицы, черепахи, змеи и т. д. Не менее интересны наземноводные, или амфибиотические формы — огромные бронтозавры, диплодоки, атлантозавры, нотозавры и другие формы. Рептилии были представлены также многочисленными водными (ихтиозавры, териозавры, и др.) и летающими (рамфоринхи, птеродактили, птеранодон) формами.

Огромное многообразие приспособлений у рептилий в мезозое связано с многообразием их жизненных потребностей. Повышение организации в этих условиях не обязательно. Группа достигает успеха в жизни иным путем, а именно, совершенствованием приспособлений и диференцировкой потребностей в пределах прежней высоты организации. Следовательно, примитивное однообразие группы постепенно уступает место приспособительному многообразию (рис. 57). Другими словами, процесс идет согласно дарвиновским законам: группа (например, рептилии) возникает от одного корня — монофилетически и развивается в различных приспособительных направлениях — дивергентно.

§ 5. Факты, свидетельствующие о приспособительном характере эволюционного процесса. Дарвин в «Происхождении видов» справедливо подчеркнул, что недостаточно убедиться в самом факте изменяемости видов. Надо обратить внимание еще на одну черту этого процесса — приспособительный характер его. Эволюция осуществляется через приспособление видов к различным условиям существования.

а. В этом убеждает, прежде всего, тот факт, что при внимательном анализе любой живой формы мы обнаруживаем, что ее морфофизиологическая организация буквально пронизана адаптациями к конкретным условиям среды.

Каждый вид рассматривается экологом, как жизненная форма. Под последней следует понимать определенный тип морфофизиологической организации, соответствующий или приспособленный к определенному типу местообитания и притом ко всем ведущим, главным особенностям его.

Именно эта характерная черта жизненной формы с точки зрения эволюционной теории Дарвина особенно интересна и важна. Вид, как жизненная форма, оказывается (как правило) приспособленным к свойственной ему обстановке не в одном—двух признаках, а по всем основным, жизненно важным признакам организации. Чтобы в этом убедиться, рассмотрим в качестве примера жизненную форму одного из представителей отряда насекомоядных — русской выхухоли Desmana moschata.

1. Местообитание выхухоли. Выхухоль обитает в пресноводных водоемах — затонах рек и поемных озерах. Животное теснейшим образом связано с водной средой. Норы выхухоль делает в берегах, причем единственное отверстие норы расположено ниже уровня воды. Следовательно, животное нормально из норы может попасть только под воду. Питается выхухоль мелкими водяными животными (пиявки, водяные насекомые, лягушки, рыбы) и водными растениями. Водная среда служит и кормовой базой выхухоли.

Открытой суши животное, как правило, избегает. Водная среда речных затонов и поемных озер — нормальная для выхухоли среда жизни. В пределах последней выхухоль выполняет все свои жизненные функции: питание, индивидуальное развитие и размножение.

2. Образ жизни выхухоли и адаптации к нему. Подводная кормовая база выхухоли обильна. Однако, как и все насекомоядные (Insectivora), выхухоль нуждается в частом питании. Поэтому пребывание в норе, как правило, кратковременно, и значительную часть суток выхухоль рыщет по дну водоема (обычно по определенным путям) в поисках пищи, которую она либо заглатывает под водой, например, пиявок, либо поедает в надводной части особых кормовых нор (например, прудовиков).

Поиски пищи, по преимуществу донного и придонного происхождения, удерживают выхухоль под водой, что выгодно также как естественное укрытие от возможных воздушных врагов. С другой стороны, легочное дыхание диктует необходимость подниматься к поверхности, оставаясь при этом, по возможности, в скрытом состоянии и производя передвижения вверх и вниз с максимальной быстротой. Осуществление всех этих условий требует специальных приспособлений.

Рассмотрим приспособления ее к нырянию и подводному плаванию (рис. 58). Главным органом, обеспечивающим ныряние и плавание, является длинный ланцетовидный хвост. Он сильно сжат с боков и почти лишен волосяного покрова. Ткани хвоста очень богаты жировыми отложениями, вследствие чего удельный вес его невелик, — обстоятельство, увеличивающее его подвижность в воде. Поэтому, при движениях выхухоли по земле, хвост волочится и оставляет явственную черту, в воде же он силен и подвижен. В основании хвоста расположены мускусные железы. Их жирные выделения до известной степени смазывают весь хвост. Эта обмазка усиливает динамику, уменьшая трение о воду. Хвост выхухоли работает в горизонтальной плоскости, как орган руления.

Дополнительным органом плаванья служат попеременно гребущие задние лапы, вооруженные большими, достигающими когтей, плавательными перепонками (рис. 59). Подводное плаванье облегчается также хорошей обтекаемостью тела и несмачиваемостью меха. Ушные раковины выхухоли, если можно так выразиться, погружены в слуховой проход и, следовательно, не мешают движению. Носовые отверстия запираются в воде клапанами.

Движение выхухоли вверх производится автоматически, подъемной силой воздуха, заключенного в волосяном покрове. Насыщенность последнего воздухом обусловлена пышным развитием подпуши — главного резервуара воздуха, а также легкой полегаемостью остевых волос, имеющих своеобразную форму (рис. 59), облегчающую плотное прилегание остей к меховому слою во время подводных экскурсий. Воздуха в мехе так много, что выхухоль поднимается автоматически. Прекратив работу конечностей и приподняв кверху хоботок, она выбрасывается на поверхность с быстротой пробки. Свойства меха позволяют выхухоли свободно, подобно поплавку, лежать на поверхности, лишь частично погрузившись в воду (рис. 58).

Лежа на воде, животное прожевывает пищу, или, перевалившись на бок, прочесывает задней лапой шерсть, обычно от хвоста к голове. Поражает свобода и непринужденность, с которой выхухоль ворочается на воде, как на мягкой подушке. Ныряние же осуществляется путем преодоления подъемной силы воздушно-мехового покрова.

Это явление свойственно и другим водным млекопитающим. Молодые бобрята, например, не способны нырять, так как не могут преодолеть подъемной силы своего воздушно-мехового покрова (Федюшин, 1935). Этим чертам приспособительной организации соответствует приспособительное поведение. Лежа на воде, выхухоль находится в позе «готовности к нырянию». Задние лапы поставлены так, что их гребущие поверхности ориентированы по бокам тела в перпендикулярной плоскости. Обладая плохим зрением, выхухоль хорошо слышит. Ушная раковина, как сказано выше, погружена в слуховой проход, но ее резонаторы хорошо развиты. Малейший беспокоящий звук, — тотчас раздается плещущий удар хвоста, задние ноги из исходного положения мгновенно переводятся в гребущее — и животное исчезает под водой. Подъемная сила воздушно-мехового слоя инстинктивно оберегается животным. Выйдя из воды, выхухоль тщательно сушит и пушит мех ловкими, быстрыми трепещущими движениями задних ног. Распушив мех, набив в него воздух, выхухоль готова к новой водной экскурсии.

Описанный комплекс приспособлений к водной жизни пронизывает, таким образом, всю организацию животного. Легко показать, что эти приспособления, при данной организации выхухоли, в равной мере необходимы. Бесхвостые особи, например, теряют ловкость движений, в особенности при погружении. Автору этой

книги удалось наблюдать случай, когда самка выхухоли быстро утомилась при плаванье (в аквариуме) вследствие того, что ее мех сильно вылинял и лишился воздушно-подъемных свойств. Усиленно работая хвостом и ногами, великолепно приспособленными к плаванию, животное все же целиком, до кончика носа, погрузилось в воду, начало задыхаться и тонуть. Хорошо приспособленного к плаванью зверя пришлось спасать от гибели в его родной стихии! Из этого факта можно видеть, что адаптивное значение имеет не один признак, а целая система адаптаций.

Следовательно вся организация выхухоли, как целое, приспособлена к свойственному ей образу жизни. Ту же черту мы ранее констати-

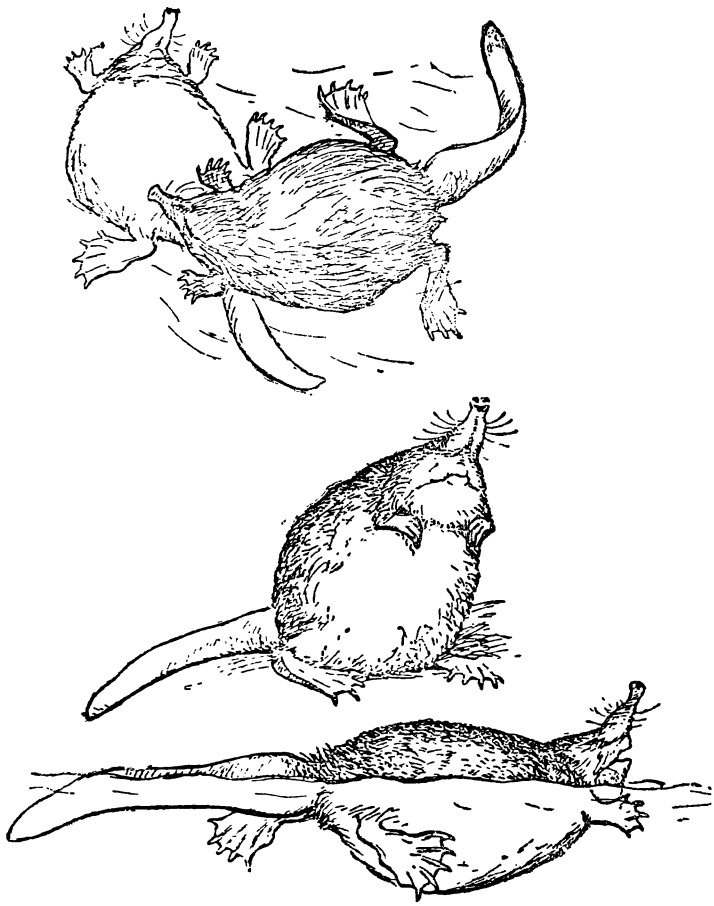


Рис. 58. Выхухоль (Desmana moschata)

Вверху самец и самка под водой в момент „игры". Ниже — при плавании на поверхности воды. Рядом на земле, в позе ориентировки в пространстве. (Ориг. рис. В. В. Ватагина)

ровали для дельфина (глава V), и она свойственна любому виду. Таким образом, прежде всего, мы констатируем факт, что ведущей чертой организации любого вида является его всесторонняя приспособленность к конкретным условиям среды. Уже эти факты непонятны вне эволюционного учения, так как с очевидностью могут быть объяснены только как результат исторического накопления приспособлений. Без такого предположения пришлось бы допустить чудесное внезапное возникновение гармоничной организации.

б. Наше рассуждение остается, однако, лишь косвенным доказательством приспособительного характера эволюции, тогда как имеются и прямые доказательства этого. Присматриваясь, например, к эволюции лошадиных, нетрудно констатировать, что она была связана с пе-

реходом от жизни в лесах на топкой почве (эогиппус) к существованию в открытых степных просторах. Изменения образа жизни было причинно связано с изменением приспособлений. В частности от эогиппуса к современной лошади происходило:

а) Увеличение роста — важное приобретение, сопряженное прежде всего с увеличением силы животного. Кроме того — и это главное — высокий рост лошади (по сравнению с эогиппусом) является несомненным приспособлением к более дальнему видению, к расширению горизонта в условиях степных просторов.

б) Увеличение быстроты бега, достигнутое путем облегчения скелета ноги, т. е. уменьшения числа пальцев. Быстрый бег полезен и необходим в открытых пространствах, имея важное защитное значение, он обеспечивает также быстрое достижение водопоев, кормовых угодий и т. п.

в) Интенсификация перетирающей функции зубного аппарата в результате развития гребней на коренных зубах и моляризации остальных зубов — процесс очень важный в связи с использованием, в качестве корма, жесткой злаковой растительности.

Параллельно с этими процессами приспособительной эволюции происходили изменения, коррелятивно связанные с ними. Так, удлинились и изменились по форме челюсти, увеличился череп, спина приобрела вогнутый профиль и т. п. Как видим, эволюция лошадиных происходила через приспособление этой группы к степным условиям существования.

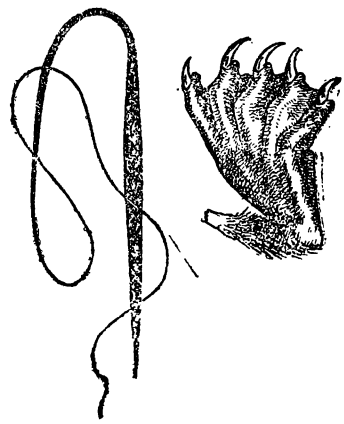


Рис. 59. Некоторые черты организации выхухоли.

1 — общая форма остевого волоса, 2 — строение задней конечности. (Оригинал)

в. То, что выше показано для эволюции лошадей, можно подтвердить и для ныне живущих форм. Как правило, виды, входящие в состав одной естественной группы, захватывают в пределах общего своего ареала (например, ареала семейства) различные местообитания, вследствие чего в пределах одной естественной группы наблюдается большое многообразие жизненных форм. Так, в пределах ряда естественных групп животных мы найдем представителей следующих основных классов жизненных форм:

1-й класс — гидробионты (жители воды); 2-й класс — амфибионты (водно-наземные формы); 3-й класс — хтонобионты (наземно-живущие формы); 4-й класс — эдафобионты (землерои, жители почвы); 5-й класс — троглобионты (жители пещер); 6-й класс — дендробионты (древесные формы); 7-й класс — авиабионты (летающие формы); 8-й класс — паразиты и т. д.

Например, в пределах отряда грызунов встречаются амфибионты (ондатра, бобр), эдафобионты (слепыш, слепушонка и т. д.), троглобионты (пещерная крыса), хтонобионты (большинство грызунов), дендробионты (белка, белки-летяги — последние с чертами авиабионтов). Подобные же формы могут быть установлены для насекомоядных Insectivora, для хищников Carnivora, для различных отрядов насекомых и т. п.

Рис. 60 показывает, что представители одной естественной группы, в данном случае — грызуны, принадлежащие к разным жизненным формам, резко отличны по своим приспособительным признакам, в соответствии с различиями их местообитаний. Но в то же время все они сходны по систематическим признакам. Так, представленные на рис. 60 грызуны, весьма различные как жизненные формы, весьма

сходны по строению зубного аппарата — основного диагностического признака отряда грызунов. Таким образом, на фоне единства их организации развертывается картина их приспособительного многообразия.

Отсюда — единственный естественный вывод, а именно, что виды одной естественной, т. е. одной монофилетической группы разошлись

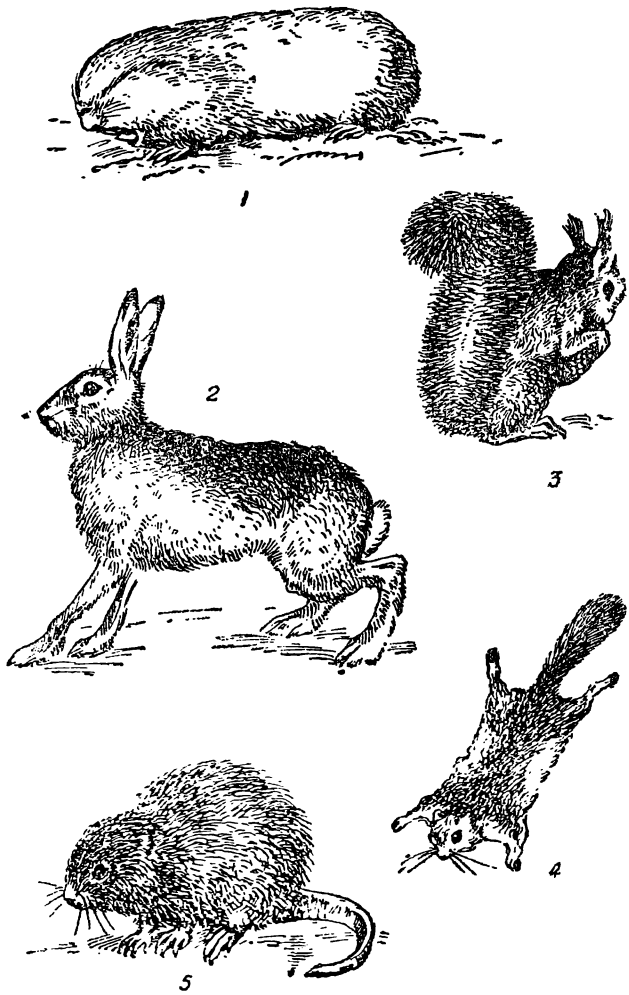


Рис. 60. Приспособительные типы грызунов.

1 — слепыш (эдафобионт), 2 — заяц-русак (хтонобионт), 3 — белка (дендробионт), 4 — белка-летяга (планирующий дендробионт), 5 — ондатра (гидробионт). Преимущественно из Бобринского

по своим адаптивным признакам, а следовательно, эволюировали в различных направлениях. Таким образом, приспособительная дифференцировка естественной группы явственно следует закону дивергенции. Явление это носит всеобщий характер и описанную картину мы наблюдаем в пределах любой естественной группы. При этом подтверждается дарвиновская интерпретация биологического значения этого расхождения. Оно связано с дифференцировкой жизненных потребностей. Приспособление к различным местообитаниям, использование максимально различной пищи позволяет видам одной естественной группы выйти из условий острой взаимной конкуренции, чем обеспечивается возможность численного роста видового состава группы. Осуществляется, следовательно, закон Дарвина о наибольшей сумме жиз-

ни при наибольшем разнообразии. Поэтому те естественные группы, которые отличаются разносторонним адаптивным расхождением, обычно богаты в видовом отношении. Среди насекомых в этом смысле выделяются жуки. Отличаясь очень полным и разносторонним адаптивным расхождением (среди них мы найдем представителей всех перечисленных выше классов жизненных форм), они в то же время очень богаты видами. Общее число видов жуков превышает 200 000. Несомненно, столь большое число видов — прямой результат не столько твердых элитр (хорошо защищающих жуков), как это обычно принято считать, сколько многообразной дивергенции. Огромное многообразие

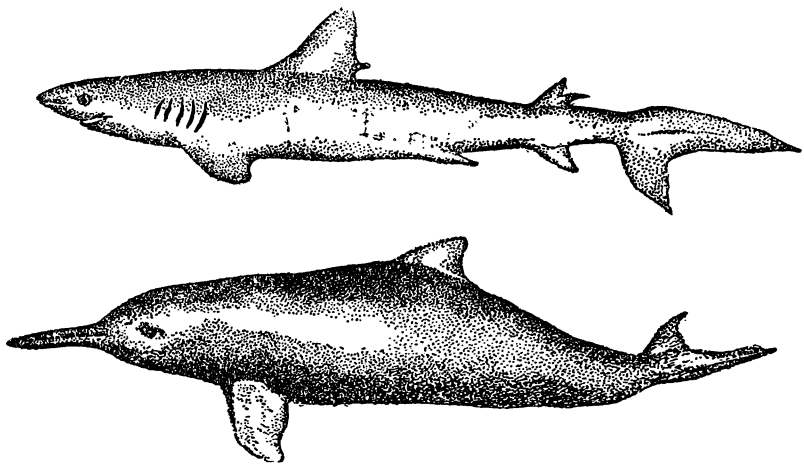


Рис. 61. Конвергентное сходство между акулой и дельфином

адаптаций в пределах отряда жуков прямо пропорционально их сумме жизни, и в частности, числу видов.

Справедливость сказанного хорошо демонстрируется также на других группах. Очень демонстративно, например, дивергентное развитие в пределах дневных хищных птиц. Все они плотоядны. Однако, питаясь различной животной пищей, дневные хищники диференцировались по потребностям. Так, среди дневных хищных птиц было предложено (Жарков и Теплицкий, Формозов) различать: 1) мюзифагов (мышеяды — пустельга), 2) орнитофагов (птицеяды — ястреб-тетеревятник, ястреб-перепелятник, благородные соколы), 3) рептилиефагов (орел-змееяд), 4) энтомофагов (насекомоядные — кобчик, осоед) и т. п.

Все эти хищники, имея разные потребности, различаются в значительной степени по местообитаниям, по поведению (дивергенция повадок), по типу полета, по морфологической организации, в особенности по строению крыла (дивергенция морфологической организации) и т. д.

Следовательно, внутри естественной группы осуществляется глубокая, разно направленная диференцировка организации, связанная с соответствующей диференцировкой местообитания и способов питания. Отсюда богатство видов — наибольшая сумма жизни при наибольшем разнообразии.

Итак, дивергентная эволюция форм есть наиболее общая черта исторического их преобразования.

г. В предшествующем изложении мы исходили из понятия естественной группы, дивергировавшей в различных приспособительных направлениях. Дарвин указывал, что в ходе дивергентного развития представители различных естественных групп сплошь и рядом встречаются в пределах одной и той же стации. Различные естественные группы дают вследствие этого аналогичные жизненные формы.

В этих условиях у неродственных форм, населяющих одну и ту же стацию и, следовательно, обитающих в сходных условиях и ведущих аналогичный образ жизни, развиваются сходные приспособления. Тогда систематически далекие формы, например, акула и дельфин, приобретают поверхностное сходство (рис. 61). Это явление сходства между неродственными жизненными формами в условиях сходного образа жизни называется конвергенцией.

Конвергенция распространена очень широко. Объясняется это тем, что стаций в природе значительно меньше, чем естественных групп организмов, почему и дивергенция многих естественных групп протекает аналогично, и они дают сходные жизненные формы. Как правило, любая естественная группа дивергирует во всех возможных (для нее)

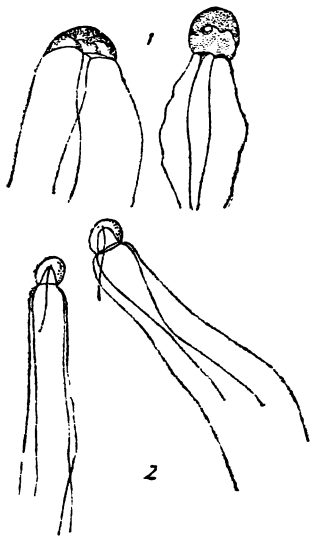


Рис. 62. Явления конвергенции у гидробионтов

1 — жгутиконосец Medusochloris phiale, плавающий при помощи плазматического зонта, 2 — медуза Sarsia (Coryne) tubulosa. (1 — по Пашеру, 2 — из Броха)

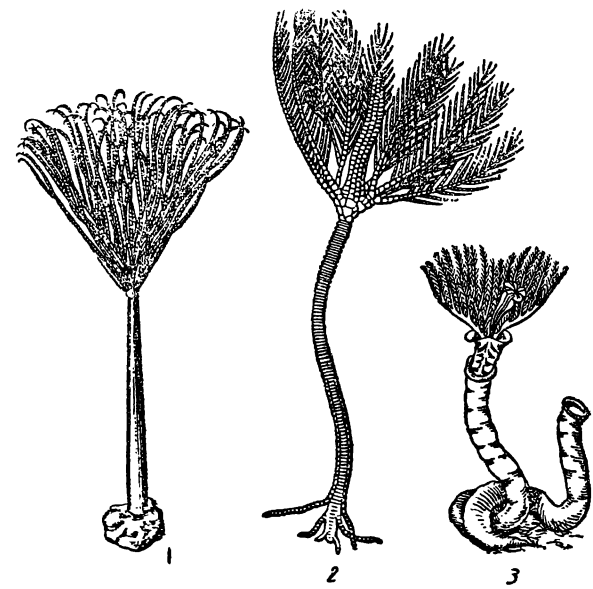


Рис. 63. Конвергенция у седентарных (сидяче прикрепленных) животных.

1 — мшанка Kinestokias cyathus, 2 — морская лилия. (Bothriocrinus decadactylus), 3 — полихета Serpula. (1,2 — из Абеля)

направлениях. Отсюда понятно, что в одной стации неизбежно встречаются представители самых различных естественных групп (в водной среде, например, обитают наряду с рыбами: насекомые, многие амфибии, некоторые рептилии, большое число птиц, ряд млекопитающих). Следовательно, широкое распространение конвергентного сходства между неродственными формами есть прямое и неизбежное следствие широкого распространения дивергентного развития большинства естественных групп и неизбежной встречи их представителей в пределах одной и той же экологической обстановки.

Рассмотрим некоторые примеры конвергенции, подобранные по классам жизненных форм.

1. Гидробионты дают очень много примеров конвергенции. Классический пример — конвергентное сходство между ихтиозавром, акулой и дельфином. На рис. 62 показано конвергентное сходство между медузой и одноклеточным жгутиконосцем Medusochloris phiale. Плазматический зонт этого простейшего жгутиконосца живо напоминает колокол медузы. Это сходство тем интереснее, что M. phiale и плавает,

как медуза, т. е. при помощи ритмичного сокращения зонтика. У другого представителя жгутиконосцев — Craspedotella по краю зонтика развита оторочка, необычайно сходная с парусом (velum) гидроидных медуз.

Замечательное сходство этих форм с медузой носит конвергентный характер и не связано с родством.

Очень полный ряд конвергентных сходств дают прикрепленные, или седентарные, донные гидробионты.

У сидячих простейших, губок, кишечнополостных, кольчецов, мшанок, ракообразных, иглокожих, наконец, первичнохордовых, например, асцидий (рис. 63, *1, 2, 3*) наблюдается развитие корнеподобных ризоидов, при помощи которых животные укрепляются в грунте; далее, многим из них свойственна стебельчатая форма тела — стебелек несколько компенсирует седентарность, позволяя отклоняться под ударом

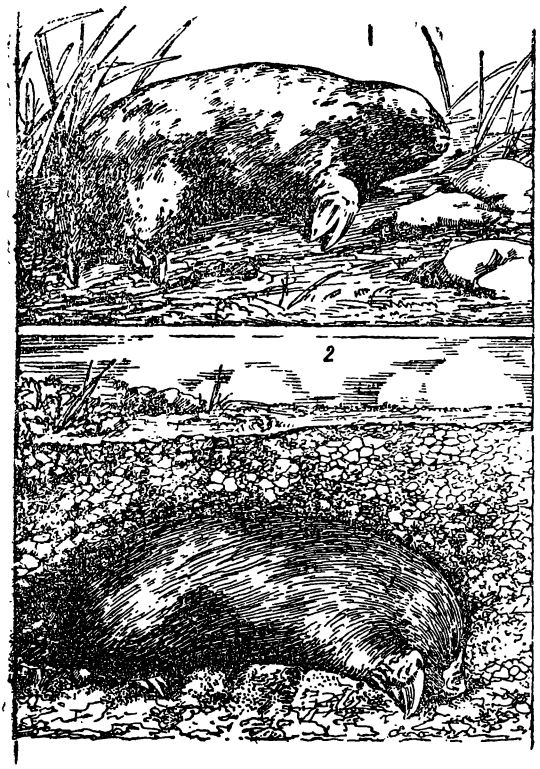


Рис. 64. Конвергенция у эдафобионтов

1 — златокрот (Chrysochloris aurea), 2 — сумчатый крот (Notoryctes typhlops). Из Северцева и Брэма

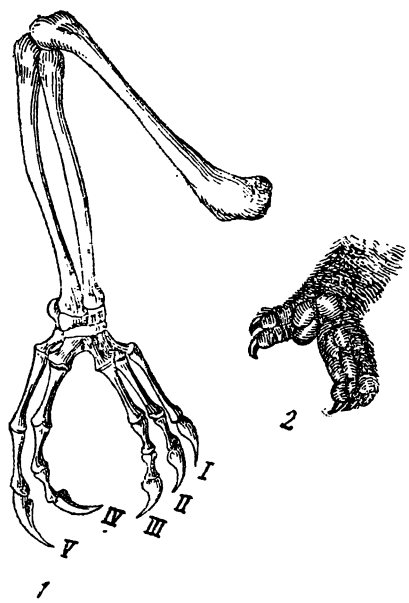


Рис. 65. Конвергентное сходство конечностей дендробионтов.

1 — лапа хамелеона, 2 — рука кус-куса (Pseudochirus peregrinus) (по Абелю)

волны, плавника рыбы и т. п., смягчая этим силу толчка; далее, у седентарных форм, независимо от их систематического положения, мощного развития достигают защитные покровы («домики», раковины, плотные оболочки и т. д.); им свойственно также мощное развитие ресничных аппаратов, создающих ток воды и привлекающих вместе с ней пищу. Всем седентарным формам свойственна склонность к образованию колоний или же скоплений самостоятельных особей; совокупность особей, а тем более колониальность, где индивидуум подчинен новому целому (колонии), снижает вероятность гибели в результате механического давления или удара. Многочисленным седентарным формам свойственна высокая регенеративная способность, снижающая и даже нивелирующая последствия ранений и т. п. (Lang, 1888).

2. Эдафобионты. У землероев также наблюдается конвергентное сходство, причем можно наметить ряд подчиненных групп жизненных форм, из числа которых мы коснемся только землероев типа крота. Замечательно сходство между сумчатым кротом Notorhyctes typhlops (подкласс сумчатых, сем. Dasyuridae) и златокротом (подкласс плацентарных, отряд Insectivora сем. Chrysochloridae).

Обе эти формы — песчаные землерои. Филогенетически они весьма далеки друг от друга, но поразительно сходны в ряде деталей адаптивных признаков. Так, они характеризуются совершенно сходной формой тела, наличием однородных носовых щитков, одинаковым положением наружных носовых отверстий, заросшими глазами, скрытыми в меху ушными отверстиями, очень сходным строением коренных зубов

и передних конечностей и т. д. (рис. 64). Златокроты, как и сумчатый крот, роются в песке, пользуются той же пищей. В конечном счете обе формы, ведя сходный образ жизни в идентичных стациях, приобрели совершенно изумительное сходство — настолько значительное, что было даже высказано предположение, что дело идет о кровном родстве этих форм. Однако, в действительности, сумчатый крот — типичное сумчатое, а златокрот — плацентарное млекопитающее, и, следовательно, их поразительное сходство — лишь особенно яркий случай конвергенции.

3. Дендробионты дают очень много интересных примеров конвергенции. Так, очень многим дендробионтам свойственна хватательная конечность с оппонирующими (противопоставленными) пальцами, образующими как бы клещи для охватывания ветвей. У многих форм развитие такой хватательной конечности связано со слиянием пальцев (синдактилия). Дендробионты с описываемым типом конечностей присущи самым различным систематическим группам — от амфибий до млекопитающих включительно. Сходство хватательных конечностей у представителей указанных групп носит конвергентный характер (рис. 65).

Общеизвестно также конвергентное сходство между планирующими дендробионтами, например, белкой-летягой Sciuropterus russicus (отряд грызунов) и сумчатыми

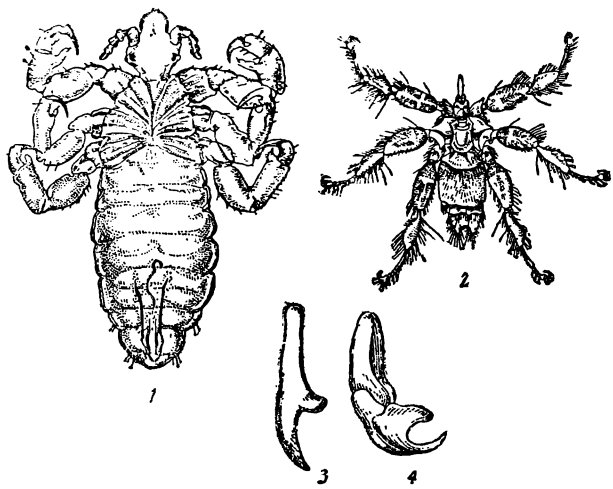


Рис. 66. Конвергенция у паразитов

1 — платяная вошь, 2 — муха Penicillidia noterreri, паразит летучих мышей, 3 — крючок цестоды (Taenia pisiformis), 4 — крючок пятиустки Porocephalus natae. (По разным авторам)

летягами (Petauroides, Petaurus, Acrobates). Принадлежа к глубоко различным систематическим группам, не связанные пространственно, эти формы обладают изумительным сходством приспособлений к планированию.

4. Паразиты. У паразитов, как наружных (эктопаразиты), так и внутренних (эндопаразиты), также наблюдается конвергенция. Сходство между ними сплошь и рядом необычайно ярко подтверждает факт эволюции, так как филогенетически далекие формы приобретают удивительное сходство.

Так, например, паразитическая немертина Malacobdella grossa, вооруженная большой задней присоской, внешне похожа на пиявок (Hirudinea), хотя филогенетически немертины далеки от пиявок. Формы, поселяющиеся среди перьев птиц и шерсти млекопитающих, независимо от систематического положения, приобретают поразительное сходство. Так, на рис. 66 показаны следующие формы: вошь (отряд Anoplura) и, наконец, паразитирующая в шерсти летучих мышей муха Penicillidia noterreri (отряд Diptera). Сходство между этими формами чисто конвергентное.

Не менее эффектны случаи конвергенции среди эндопаразитов. Так, например, у многих из них имеются крючья для прикрепления к тканям хозяина. При этом форма крючьев поразительно однотипна. На рис. 66 показаны крючья лентецов Cestoidea и пятиусток Linguatulina. Их сходство весьма велико, хотя лентецы входят в состав плоских червей, а пятиустки относятся к паукообразным. Форма тела пятиусток также сходна с формой тела цестод, и долгое время их относили к червям, пока не было выяснено их истинное положение в системе.

Оставляя в стороне ряд прочих групп жизненных форм, полезно остановиться на другой стороне их классификации. В пределах любого класса жизненных форм наблюдается диференцировка его на растительноядные формы (фитофаги), плотоядные (зоофаги) и разноядные (гетерофаги). В пределах самых различных систематических групп весьма обычны все эти три группы, причем и в этом случае констатируется поразительное конвергентное сходство, в особенности в строении зубной системы.

Интереснейшим примером конвергенции нужно считать сходство зубной системы мадагаскарского лемура Chiromys madagascariensis (ай-ай) с зубной системой грызунов. Резцы ай-ай построены совершенно так же, как у последних, глубоко проникают в челюсти и постоянно растут. При этом они, как и у грызунов, покрыты эмалью только спереди, сохраняя, таким образом, острый режущий край в результате более быстрого стирания задней стенки зуба (рис. 67). Это сходство столь велико, что в 1-й половине XIX в. ай-ай рассматривали как представителя грызунов. Например, в сводке млекопитающих Шинца (Schinz. Synopsis mammalium 1844) ай-ай выделяется в особое семейство грызунов — Pedimana, или руконогих. В сводке млекопитающих Гибеля (Giebel, 1855) ай-ай все еще среди грызунов, хотя Гибель и сомневается, не следовало ли бы поместить это животное среди полуобезьян.

Приведенная историческая справка показывает, как велико сходство зубной системы этого лемура с зубным рядом грызунов. Это сходство, однако, лишь конвергентное, связанное с родом пищи.

У многочисленных мирмекофагов — ехидны (Monotremata), сумчатых мурашеедов (Myrmecoides fasciatus Marsupialia), муравьедов (Myrmecophagidae, Xenarthra американские неполнозубые) и т. д. имеется длинный червеобразный язык, сходный и здесь только в силу конвергенции.

Как известно, у дятлов опорой подвижного и далеко высовывающегося языка являются необычайно длинные подъязычные кости. У одного из тритонов, способного выбрасывать свой длинный язык очень далеко, также имеется длинный подъязычный аппарат, весьма сходный с тем же элементом дятлов.

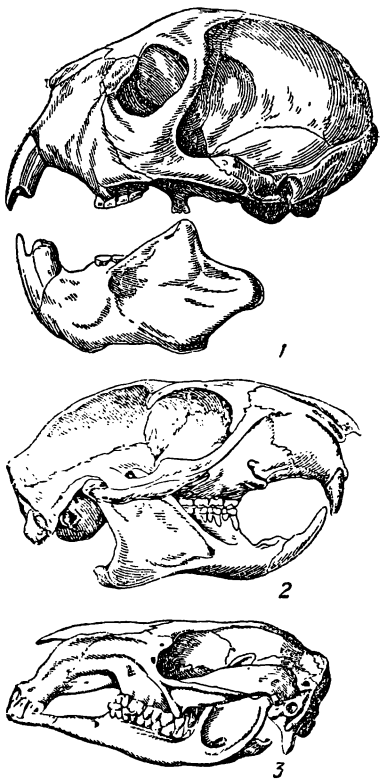


Рис. 67. Зубная система ай-ай (Chyromys madagascariensis)

1) Под ним череп грызуна (2). Бросается в глаза чисто конвергентное сходство зубной системы. 3 — череп кенгуру (Halematurus). Замечательное сходство, в общей структуре черепа и зубной системы, с структурой черепа и зубной системой травоядных плацентарных (По разным авторам)

Итак, в условиях сходного образа жизни систематически далекие формы или их органы оказываются сходными.

Следует иметь в виду, что конвергентное сходство, обусловленное одинаковым образом жизни, все же поверхностно и не обманет современного морфолога и систематика.

Сходство их всегда строится на разной генетической основе. Например, столь сходные между собою сумчатый крот и златокрот все же сохраняют признаки различий, определяющие их принадлежность к различным систематическим группам. Этот вывод касается решительно всех случаев конвергенции. Становится ясным, что конвергентное сходство между неродственными формами есть сходство, обусловленное существованием неродственных форм в одной и той же стации или сходством их образа жизни. Однако, если это так, то нам остается признать, что и в случаях дивергенции и в случаях конвергенции мы имеем дело по существу с одним и тем же процессом эволюции. В первом случае родственные формы стали несходными в различных условиях существования. Во втором — неродственные формы стали сходными в сходных условиях жизни. Но и для первого и для второго случая остается справедливым один общий вывод: наличие эволюционных преобразований, идущих по руслу приспособительной изменяемости.

Таковы, в кратких чертах, экологические доказательства эволюции.

§ 6. Заключение. Мы рассмотрели некоторый материал, доказывающий самый факт эволюции. Тем самым мы установили понятие об

объекте дарвинизма, как науки. В самом деле, ясно, что объектом дарвинизма является процесс органической эволюции. Но столь же ясно, что о б ъ е к т нашей науки, в его материальном выражении, реально осуществляется через его р а з в и т и е и что последнее и есть объективное доказательство существования самого объекта. Мы установили при этом, что органическая эволюция, как объективное явление природы, характеризуется: фактом преемственного исторического развития, явлениями дивергенции, фактом повышения организации и приспособительным характером эволюционных преобразований. Установление этих элементов характеристики эволюционного процесса естественно приводит к необходимости причинного объяснения его. В самом деле, факты эволюции приобретают свою полную достоверность т о л ь к о в свете трактовки эволюции, как б и о л о г и ч е с к о й н е о б х о д и м о с т и. Однако, эволюция, как необходимость, может быть материалистически обоснована только на почве причинного объяснения ее. Следовательно, полное обоснование объекта дарвинизма требует анализа факторов или причин эволюции. К этому вопросу мы и перейдем.

ГЛАВА VIII

ФАКТОРЫ ЭВОЛЮЦИИ

1. Изменчивость

§ 1. Введение. Рассмотрев доказательства эволюции, перейдем к анализу движущих сил, причин, или факторов ее.

Проблема факторов эволюции составляет центральную проблему системы дарвинизма. Уже указывалось, что ведущими факторами эволюции являются: изменчивость, наследственность и отбор.

Обратимся к рассмотрению изменчивости. Учение об изменчивости слагается из следующих подчиненных проблем: 1. Определение понятия об изменчивости. 2. Формы изменчивости. 3. Причины изменчивости. 4. Значение различных форм изменчивости в эволюционном процессе.

Вопросы изменчивости трактуются не только в системе дарвинизма, но также в пределах других биологических наук. Любое биологическое явление может быть освещено с различных сторон. Задачей дарвинизма, как науки, должно быть изучение изменчивости, как первичного фактора эволюционного процесса. Решение этой задачи отчасти связано с точным определением явления изменчивости. В основу должны быть положены работы Ч. Дарвина. Большое значение для выработки дарвинистского определения изменчивости имеют также работы К. Тимирязева.

§ 2. Определение понятия изменчивости. Дарвин уделял изменчивости огромное внимание. Ей посвящена особая глава «Происхождения видов» и ряд глав другой его работы «Изменение животных и растений в состоянии одомашнения». Анализ дарвиновской постановки проблемы изменчивости выясняет следующие положения.

Во-первых, Дарвин рассматривал изменчивость, как процесс, который проявляется в результате полового и бесполового размножения. Во-вторых, Дарвин стремился показать, что изменчивость, сама по себе, не есть эволюционный процесс, т. е. не адекватна ему, оставаясь лишь элементарным источником эволюционного процесса, в частности процесса видообразования. Эти представления легли также в основу взглядов К. А. Тимирязева. В последарвиновскую эпоху изменчивость изучалась многими исследователями в этом же освещении. Однако, в начале XX века проблема изменчивости была вовлечена в русло антидарвинистических представлений. Это повлияло на общую оценку явления изменчивости. Учение об изменчивости было выделено из системы дарвинизма и вошло в состав генетики. Органические связи между учением об изменчивости и системой дарвинизма были, таким образом, в значительной степени утрачены, а сам дарвинизм стал трактоваться, как прошлое науки.

Так, Иогансен (1903), обосновывая положение учения об изменчивости в системе генетики, пришел к выводу, что можно различать три группы явлений изменчивости:

1) Различия внутри наиболее узких систематических групп, т. е. внутри «чистых рас», входящих в состав вида; 2) различия видовые, характеризующие виды; 3) различия, наблюдаемые у бастардов, т. е. у форм, полученных в результате скрещивания.

По Иогансену, генетику интересуют только первая и третья группа изменений. Вторая группа изменений — предмет исследования систематиков. О связях проблемы изменчивости с эволюционной теорией, а тем более с дарвинизмом, в этой классификационной схеме — ничего не говорится. Иогансен указывает также, что учение о наследственности (куда включается и учение об изменчивости) *лучше всего изучать независимо* от эволюционного учения, тогда как последнее немыслимо без первого.

Из сказанного вытекают следующие выводы. Во-первых, изменчивость можно трактовать, как явление, как бы не имеющее обязательных связей с процессом эволюции. Во-вторых, в соответствии с этим положением, изменчивость можно рассматривать, как *явление различий*. Такое понимание изменчивости получило широкое распространение и вошло в литературу, в том числе учебную. Так, Филипченко (1915) предложил следующее определение изменчивости: «мы понимаем под изменчивостью наличие различий как между особями, так и между группами особей, относящимися к одному виду».

Им было также подчеркнуто, что изменчивость можно изучать двояко: как *состояние* (наличие различий) и как *процесс*. На возможность этих двух аспектов указал еще Дженнингс (1908). Филипченко считает, что первое понимание изменчивости статично, тогда как второе рассматривает динамику изменчивости.

Изучение «изменчивости, как статики», получило широкое распространение, и в ряде случаев оно удовлетворяло исследователей, изучавших изменчивость вне проблем эволюции. К. А. Тимирязев тотчас обратил на это внимание и указал, что «нередко смешивают изменчивость с простым фактом наличности различий». По Тимирязеву, под изменчивостью «должно разуметь ... превращения органических существ, возникающие во времени». Таким образом, Тимирязев рассматривал изменчивость, как процесс. Именно это понимание изменчивости и должно быть положено в основу дарвинистской интерпретации ее.

Вторым вопросом, который был поднят Тимирязевым, является проблема содержания процесса изменчивости. Им было указано, что речь идет о возникновении «совершенно новых особенностей строения или отправления» организмов. Наконец, по Тимирязеву, в определение изменчивости должно быть включено представление о таких новых изменениях, которые означают «*отклонения от видового типа*».

Синтезируя сказанное выше, мы будем придерживаться следующего определения изменчивости: *изменчивость есть процесс возникновения конкретных новых особенностей, представляющих отклонения от видового типа и ведущих к развитию различий между особями*.

Это определение ближе к задачам дарвинизма, так как оно трактует изменчивость, как материал для эволюционного процесса. С другой стороны, оно не закрывает и не может закрыть возможности и необходимости изучать различия, так как исследование последних остается главным источником наших знаний о самом процессе изменчивости и ее результатах. Однако не надо забывать, что явление различий есть не изменчивость, а ее *результат*.

Таким образом, различия безусловно нужно изучать. Однако, нужно помнить, что они *возникли и возникают* и, что то состояние различий, которое исследователь регистрирует, есть известный этап процесса изменчивости, засеченный в момент наблюдения.

Вопреки соответствующим представлениям Дженнингса, Филипченко и других исследователей, явление различий не может быть противопоставлено, как статика динамике. Напротив, явление различий есть выражение динамики изменчивости, ее материальное осуществле-

ние, без которого эмпирическое познание изменчивости было бы невозможно.

§ 3. Формы изменчивости. Синтезируя данные современной ему науки, Дарвин предложил различать несколько форм изменчивости (см. гл. V).

Дарвин различал, прежде всего, изменчивость наследственную и ненаследственную. Эта диференцировка, как легко видеть, касается содержания явления. Кроме того, Дарвин различал также процесс изменчивости по его формам. Как указывалось, он дал характеристику следующих форм изменчивости: определенная, неопределенная, коррелятивная и изменчивость вследствие скрещивания.

Под влиянием работ Дарвина изменчивость подверглась всестороннему изучению. В ходе этих работ частично была предложена новая терминология форм изменчивости, которая и удержалась в науке. Она применяется и в этом курсе дарвинизма. Однако согласование терминологии Дарвина с современной совершенно необходимо. Терминология Дарвина была несправедливо забыта, и это повлекло за собою некоторые недоразумения и путаницу, которых нужно избежать.

В табл. 8 дается принятая классификационная схема форм изменчивости, сопоставленная с терминологией Дарвина.

ТАБЛИЦА 8

Современная терминология	Терминология Дарвина
1. Мутация	1. Наследственная неопределенная индивидуальная (единичная) изменчивость.
2. Модификация	2. Ненаследственные индивидуальные или массовые определенные изменения.
3. Корреляция	3. Коррелятивная или соотносительная (зависимая) изменчивость.
4. Комбинативная изменчивость	4. Изменчивость, возникающая вследствие скрещивания.

Таким образом, неверно ставить знак равенства между мутацией и дарвиновской неопределенной изменчивостью, что иногда делается. Можно лишь поставить знак равенства между термином «мутация» и термином наследственная неопределенная изменчивость. Столь же неверна попытка приравнивать термин «модификация» к термину Дарвина «определенная изменчивость». В этом случае необходимо оговорить, что модификация есть ненаследственная определенная изменчивость — индивидуальная или массовая.

Некоторые авторы внесли путаницу в понятие индивидуальной изменчивости. Начало проблеме индивидуальной изменчивости в ее антидарвинистском понимании было положено Гуго де-Фризом, который предложил различать две формы изменчивости: индивидуальную, или флюктуирующую (флюктуации) и видообразующую. Первая не наследственна, т. е. не сопровождается изменениями наследственного основания организма и соответствует (терминологически) модификациям. Вторая, наоборот, наследственна и терминологически соответствует мутациям. Очевидно, только наследственная изменчивость может обеспечить возникновение нового наследственного основания.

Так как Дарвин придавал основное значение индивидуальной изменчивости, то де-Фриз сделал отсюда неправильный вывод, что Дарвин основывал свою теорию эволюции на ненаследственной, т. е. флюктуирующей, индивидуальной изменчивости, и что, следовательно, его теория построена на неверной посылке. По де-Фризу, Дарвин строил

теорию накопляющего действия отбора на индивидуальных изменениях (флюктуации), которые, как ненаследственные, не могут закрепляться в потомстве, а следовательно, и накопляться. Де-Фриз упустил, что Дарвин имел в виду наследственную индивидуальную изменчивость. Ошибка де-Фриза не была замечена и его представления получили широкое распространение, пока их ложность не была указана Плате (1910).

Рассмотрев классификационную схему изменчивости, перейдем к систематическому изучению форм ее. Предварительно, однако, остановимся на некоторых важных терминологических понятиях, без которых излагать учение об изменчивости трудно.

§ 4. Основные терминологические понятия. Современная наука выработала ряд понятий, в высокой степени облегчающих понимание процессов изменчивости.

А. Генотип и фенотип. Термины эти были предложены Иогансеном (1903). Фенотип Иогансен определяет следующим образом: «Фенотип любого индивидуума есть сущность всех его внешне проявляющихся свойств». Таким образом, фенотип каждого индивидуума определяется его морфологическими и физиологическими признаками. Они и составляют его фенотип. Следует указать, что фенотип индивидуума развивается в процессе онтогенеза и, следовательно, изменяется. Фенотип взрослой особи не стабилизируется. Изменения фенотипа продолжаются до конца жизни индивидуума. Таким образом, смерть является естественным завершением развития фенотипа. Нужно, однако, помнить, что фенотип каждой особи определяется не только ее индивидуальными чертами. Уже указывалось, что любая особь обладает, кроме того, и более общими чертами, в частности — видовыми. Если в ходе онтогенеза развиваются индивидуальные фенотипические черты особи, то параллельно им развиваются и ее видовые черты. В практике это положение подтверждается тем, что, например, описание новых видов возможно сплошь и рядом только в том случае, если исследователь имеет дело со взрослыми особями.

Одним из факторов формирования фенотипа особи является наследственное основание ее, или ее генотип (Иогансен). Как правило, особи, имеющие разные генотипы, характеризуются различными фенотипами. Изменение генотипа влечет за собою изменение фенотипа — направление, характер и форму его развития. При современном состоянии наших знаний и в свете материалистической диалектики можно утверждать, что в природе не существует двух абсолютно одинаковых генотипов. Отчасти по этой причине не существует и двух абсолютно одинаковых фенотипов. Изложенные данные показывают, что эндогенные факторы играют большую роль в осуществлении фенотипа.

Вторым компонентом фенотипа являются внешние или экзогенные факторы, участвующие в формировании организма. Изменяя генотип, внешние факторы косвенно воздействуют и на его фенотипическое осуществление. В то же время внешние факторы воздействуют на фенотип и непосредственно. Дальше эти отношения разбираются подробнее. Следствием кратко описанных отношений должно быть огромное гено- и фенотипическое разнообразие живых форм, входящих в состав одного и того же вида. Население или индивидуальный состав вида неизбежно оказывается генотипически и фенотипически неоднородным, разнокачественным. Эта внутривидовая система генотипически и фенотипически неоднородных индивидуумов и составляет популяцию вида.

Б. Фенотипическая изменчивость. Из сказанного выше видно, что если мы, например, в полевых условиях, наблюдаем явления неопределенной (единичной) изменчивости, то мы не всегда

можем сказать, с какой изменчивостью мы имеем дело — ненаследственной или наследственной. В самом деле, быть может, данное единичное изменение есть только модификация, т. е. ненаследственное изменение (табл. 8), или, наоборот — мутация, т. е. изменение самой наследственной основы. Решается этот вопрос путем эксперимента, в частности — испытания потомства (в особенности второго и последующих поколений). Если в потомстве новое индивидуальное изменение фенотипически проявится, и притом хотя бы и в несколько измененных условиях, то такое изменение, очевидно, наследственно (мутация). Если этого нет, и изменение не только в первом, но и во втором и последующих поколениях не проявится, а наоборот — исчезнет, то правильнее считать его ненаследственным (модификация).

Итак, в условиях простых наблюдений мы часто не можем заранее определить, имеем ли мы дело с индивидуальной модификацией, или с мутацией.

Однако и в том и в другом случае изменение налицо, так как оно проявилось в конкретных морфо-физиологических, видимых или вообще познаваемых, фенотипических изменениях. Следовательно, например, в полевой обстановке следует говорить в самой общей форме о фенотипической изменчивости. Более же точный экспериментальный анализ позволяет вскрыть истинное содержание ее. Индивидуальная неопределенная изменчивость, о которой писал Дарвин, и есть фенотипическая изменчивость. Когда Дарвин говорит, что индивидуальная изменчивость «как известно, часто наследственна», то это положение и означает, в переводе на современную терминологию, что фенотипическая изменчивость, как известно, часто носит мутационный характер.

Очевидно, фенотипическая изменчивость есть общее выражение факта изменчивости, включающей и модификационную и мутационную изменчивость.

В. Мутации, модификации и признаки. Итак, исследователь имеет дело, прежде всего, с фенотипом, т. е. с конкретными морфологическими и физиологическими признаками (цвет, запах, вкус, форма, пропорции, размеры, число частей и т. д.).

Возникает вопрос о взаимоотношениях между понятиями: признак, мутация, модификация.

Ответ на этот вопрос вытекает из нашего определения изменчивости. Как мы видели, изменчивость есть процесс возникновения новых особенностей. Термины «модификация» и «мутация» обозначают самый процесс или ход изменения, его становление и развитие. Признак же есть не модификация или мутация, а фенотипический, т. е. видимый результат модификационного или мутационного процесса.

Поэтому нужно строго различать следующие понятия: изменения, т. е. модификации и мутации и результаты изменений — новые признаки. Носителей новых признаков можно назвать соответственно модификантами и мутантами.

Остается решить последний вопрос — о наследственности признаков. Если следовать изложенной выше схеме представлений, то необходимо признать, что признаки, сами по себе, не наследственны. Можно лишь говорить о наследственности изменений. Что же касается новых признаков, возникающих в результате изменений, то они являются лишь фенотипическим выражением последних, так как признаки зависимы, с одной стороны, от «внутренних» особенностей организма, а с другой, — от условий жизни.

Это доказано совершенно твердо, на огромном количестве фактов. Приведем некоторые из них. Известно, что породные признаки культурных животных проявляются только в условиях соответственного

кормления и общего благоприятствующего содержания. При плохом кормлении не проявятся и типичные наружные признаки породы (рис. 68), ее экстерьер. Особенно убедительны экспериментальные данные, касающиеся признаков, имеющих геологическую давность, которые, казалось бы, имели время наследственно закрепиться. Например, всем билатеральным животным свойственно наличие правого и левого глаза. Эта особенность возникла в геологическом прошлом и существует поныне. Если подвергнуть яйца рыб или амфибий, например, действию хлористого магния, то развиваются формы, у которых посредине головы имеется лишь один глаз (так называемая циклопия, рис. 69). Следовательно, наличие двух глаз, само по себе, ненаследственно. Этот признак возникает при нормальных условиях. Однако при изменении их (например, воздействие хлористого магния) признак не возникает, наоборот, возникает новая особенность — циклопия. Подобные явления имеют всеобщий характер. Признаки могут быть изменены переменой условий жизни. С этим фактом мы еще столкнемся неоднократно в дальнейшем.

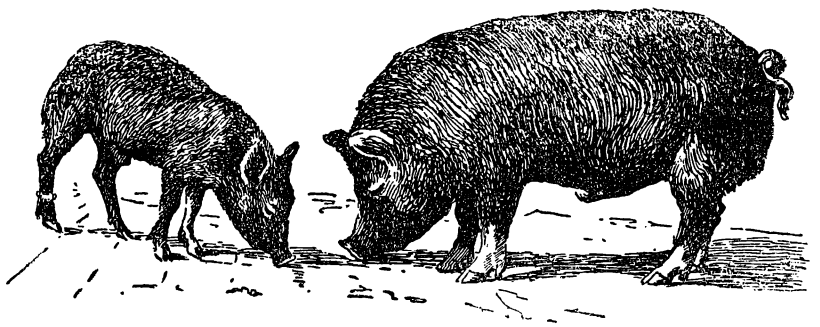


Рис. 68. Влияние кормления на организм.
Слева поросенок, плохо кормленный, справа — при обильном кормлении. Оба поросенка одного и того же помета (По Натузиусу и Гольдшмидту)

Подчеркнем однако уже здесь, что изложенная постановка вопроса открывает широкие возможности управления отдельными признаками и фенотипом в целом.

Если это верно, то возникает вопрос: чем же отличаются модификации от мутаций? И те и другие конкретизируются в определенных фенотипических чертах и, следовательно, выражаются сходным образом. Различия между ними таковы. Модификационное фенотипическое изменение есть реакция одного и того же генотипа на разные условия среды. В разных условиях среды один и тот же генотип осуществляется в разных фенотипах.

Очень наглядно этот факт был показан в опытах Боннье (1895), который расчленял одно и то же растение на две продольные половины. Одна половина высаживалась в условиях горного климата, другая — долинного. В данном случае однородность генотипического материала оставалась несомненной. Тем не менее развившиеся особи — горная и долинная — резко отличались друг от друга фенотипически. Оба модификанта были фенотипическим результатом разных условий среды, воздействовавших на один и тот же генотип (рис. 70).

Обратимся теперь к мутационным изменениям. Эти последние являются реакциями измененного генотипа.

Два разных генотипа в одинаковых условиях среды обычно ведут к осуществлению разных фенотипов.

Для пояснения воспользуемся сперва воображаемым примером. Под влиянием пониженной и повышенной влажности кожа прыткой ящерицы (Lacerta agilis) темнеет. Предположим, что в популяции

этой ящерицы появилась особь, которая реагирует на пониженную температуру и повышенную влажность не потемнением кожи, а посветлением ее. Такой случай означал бы, что эта особь есть мутант, т. е. фенотипический результат мутации генотипа. Что здесь изменилось? Очевидно, мы имеем дело с новой формой ответа, или новой нормой реакции на прежнее воздействие условий среды. Следовательно, каждому генотипу свойственна специфическая норма реакции. Мутация и выражается в наследственном изменении нормы реакций генотипа на воздействие факторов среды. Другими словами, мы имеем дело с новым генотипом, т. е. с новым наследственным основанием организма.

Таким образом, если в потомстве, среди типичных для данных условий среды фенотипов, внезапно появляется единичный новый фенотип, всегда можно предполагать, что исследователь имеет дело с мутантом. Это предположение приобретает более высокую степень вероятности, если при тех же условиях среды признаки предполагаемого мутанта появятся и в потомстве.

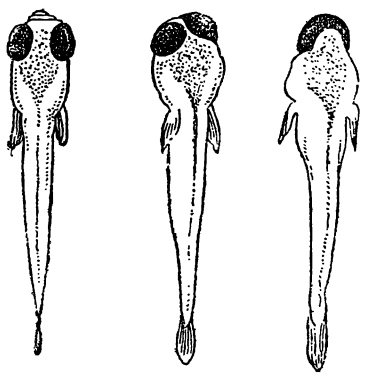


Рис. 69. Циклопия, возникшая у малька (Fundulus) под влиянием хлористого магния. (Из Гексли и де Бера)



Рис. 70. Одуванчик

Оба растения выросли из двух половин одного и того же растения, крупное — в долине, мелкое — в горах (По Боннье, из Баура)

Рассмотрев перечисленные выше терминологические понятия, обратимся к более подробному изучению форм изменчивости.

§ 5. Наследственные неопределенные (единичные) изменения, или мутации. Термин «мутация» был введен в науку де-Фризом (1900, 1901), хотя применялся и раньше (Адансон). Русский исследователь С. Коржинский (1899) собрал большое число данных о мутациях, обозначая их, по примеру Келликера (1864), термином гетерогенезис. Де-Фриз понимал под мутациями такие качественные изменения наследственного основания организма, которые внезапно, скачкообразно создают новые биологические формы и даже виды. Де-Фриз имел в виду защитить положение, согласно которому новые формы создаются не отбором, а самим мутационным процессом. С его точки зрения роль отбора не творческая. Он лишь уничтожает одни готовые виды и сохраняет другие.

Это неверное представление о мутациях было использовано антидарвинистами, но подверглось заслуженной критике со стороны неко-

горых дарвинистов, в том числе Тимирязева. В ходе исследований дефризовское понимание мутации было отброшено.

В системе дарвинизма под мутациями понимаются наследственные изменения генотипа, выраженные в изменении нормы реагирования на условия среды, вследствие чего среди особей обычного для данного вида фенотипа, при тех же условиях, появляются, как правило, единичные новые фенотипы, возникающие (при тех же условиях) и в последующих поколениях. Новая реакция на прежние условия среды выражается, следовательно, в форме приобретения новых признаков.

Такое понимание мутаций соответствует дарвиновскому представлению о наследственной единичной неопределенной изменчивости. В



Рис. 71. Мутации у растений

1 — 3 — мутанты львиного зева. Из Филипченко, 4 — мутации у чистотела: нормальная форма, справа — мутант (Из Богданова)

потомстве типичных родителей среди массы столь же типичных форм появляются отдельные особи с новыми признаками, или мутанты. При этом вновь возникшие особенности передаются потомству, поскольку передалась по наследству измененная норма реагирования на те же условия среды.

А. Распространение мутаций в природе. Многочисленные наблюдения показали, что мутации свойственны как растениям, так и животным, распространяясь на все системы органов.

У растений известны мутации размеров (карликовость, или нанизм, и гигантизм), формы растительных индивидуумов, мутации покровных тканей, например, исчезновение колючек, мутации строения листьев и цветов, окраски цветов, расположения их на цветоножке, мутации плодов и т. п. (рис. 71).

Из перечисленных форм мутационных изменений рассмотрим здесь лишь некоторые примеры. Несомненный мутационный характер носит

явление пестролистности, а также возникновение красных листьев. Описаны пестролистный клён, хмель, герани, стручковый перец, гортензия, энотера, кукуруза, тростник и т. д. К мутационным формам относятся краснолистные: кровавый бук, пурпуровый барбарис, орешник, ясень, дуб и т. д.

Из мутационных изменений цветов упомянем о явлении махровости, выражающейся в частичном или полном превращении тычинок в лепестки. Процесс влечет за собою ограниченное или полное бесплодие. Примеры: махровые астры, цикламены, петунии, персик, яблони, терновник, розы и др.

Из мутаций расположения цветов, остановимся на явлении пелории у львиного зева. Цветки этого растения принадлежат к зигоморфному типу (с двубоковой или билатеральной симметрией). Наблюдаются, однако, мутанты, у которых появляется верхушечный цветок,

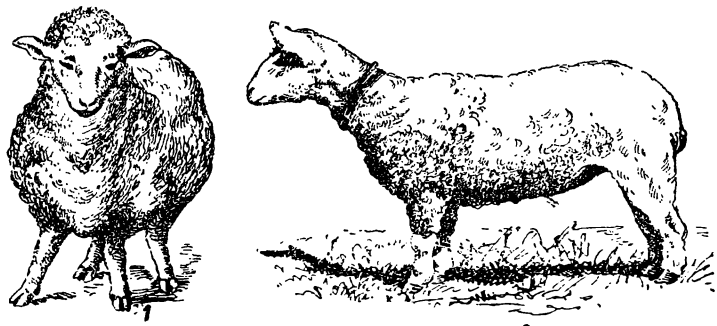


Рис. 72. Мутации у животных

1 — анконская овца, 2 — коротконогая овца, род. в Норвегии (1934) и напоминающая анконскую. (По разным авторам)

построенный по типу актиноморфного цветка (с лучистой симметрией в расположении частей). Соцветие с таким верхушечным актиноморфным цветком и называется пелорическим. Для многих форм (например, наперстянки) пелория типична. Для львиного зева она не типична, и пелорические соцветия у этого растения носят мутационный характер. Многолетние исследования Баура (1924) показали возникновение ряда других мутаций форм цветка у львиного зева (рис. 71).

Б. Почковые мутации. Многие из описанных выше мутаций возникают не через половое воспроизведение, а вегетативным путем, т. е. в развивающихся почках, следовательно, на ветвях развитого растения.

Большое число данных о почковых мутациях было собрано Дарвином («Изменения животных и растений в состоянии одомашнения»). Сюда относятся, например, появление ветки, несущей красные сливы, на дереве сорокалетней желтой сливы; развитие похожих на персики плодов на ветвях персикового и махрового миндаля; образование позднеспелых персиков на «играющей ветке» менее позднеспелого сорта и, наоборот, раннеспелой формы на нем же; возникновение на ветке вишневого дерева позднеспелых удлиненных плодов; изменение окраски ягод на ветке крыжовника и т. п. В новейшее время данные Дарвина были подтверждены и пополнены. Нередки почковые мутации у винограда, причем, на ветвях определенного сорта внезапно появляются листья или плоды с новыми особенностями. Так, путем почковых мутаций возникли: полосатость ягод, увеличение размеров грозди, изменение окраски плодов и листьев, пестролистность и т. п.

Большое число мутаций описано также для животных (рис. 72).

В. Хроматические мутации, или мутации окраски кожных покровов и дериватов кожи, — одно из наиболее известных явлений.

Распространенной формой хроматических мутаций нужно считать явления меланизма и альбинизма.

Оба типа упомянутых хроматических мутаций наблюдаются у насекомых, рыб, амфибий, птиц и млекопитающих. Таковы: меланистическая форма березовой пяденицы Amphidasis betularia, известная под названием doubledayaria, меланистические формы монашенки Porthetria (Liparis) monacha, крыжовенной пяденицы Abraxas

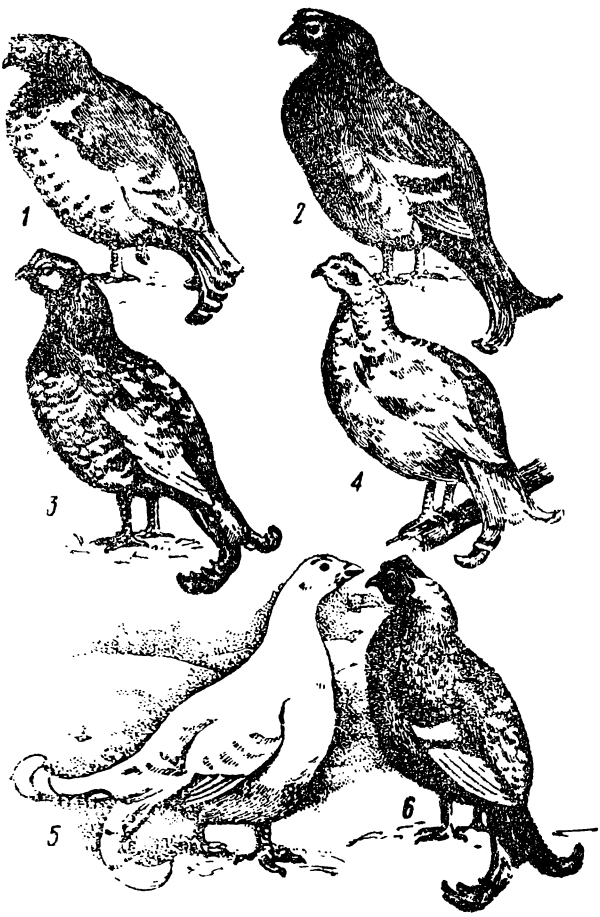


Рис. 73. Хромисты тетерева

1 — albiventris, 2 — brunnea, 3 — andalusica, 4 — cholibdea, 5 — alba, 6 — splendees (нормальная окраска). (По Котсу)

glossulariata; альбинистические формы дуболистного шелкопряда Gastropacha quercifolia, аксолотлей, птиц (воробьи, вороны, галки, некоторые дневные хищники, тетерева и т. д.), млекопитающих (мыши, крысы, кролики, лисицы, волки и т. п.).

Хромисты. Альбинизм и меланизм являются лишь крайними случаями хроматических мутаций. Между ними наблюдаются различные другие цветовые морфы. Например, у европейского крота (Talpa europaea) наблюдаются самые различные окраски — от полного альбинизма до черной, причем к последней ведут различнейшие промежуточные окраски — от бледнопалевых до серых и коричневых.

Это явление наблюдается и у других форм. Такие цветовые разности получили название хромистов. Была сделана попытка связать хромизм крота с определенными свойствами почвы. Однако аналогичные же хромисты известны для форм, где подобная связь не может быть установлена, например, для многих птиц. Примером могут служить хромисты, описанные Котсом (1937) среди тетеревов (рис. 73). Так, для самцов были установлены 9 типов хромистов, в том числе резко уклоняющиеся по своей окраске от видового типа, например, varietas fumosa с однообразно дымчатым оперением, brunnea землисто-ржаво-охристой окраски, andalusica с окраской

типа сизых андалузских кур, chalybdea с белесовато-пепельным оперением и т. п. Большее число хромистов (19) описано Котсом для самок.

Установить какую-либо прямую связь между этими хромистами и, например, окрасом — трудно. Окраска типа fumosa относится к особям из Томска, Енисейска, Твери и Вологды. Тетерка типа marginata (землисто-ржавчатая спинка, усыпанная мелкими белесоватыми пестринами) известна Котсу из Скандинавии и Казани. Тетерев альбинос (тип alba) представлен двумя экземплярами: один уральский, другой петропавловский. Отмеченная черта характерна для наследственной неопределенной изменчивости: ее возникновение оказывается не связанным с определенным географическим пунктом, и одна и та же мутационная форма может наблюдаться в различных климатических условиях.

Наряду с изменениями окраски кожных покровов наблюдаются мутационные изменения, связанные с редукцией их, или, наоборот, сильным развитием. Так, у многих млекопитающих наблюдается наследственная бесшерстность, очень мощное развитие волосяного покрова, развитие курчавости и т. п.

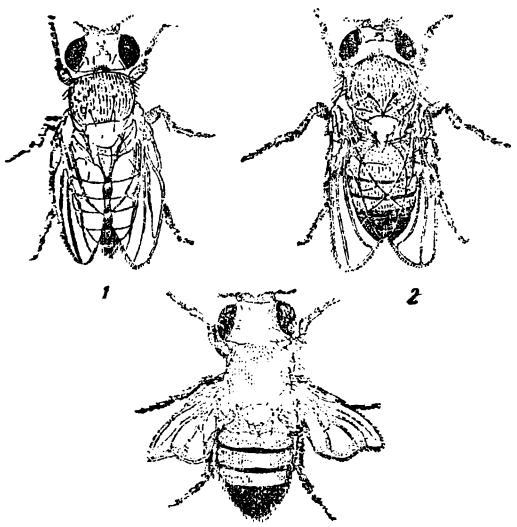


Рис. 74. Мутация крыла у дрозофилы

Вверху нормальный самец и самка, внизу мутант. (Из Моргана)

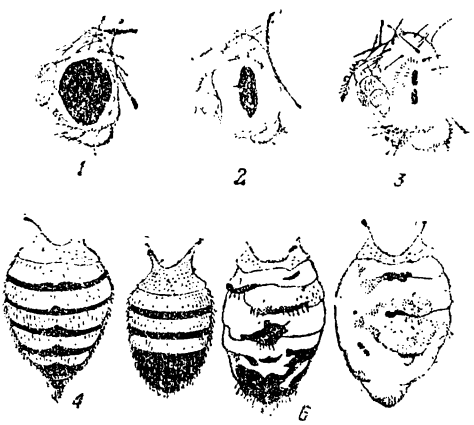


Рис. 75. Мутации у дрозофилы

4 — 5 нормальное брюшко самца и самки, 6 — 7 — мутационные изменения брюшка. Вверху: мутации глаза: 1 — норма, 2 — bar, 3—ultrabar.

Разумеется, мутационный процесс распространяется и на другие признаки. Таковы широко распространенные мутации конечностей и в частности числа пальцев, мутационная бесхвостость (куцехвостые кошки и собаки). К мутациям нужно также отнести короткопалость у человека. Описан случай мутационного отсутствия у человека ключиц и т. п.

Из других примеров мутаций напомним многообразные мутации у дрозофилы: изменения крыльев (рис. 74), окраски и числа фасеток глаз, формы брюшка и т. п. Строгие генетические исследования показали, что все эти мутации наследственны.

Ступенчатые мутации. Существование серий незначительных (ступенчатых) мутаций доказано на хорошо изученных объектах, например, на плодовых мухах Drosophila. Так, у этих мух мутирует число фасеток в глазах. На рис. 75 показан нормально фасетированный глаз, рядом с ним — так называемый лентовидный глаз (мутация Bar-лента) и сверхлентовидный глаз (Ultrabar). Эти изменения формы глаз наследственны, и их ряд завершается мутацией, выраженной в полном отсутствии фасеток, т. е. полной слепотой. Другим примером ступенчатых мутаций могут служить мутационные изменения крыльев. Бескрылость связана с полным развитием крыла рядом пе-

реходных форм мутаций («зачатковые крылья», «плавничковые», «нерасправленные», «обрубочные» и т. п., рис. 74).

Г. Частота мутаций. Проблема мелких мутаций. Перечисленные выше примеры показывают, что мутации широко распространены в природе. Они наблюдаются во всех системах органов и, повидимому, у всех живых форм.

По мере исследования существенно изменился взгляд на мутационный процесс. Если первоначально к нему относили резкие, явственно заметные наследственные изменения, то в последнее время были накоплены данные о появлении многочисленных мелких мутаций. Так, исследования Баура над мутациями львиного зева (Antirrhinum majus) вскрыли картину большой их частоты и притом именно мелких

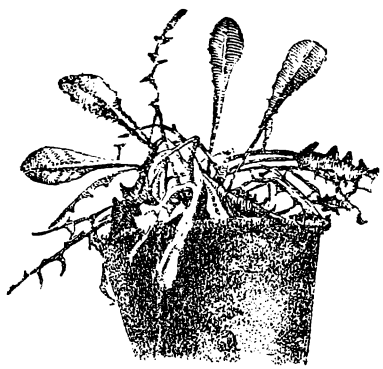
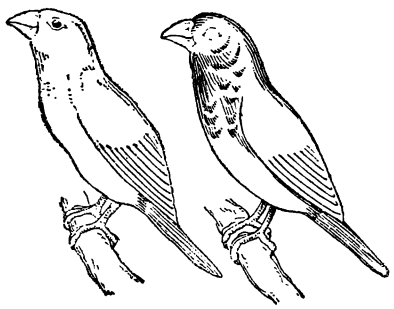


Рис. 76. Влияние температуры на форму листьев у одуванчика

Изрезанные листья — ранневесенние, цельнокрайние — развились при температуре 15—18°. (Из Поплавской)



а *в*

Рис. 77. Изменение рисунка пера у ткача Munia munia:

а — пустынная форма, в — она же после 3-летнего пребывания во влажном климате

мутаций. Баур обнаружил, что мутанты могут отличаться от исходной формы весьма незначительно. Малые мутанты, по данным Баура, «по крайней мере столь же часты, но, вероятно, значительно более часты, чем бросающиеся в глаза мутанты». Баур констатировал, что частота мутирования у Antirrhinum majus достигает 10% Значит, из каждых 100 гамет десять мутируют. Однако, прибавляет он, это число, в действительности, следует повысить, причем, по его данным, мелкие мутации «распространяются на все особенности растения». У плодовых мух частота мутации достигает 40%, и они распространяются на самые различные признаки — окраску, структуру, величину и форму тела, строение антенн, форму, величину и жилкование крыла, число щетинок на теле, окраску и форму глаз и т. п.

Многие из этих мутаций носят характер мелких, фенотипически едва отличимых от обычных форм. Число мутаций в значительной степени определяется степенью изученности.

Так, в 1922 г. у яблонь было известно около 20 почковых мутаций, а к 1937 г. — свыше 250. Упоминавшиеся выше исследования Баура, а также Тимофеева-Рессовского (1935), Керкиса (1938) и других авторов показали наличие очень большого числа мелких мутаций физиологического характера, едва отраженных в морфологических признаках.

Эти данные подтверждают идею Дарвина, что в эволюции главную роль играют мелкие наследственные неопределенные изменения.

§ 6. Ненаследственные индивидуальные и массовые (групповые) изменения (модификации). Термин «модификация» был предложен

Иогансеном. В широком смысле слова под модификациями следует понимать ненаследственные изменения, возникшие под влиянием факторов абиотической и биотической среды. К первым принадлежат: температура, влажность, свет, химические свойства воды и почвы, механически действующие факторы (давление, ветер и т. д.), ко вторым пища, а также прямое и косвенное воздействие организмов.

Все эти факторы вызывают ненаследственные фенотипические изменения более или менее глубокого характера.

В естественной обстановке на организм влияют, разумеется, не

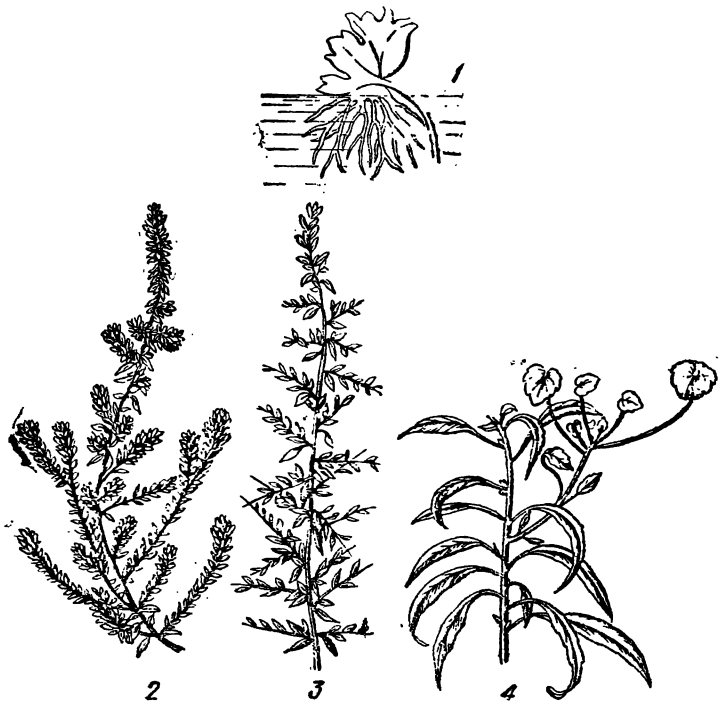


Рис. 78. 1 — гетерофилия листа у водяного лютика. 2 — Genista anglica (дрок) — в сухой (2) и во влажной (3) атмосфере. 4 — ветвь колокольчика.

Верхние листья вследствие затенения приобрели округлую форму. (Из Любименко)

отдельные факторы, а их совокупность. Однако, некоторые факторы среды имеют ведущее значение. Хотя соответственное значение факторов среды определяется в конечном счете генотипическими свойствами конкретного организма, его физическим состоянием и стадиями развития, все же можно утверждать, что главнейшее модифицирующее значение имеют температура, степень влажности и свет, а для водных организмов — солевой состав воды.

Температура определяет очень многообразные модификационные изменения. Так, под влиянием различной температуры цветы китайской примулы (Primula sinensis) приобретают различный цвет. При 30—35° развиваются белые цветы P. sinensis alba, при 15—20° — красные цветы. P. s. rubra. Листья одуванчика (Taraxacum) в период низких температур (4—6°) развиваются в форме глубоко вырезанных пластинок. С наступлением более теплого времени на том же растении развиваются не столь глубоко вырезанные листовые пластинки, а при относительно высоких температурах (15—18°) появляются цельнокрайние листья (рис. 76). Подобные же явления наблюдаются у животных. Так, у бабочек было установлено изменение окраски крыльев под влиянием температуры. Например, у ванесс повышение температуры вызывает усиление красных и желтых тонов. Заметные изменения претерпевает под влиянием температуры окраска кожи земноводных и пресмыкающихся. У травяной лягушки (Rana temporaria) понижение температуры сопровождается осветлением кожи, повышение температуры — потемнением. Темные экземпляры прудовой лягушки при повышении температуры до 20—25° заметно светлеют. То же

самое наблюдаются и у саламандр. Наоборот, у других форм, например, у стенной ящерицы (Lacerta muralis) наблюдается потемнение кожи при высокой температуре (37°) и посветление при низкой. Влияя на окраску кожи животных, температура воздействует и на дериваты кожи. Окраска кожи млекопитающих и волосяного покрова также в ряде случаев связана с температурным воздействием. Ильин (1927) показал это на горностаевых кроликах. Удаление шерсти у этих животных с последующим содержанием их на холоду вызывало развитие на выбритых местах черного пигмента и последующего роста черных волос (рис. 80). Известно, что волосяной покров млекопитающих под влиянием пониженной температуры достигает более пышного развития. Этим в известной мере объясняется отмеченный еще Бэром (1845) факт, что мех пушных зверей более сильно развит по направлению к северо-востоку. Температура влияет также на развитие форм тела животных и его придатков. Сёмнер (1909) показал, что воспитание новорожденных мышей в тепле приводит к более слабому развитию шерсти, к удлинению ушей и хвоста. Аналогичные данные получил Пржибрам (1909) в опытах с крысами. Было показано, что при 30—35° рост крысят идет медленно, а масса тела выросших крыс оказывается меньше, чем у воспитанных на холоду, что в общем соответствует правилу Бергмана. У животных с переменной температурой тела (холоднокровных) наблюдаются обратные отношения.

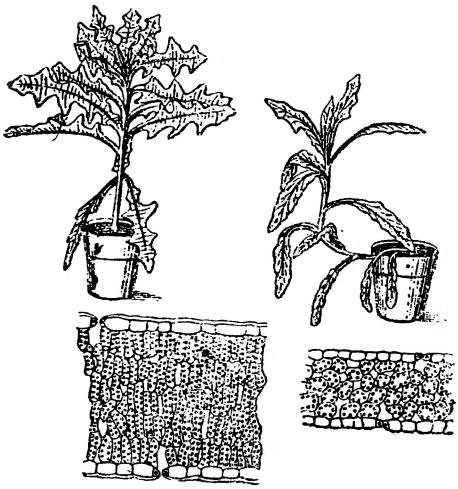


Рис. 79. Изменения у дикого латука в разных условиях освещения

Слева — выросший на полном свету, справа — при уменьшенном освещении. Палисадная ткань у правого экземпляра (рис. внизу) не развита. (Из Поплавской)

Под влиянием фактора влажности удивительные превращения наблюдаются у растений. Подводные листья стрелолиста Sagittaria sagittaefolia имеют вытянуто-лентовидную форму, надводные — на том же экземпляре растения — типичную стреловидную. У болотного лютика, как указывалось ранее, те же отношения вызывают резкие изменения в строении листовой пластинки.

Еще Константен вызвал у болотного лютика явление гетерофилии. Часть листа, погруженная в воду, получила перистую форму, надводная его половина сохранила цельнокрайность (рис. 78).

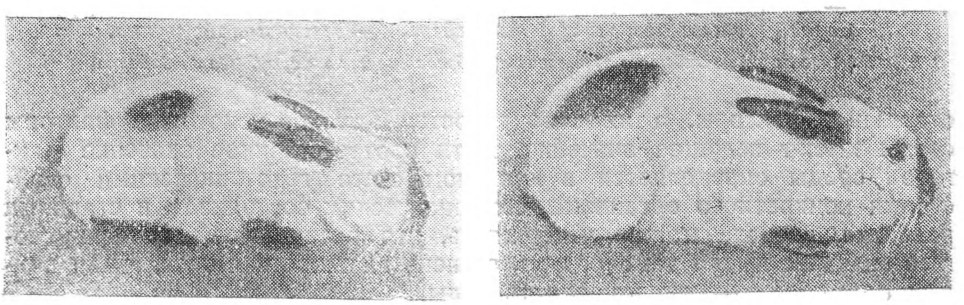


Рис. 80. Развитие у горностаевого кролика на холоде черных волос

Лотелье (1893) воздействием влажности вызвал у колючих растений образование листьев вместо колючек. Подобные превращения претерпевает, например, барбарис.

У животных фактор влажности также вызывает явственные изменения. Прежде всего влажность влияет на окраску. Сухость вызывает у лягушек посветление, повышение влажности стимулирует потемнение кожных покровов. Под влиянием влажности, после каждой линьки, у многих птиц наблюдается потемнение рисунка пера (рис. 77).

Понижение влажности действует в обратном направлении, вызывая посветление перьев и волосяного покрова. Несомненно, сухой климат обусловливает посветление

статировал в отношении летучих мышей пустынных областей. Аналогичные явления наблюдал Формозов (1929) у млекопитающих Северной Монголии. По крайней мере одни и те же формы в сухом и влажном климате имеют разную окраску шерсти (посветление в условиях сухости).

Не вдаваясь в подробности, можно утверждать, что факторы влажности и температуры вызывают многообразные хроматические изменения (изменения окраски), оказывая в то же время формообразующее воздействие на организмы.

Свет также вызывает глубокие изменения, в особенности у растений, изменяя форму и размеры стебля и листьев, а также обусловливая анатомические изме-

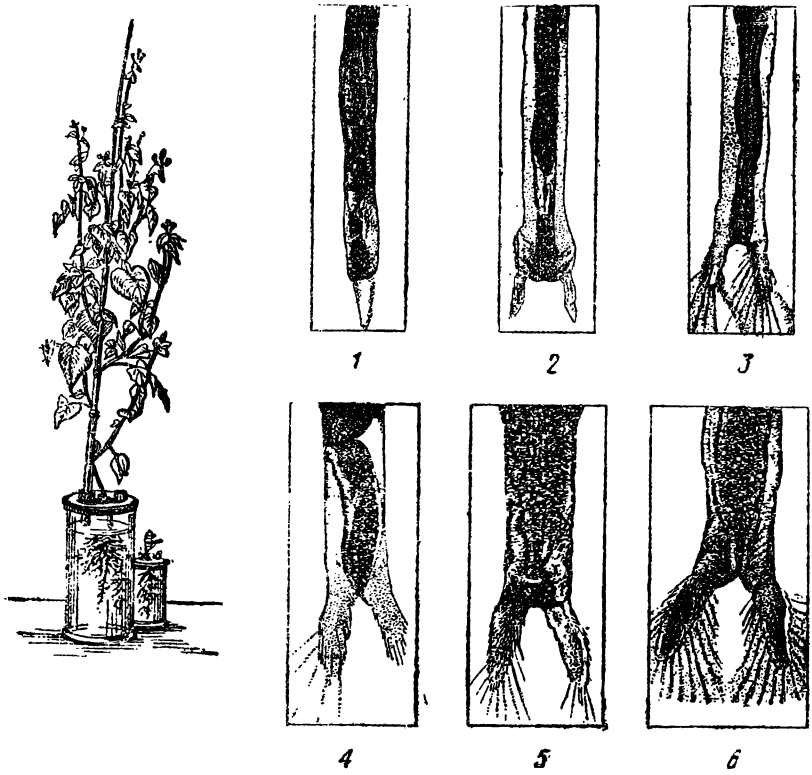


Рис. 81. Влияние минерального питания на гречиху (слева): В присутствии К и без К. (Из Любименко). Справа: Изменения в задней части брюшка Artemia salina под влиянием уменьшения концентрации соли в воде (1—6)

1 — при концентрации, равной 22° по Бомэ, 2 — при 18° по Б, 3 — при 12,4° Б, 4 — при 7,5° Б, 5 — при 4° Б, 6 — при 3° Б (Из Филипченко по Гаевской)

ения органов. На рис. 79 показано влияние света на наружную морфологию и анатомические признаки дикого латука (Lactuca scariola). При недостаточном освещении изменяется форма стебля, его диаметр становится меньше, появляется полегаемость, листьев мало, они свисают, форма их изменена, листовые пластинки тонкие редуцирована палисадная ткань) и т. п.

Констатировано также, что у наземных моллюсков в условиях сухости и более интенсивного воздействия солнечного света наблюдается увеличение относительного веса раковин. Число «правил» будет расти с расширением исследований.

Влияние химизма питательных веществ и химизма среды также имеет мощное формообразующее значение.

Для растений основное значение имеет минеральное питание. Изменения в составе последнего вызывают у них глубокие преобразования формы. Для развития, например, высших растений необходимо присутствие следующих зольных элементов: K, Ca, Mg, S, P и Fe. Отсутствие одного из них изменяет формы развития (рис. 81).

Формообразующее воздействие химизма питания на животный организм также очень велико. Неправильно кормленные животные не достигают полного развития, и типичные признаки вида или породы остаются не выраженными (рис. 68).

Вообще изменения в химизме среды и ее физических условиях вызывают глубокие превращения формы. Классическим примером остаются результаты экспериментов Шманкевича (1875) и Гаевской (1916), показавшие влияние концентрации солей на формообразование у рачка Artemia. Гаевская показала, что под влиянием убывающей концентрации солей у A. salina происходят изменения в строении брюш-

ка, приводящие к образованию модификантов, сходных по своей внешней морфологической организации с представителями другого рода рачков Branchipus (рис. 81).

Организмы изменяются также под косвенным и прямым воздействием других организмов. Прежде всего это влияние сказывается в процессе конкуренции за источники питания. Сосна, выросшая на свободе, приобретает широкую крону, напоминающую крону дуба, тогда как дуб, выросший в густом лесу, приобретает мачтовый ствол.

Кроме подобных случаев прямого взаимного формообразующего влияния организмов друг на друга, нужно иметь в виду их взаимное косвенное воздействие. Так, например, развитие организмов, в особенности водных, в значительной степени зависит от активной реакции водной среды (концентрации водородных ионов, pH). Большинству водных организмов свойственны известные лимиты приспособленности к определенным пределам pH, а также к известному оптимуму последней, наиболее благоприятствующему развитию. С другой стороны, pH данного водоема в сильнейшей степени зависит от жизнедеятельности находящихся в нем организмов. Так, выделяя CO_2, животные вызывают окисление воды, меняя значение pH (в нейтральной воде $pH = 7$, в кислой $pH < 7$, в щелочной $pH > 7$). стало быть, воздействуя на живущие в воде организмы. Аналогичные формы отношений наблюдаются между растениями, корневая система которых воздействует на минеральный состав почвы (например, бобовые обогащают ее азотом), а следовательно, и на другие растения, развивающиеся в ней.

Состав питательных веществ оказывает формообразующее влияние и на внутренние органы растительных и животных организмов. Быть может, особенно убедительно, преобразующее влияние состава питательных веществ на внутренние органы животных. Одним из классических примеров этого рода является зависимость длины кишечника от растительной и животной пищи. Опыты над головастиками показали, что кормление их животной пищей вызывает уменьшение длины кишечника, воздействуя и на его общую форму.

Перечисленные выше примеры показывают, что внешние факторы вызывают многообразные изменения в организмах.

Характер модификаций. При изучении модификаций была вскрыта весьма характерная черта. Модификации всегда строго закономерны. Модификационные реакции всегда специфичны. Модификационная способность любой формы носит особенный характер. Один и тот же фактор вызывает у разных форм различные модификации, в соответствии с различиями их генотипов (их норм реакции).

Так, повышение температуры вызывает у прыткой ящерицы (Lacerta agilis) посветление кожных покровов (Бидерман, 1892), у стенной ящерицы L. muralis — потемнение (Каммерер, 1906). У антилопы-гну (Африка), по данным М. Завадовского, в условиях асканийской (заповедник Чапли) зимы развивается зимний волосяной покров; у оленебыка (Африка), в тех же условиях, сохраняется летний наряд. Реакция на один и тот же фактор оказывается различной, в зависимости от различия наследственных особенностей данных форм.

Другой особенностью модификационной изменчивости является тот факт, что модификационные изменения одного и того же организма оказываются различными на разных стадиях развития и при разных физиологических состояниях.

Сказанное можно показать на следующем примере. Старые исследования Вейсмана (1895) показали, что у бабочки Araschnia levana наблюдаются две формы: levana и prorsa (рис. 82), различающиеся по рисунку крыла. Первая форма — levana — отрождается из перезимовавших куколок, вторая — prorsa — из летних куколок. В экспериментальных условиях была подтверждена зависимость возникновения этих форм от температурных факторов. Из куколок летней формы при содержании их на холоду вылупляется весенняя форма — levana. Из куколок весенней формы (levana) в тепле вылупляются летние формы prorsa. При дальнейших исследованиях эти зависимости оказались много сложнее. Было показано, что у отдельных индивидуумов наблюдаются различия в развитии куколки.

Одни куколки развиваются непрерывно, тогда как у других наблюдается латентный (скрытый) период, когда видимого развития нет. Если развитие куколки начинается тотчас после окукливания, то

при 15—30° из куколки вылупляется летняя форма prorsa. Если развитию куколки предшествует латентный период, то возникает форма levana. Если латентный период затягивается и куколка перезимовывает, то возникает крайняя форма levana. Если латентность длится несколько дней, то развивается форма средняя между levana и prorsa.

С другой стороны, если развитие куколки идет без латентного периода, но при низких температурах (1—10°), то возникает levana. Однако, если низкая температура действует только в течение известного отрезка некоторого чувствительного периода развития куколки, то возникают различные промежуточные формы (Süffert, 1924). Таким образом, форма модификации в данном случае определяется продолжительностью действия температуры и состоянием самого организма (наличие или отсутствие латентного периода развития). Изложенный пример показывает и третью особенность модификаций — их ненаследственность. Поколение одной и той же формы в разных условиях дает разные модификации.

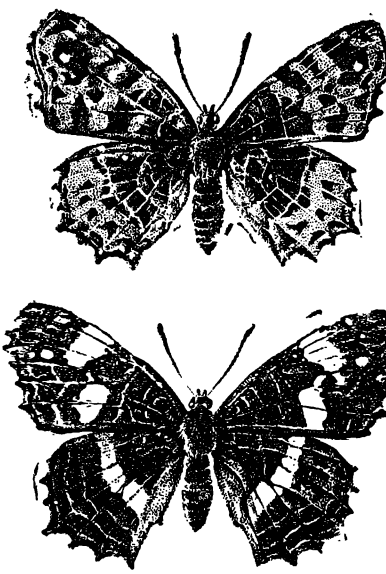


Рис. 82. Бабочка Araschnia levana

I — из перезимовавших, II — из летних куколок. (Из Гольдшмидта)

В. Индивидуальные модификации. Дарвин указывал, что в разных точках семенной коробочки условия различны и, что, следовательно, каждое отдельное семя развивается в индивидуальных условиях. Естественно, что каждое семя окажется индивидуальным модификантом. Все особи, иными словами, обладают индивидуальными модификационными чертами. Этого рода ненаследственную изменчивость мы назовем модификационной индивидуализацией потомства, или индивидуальными модификациями.

Ненаследственность этих последних в «чистых линиях» самоопылителей попытался показать Иогансен.

Под «чистой линией» понимается серия поколений, полученных от одного конкретного самоопыляющегося растения. Такая «чистая линия» генотипически относительно однородна.

Исследуя «чистые линии» фасоли Phaseolus multifloris, Иогансен показал, что, несмотря на наследственную однородность материала одной «чистой линии», семена потомства ее различны по величине, весу и другим признакам и что эти различия являются последствием индивидуальной диференцировки в условиях развития. Поэтому семена (и другие части растения) модифицируют, и каждое из них отличается от любого другого по весу, размеру и прочим признакам.

Иогансен использовал семена конкретной «чистой линии», чтобы показать ненаследственность модификаций. Он высевал крупные, средние и мелкие семена той же «чистой линии» и констатировал, что размеры семени, в указанных выше условиях, не влияют на размеры семян потомства. Например, от крупных семян получались растения, дававшие и крупные и средние, и мелкие семена. Те же результаты, и притом в пределах той же амплитуды индивидуальных колебаний, были получены при посеве средних и мелких семян.

Таким образом, оказалось возможным трактовать индивидуальные модификации одной «чистой линии», как ненаследственные. Иогансен установил также другую черту модификационной индивидуализации, а

именно, что она, в пределах каждой «чистой линии», строго закономерна и в частности лимитирована известными, характерными для нее, пределами. Различные «чистые линии» фасоли по Иогансену обладают различными пределами модификационной индивидуализации.

ТАБЛИЦА 9

Вес семян коричневых бобов

(по Иогансену с изменениями) 1902 г.

Классы	10	15	20	25	30	35	40	45	50	55	60	65	70	75	80	85	90 уч.
	Вес семян в центиграммах																Всего
Линия A		—	—	—	—	2	5	9	14	21	22	24	23	17	6	2	145
B	—	—	—	1	6	19	32	66	88	100	90	50	19	1	3	—	475
C	—	—	—	—	—	5	14	50	76	58	44	29	5	1	—	—	282
D	—	—	—	5	2	9	21	38	68	77	62	22	3	—	—	—	307
E	—	—	—	4	1	12	29	62	65	57	19	6	—	—	—	—	255
F	—	—	—	2	8	21	46	74	46	28	14	1	1	—	—	—	241
G	—	—	3	9	28	51	10	174	101	44	6	—	1	5	—	—	533
H	—	—	1	6	20	60	106	114	75	33	3	—	—	—	—	—	418
I	—	1	2	10	38	104	172	179	140	53	9	—	—	—	—	—	712
K	—	—	1	2	6	31	55	55	28	6	4	—	—	—	—	—	188
L	—	—	1	5	15	37	88	76	33	13	4	1	—	—	—	—	273
M	—	—	4	9	26	56	82	76	32	9	1	—	—	—	—	—	295
N	1	3	11	22	29	72	120	69	23	5	2	—	—	—	—	—	357
O	4	4	5	19	69	69	44	5	—	—	—	—	—	—	—	—	219
P	—	—	—	3	1	18	35	27	13	3	4	2	—	—	—	—	106
Q	—	—	1	2	7	16	44	93	80	52	10	—	—	—	—	—	305
R	—	—	—	2	3	12	17	27	19	3	—	—	—	—	—	—	83
S	—	—	1	2	3	8	27	47	37	30	4			—	—	—	159
T	—	—	—	—	1	6	20	37	39	30	8			—	—	—	141

На табл. 9 это показано по отношению к индивидуальным колебаниям веса семян коричневых бобов.

Так как каждая «чистая линия» соответствует конкретному генотипу, то эти данные (см. также рис. 83) показывают, что пределы модификационной индивидуализации каждого конкретного генотипа специфичны. Следовательно, процесс модификационной индивидуализации особей одного генотипа служит характеристикой реагирования его на данные конкретные условия, протекая (рис. 83) закономерно, вследствие чего явления изменчивости поддаются статистической обработке, излагаемой в курсах генетики.

Процесс модификационной индивидуализации, несомненно, очень важен. Он объясняет непосредственные причины индивидуального многообразия особей, возникающего под влиянием внешних факторов — света, температуры, влажности, питания, химизма почвы, химизма воды и т. п. Под влиянием работ Иогансена в дальнейшем главное внимание генетической мысли было обращено на изучение индивидуальных модификаций. Практически вся проблема ненаследственной изменчивости была сведена к индивидуальным модификациям в «чистых линиях».

Г. Однотипные групповые модификации. В пределах системы дарвинизма такая постановка проблемы ненаследственных изменений не удовлетворяет. Нетрудно убедиться, что ненаследственную изменчивость нельзя свести к индивидуальным модификациям. Следует учесть, что особи любого вида связаны видовой общностью, т. е. имеют общее, монофилетическое происхождение. Поэтому, как уже было указано, каждая особь есть единство отдельного к

общего. Каждый отдельный генотип есть также единство отдельного и общего. Следовательно, и каждая норма реакции должна быть единством отдельного и общего. Отсюда видно, что всякая модификационная изменчивость должна быть единством отдельной (индивидуальной) и общей (групповой, видовой) изменчивости.

Поясним эту мысль соответствующими примерами. Кожа человека под влиянием солнца загорает. Кожа травяной лягушки под влиянием пониженной температуры темнеет. Мех лисицы, воспитывавшейся в условиях прохладного лета, зимой становится более пушистым и полноволосым. У мышей, воспитанных в тепле, уши длиннее, чем у форм, развивавшихся на холоде, и т. д.

Во всех этих случаях говорится о некоторых модификационных изменениях, носящих однотипно-общий, групповой характер. Но вместе с тем,

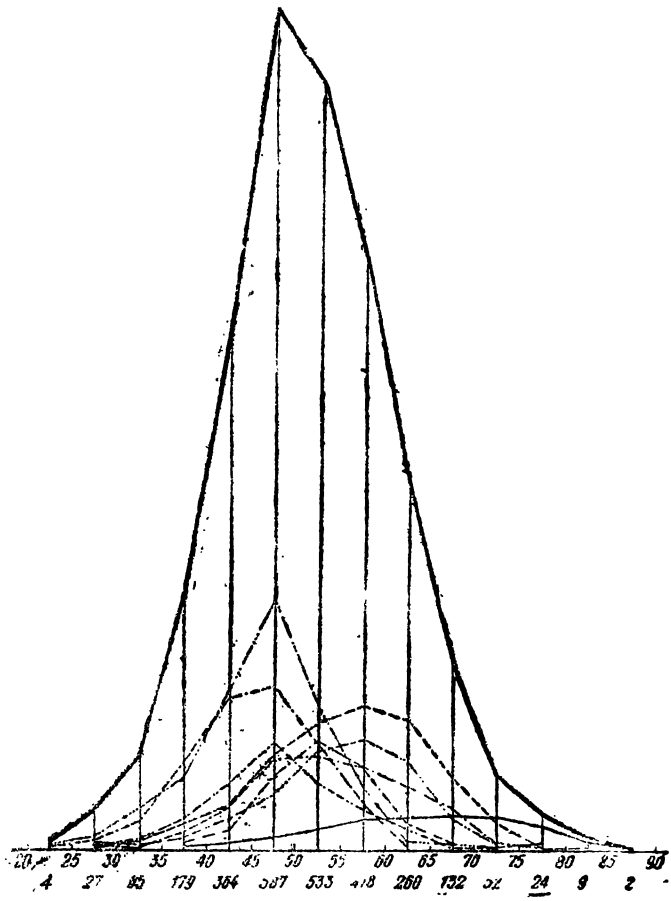


Рис. 83. Вариационные кривые веса бобовых семян (в центиграммах)
Верхняя кривая (нижн. ряд цифр) — всей популяции, нижние (верхний ряд цифр) — отдельных чистых линий (Из Баура)

на фоне этой общей модификации, разыгрывается процесс модификационной индивидуализации, которая имеет то же направление (например, при низком значении температуры все травяные лягушки темнеют, при сильной инсоляции все люди загорают и т. д.), но различное, индивидуализированное выражение (например, все люди загорают в разной степени и в различной форме).

Таким образом, мы будем различать индивидуальные модификации и однотипные с ними массовые, или групповые, модификации.

Установление понятия однотипных групповых (видовых) модификаций с точки зрения системы дарвинизма очень важно. Наличие их показывает, что определенная форма модификационной изменчивости исторически обусловлена, являясь определенным видовым свойством. Во-вторых, их наличие показывает, что наследственное основание каждой особи данного вида также исторически обусловлено и что, следовательно, генотип каждой особи есть единство

общего, видового генотипа и индивидуального, отдельного.

§ 7. Корреляции. Обратимся теперь к явлениям корреляционной изменчивости. Под корреляциями следует понимать вторичные изменения, возникающие в ходе онтогенетического развития под влиянием конкретного первичного изменения. Фенотипически корреляции выражаются в соотносительном изменении функций и структуры органа или его части, в зависимости от изменений в функции и структуре другого органа или его части. В основе корреляции являются, следовательно, соотносительными функциональными изменениями органов или их частей.

Учение о корреляциях было введено Дарвином в систему дарвинизма отчасти в связи со следующими отношениями. Мы уже знаем, что согласно теории Дарвина эволюция видов идет через процесс их приспособления к меняющимся условиям среды и что расхождение (дивергенция) видов идет по руслу их приспособительной дифференцировки.

Казалось бы, в практике исследования виды должны четко различаться по приспособительным признакам. Однако, в действительности этого сплошь и рядом нет. Напротив, в очень большом числе случаев виды значительно явственнее различаются по признакам, приспособительное значение которых не ясно или вообще не может рассматриваться, как таковое.

В любом определителе можно найти десятки примеров, когда именно несущественные в адаптивном отношении признаки имеют наибольшее практическое значение при определении видов.

Систематик не ставит и не может ставить перед собою задачу руководиться непременно приспособительными признаками для различения видов. Он выбирает наиболее четко различаемые признаки, независимо от того, приспособительны они или нет.

Возникает кажущееся противоречие. С одной стороны, расхождение видов достигается путем возникновения приспособительных различий, а с другой, в практике различения (определения) видов сплошь и рядом руководящую роль играют признаки, не имеющие приспособительного значения. Дарвин прямо указывает на то, что именно неприспособительные признаки часто (но не всегда) имеют наибольшее значение в распознавании видов. Разумеется, эти отношения могут быть связаны с нашим незнанием приспособительного значения признаков. Однако факт остается фактом.

Каким же образом возникают эти, более или менее явно неприспособительные признаки различий между видами? Они, казалось бы, не могли быть накоплены отбором, так как отбор накапливает полезные, приспособительные признаки.

Дарвин для объяснения этого кажущегося противоречия привлекает понятие о корреляциях. Он указывает, что ценность несущественных (в смысле их приспособительного значения) признаков для систематики зависит преимущественно от их корреляций с другими, мало заметными, практически недостаточными для определения, но приспособительными признаками. Несущественные в адаптивном отношении признаки возникают, следовательно, не под прямым влиянием отбора, а косвенно, т. е. в силу корреляционной зависимости от других, фенотипически нечетких, но приспособительных признаков. Следовательно, нужно различать ведущие приспособительные изменения и изменения коррелятивные, зависимые. Если возникло приспособительное изменение, то в силу закона корреляции оно влечет за собою возникновение зависимых, коррелятивных признаков. Именно этими зависимыми признаками часто пользуются систематики для более четкого различения видов.

Дарвин поясняет сказанное некоторыми примерами.

Ссылаясь на данные Уаймена, он указывает, что в Виргинии свиньи едят красные корни одного растения (Lachnantes), причем у белых свиней под влиянием этого растения отпадают копыта, тогда как у черных свиней этого не наблюдается. Поэтому искусственный отбор свиней здесь производится по окраске. Черная окраска коррелятивно связана с адаптивным для данных условий признаком, стойкостью против ядовитых свойств Lachnantes, хотя сама по себе — в условиях искусственного отбора — есть несущественный признак. Селекционер постоянно сталкивается с подобными явлениями. Так, Горленко (1938) указывает, что пшеницы сортов Alborubrum, Milturum, Ferrugineum с красными колосьями в наибольшей степени поражаются черным бактериозом (Bacterium translucens var. indulosum), тогда как белоколосные сорта Velutinum, Hostianum, Nigroaristatum, Barbarossa, Albidum — стойки против этого заболевания. Таким образом, окраска колосьев коррелятивно связана с указанным свойством, хотя сама по себе в условиях селекции не имеет хозяйственного значения.

Это дает право Дарвину подчеркнуть, что вопрос о коррелятивной изменчивости весьма важен, так как, если какие-либо органы изменяются в приспособительном направлении, то вместе с ними изменяются и другие, «без всякой видимой пользы от изменения». Дарвин подчеркивал, что «многие изменения не приносят прямой пользы, но произошли вследствие соотношения с другими более полезными изменениями».

Следовательно, явления корреляции объясняют возникновение и сохранение неадаптивных особенностей в потомстве. Другой важной стороной являлась для Дарвина проблема целостности организма. Изменение в одной части связано с изменениями во всех или многих других частях организма. «Все части организма, — писал Дарвин, — находятся между собою в более или менее тесном соотношении или связи».

Постановка проблемы корреляций в работах Дарвина, а также богатый материал, который был им собран, позволяют определить элементы классификации корреляций между частями организма. Дарвин явственно различал два типа соотношений между частями целостного организма.

Одна группа этих соотношений выражается в существовании особенностей, «которые в обширных группах животных всегда сопровождают друг друга».

Например, все типичные млекопитающие имеют волосяной покров, млечные железы, диафрагму, левую дугу аорты и т. п. В данном случае речь идет лишь о сосуществовании признаков, по отношению к которым, — пишет Дарвин, — «нам не известно, были ли связаны между собою первичные или начальные изменения этих частей». Описываемые соотношения указывают лишь на то, что «все части тела превосходно координированы для своеобразного образа жизни каждого животного».

Этого рода координации — фактическое сосуществование частей без наличия видимых зависимых связей между ними — Дарвин не рассматривает, как корреляции. Он четко отличает от них «настоящие» коррелятивные изменения, когда возникновение одной части зависит от возникновения другой в ходе индивидуального развития особи. Дарвин собрал большое количество примеров корреляций. Так, изменения в характере роста частей тела моллюска, неравномерный рост правой и левой сторон определяют расположение нервных тяжей и ганглиев у моллюсков и, в частности, развитие их асимметрии; изменения в органах, возникающих на осевом стебле растения, влияют на его форму и т. п.

Отбор голубей-дутышей на увеличение размеров тела привел к увеличению числа позвонков, тогда как ребра стали шире; обратные соотношения возникли у маленьких турманов. У трубастых голубей с их широким хвостом, состоящим из большого числа перьев, заметно увеличены хвостовые позвонки. У гончих голубей длинный язык связан с удлинением клюва и т. п.

Цвет кожи и цвет волос изменяются обыкновенно вместе: «так, уже Виргилий советует пастуху смотреть, чтобы рот и язык у баранов не были черны, иначе ягнята не будут совершенно белыми». Множественность рогов у овец коррелирована

с грубой и длинной шерстью; у безрогих коз сравнительно короткое руно; у бесшёрстных египетских собак и безволосого крысодава недостает зубов. Белые кошки с голубыми глазами обычно глухи; пока глаза котят закрыты, они голубого цвета и вместе с тем котята еще не слышат и т. д.

Те же явления у растений. Изменения в листьях сопровождаются изменениями в цветах и плодах; опытные садоводы по листьям сеянцев судят о достоинстве плодов; у змеевидной дыни, плоды которой имеют извилистую форму, около 1 *м* длиной, стебель, ножка женского цветка и средняя доля листа также удлинены; ярко-красные пеларгонии, имеющие несовершенные листья, имеют и несовершенные цветы и т. д.

§ 8. **Классификация корреляции.** Материал, собранный Дарвином, показал многообразие коррелятивных связей и значительный теоретический и практический интерес явления. В последарвиновскую эпоху проблема корреляций разрабатывалась многими авторами второй половины XIX и XX веков.

Не входя в рассмотрение истории классификации корреляций, отметим лишь, что в процессе их изучения многочисленными исследователями была предложена весьма различная терминология. При этом многие из этих исследователей отошли от исторического аспекта на явления корреляций. Мы, прежде всего, вслед за Дарвином, будем строго различать координации и корреляции.

К о о р д и н а ц и я м и, соответственно воззрениям Дарвина, следует называть явление сосуществования определенных морфо-физиологических особенностей строения, которые всегда сопровождают друг друга в монофилетических группах видов и скомбинированных в процессе исторического формирования данной группы, причем между координированными частями могут отсутствовать прямые функциональные связи и зависимости.

Такова, например, система признаков или общий «план композиции» типов животного и растительного царства, их классов, отрядов, семейств, родов и т. п. Например, характерные признаки хордовых Chordata — хорда, нервная трубка, жаберные щели в глотке и брюшное положение сердца — образуют координированную систему признаков, постоянно сосуществующих у всех видов хордовых, при всем многообразии их отношений, от низших хордовых до млекопитающих, и притом — от кембрия до геологической современности. У любой особи любого класса, отряда, семейства, рода и вида, в любых естественных условиях, на самых различных отрезках геологического времени указанные выше признаки постоянно сосуществовали (на тех или иных стадиях развития), несмотря на коренные преобразования в других системах органов. Точно так же комбинация признаков подкласса плацентарных млекопитающих — млечные железы, волосяной покров, диафрагма, левая дуга аорты, безъядерные эритроциты, плацентарность и т. п. — существуют у всех особей всех видов, родов, семейств и отрядов этого подкласса, в любых естественных условиях, на любом отрезке геологического времени — от триаса до геологической современности.

Это постоянство сосуществования (известной системы) признаков и означает их координированность. В соответствии с воззрениями Дарвина, крупнейший русский морфолог А. Н. Северцов указал, что «критерием координации мы принимаем признак постоянного сосуществования».

Координации являются результативным итогом накопляющего процесса отбора. Следовательно, координации составляют особую категорию и с т о р и ч е с к и х явлений, отличных от любых форм изменчивости. Ввиду этого, проблему координаций мы пока оставим в стороне и обратимся к рассмотрению корреляций, как особой формы изменчивости, т. е. как к одному из источников эволюционного процесса.

Принципы классификации корреляций. Корреляции тесно связаны с онтогенезом и должны рассматриваться, прежде всего, в связи с ним, как всякая форма изменчивости. Вопрос же о роли корреляций в филогенезе рассматривается ниже. Мы примем здесь классификацию И. И. Шмальгаузена (1938).

Поскольку корреляции играют большую роль в ходе онтогенеза, Шмальгаузен придает наибольшее значение классификации корреляций по фазам онтогенеза. С точки зрения системы дарвинизма этот принцип классификации следует считать наиболее правильным. Онтогенез может быть разбит на несколько фаз. В основе онтогенеза организма лежит его генотип. Последний сам по себе не есть арифметическая сумма наследственных факторов. Напротив, последние связаны в нем взаимозависимостями, т. е. скоррелированы и образуют целостную систему наследственных факторов — геном. Каждый генотип есть скоррелированная целостность. Отсюда и возникает представление о геномных корреляциях.

В конкретных условиях среды генотип, развиваясь как целостность, как геном, реализуется в определенном индивидуальном фенотипе.

К геномным корреляциям относятся, прежде всего, некоторые примеры Дарвина. Таковы явления скоррелированности черного цвета шерсти свиней и их стойкости против ядовитых свойств Lachnantes; корреляции между голубыми глазами и глухотой у кошек; между белым цветом шерсти у собак и их немотой, между безрогостью коз и их короткошерстностью; между бесшерстностью и немотой у парагвайских собак. К геномным корреляциям относится также связь между комолостью баранов прекосов и криптерхизмом (Глембоцкий и Моисеев, 1935); между бесшерстностью и пониженной жизнеспособностью у мышей и т. д.

К этой же группе корреляций нужно отнести соответственные явления у растений. Такова уже указывавшаяся выше корреляция между стойкостью к черному бактериозу и цветом колоса у некоторых пшениц; между зеленым цветом зерен ржи и рядом других признаков — коротким и плотным стеблем, большим числом последних, ранним цветением и скороспелостью и т. п. Непосредственные функциональные зависимости здесь отсутствуют, и связанность перечисленных корреляционных цепей определяется геномными корреляциями.

Морфогенетические корреляции приурочены преимущественно к эмбриональной фазе онтогенеза. Именно на примерах этих корреляций четко выявляется природа корреляционных зависимостей.

С первых стадий развития (дробления) яйца и последующего органогенеза морфогенетические или формообразовательные корреляции играют ведущую роль в эмбриогенезе.

Значение корреляций в формообразовании было доказано большим числом в высшей степени изящных экспериментов, некоторые из которых кратко описываются нами в качестве примеров морфогенетических корреляций.

Если вырезать верхнюю губу бластопора из гаструлы полосатого тритона Triton taeniatus и пересадить ее в эктодерму гаструлы гребенчатого тритона Triton cristatus, например, в области брюха, то в месте пересадки (трансплантация) развивается комплекс спинных осевых органов — нервная трубка и хорда. В результате у зародыша T. cristatus формируется два комплекса спинных органов — нормальный на спине и другой — на брюхе (Шпеман и Мангольд, 1924). Брюшная сторона была выбрана потому, что нормально на ней перечисленные спинные органы не развиваются. Ясно, что они образуются под формативным влиянием ткани бластопора.

Второй пример. После образования глазной чаши, как известно, развивается хрусталик. Шпеманом (1902), Льюисом (1913), Драгомировым (1929) и другими авторами было выяснено, что при удалении глазной чаши у эмбриона травяной лягушки не образуется и хрусталика. Опыт можно поставить иначе. Если трансплантировать глазную чашу (бокал) в эктодерму, где глаз нормально не развивается, то эта «чужеродная» эктодерма образует хрусталик. Наконец, эксперимент может быть изменен следующим образом. Эктодерма, противолежащая глазной чаше, удаляется, а на ее место имплантируется другая эктодерма. Тогда из материала последней образуется хрусталик (Филатов, 1924). Таким образом, становится ясным, что глазная чаша оказывает формативное действие («организующее» влияние) на

образование хрусталика. Однако были выяснены и обратные отношения. Когда хрусталик образовался, то он, в свою очередь, воздействует и на глазную чашу. В присутствии хрусталика она больше, в его отсутствии меньше. Формативное действие чаши, однако, имеет главнейшее значение. Было, например, показано (Попов, 1937), что под индуцирующим влиянием глазной чаши линза образуется из закладки нервной системы или мышц, т. е. в среде тканей, которым линзообразование совершенно не свойственно.

Аналогичные явления наблюдались и по отношению к развитию слуховых пузырьков. Если пересадить на брюхо эмбриона тритона кусочек бластопора, то образуется нервная (медуллярная) пластинка, и вслед затем, по ее бокам, как правило, начинается развитие слуховых пузырьков. Следовательно, нервная пластинка индуцирует их образование. Далее, Филатовым было выяснено, что если пересадить слуховой пузырек жабы в область тела, где нормально ухо не развивается, вокруг имплантированного слухового пузырька начинается образование слуховой хрящевой капсулы. Таким образом, слуховой пузырек оказывает формативное действие на возникновение слуховой капсулы.

Эти данные приводят к следующему выводу: за конкретный процесс формообразования ответственны какие-то формообразующие вещества, которые развиваются в закладывающихся органах. Действительно, формативное действие оказывают особые вещества химической природы. Если убить ткань губы бластопора нагреванием, спиртом и т. п., то имплантация этой мертвой ткани оказывает прежнее формативное действие.

Изложенные выше опыты целым рядом исследователей были распространены на самые различные части эмбриона, причем во всех случаях были ясно показаны корреляционные зависимости между органами. Оказалось, что можно говорить о развитии «последовательных звеньев корреляционной цепи». (Шмальгаузен, 1938). Так, зачаток верхней губы бластопора индуцирует образование хорды и нервной трубки; развитие головного мозга стимулирует развитие глазной чаши; последняя вызывает образование линзы; линза индуцирует превращение противолежащей эктодермы в прозрачную роговицу; с другой стороны, закладка мозга влечет за собою развитие слухового пузырька, зачаток последнего оказывает формативное действие на слуховую капсулу и т. п. Этого рода морфогенетические корреляции могут быть названы *ступенчатыми* (Шмидт, 1938).

Во всех разобранных случаях условием развития всякой последующей части является относительно тесный контакт ее с предшествующей частью, оказывающей на нее формативное действие. Можно, следовательно, говорить о *контактных* морфогенетических корреляциях, которые играют большую роль в формообразовании органов. Их форма, положение, размеры, дефинитивная моделировка определяются этим контактным воздействием предшествующей части. «*Формообразовательная реакция*» (Филатов) индуцируемой части определяется, таким образом, «*формативным действием*» *индуктора*. Например, глазная чаша, имея значение индуктора, оказывает формативное действие на индуцируемую эктодерму, формативная реакция которой выражается в образовании хрусталика. Подобные контактные коррелятивные связи охватывают многие органы. Контакт между частями организма действует и механически, и биохимически.

В других случаях непосредственного контакта между частями нет, однако формативное действие все же имеется. В этих случаях вопрос идет о связях и корреляциях, которые мы, для краткости, назовем *инконтактными*. Примером их может служить гормональное формативное воздействие эндокринных желез на органы, воспринимающие эти воздействия. Гормоны (половых желез, щитовидной железы, гипофизы и т. п.) влияют на соответственные органы или части тела путем транспортировки гормональных веществ через кровяное русло. Примером может служить воздействие половых гормонов на сложный комплекс вторичнополовых признаков самки и самца.

Морфогенетические коррелятивные изменения происходят вследствие возникновения первичных изменений, которые влекут за собою соответственные зависимые вторичные изменения. Это явление было доказано экспериментально. Если у зародыша тритона или лягушки вырезать участок нервной трубки с подлежащей крышей первичной кишки и затем вставить в рану этот же кусочек, но повернув его на 180°, то впоследствии изменяется нормальная топография органов: органы, нормально развивающиеся слева, возникают справа, и наоборот (рис. 84). Возникает обратное расположение органов (situs inversum). Следовательно, первичное изменение (поворот крыши первичной кишки на 180°) вызвал зависимое вторичное изменение.

Эргонтические корреляции, по преимуществу, относятся к постэмбриональному периоду онтогенеза, но особенно характерны для ювенального периода. Их значение состоит в окончатель-

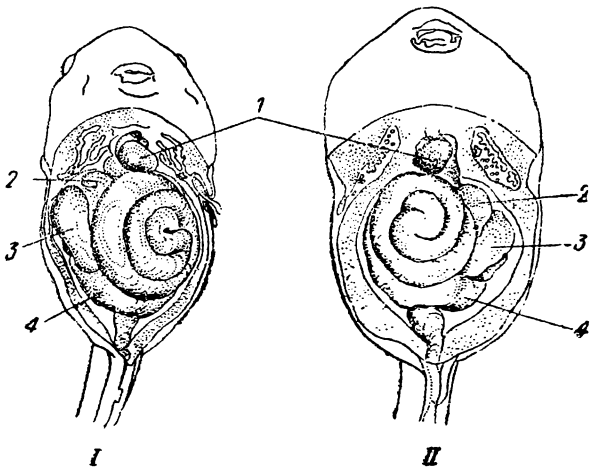


Рис. 84. Зависимость расположения органов от крыши первичной кишки

I — нормальный эмбрион, II — эмбрион, у которого крыша первичной кишки была вырезана, повернута на 180° и вложена в ранку. Произошло перемещение органов. 1 — сердце, 2 — печень, 3 — желудок, 4 — кишечник. (Из Гексли и де Бера)

ной моделировке индуцируемых частей. Эргон по гречески означает: работа. Эргонтические, или рабочие, корреляции возникают обычно в результате контакта между соответственными частями организма. Особенно отчетливо выявляются эргонтические корреляции во взаимоотношениях между работающей мышцей и подлежащей костной опорой. Известно, что чем сильнее развита мышца, тем резче развиваются гребни на участках кости, к которым она прикрепляется. Поэтому по степени развития костных гребней можно судить о степени развития мышцы, служащей эргонтическим индуктором, формативно воздействующим на кость.

Эти отношения особенно четко проявляются в моделировке черепа млекопитающих. Если проследить формирование черепа на протяжении ювенальной и взрослой фаз, то легко обнаруживается воздействие работающей мускулатуры на пластику черепа. По мере развития теменной мышцы по бокам черепа образуются теменные линии (linea temporalis). По мере роста теменной мышцы по направлению к сагиттальному шву черепа, теменные линии, в результате зависимой перестройки костного вещества, передвигаются к сагиттальному шву и, встречаясь здесь, как две волны, образуют высокий сагиттальный гребень.

Твердый костный череп оказывается необычайно пластичным. Не череп определяет форму мозга, а мозг накладывает свою печать на конфигурацию черепа. Не череп определяет форму мышц, а они воздействуют на него. Эти эргонтические корреляции,- в данных примерах — зависимость формы костного вещества от функции мышц — были доказаны экспериментально. Было, например, доказано, что симметрия черепа — следствие симметричной функции жевательной мускулатуры. Если

чем в верхней челюсти. В правой нижней челюсти зубной ряд, напротив, стерт больше, чем в левой нижней челюсти. Эти данные показывают, что животное работало нижней челюстью неравномерно и, возможно, в несколько скошенном направлении, изнашивая зубной ряд верхней левой челюсти и нижней правой челюсти. Эти отношения связаны с асимметричной функцией жевательных мышц. С правой (дефектной) стороны усилилась деятельность теменной мышцы, которая развилась здесь сильнее. В зависимости от этого правая теменная линия придвинулась вплотную к сагиттальному шву.

Слева оказалась усиленной деятельность другой жевательной мышцы, m. masseter, прикрепляющейся одним своим концом к скуловой дуге, а другим к основной части восходящей рамы нижней челюсти. Интенсивная работа этой мышцы вызвала коррелятивное изменение в структуре восходящей ветви нижней челюсти, а именно более резкое углубление места ее прикрепления (рис. 89, fossa masseterica, *3*). В то же время интересное изменение произошло в строении скуловой дуги, на нижнем крае которой образовался отросток, несвойственный черепам хищников. Таким образом, мы получаем следующий общий ход изменений:

1) правая верхняя челюсть (вследствие какого-то поражения) росла по всем направлениям медленнее левой; 2) вследствие этого череп искривился; 3) изменился способ жевания; 4) возникла асимметрия функции жевательных мышц; 5) изменилось строение места прикрепления m. masseter в левой нижней челюсти; 6) образовался несвойственный хищникам отросток скуловой дуги.

Мы видим, следовательно, что под влиянием первичного изменения (1) возникли зависимые вторичные изменения (2—3), в данном примере, — эргонтические корреляционные изменения в строении нижней челюсти и скуловой дуги. Мы можем теперь совершенно четко установить, что эти изменения — прямое следствие коррелятивных отношений, определенных зависимостей и условий, возникших в системе развивающегося черепа. Аналогичный вывод касается всех типов коррелятивных связей и, следовательно, всех признаков органической формы. Во времени между генотипом и конечными фенотипическими признаками организма лежит область формообразовательных процессов онтогенеза, которые связаны сложными корреляционными цепями. Генотип определяет только многообразные возможности онтогенетического развития, только норму реакции конкретного организма. Фенотипические признаки, как таковые, формируются под влиянием условий развития (модификации) и зависимых коррелятивных изменений.

Модификации, мутации и корреляции создают, таким образом, огромное многообразие индивидуумов, причем потенциальные возможности этого многообразия далеко не исчерпываются.

§ 9. Причины изменчивости. Из данных предшествующих параграфов видно, что в возникновении изменений ведущую роль играют внешние, по отношению к данному организму, причины. По отношению к модификациям это положение не требует особых объяснений. Мы видели, что модификации являются реакциями на внешние по отношению к организму воздействия, определяемые генотипической нормой реакции. В отношении корреляций вопрос, как будто, осложняется. Корреляционные изменения возникают, как мы видели, под влиянием внутренних, в самом организме развивающихся соотношений между органами и их частями. Однако и в отношении корреляций ясно, что зависимые изменения, протекающие в каком-либо органе или его части (например, в хрусталике глаза), являются не чем иным, как реакцией на внешние, по отношению к этому органу или его части, воздействия. Всякое первичное изменение в одном органе индуцирует изменения в другом. В пределах одного и того же генотипа вторичного корреляционного изменения не произойдет, если не было первичного. Следовательно, корреляции возникают по типу эктогенетического процесса и могут рассматриваться как особый тип модификационной изменчивости, определяемой внутренней средой системы самого организма. Только в случае изменения самого генотипа, а сле-

чем в верхней челюсти. В правой нижней челюсти зубной ряд, напротив, стерт больше, чем в левой нижней челюсти. Эти данные показывают, что животное работало нижней челюстью неравномерно и, возможно, в несколько скошенном направлении, изнашивая зубной ряд верхней левой челюсти и нижней правой челюсти. Эти отношения связаны с асимметричной функцией жевательных мышц. С правой (дефектной) стороны усилилась деятельность теменной мышцы, которая развилась здесь сильнее. В зависимости от этого правая теменная линия придвинулась вплотную к сагиттальному шву.

Слева оказалась усиленной деятельность другой жевательной мышцы, m. masseter, прикрепляющейся одним своим концом к скуловой дуге, а другим к основной части восходящей рамы нижней челюсти. Интенсивная работа этой мышцы вызвала коррелятивное изменение в структуре восходящей ветви нижней челюсти, а именно более резкое углубление места ее прикрепления (рис. 89, fossa masseterica, *3*). В то же время интересное изменение произошло в строении скуловой дуги, на нижнем крае которой образовался отросток, несвойственный черепам хищников. Таким образом, мы получаем следующий общий ход изменений:

1) правая верхняя челюсть (вследствие какого-то поражения) росла по всем направлениям медленнее левой; 2) вследствие этого череп искривился; 3) изменился способ жевания; 4) возникла асимметрия функции жевательных мышц; 5) изменилось строение места прикрепления m. masseter в левой нижней челюсти; 6) образовался несвойственный хищникам отросток скуловой дуги.

Мы видим, следовательно, что под влиянием первичного изменения (1) возникли зависимые вторичные изменения (2—3), в данном примере, — эргонтические корреляционные изменения в строении нижней челюсти и скуловой дуги. Мы можем теперь совершенно четко установить, что эти изменения — прямое следствие коррелятивных отношений, определенных зависимостей и условий, возникших в системе развивающегося черепа. Аналогичный вывод касается всех типов коррелятивных связей и, следовательно, всех признаков органической формы. Во времени между генотипом и конечными фенотипическими признаками организма лежит область формообразовательных процессов онтогенеза, которые связаны сложными корреляционными цепями. Генотип определяет только многообразные возможности онтогенетического развития, только норму реакции конкретного организма. Фенотипические признаки, как таковые, формируются под влиянием условий развития (модификации) и зависимых коррелятивных изменений.

Модификации, мутации и корреляции создают, таким образом, огромное многообразие индивидуумов, причем потенциальные возможности этого многообразия далеко не исчерпываются.

§ 9. Причины изменчивости. Из данных предшествующих параграфов видно, что в возникновении изменений ведущую роль играют внешние, по отношению к данному организму, причины. По отношению к модификациям это положение не требует особых объяснений. Мы видели, что модификации являются реакциями на внешние по отношению к организму воздействия, определяемые генотипической нормой реакции. В отношении корреляций вопрос, как будто, осложняется. Корреляционные изменения возникают, как мы видели, под влиянием внутренних, в самом организме развивающихся соотношений между органами и их частями. Однако и в отношении корреляций ясно, что зависимые изменения, протекающие в каком-либо органе или его части (например, в хрусталике глаза), являются не чем иным, как реакцией на внешние, по отношению к этому органу или его части, воздействия. Всякое первичное изменение в одном органе индуцирует изменения в другом. В пределах одного и того же генотипа вторичного корреляционного изменения не произойдет, если не было первичного. Следовательно, корреляции возникают по типу эктогенетического процесса и могут рассматриваться как особый тип модификационной изменчивости, определяемой внутренней средой системы самого организма. Только в случае изменения самого генотипа, а сле-

довательно, и нормы реакции, другими словами, — в случае мутации, — характер модификаций и формы корреляций изменяются. Следовательно, в основном, проблема причин изменчивости упирается в вопрос о причинах наследственных (мутационных) изменений.

Де-Фриз, которому принадлежит самый термин мутация, исходил из неверного положения, что наследственные изменения возникают вне зависимости от внешних факторов. Он предполагал, что всякой мутации предшествует некий автономный «премутационный период». Эта точка зрения должна быть названа автогенетической. Идея автогенеза получила широкое распространение в генетике и вызвала оживленную борьбу между автогенетиками и эктогенетиками, считающими, что причину наследственных изменений нужно искать во внешних факторах.

Обращаясь к вопросу о влиянии внешних факторов на возникновение наследственных изменений, необходимо, прежде всего, уяснить себе тот факт, что эктогенетическая точка зрения не должна смешиваться с механицизмом. Механистическое воззрение сводит проблему возникновения наследственных изменений под влиянием внешних факторов только к этим последним, не учитывая специфики развития организма. В действительности неверно утверждать, что наследственное основание организма изменяется под влиянием внешних факторов пассивно. Дарвин неоднократно подчеркивал, что в возникновении изменений играют роль как внешние факторы, так и природа самого организма. Морфофизиологические свойства организма и его биохимическая структура играют решающую роль в том, каковы будут наследственные изменения его под влиянием внешних факторов. Проникнув в организм, внешний фактор перестает быть внешним. Он действует в физиологической системе организма как новый внутренний фактор. «Внешнее» становится «внутренним».

Поэтому возникновение наследственных изменений никогда не бывает анархичным; — оно всегда закономерно.

Для доказательства рассмотрим следующие данные. Впервые экспериментально мутации были получены Мёллером (1927), применившим для этой цели воздействие рентгена. Им и последующими авторами было доказано, что под влиянием рентгена у плодовой мушки могут быть получены мутационные изменения антенн, глаз, щетинок на теле, крыльев, размеров тела, окраски, степени плодовитости, продолжительности жизни и т. п. Следовательно, один и тот же фактор вызвал различные наследственные изменения. Направления наследственных изменений конкретного организма определяются не внешними факторами, а самим организмом.

Очень удачен несправедливо забытый термин Дарвина «наследственная индивидуальная неопределенная изменчивость». Внешний фактор не определяет ее направления, она остается единичной, объективно случайной, неопределенной.

Вопрос, разбираемый нами, может быть проверен и с другой стороны. Если один и тот же фактор вызывает у конкретного организма разные изменения, то, с другой стороны, в ряде случаев различные факторы вызывают одни и те же наследственные изменения. Например, у львиного зева Antirhinum majus температура, ультрафиолетовое облучение, химические агенты вызывали сходные мутации — карликовый рост, узколистность и т. п.

Наконец, должно быть подчеркнуто, что разные видовые формы реагируют, в смысле их наследственной изменчивости, различно, обладая, в частности, различной чувствительностью по отношению к одному и тому же фактору. Например, в одинаковых условиях эксперимента один вид плодовой мушки Drosophila melanogaster мутируется легче, чем другой — Dr. funebris. У разных пшениц, несмотря на одинаковые

условия эксперимента, наблюдается та же картина. Совокупность описанных фактов подтверждает, что наследственная изменчивость идет в разных направлениях закономерно.

Итак, возникает следующее представление о причинах наследственных изменений.

1. Внешние факторы играют роль индукторов, вызывающих наследственные изменения.

2. Наследственная специфичность организма определяет направления изменчивости.

§ 10. Индукторы наследственной изменчивости. Внешние факторы, вызывающие наследственные изменения (мутагенные факторы), могут быть распределены по двум группам: искусственные и естественные (действующие в природной обстановке). Деление это, разумеется, условно, однако, оно представляет некоторые удобства.

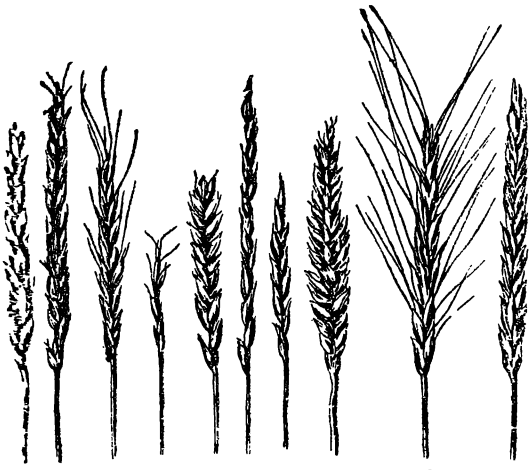


Рис. 90. Рентгеномутанты пшеницы альбидум 0604.

Показаны исходные формы (1, 9), остальные мутанты (По Делонэ)

Рассмотрим, прежде всего, влияние рентгена. Выше упоминалось о мутагенном действии его. Облучение рентгеном вызывает усиление мутационного процесса у самых различных организмов. Его мутагенное действие было доказано на дрозофиле, вощинной моли, на осе Habrobracon juglandis, на ряде растений — хлопчатнике, кукурузе, ячмене, овсе, пшенице, ржи, львином зеве, томате, табаке, гиацинте и т. п. Облучение вызывало появление у дрозофил ряда мутаций в различных органах. У Habrobracon было получено 36 мутаций (Уайтинг, 1933) жилкования, формы и величины крыльев, окраски и формы тела, окраски и формы глаз и т. п. Как значительны получаемые радиоактивным воздействием изменения, показывает рис. 90, где изображены исходные формы пшеницы albidum 0604 и ее мутации. Мутагенное действие радия испытано на многих растениях. Так, отчетливые мутации формы листьев, окраски и величины растений были получены при воздействии радием на покоящийся зародыш львиного зева. Большое число работ, посвященных проблеме мутагенного значения рентгена и радия (Бебкук и Коллинс, 1929; Hanson и Heys, 1929; Иоллос, 1937; Тимофеев-Рессовский, 1931 и др.), позволяет, однако, утверждать, что естественная радиация во много раз слабее той, которая имеет мутагенное значение. Таким образом, видеть в рентгене и радии причину естественных мутаций едва ли возможно.

Ультрафиолетовые лучи также имеют мутагенное действие. Так, действием ультрафиолетовых лучей удалось получить мутанта инфузории Chilodon uncinatus (Мак Дугалл, 1931), отличающегося от нормальных форм наличием хвостового выроста. Были получены также мутации у дрозофилы (Альтенберг, 1930). Облучение почек львиного зева (Штуббе, 1930) имело результатом появление узколистных и карликовых форм.

Мутагенное влияние химических веществ было очень четко показано Сахаровым (1932), получившим мутации у дрозофилы под воздействием иодистых препаратов на яйца мух. Аналогичные данные получили Замятина и Попова (1934). Гершензон (1940) получил мутации в строении крыльев дрозофилы в результате кормления личинок натриевой солью тимонуклеиновой кислоты. Баур (1930) воздействовал на семена львиного зева хлоралгидратом, этиловым спиртом и другими веществами, доказав их мутагенное действие.

Температура также оказывает мутагенное действие. Нужно считать, что мутагенное влияние температуры было доказано еще Тоуэром (1906), экспериментировавшим с картофельным жуком Leptinotarsa, воздействуя повышенной температурой на жуков в период вызревания половых продуктов. Тоуэр получил несколько мутантных форм (рис. 91), отличавшихся окраской и рисунком элитр и спинки. При скрещивании мутантов с нормальными формами в первом поколении были получены формы, фенотипически соответствующие нормальным. Однако, во втором поколении наблюдалось расщепление. Так, в одном опыте во втором поколении оказалось 75% нор-

мальных форм (L. decemlineata) и 25% мутантов типа pallida. Таким образом, полученные изменения оказались наследственными и должны рассматриваться как мутации.

Гольдшмидт (1929) исследовал также мутагенное влияние температуры на плодовых мухах. Была использована сублетальная (близкая к смертельной, или летальной) температура 37°, действовавшая в течение 10—12 час. Опыт вызвал большую смертность, но, с другой стороны, был получен ряд мутантных форм. Подобные же опыты были проведены Иоллосом (1931, 1934, 1935), получившим мутации окраски глаз.

Интерес к проблеме мутагенного влияния температуры, как естественного фактора, стимулировал дальнейшие исследования, причем было доказано (Биркина, 1938; Готчевский, 1932, 1934, Зуйтин, 1937, 1938; Керкис, 1939 и другие авторы), что температурный фактор, безусловно, имеет мутагенное значение, хотя частота мутаций под его влиянием ниже, чем, например, под влиянием рентгенизации.

Что касается растений, то наиболее отчетливые результаты были получены Шкварниковым и Навашиным (1933, 1935). Эти авторы показали, прежде всего, что высокие температуры дают огромное повышение частоты мутационного процесса. Авторы экспериментировали с семенами скерды (Crepis tectorum) и пшеницы 0194 Одесской селекционной станции. При этом было изучено влияние различных температур в условиях различной продолжительности их действия. В частности, были констатированы альбиносные растения.

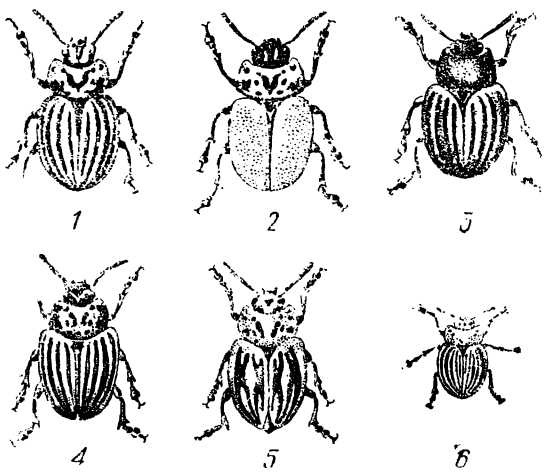


Рис. 91. Рентгеномутанты картофельного жука

1 — картофельный жук L. undecimlineata и его мутант angustovittata (2), 3 — мутант melanothorax от multilaeniata, 4 — L. decemlineata, и его два мутанта tortuosa (5) и defectopunctata (6) (По Тоуэру, из Книповича)

Температурный фактор играет столь большую роль в природе, что эти данные представляют значительный интерес, подчеркивая справедливость представления о естественном возникновении мутаций под влиянием природных факторов.

В этой связи приобретают большой интерес работы, авторы которых стремятся вынести эксперимент в пределы естественной обстановки, экспериментировать в природе. Остановимся здесь на недавних работах Сахарова и Зуйтина. Сахаров (1941) исследовал влияние зимовки в условиях пониженной температуры на плодовых мух Drosophila melanogaster. В частности, он установил, что 40—50-дневная зимовка самок и 50—60-дневная зимовка самцов привели к явственному повышению частоты мутационного процесса, особенно в потомстве тех особей, среди которых в результате тяжелой зимовки, наблюдалась массовая гибель. Сахаров пришел к выводу, что, повидимому, накопление мутаций во время зимовки «является одним из факторов, ведущих к повышению внутривидовой наследственной изменчивости». В следующей главе мы еще вернемся к его данным.

Зуйтин (1940) исследовал влияние на мутационный процесс у плодовых мух замены лабораторных условий развития природными. Зуйтин ожидал, что замена устойчивого лабораторного режима естественным, отличающимся колебаниями условий и снижением общего уровня температуры, сама по себе должна повлиять на частоту мутационного процесса. Для проверки этого предположения лабораторная культура дрозофил была завезена на Кавказ (Сухуми и Орджоникидзе) и выпущена здесь в природную среду. Для предотвращения скрещивания с местными мухами, привезенная культура была изолирована при помощи марли. Мухи находились в условиях колеблющейся влажности и температуры. Эти отношения сказались на развитии их потомства. Зуйтин констатировал повышение частоты мутационного процесса. В другой работе (1941) Зуйтин исследовал влияние контрастов влажности на Dr. melanogaster. Он установил, что резкое снижение влажности в начальный период развития куколок привело к существенному увеличению процента мутаций.

В той же связи интересны результаты исследования, ставившего целью выяснить мутагенное значение пищевого режима. Было, например, показано, что нарушение режима питания львиного зева повышает частоту мутирования. Таким образом, доказано, что естественные факторы (температура, влажность и т. п.) ответственны за возникновение мутационного процесса. Действие внешних факторов на наследственное основание организма имеет, однако, сложный характер. Мутационный процесс возникает и в условиях относительно постоянной среды, под влиянием обменных процессов в клетках. Дальше мы увидим, что мутационный процесс есть выражение развития генома. Рассмотрение этого вопроса связано, однако, с проблемой наследственности.

ГЛАВА IX
ФАКТОРЫ ЭВОЛЮЦИИ

2. Наследственность

§ 1. Введение. Более полное и глубокое ознакомление с процессом изменчивости тесно связано с изучением наследственности. Таким образом, наследственность будет нас интересовать в связи с проблемой изменчивости, тем более, что, как это станет ясно дальше, оба фактора диалектически взаимно связаны и составляют две, равно необходимые, стороны одного и того же процесса наследования.

Однако, наследственность будет нас интересовать и как самостоятельный фактор. Возникают вопросы о причинах способности организмов воспроизводить свойства предшествующих поколений и о закономерностях наследования. Анализ этих вопросов, в их связях с проблемой наследственной изменчивости, позволит обсудить и вопрос о значении различных форм изменчивости и наследственности в эволюционном процессе.

До работ Дарвина представления о наследственности, как определенной области знания, были фрагментарными. Какой-либо теории наследственности, строго говоря, не было. Однако, работы блестящих исследователей гибридизации (Кельрейтер, Гертнер, Шпренгель, Найт, Сажрэ, Ноден и др.) выявили некоторые закономерности наследования и были обобщены Дарвином, широко использовавшим также и свои личные наблюдения. Весь этот материал позволил Дарвину установить следующие закономерности наследования, сформулированные им еще в очерке 1844 года: «если скрещивать между собою две резко выраженные расы, потомство в первом поколении более или менее следует кому-либо из родителей или занимает совершенно промежуточное положение между ними, или же изредка принимает признаки до некоторой степени новые» (Дарвин, Соч., т. III, стр. 123). Во втором поколении, как указывает Дарвин, «потомство обычно крайне варьирует при сравнении одних особей с другими, а многие из них возвращаются почти к прародительским формам». Таким образом, еще в 1844 г. Дарвин сформулировал важнейшие закономерности наследования: 1) правило доминирования в первом поколении и 2) правило расщепления во втором поколении.

Обратимся теперь к представлениям Дарвина о причинах наследственности. Они излагаются им в его «временной гипотезе пангенезиса». В кратких чертах содержание последней таково. Дарвин принимал, что в каждой клетке любого органа содержатся мельчайшие зачатки — геммулы, которые способны к размножению и питанию, причем каждая клетка, а в конечном счете, каждый орган отделяют большое число их. Геммулы изменчивы, и их изменения возникают под влиянием внешних факторов. По Дарвину, геммулы, выделяемые отдельными клетками, разносятся по проводящим путям организма по всему телу. Обладая взаимным «сродством», геммулы собираются от всех частей тела в общий комплекс и образуют наследственную основу клеток размножения (половых в том числе). Эта гипотеза переноса геммул путем межклеточного, или интерцеллюлярного транспорта (термин, позднее предложенный де-Фризом), рассматривалась Дарвином, как объяснение явлений наследственности, в том числе — наследования вновь возникших изменений. Изменения, возникшие в органах под влиянием внешних факторов, обусловливают изменения в геммулах, а так как геммулы транспортируются в клетки размножения, то изменения геммул соответственно влияют на формообразование потомков и передаются им, т. е. становятся наследственными.

Гипотеза пангенезиса, конечно, умозрительна, спекулятивна, так как ничем не подтверждается и фактически не доказана. Отметим, однако, что в геммулах Дарвин видел не только носителей наследственности, но и те посредствующие звенья, которые обусловливают морфо-физиологическую целостность организма. Организм и его воспроизводительная система, а равно процессы изменений в них рас-

сматриваются Дарвином в их неразрывном единстве, как целое, почему Дарвин и подчеркивал, что «в строгом смысле слова размножение не производится ни половыми элементами, ни почками, а всеми клеточками, из которых состоит организм».

§ 2. Корпускулярные теории наследственности. Гипотеза пангенезиса была первой гипотезой наследственности, основанной на представлениях о морфологических единицах наследственности — геммулах. Дальнейшее развитие теории наследственности, историю которой мы кратко в дальнейшем проследим, следовало по этому же пути, т. е. базировалось на признании существования материальных носителей наследственности — корпускул наследственного вещества. Однако, методология последарвиновских теорий наследственности существенно изменилась. Уже Гальтон

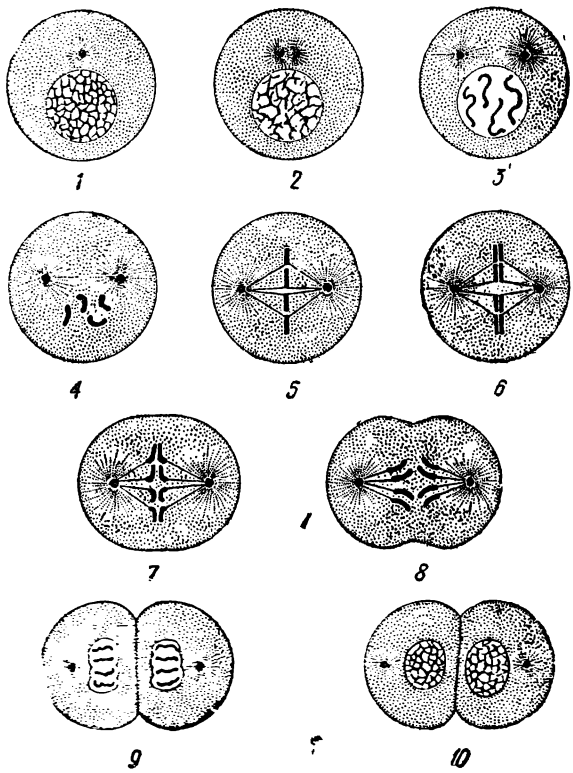


Рис. 92. Кариокинез (схема)

1 — покоящаяся клетка, 2 — профаза, 3 — переход от профазы к метафазе, 4, 5, 6 — метафаза, 7, 8 — телофаза, 9, 10 — образование дочерних клеток (По Бовери)

(1875) предложил гипотезу наследственности, в которой проводилась резкая грань между половыми и телесными зачатками. Последние обеспечивают индивидуальное развитие организма, тогда как половые клетки, по Гальтону, составляют обособленную систему, независимую от телесных клеток и факторов внешней среды. Дарвиновская идея о глубоких связях между половыми и телесными клетками и о влиянии внешних факторов на них не признавалась Гальтоном. Взгляды последнего получили развитие в последующих морфологических теориях наследственности.

Вначале 80-х годов Сакс и независимо от него Негели (1884) пришли к выводу, что не вся плазма клеток имеет значение в процессе наследования, а лишь определенная часть ее. Негели предложил различать плазму — носительницу наследственных свойств (идиоплазма) и остальную — питательную или стереоплазму. Наследственные свойства определяются, по Негели, определенным строением идиоплазмы, а именно — она состоит из мельчайших частиц, мицелл, образующих определенную структурную сеть. Каждый организм характеризуется определенной мицеллярной структурой. Всякое же изменение, возникшее в конкретном участке взаимно связанных мицелл, влечет за собою изменение целого, т. е. всей мицеллярной системы. Эта измененная система и передается потомству. В отличие от теории пангенезиса Дарвина, в теории Негели проводится идея автономности идиоплазмы, т. е. ее независимости от внешних факторов. По Негели, идиоплазма развивается в силу заложенного в ней стремления к прогрессив-

ному совершенствованию. Точка зрения, согласно которой наследственное основание организма развивается исключительно по своим внутренним законам, вне связей с внешними факторами, должна быть названа автогенетической. Принцип автогенеза, как легко видеть, совершенно чужд дарвинизму.

Элементы автогенеза были выражены и в концепции А. Вейсмана (1834—1914), предложившего различать соматическую (сома — тело) и зародышевую плазму. Первая обеспечивает, по Вейсману, органогенез, тогда как вторая определяет передачу потомству родительских свойств.

В результате успехов цитологии и в частности выяснения процессов митотического деления клеток, а также процессов оплодотворения, была выяснена ведущая роль ядра и в особенности хромосом в процессах наследования (O. Hertwig, 1875, 1884; Strassburger, 1884; Boveri, 1889). Нашему читателю должны быть известны явления митоза, редукционного деления и оплодотворения. Рис. 92, 93 и 94 дают изображение этих процессов.

Последние имеют всеобщее распространение и должны рассматриваться, как общебиологическое явление, изучение которого способствовало укреплению и развитию идеи, что ядро имеет ведущее значение в передаче потомству наследственных свойств. В этом направлении и формировалась теория Вейсмана (наиболее полно развитая им в 1892 г.), по которой конкретными носителями наследственности являются особые единицы зародышевой плазмы, локализованные в хромосомах. При этом Вейсман защищал идею, что видимое строение хромосом не исчерпывает их структуры. Единицами жизни Вейсман считал биофоры (носители жизни), которые слагаются в детерминанты (определители признаков). Комплексы последних образуют видимые составные элементы хромосом — иды, а иды слагаются в иданты, или хромосомы.

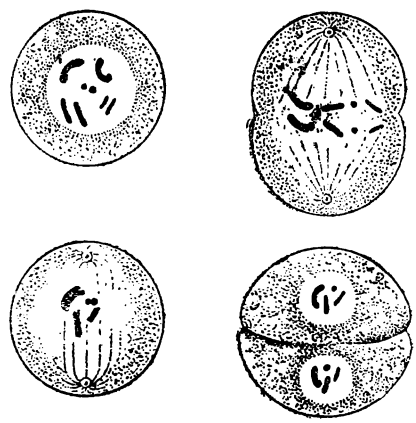


Рис. 93. Редукционное деление (мейозис) в половых клетках

Слева вверху — диплоидный набор хромосом перед началом деления, внизу — конъюгация хромосом, справа вверху — расхождение хромосом, внизу — гаплоидный набор хромосом в дочерних клетках. Схема. Хромосомы условно показаны в одном и том же положении

Носителями наследственных свойств, по Вейсману, и являются детерминанты, которых в зародышевой плазме содержится столько, сколько различных структур, свойств и типов клеток содержится в организме. Следовательно, системы детерминантов и определяют наследственные особенности и признаки организмов. Проводя резкую грань между сомой и зародышевой плазмой, Вейсман установил, подобно Гальтону, тезис об автономности ее, т. е. независимости от изменений, происходящих в соме. При этом он разработал следующее общее представление об организме. Каждый новый организм претерпевает процесс онтогенеза и сам по себе приходит к концу. Наоборот, половые клетки с их зародышевой плазмой непрерывно передаются из поколения в поколение. В их рядах зародышевая плазма обеспечивает развитие новой смертной сомы и передается дальше, как таковая, последующим поколениям (рис. 95), никогда не образуясь заново и составляя, следовательно, непрерывный зародышевый путь.

По Вейсману, этот непрерывный поток зародышевой плазмы (зародышевый путь) развивается, т. е. изменяется по своим внутренним законам, определяя свойства сомы, но оставаясь независимым от нее. Что же в таком случае является источником наследственных изменений? Вейсман занимал в этом вопросе следующую позицию. Признавая теорию отбора, он распространял ее не только на формы отношений между организмом и средой, но и на отношения между частями, клетками и элементами организма.

Идея о борьбе частей была впервые высказана В. Ру (W. Roux, 1891), который защищал мысль, что между клетками, тканями и органами происходит борьба за существование.

Эту идею Вейсман и перенес на отношения в системе зародышевой плазмы. Вейсман предложил теорию герминативного отбора, т. е. отбора зародышевых элементов, детерминантов, основываясь на предположении, что детерминанты, как живые частицы, питаются за счет элементов внешней среды и растут. Так как условия питания отдельных детерминантов различны, то и темпы их роста будут не одинаковы. Энергично питающиеся детерминанты оказывают явственное влияние на соответственную часть тела. Напротив, угнетенное состояние других детерминантов сказывается и на их детерминирующем влиянии на признаки. Таким образом, от внутренней борьбы детерминантов и ее исхода и зависят, по Вейсману, индивидуальные наследственные вариации. «Оказывается ли один детерминант в состоянии упадка или подъема, — писал Вейсман, — это во всех случаях зависит от игры внут-

ренних сил зародышевой плазмы...» Итак, наследственные изменения возникают, по Вейсману, автономно, в силу внутренних соотношений между детерминантами.

С теорией герминативного отбора связано вейсмановское учение об амфимик-

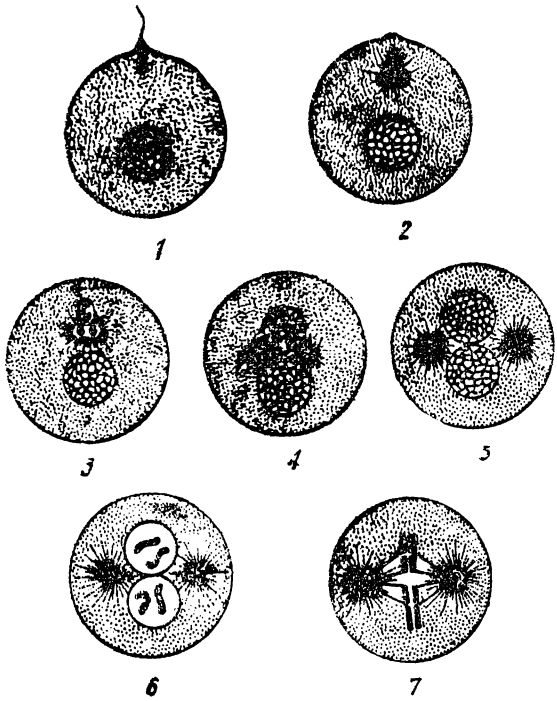


Рис. 94. Схема оплодотворения

1 — проникновение головки сперматозоида в плазму яйца. 2 — женское и мужское ядра, между ними — центросома. 3 — 5 — сближение ядер, 6 — обособление мужских и женских хромосом, 7 — установление первой митотической фигуры диплоидного набора (По Бовери)

сисе. Этим термином Вейсман обозначает процесс комбинирования женской и мужской зародышевой плазмы в результате оплодотворения яйца. По Вейсману, амфимиксис имеет огромное значение в формировании зародышевой плазмы потомка. Все изменения, которые произошли в системе детерминантов каждой материнской и отцовской иды под влиянием борьбы и герминативного отбора, сохраняются в зародышевой плазме потомка и влекут за собою возникновение в ней новых комбинаций, а следовательно, и новых признаков.

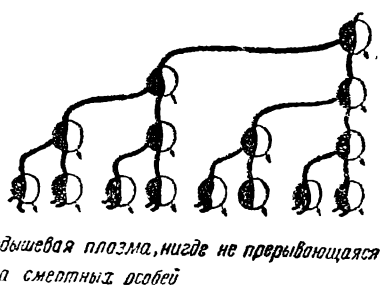


Рис. 95. Схема зародышевого пути

Черным показана зародышевая плазма, белым цветом — сома. Зародышевая плазма непрерывна. (Из Каммерера)

Итак, по Вейсману, источниками наследственных изменений являются определяемые результатами герминативного отбора изменения в составе детерминантов, а равно их перетасовка в процессе амфимиксиса.

Методологически сходные позиции занимал также де-Фриз (de Vries, 1889), допускавший, что для каждой наследственной особенности надо принять отдельную единицу — п а н г е н. Последние, по де-Фризу, локализованы в ядре и передаются потомству по руслу зародышевого пути. Развитие организма де-Фриз связывал с предположением, что пангены проникают из ядра в плазму той же клетки, определяя ее формирование и функции, но не влияя на другие клетки. В этом положении де-Фриз видел отличие своей теории от гипотезы Дарвина. В последней допускается, что геммулы (пангены) транспортируются в половые клетки, т. е. принимается, как уже указывалось, интерцеллюлярный транспорт. В теории де-Фриза

идея взаимных связей между пангенами разных клеток отрицается. Де-Фриз допускал лишь влияние пангенов на плазму той клетки, в ядре которой пангены заключены, т. е. гипотезу интерцеллюлярного (внутриклеточного) транспорта.

Изменения, возникшие под влиянием внешних факторов, не передаются половым клеткам. Последние, следовательно, обособлены, и, как было указано, изменения в них возникают автономно, в результате премутационных процессов внутреннего порядка.

Итак, в конце XIX столетия были развиты: а) идея о существовании особых морфологических единиц наследственности (геммулы, детерминанты, пангены), определяющих признаки организмов, и б) идея о независимости этих единиц от факторов внешней среды. Последняя идея знаменовала собою принципиальное отклонение от методологии дарвинизма. Дарвинизм утверждает идею глубоких связей наследственного основания с «сомой» и факторами внешней среды. В рассмотренных выше теориях, наоборот, организм метафизически разрывается на две системы: сому и автономную зародышевую плазму.

Другой чертой описанных теорий, по крайней мере теорий Вейсмана и де-Фриза, является постановка всей проблемы наследственности в чисто морфологическом аспекте. Так как именно в ядре происходят морфологически регистрируемые закономерные явления, тогда как плазме они не свойственны, то ядро и хромосомы и стали рассматриваться как монопольный аппарат наследственности. Тот же морфологический аспект был одной из причин возникновения представлений о «наследственном веществе», как некоторой сумме отдельных морфологических частиц или «корпускул» (корпускулярные теории наследственности) — определителей признаков — и об организме, как «пучке» или мозаике признаков. Организм в таком понимании оказывается мозаикой признаков, зависимой от мозаики соответственных единиц наследственности. Таким образом, теория Вейсмана привела к чисто механистической мозаичной теории наследственности.

В дальнейшем, под несомненным влиянием Вейсмана и де-Фриза, сформировалась корпускулярная теория наследственности, сущность которой и сводилась к представлению, что способность к наследственности обеспечивается передачей потомству готовых морфологических частиц, или корпускул «наследственного вещества». Проследим историю развития корпускулярной теории наследственности.

Корпускулярная теория получила поддержку на почве работ Менделя, который и рассматривается, как основоположник учения о закономерностях наследования, названного менделизмом.

§ 3. Развитие корпускулярной теории наследственности на почве менделизма. Иоганн (Грегор) Мендель (1822 — 1884) в 1865 г. опубликовал работу «Опыты над растительными гибридами», в которой он изложил результаты своих исследований по скрещиванию различных рас гороха (Pisum sativum).

Сформулированные им закономерности наследования вошли в науку под названием правил Менделя.

А. Правило доминирования (правило Нодена — Менделя). Если скрестить две расы гороха со взаимно противоположными признаками, то в первом поколении гибриды воспроизводят признаки одного из родительских растений. Например, при скрещивании желтосеменного гороха с зеленосеменным все формы первого поколения оказываются желтосеменными. Проявляющиеся в первом поколении признаки Мендель назвал доминантными, не проявляющиеся — рецессивными.

Проявление в первом поколении доминантных признаков и угнетение рецессивных и составляет содержание правила доминантности.

Б. Правило расщепления. Если скрестить между собою две особи первого поколения гибридов гороха, то во втором поколении происходит расщепление

потомства с частичным возвратом к родительским формам. Этот процесс проявляется и в последующих поколениях.

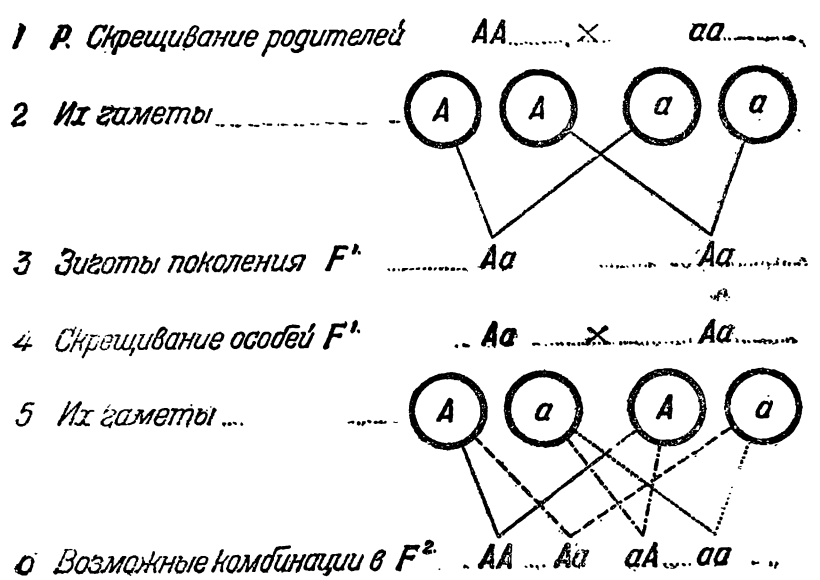
Мендель прослеживал при этом не суммарные результаты скрещивания, а точные количественные отношения соотносительных пар признаков, образующих, по принятой терминологии, пару аллеломорфных признаков (зеленые — желтые семена, гладкое — морщинистое семя, высокий — низкорослый горох и т. п.).

Обозначим через *P* родителей (Parens — родитель), через × — скрещивание, через *F* — поколения гибридов (Filiale generationis), через F^1, F^2, F^3... и т. д. последовательные поколения. Пусть *A*, *B*, *C* и т. д. означают доминантные признаки, *a*, *b*, *c* и т. д. им соответствующие рецессивные. Через *AA* или *Aa* обозначается продукт скрещивания двух рас, отличимых по двум признакам одной аллеломорфной пары, т. е. зигота, полученная от копуляции двух половых клеток, или гамет. Через *A* и *a* обозначаются гаметы соответствующих рас с одним из двух аллеломорфных признаков. Из зиготы типа *AA* развиваются формы, наследственно однородные или гомозиготные, из зиготы *Aa* — наследственно смешанные гетерозиготные (термины гомо- и гетерозиготные были позднее предложены Бэтсоном).

Опыты Менделя показали, что в F^2, как сказано выше, происходит расщепление (менделирование). Если при этом прослеживается лишь одна пара аллеморфных признаков, то в среднем расщепление идет в отношении 3 : 1. Например, при скрещивании желтосеменной и зеленосеменной рас гороха в F^1 все гибриды желтые. Следовательно, желтый горох доминирует и должен быть обозначен, как *AA*, тогда как рецессивный зеленый *aa*. В F^2 расщепление идет в отношении три желтых: один зеленый (в опыте Менделя соответственно 6022 желтых и 2001 зеленых, т. е. 3,01: 1). Надо было выяснить, что представляет собой это отношение. Для этой цели Мендель проанализировал состав желтых семян F^2, так как было ясно, что зеленые семена этого поколения гомозиготны. Если бы это было не так, то они, в виду доминантности желтосеменного гороха, были бы не зелеными, а желтыми.

Чтобы проанализировать желтосеменной горох второго поколения, нужно было получить от него F^3. Мендель высеял желтые семена F^2 и вырастил из них, в условиях самоопыления, растения F^3, среди которых оказались 166, давших только желтые семена и 353 растения с желтыми и зелеными семенами. Отсюда ясно, что 166 растений с желтыми семенами были генетически чистыми доминантными (по цвету семени), а остальные 353 — гибриды. Численные отношения между ними, т. е. 353 : 166 = 2,13 : 1, а в среднем 2 : 1. Таким образом, анализ F^2 выяснил генетический состав F^3. В состав последнего, как видно из изложенного, входят: 1) генетически чистые зеленые формы (одна доля), выявившиеся еще во втором поколении и 2) желтые формы (три доли), которые в третьем поколении дали генетически чистые желтые формы (одна доля) и гибридные (две доли). Таким образом, суммарно было выяснено, что отношение 3 : 1 второго поколения в действительности есть: 1 (желтые) + 2 (гибриды, внешние желтые) + 1 (зеленые), т. е. 1 : 2 : 1. Такова общая формула расщепления F^2.

Если выразить сказанное в буквенных символах, то мы получим такую схему. Были взяты родители *(P) AA и aa*. Их скрещивание дало следующие результаты.



Следовательно, состав F^2 такой: $AA + Aa + aA + aa$(1). Отсюда видно, что при скрещивании доминантного желтого гороха с рецессивным зеленым в F^1 получаются желтосеменные гибриды. Однако свойства зеленосеменной родительской формы оказались только фенотипически подавленными, но сохраненными генотипически, и при расщеплении в F^2 они снова появились (формула 1).

Из этих данных Мендель сделал вывод о вероятном существовании особых наследственных факторов, определяющих внешние признаки растения, например, желтый или зеленый цвет семян. Далее, он считал, что любые гаметы, в отношении этих факторов, остаются чистыми, например, содержат либо фактор желтого, либо зеленого цвета. Гипотеза генетической чистоты гамет основана на том, что потомство, полученное от скрещивания двух гибридов первого поколения $(Aa \times Aa)$, дает второе поколение, в котором, как мы видели, происходит расщепление с выходом форм родительского типа, т. е. AA и aa (формула 1). Стало быть, гибрид производит два типа гамет: в одних содержится только фактор A (желтого цвета), в других — только фактор a (зеленого цвета). В таком случае становится возможным свободное комбинирование факторов как результат свободной (случайной) встречи гамет разного типа, например, $A♂ \times A♀$, или $A♂ \times a♀$, или $a♂ \times A♀$, наконец, $a♂ \times a♀$, а следовательно, и расщепление потомства (рис. 96).

Чтобы показать вероятность допущения существования наследственных факторов, Мендель предложил следующий контрольный опыт. Он скрестил гибрид первого поколения (Aa) с рецессивной формой (aa). Расчет здесь следующий. Если мы допустили, что гибрид Aa содержит два сорта половых клеток — A и a, то потомство, полученное от скрещивания его с рецессивной формой aa, должно дать половые клетки A и a (от гибрида Aa) и a и a (от рецессивной формы aa).

Возможные встречи между этими гаметами, очевидно, исчерпываются следующими комбинациями, которые станут ясными, если применить так называемую «решётку Пеннета»:

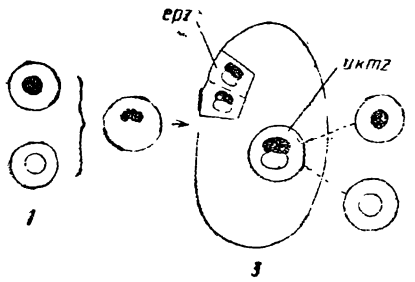


Рис. 96. Схема, объясняющая чистоту гамет.

1 — половые клетки, отличающиеся по данному признаку („белая" гамета, „черная" гамета). 2 — зигота, 3 — первое поколение, т. е. гибрид, epz — телесные клетки двух сортов („белые" и „черные"), ukmz — половые клетки — „белые" и „черные" (Из Богданова)

	A	
a	Aa	aa
a	aA	aa

Следовательно, должно получиться 50% гибридных желтосеменных Aa и 50% чистых зеленосеменных aa.

Опыт подтвердил этот теоретический расчет, что и было истолковано, как доказательство существования в гаметах факторов зеленого и желтого цвета.

В. Правило независимого распределения зачатков. До сих пор мы имели дело с одной парой признаков, отвлекаясь от остальных, и при этом выяснили, что подобный метод возможен, несмотря на то, что скрещивающиеся формы всегда обладают многими признаками. Скрещивание, прослеженное для одной пары признаков, называется моногибридным. Возможно, однако, соответственно проследить скрещивание для двух пар признаков (дигибридное скрещивание), трех пар (тригибридное скрещивание), для многих пар (полигибридное скрещивание). Эти термины (моногибриды, дигибриды и т. д.) были предложены де-Фризом (1900).

Исследуя дигибридное скрещивание, Мендель скрещивал две расы гороха, из которых одна обладала желтыми круглыми семенами, а другая — зелеными морщинистыми. В первом поколении был получен гибрид с желтыми круглыми семенами. Следовательно, желтый цвет *(A)* и круглая форма *(B)* доминанты, а зеленый цвет *a* и морщинистая форма *b* — рецессивы. Однако в F^2 произошло сложное расщепление. Из 556 семян оказалось: 315 круглых желтых *(A, B,)* 101 морщинистое желтое *(Ab)*, 108 круглых зеленых *(a B)*, 32 морщинистых зеленых *(ab)*, т.-е.

$$9\ AB + 3\ Ab + 3\ aB + 1\ ab. \quad (2)$$

Полученные результаты показывают факт «независимого» распределения признаков. Если исходить из допущения Менделя о наследственных факторах, то придётся принять, что вопрос идет о «независимости» распределения их в половых клетках, т. е. о возможности существования четырех типов гамет, а именно: *AB, aB, Ab, ab* — соответственно мужских и женских.

Это легко проверить при помощи «решётки Пеннета», в которой показаны возможные встречи между четырьмя типами мужских и женских клеток и полученные от них зиготы:

♀ \ ♂	*AB*	*Ab*	*aB*	*ab*
AB	*AB* *AB*	*AB* *Ab*	*AB* *aB*	*AB* *ab*
Ab	*Ab* *AB*	*Ab* *Ab*	*Ab* *aB*	*Ab* *ab*
aB	*aB* *AB*	*aB* *Ab*	*aB* *aB*	*aB* *ab*
ab	*ab* *AB*	*ab* *Ab*	*ab* *aB*	*ab* *ab*

т. е. 9 желтых круглых (9 *AB*), 3 желтых морщинистых (3 *AB*), 3 зеленых круглых (3 *aB*) и 1 зеленое морщинистое (1 *ab*), что соответствует приведенной выше формуле (2).

Теоретический расчет, основанный на применении решетки Пеннета, подтверждается соответственными эмпирическими данными и служит иллюстрацией «независимого» распределения признаков в потомстве.

Корренс (1912) установил факт, подтвердивший наблюдения Менделя. Были скрещены две расы ночной красавицы (Mirabilis jalapa) — с белыми и красными лепестками. В F^1 все цветы были розоволепестными, т. е. вместо доминирования наблюдалось промежуточное наследование. В F^2 произошло расщепление обычного типа, т. е. в отношении 1 : 2 : 1, причем часть цветов была белая (1), 50% — розовые (2), остальные — красные (1). Случай этот весьма наглядно указывает на независимое распределение зачатков (факторов), хорошо выраженное фенотипически, подтверждая, вместе с тем, правило Менделя о расщеплении в F^2.

Г. Цитологическое обоснование правил Менделя. Некоторое время работа Менделя оставалась почти неизвестной, пока с ней, независимо друг от друга, не ознакомились (в 1901 г.) де Фриз, Корренс и Чермак. Работая в области гибридизации и придя к тем же выводам, что и Мендель, они оценили значение его исследований.

С другой стороны, как уже отмечалось, в это же время были достигнуты большие успехи в области цитологии, в частности в отношении ядра и роли хромосом при делении клеток и половом процессе. Идея, что ядро является носителем наследственности, в свете работы Менделя и менделистов, приобрела более конкретные формы. При этом сложились примерно следующие представления.

Согласно механистическим воззрениям менделистов начала XX века, организм может быть представлен, как мозаика или «пучок признаков» (Гейдер, 1906). В параллель этому ядро можно трактовать как целое, слагающееся из комплекса хромосом. Далее, если признаки образуют аллеломорфные пары, то в параллель этому хромосомы диплоидного набора образуют пары гомологичных хромосом. Если в гибридной форме комбинируются аллеломорфные признаки родительской пары, то и каждая пара гомологичных хромосом слагается из одной мужской и одной женской хромосомы. Если при расщеплении потомства в F^2 появляются чистые (по данному признаку) формы, то и в половых клетках (в результате редукционного деления или мейозиса) происходит разобщение гомологичных хромосом, т. е. в каждой половой клетке остается по одной хромосоме из двух, образующих пару. Другими словами, был констатирован факт параллелизма между «поведением» хромосом и процессами расщепления.

Было также показано (Сэттон, 1902, 1903), что отдельные пары гомологичных хромосом различны по форме и величине, т. е. обладают чертами индивидуальности. С другой стороны, Боверн удалось пока-

зать, что нормальное развитие яиц и осуществление всех признаков связано с нормальным набором хромосом. Следовательно, разные пары хромосом разнокачественны, подобно тому, как разнокачественны разные пары аллеломорфных признаков. Отсюда возникновение хромосомной теории наследственности, согласно которой хромосомы являются носителями наследственных свойств. Эта точка зрения натолкнулась, однако, на затруднения: хромосом всегда значительно меньше, чем признаков. Выход из затруднений был найден в предположении, что хромосомы состоят из отдельных частиц (корпускул) — факторов наследственности. Таким образом сложилась факториальная гипотеза, согласно которой отдельные единицы, или факторы, наследственности являются представителями или определителями признаков. Эти единицы наследственности получили различные наименования, но

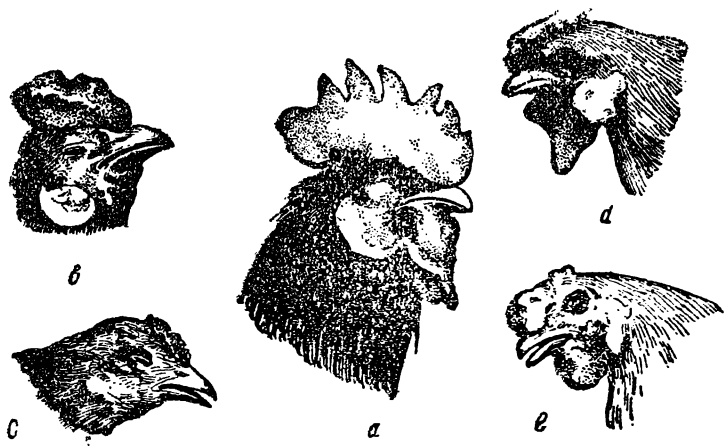


Рис. 97. Четыре типа гребней у петухов

a — простой гребень, b — гороховидный (петух), c — гороховидный (курица), d — розовидный, e — ореховидный (По Бэтсону, из Плате)

в конце концов был принят термин ген (предложенный Иогансеном), которым мы будем пользоваться в дальнейшем изложении развития учения о наследственности.

§ 4. Развитие менделизма. Последователи Менделя подтвердили большое число случаев расщепления, которые в среднем соответствовали его данным.

По мере расширения опытного материала было установлено, что явления наследственности закономерны, и что эти закономерности могут быть выражены тремя основными правилами: правилом единообразия первого поколения (доминирование), правилом расщепления и правилом независимости, или самостоятельности признаков. Правила эти были догматизированы и превращены в каноны, в рамках которых рассматривалась вся проблема наследственности.

Сказанное, прежде всего, выразилось в метафизической трактовке правила единообразия (доминировании) в первом поколении. Явление доминантности, по крайней мере в течение первых двух с лишним десятилетий XX века, рассматривалось, как некоторое абсолютное свойство. Эта точка зрения особенно ярко сказалась в широком распространении так называемой теории «присутствия-отсутствия», согласно которой доминантный признак определяется соответственным, реально существующим геном (фактором), тогда как ему аллеломорфный рецессивный признак возникает вследствие отсутствия этого же фактора (гена).

Эта теория была предложена Корренсом (1902) и подробно развита Бэтсоном (1902, 1909). Она послужила способом объяснения случаев расщепления, не укла-

дывавшихся в рамки менделевских закономерностей. Один из подобных случаев описан ниже.

У пород кур наблюдаются различные формы гребня — розовидный, гороховидный, ореховидный и простой (рис. 97). Первые две формы доминируют над простым, и в сочетании с ним каждая из этих двух форм дает в F^2 обычное расщепление 3 : 1. Если же скрестить птицу с розовидным гребнем и птицу с гороховидным, то в F^1 нет доминирования ни той, ни другой формы, но развиваются птицы с ореховидным гребнем. Если скрестить таких птиц первого поколения между собой, то в F^2 возникает не моногибридное расщепление (как ожидалось, поскольку розовидный гребень принимался, как генетический «чистый»), а дигибридное.

При этом возникают все 4 формы гребня, указанные выше, в отношении: 9 ореховидных, 3 розовидных, 3 гороховидных, 1 простой. Как объясняется это отношение и каким образом, в частности, возник простой гребень? Было сделано предположение (Бэтсон и Пеннет, 1905), что гороховидный гребень определяется фактором *P* (Pisum — горох), а розовидный — фактором *R* (Rosa). Фактор *P* превращает простой гребень в гороховидный, *R* — в розовидный, простой же гребень возникает вследствие отсутствия факторов *R* и *P*. Согласно допущению, птица с гороховидным гребнем есть *Pr*, а птица с розовидным гребнем имеет формулу *Rp* где *r* и *p* означают отсутствие противоположных факторов. Отсюда возникает вывод, что ореховидный гребень появляется в первом поколении согласно следующей схеме:

$$Pr \times Rp \quad .P \text{ (родители)}$$
$$PR\ pr \quad .(F').$$

Формы F^1 могут иметь четыре типа гамет: *RP, Rp, rP, rp* — мужские и женские. Построив решётку Пеннета для дигибридного скрещивания, получаем:

♀ \ ♂	*RP*	*Rp*	*rP*	*rp*
RP	*RPRP*	*RPRp*	*RPrP*	*RPrp*
Rp	*RpRP*	*RpRp*	*RprP*	*Rprp*
rP	*rPRP*	*rPRp*	*rPrP*	*rPrp*
rp	*rpRP*	*rpRp*	*rprP*	*rprp*

т. е. $9RP + 3Rp + 3rP + rp$, следовательно, 9 ореховидных, 3 розовидных, 3 гороховидных, 1 простой, возникающий вследствие отсутствия факторов *R* и *P*.

При такой трактовке доминантность становится некоторым абсолютным свойством, а ее смена на рецессивность возникает, очевидно, не вследствие изменения свойства самого фактора (гена), а в результате его выпадения. Фактор, ген приобрел значение неизменной величины, передающейся из поколения в поколение, как константная единица наследственного вещества. Изменчивость форм превращается в игру постоянных генов, их присутствие или отсутствие.

Позднее теория «присутствия-отсутствия» пала, оказавшись несостоятельной перед лицом ряда фактов.

Одним из многочисленных доводов против теории был вскрытый исследованиями факт множественного аллеломорфизма, когда какой-либо фактор *A* доминантен по отношению к фактору a^1, последний по отношению к фактору a^2 и т. д., по общей формуле $A > a^1 > a^2 > a^3$ и т. д. Было указано, что одному «присутствию» *(A)* не может соответствовать несколько «отсутствий» (a^1, a^2, a^3 и т. д.). Маленькие буквы (как в разобранном примере *p* и *r*) стали символами не отсутствия, а присутствия реальных рецессивных генов. Однако и эти последние противополагались доминантным, как метафизические величины. Организм воспринимался, как слепок метафизических, неизменных зачатков. Менделизм превратился в теорию о неизменных, извечных единицах наследственности, комбинирование которых определяет богатство форм органической жизни. Эта характерная черта менделизма была по достоинству оценена Тимирязевым. Протестуя против этих «новых» идей, Тимирязев писал: «Возврат к Линнею, т. е. почти на два века назад — вот то «новое», что предлагает Бютсон взамен «старому, т. е. современному эволюционному учению...» (Тимирязев, 1916).

Дальнейшее изучение правила расщепления привело менделизм к открытию ряда случаев, которые давали в F^2 необычайные расщепления, по видимости не соответствующие менделевским.

Рассмотрим здесь один из этих случаев. При скрещивании серой и белой мыши в F^1 все мыши имеют серую окраску, т. е. осуществляется правило доминирования. Однако в F^2 потомство этих серых мышей дает отношение: 9 серых, 3 черных, 4 белых. Чтобы свести это отношение к менделевскому 9 : 3 : 3 : 1, было сделано допущение, что серая окраска определяется двумя генами *A* и *G*, причем ген *A* (основной ген цветности) способен обусловить серую окраску лишь в присутствии гена *G*. Парный с последним рецессивный ген *g* в присутствии гена *A* дает черную окраску. Однако, если вместо гена *A* присутствует аллеломорфный ему рецессивный ген *a*, то мышь будет белая *(aagg)*, так как ген *a* подавляет действие других генов. Сделав эти допущения, скрестим серую и белую мышь:

$$AAgg \times aagg.$$

Гибрид F^1 от них будет (в отношении цветности) иметь формулу: *AaGg* и может дать следующие гаметы: *AG, Ag, aG, ag* (мужские и женские). Комбинации между ними дают следующий состав:

♀ \ ♂	AG	Ag	aG	ag
AG	AAGG серая	AAGg серая	AaGG серая	AaGg серая
Ag	AAGg серая	AAgg черная	AaGg серая	Aagg черная
aG	AaGG серая	AaGg черная	aaGG белая	aaGg
ag	AaGg серая	Aagg черная	aaGg белая	aagg белая

Как видно, четыре белых мыши представлены двумя генетическими типами: *aG* и *ag* (мыши *aaGg, aagG* и *aagg* имеют белую окраску, так как ген *a* подавляет проявление гена *G)*.

Следовательно, сделанные допущения позволяют свести формулу 9 : 3 : 4 к менделевской 9 : 3 : 3 : 1. Было изучено большое число таких случаев с разнообразными отношениями, укладывавшимися в рамки того же приема. Из приведенного выше случая видно, что для сведения сложных случаев расщепления к менделевским допускалось реальное существование дополнительных генов, число которых подбирается в количестве, необходимом для сведения данного случая расщепления к формулам Менделя. Выработалось представление о разных типах дополнительных генов. Так, ген G в разобранном выше примере с мышами относится к группе кондициональных генов, присутствие которых необходимо, по преимуществу, для проявления той или иной окраски (пигмента), ген *a* относится к группе эпистатических генов, подавляющих фенотипическое проявление других генов (гипостатических). Было также разработано понятие о генах-модификаторах, воздействующих на количественное выражение других генов и т. д.

Введение понятия о дополнительных генах имело весьма важное следствие. Менделисты пришли на почве этого понятия к представлению о взаимодействии генов, образующих, следовательно, взаимодействующую систему. Эта мысль получила большое развитие и привела к следствиям, выяснение которых возможно лишь в связи с новым этапом развития генетики, известным под названием морганизма (Т. Г. Морган — основоположник современной теории гена).

§ 5. Основные этапы развития морганизма. Количественно-аналитический метод Менделя и менделистов приобрел значение руководящего метода генетики. Точный гибридологический анализ по парам аллеломорфных, контрастирующих (заметно отличающихся) призна-

ков позволил прослеживать их «судьбу» и количественные отношения. Их «независимое» распределение при расщеплении укрепило вместе с тем механистическое вейсманистское представление об организме, как мозаике признаков, зависимой от суммы наследственных единиц — факторов или генов, локализованных в хромосомах. «Мы можем принять, — писал Гейдер (1906), — что этим парам признаков, как представителям наследственного вещества, противостоят пары хромосом». Это общее положение еще не давало детализированного представления о генетической структуре хромосом и в частности о закономерностях расположения предполагаемых единиц наследственности — генов.

Факторы, или гены, трактовались абстрактно. Иогансен, предложивший самый термин «ген», не связывал его с конкретными материальными единицами.

А. Сцепление. К концу первого десятилетия XX века стали известны факты, которые открыли путь к конкретным представлениям о наследственных факторах. Некоторые признаки не подвергаются при расщеплении потомства свободному распределению, оставаясь связанными, как бы сцепленными. Явление это, получившее название сцепления, было подробно изучено Морганом и его школой и привело к созданию морганистской теории гена.

Построение этой теории связано с использованием в качестве основного объекта генетических исследований плодовых мух (Drosophila melanogaster и другие виды). Дрозофилы быстро плодятся, легко размножаются в лабораторных условиях, изменчивы в частных признаках, обладают относительно простым набором немногочисленных (8) хромосом, с ярко выраженной индивидуальностью (рис. 98). Исследования явлений сцепления у дрозофил показало, что число групп сцепленных признаков для каждого вида определенно и равно гаплоидному числу хромосом *(n)*. Так, у Dr. melanogaster гаплоидный набор хромосом равен четырем хромосомам, и соответственно имеется четыре группы сцепленных признаков. У Dr. willstoni — 3 группы сцепленных признаков, а гаплоидное число хромосом $n = 3$. У Dr. viridis — 6 групп сцепленных признаков, $n = 6$, у Dr. obscura — 5 групп сцепления, $n = 5$ и т. д. Эти факты были объяснены тем, что каждая группа сцепленных признаков определяется генами, связанными в одной хромосоме. Поскольку хромосомы перераспределяются в гаметах и вновь комбинируются в зиготе, как некое целое, постольку заключенные в них гены, а следовательно, и представляемые ими признаки остаются связанными и не разъединяются. Следовательно, свободное (независимое) разделение признаков может иметь место только в отношении тех из них, которые зависят от генов, находящихся в разных хромосомах. Именно поэтому наблюдается соответствие числа групп сцепленных признаков числу хромосом гаплоидного набора. Эти правильные количественные соотношения между группами признаков и числом хромосом были названы законом Моргана.

Закон Моргана связывает, таким образом, определенные группы признаков, с определенными хромосомами и вместе с тем показывает, что правило Менделя о «независимом» распределении признаков не может считаться всеобщим. Это правило осуществляется только по отношению к признакам, зависимым от генов, лежащих в различных хромосомах.

Б. Кроссинговер и линейное расположение генов. Морганом было, далее, обнаружено, что признаки, обычно сцепленные, в некотором числе случаев, вновь разъединяются и подчиняются, следовательно, правилу Менделя о независимом распределении их.

Рассмотрим для пояснения следующий пример Моргана. Если скрестить самца Drosophila с двумя рецессивными признаками — желтыми крыльями и белыми глазами — с самкой, имеющей доминантно выраженные признаки, а именно — серые крылья и красные глаза, то в F^1 появятся особи с серыми крыльями и красными глазами. Самка этого первого поколения была скрещена с самцом, обладавшим желтыми крыльями и белыми глазами. От этих форм было получено поколение *(F^2)*, в котором оказались: 1) мухи с желтыми крыльями и белыми глазами, 2) с серыми крыльями и красными глазами, 3) с желтыми крыльями и красными глазами, 4) с серыми крыльями и белыми глазами. В первых двух группах сохранились родительские комбинации сцепленных признаков: «желтые крылья — белые глаза», «серые крылья — красные глаза». Таких особей в F^2 оказалось 99%. Остальных (3 и 4) — всего 1%, причем у этих особей сцепление указанных выше признаков нарушено, так как желтые крылья сочетались с красными глазами, а серые крылья с белыми глазами. Эти новые комбинации показывают, что сцепление между «жел-

тыми крыльями — белыми глазами», а также «серыми крыльями — красными глазами» в 1% потомства было нарушено.

Если мы приняли, что гены сцепленных признаков находятся в одной хромосоме, то нарушение сцепления и обмен признаками может быть понято таким образом, что представляющие их гены также разъединились, т. е. переместились из одной хромосомы в другую. В нашем примере «ген серых крыльев» был сцеплен в одной хромосоме с «геном красных глаз», а «ген желтых крыльев» с «геном белых глаз». Затем в 1% поколения произошел обмен: «ген серых крыльев» сочетался в одной хромосоме с «геном белых глаз», а «ген желтых крыльев» с «геном красных глаз» — в другой хромосоме.

Возникает вопрос, как осуществляется механизм этого перемещения генов из одной хромосомы в другую? Морган сделал предположение, что гены расположены в хромосомах в линейном порядке и, что хромосомы перекрещиваются и обмениваются своими участками (рис. 99).

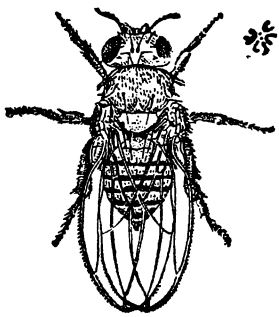


Рис. 98. Дрозофила и ее диплоидный набор

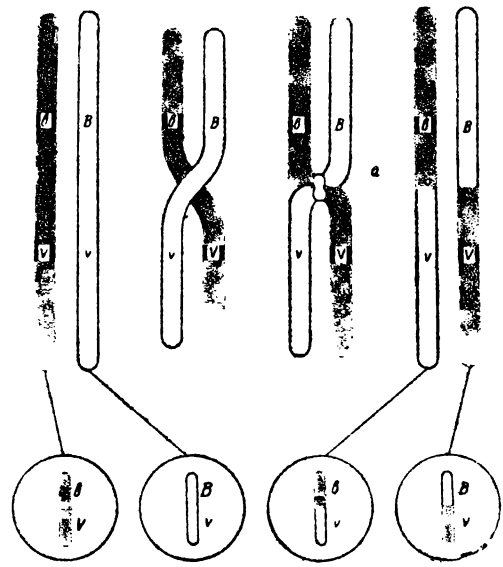


Рис. 99. Схема кроссинговера (Из Рокицкого)

Следовательно, прежний комплекс генов разрывается, а стало быть, нарушается и сцепление определяемых ими признаков, которые вступают в новые комбинации. Это явление обмена генами, возникающее вследствие перекреста хромосом, и последующая перекомбинация ранее сцепленных признаков были названы кроссинговером (crossing-ower), который удалось непосредственно наблюдать. Так, воздействием рентгена Штерн получил у дрозофилы гомологичные, но разные по форме (гетероморфные) хромосомы. При перекресте этих хромосом можно было явственно наблюдать обмен их участками согласно схеме, показанной на рис. 99.

Морган констатировал, далее, что процент кроссинговера колеблется. В разобранном выше примере процент кроссинговера равен 1. Однако он может быть значительно выше (например, 33%, 40%).

На почве теории линейного расположения генов колебание процента кроссинговера получило следующее объяснение. Если два гена (действие которых проявляется в двух сцепленных признаках) расположены близко друг к другу один за другим, то вероятность разрыва хромосомы между этими генами меньше, чем в случаях, когда гены разделены большим расстоянием. Таким образом, процент кроссинговера зависит от расстояния между генами и, очевидно, прямо пропорционален ему. Следовательно, процент кроссинговера может служить мерилом относительных расстояний между генами, лежащими

в одной хромосоме. Очень большое число исследований колебаний процента кроссинговера, сопоставленных с изменениями в самих хромосомах, привело к возможности расшифровки представлений о генном составе хромосомы и к приблизительному определению местоположения (локуса) генов в ней. Методика этого определения излагается в курсах генетики. Мы же здесь прослеживаем только разви-

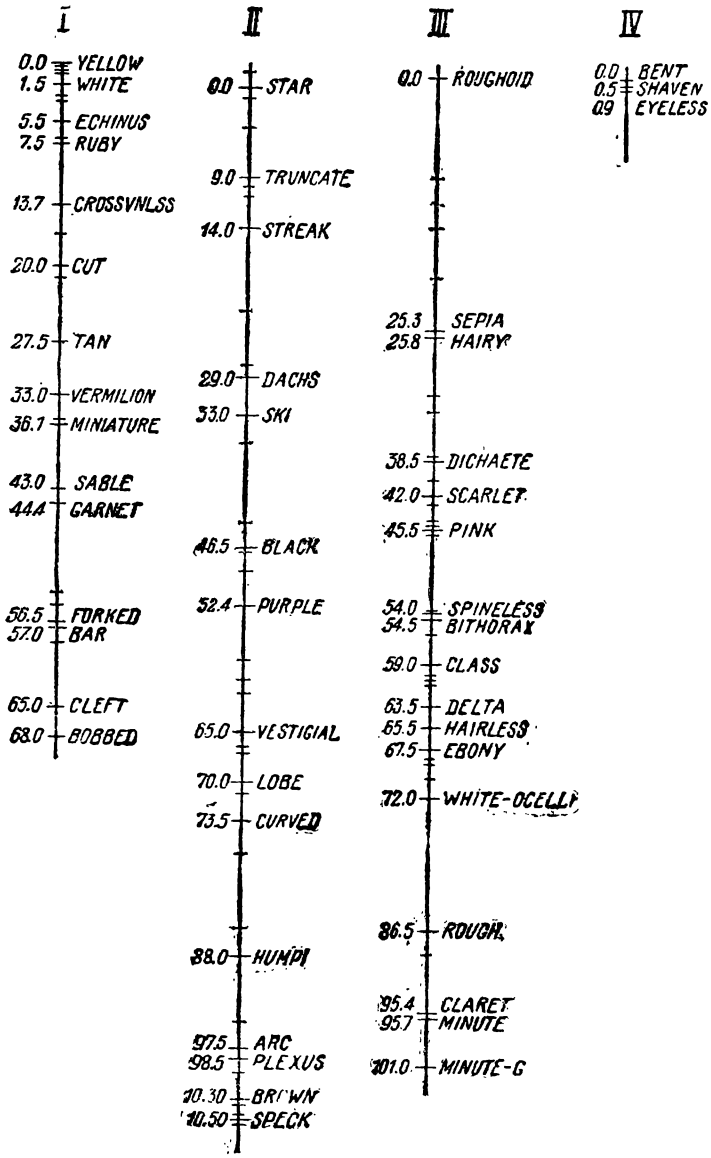


Рис. 100. Карта хромосом дрозофилы.

Показан гаплоидный набор и лишь некоторые локусы генов (По Моргану)

тие идей морганизма. Эти исследования затем были детализованы на почве сопоставления изменений в признаках с изменениями в строении хромосом, известными под названием хромосомных перестроек. Были выяснены следующие основные типы этих перестроек:

1) транслокации, когда участок одной хромосомы отрывается и соединяется с другой хромосомой;

2) инверсии, когда один участок (плечо) хромосомы перекручивается по отношению к другому ее участку (плечу) на 180°;

3) делеции, или нехватки, когда средний участок хромосомы разрушается (например, под влиянием облучения), а остающиеся концы соединяются с последующим общим укорочением хромосомы;

4) дупликации или удвоение какого-либо плеча хромосомы.

Во всех этих случаях было показано, что описанные перестройки хромосом в конкретных их участках связаны с изменениями определенных признаков.

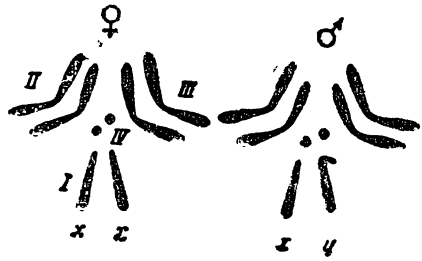


Рис. 101. Диплоидный набор самки и самца дрозофилы (Drosophila melanogaster). (По Моргану)

Все эти факты (транслокации, инверсии, делеции, дупликации) укрепили представление, что признаки определяются линейно расположенными генами, и что по изменениям признаков и их соотношений, сопоставленным с изменениями в хромосомах, можно определять относительные местоположения или локусы конкретных генов. Отсюда возник и основной метод генетического анализа — обязательное сопоставление данных цитологического (цитогенетика) и гибридологического анализа. Огромное число исследований этого рода, предпринятых по отношению к одному и тому же биоло-

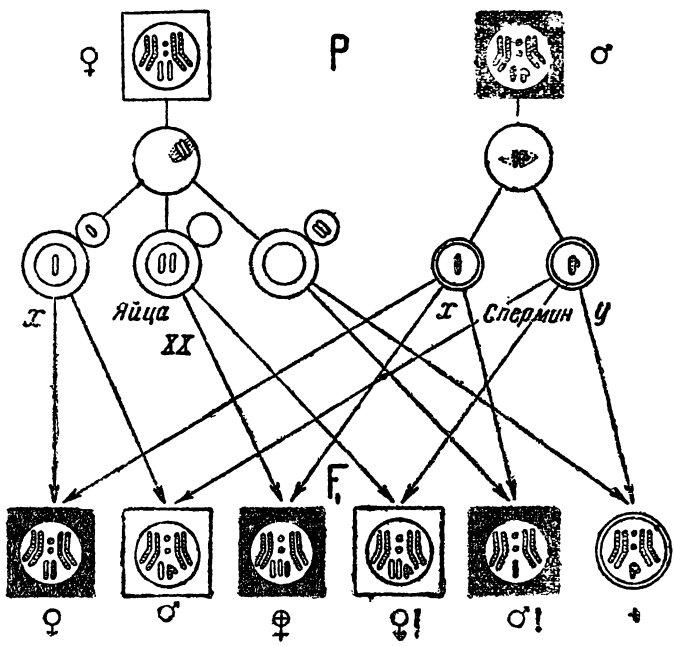


Рис. 102. Схема явления нерасхождения хромосом

...изу, в числе других хромосомных сочетаний, показано яйцо с двумя хромосомами одного типа (четвертый квадрат внизу слева направо). Из Рокицкого

гическому объекту (Drosophila), позволило конкретизировать представление о том, 1) каков генный состав хромосом, 2) какие именно хромосомы ответственны за данные группы сцепленных признаков и 3) в каких точках каждой хромосомы расположены гены, ответственные за отдельные признаки. Кропотливые исследования этого рода позволили составить так называемые «карты хромосом», в которых показаны локусы генов, определяющих конкретные признаки (рис. 100).

«Парадным» (выражение Рыжкова) примером теории гена является наследование, сцепленное с полом. Было установлено, что определенные признаки наследуются в сцеплении с мужским или женским полом. Явление это было изучено параллельным гибридологическим (по признакам) и цитологическим анализом. Оказалось, что, например, хромосомный набор дрозофилы содержит два рода хромосом. Одни из них содержат гены, определяющие только общие для обоих полов признаки (аутосомы), другие, помимо таких признаков, определяют пол (гоносомы, рис. 101). Гоносомы дрозофилы в одних случаях одинаковы и составляют пару хромосом *xx*. В других случаях одна из них соответствует *x*-хромосоме, другая, несколько отличная по форме, обозначается как *y*-хромосома. Следовательно, в этом случае гоносомы образуют пару *xy*. Сопоставление гибридологического и цитологического анализов показало, что в случаях, когда сперматозоид содержит *x*-хромосому (в яйцах всегда содержатся только *x*-хромосомы), возникает зигота *xx*, которая развивается в самку. Если же сперматозоид содержит *y*-хромосому, то из зиготы *xy* развивается самец (рис. 101). Таким образом, стало ясным, что хромосомы связаны с процесссами, определяющими пол, и что фенотипический (гибридологический) анализ совпадает с цитологическими данными. Было также установлено, что с полом сцеплены многочисленные другие признаки, следовательно, и в отношении этих последних устанавливается связь между ними и определенными хромосомами.

Особый интерес представляет явление нерасхождения гоносом, обнаруженное Бриджсом (1915). Бриджс скрещивал красноглазых дрозофил самцов с белоглазыми самками. В этих случаях в F^1 возникают белоглазые самцы и красноглазые самки. Однако иногда выщепляются красноглазые самцы и белоглазые самки. На рис. 102 схематично показано, как Бриджс объяснял это явление. Бриджс предположил, что белоглазая самка возникает из яйца, содержавшего две *x*-хромосомы, которые вследствие нерасхождения остались в нем, вместо одной, как должно быть нормально. Такое яйцо имеет, следовательно, формулу *xx*. Оплодотворенное *y*-сперматозоидом, оно приобретает формулу *xxy*. Самка с лишней *x*-хромосомой и имеет белые глаза. Прямые цитологические наблюдения над этими самками показали, что они действительно имеют две *x*-хромосомы. Этот случай является одним из наиболее изящных доказательств наличия соотношений между хромосомами и признаками.

В. Общая концепция морганизма. Описанные выше факты и соотношения привели к следующим представлениям о механизме наследственности: 1. В хромосомах локализованы материальные единицы наследственности — гены. 2. Гены расположены в хромосомах в линейном порядке. 3. В каждой точке хромосомы при ее расщеплении (из родительского гена) образуются два дочерних гена. 4. При разделении материнской клетки происходит разъединение парных генов, которые расходятся поровну в дочерние клетки. 5. Следовательно, каждая из них получает количественно и качественно равный набор генов. 6. Любой ген происходит от гена же через удвоение материнского гена (3). Гены потомков — это гены, переданные им от родителей, через половые (и вообще пропагативные) клетки. 7. Первичный комплекс хромосом и генов, составляющих генетический аппарат зиготы, в результате ее последующего развития (например, дробления оплодотворенного яйца) и роста организма, распространяется — путем непрерывного деления клеток — на все части и органы. Поэтому в любой клетке данного организма имеется однотипный набор хромосом и генов. Этот набор остается диплоидным в соматических клетках и гаплоидным в половых. 8. Копуляция половых клеток с одинаковым гаплоидным набором обеспечивает образование в зиготе следующего поколения — диплоидного набора родительского типа. 9. Следовательно, воспроизведение родительских признаков в потомстве объясняется передачей ему соответствующих генов родителей.

Стройность этой концепции в общем способствовала укреплению представления о генах, как обособленных единицах наследственности. Вопрос был поставлен таким образом, что отношения между геном и признаком могут быть определены формулой «ген → признак», подобно тому, как Вейсман говорил о детерминантах, как определителях признаков, или ранние менделисты — о факторах, ответственных за определенные признаки. Морган, как и ранние менделисты, рассматривал особь не как наследственно-целое, а как суммированное фенотипиче-

ское выражение обособленных единиц наследственности. Правда, между вейсманистской и морганистской концепцией генетического содержания организма имеются принципиальные различия. Морганизм пришел к существенно иному пониманию генной структуры соматических клеток. Вейсман принимал, что деление клеток зародыша идет путем качественно неравного распределения детерминантов, почему каждый орган получает особый набор детерминантов, представляющих данный орган и отличный от набора детерминантов в любом другом органе. Согласно же морганистской концепции, во всех органах все клетки имеют качественно однозначный набор генов (качественно равное, или эквационное, деление клеток). Концепция эта безусловно правильна.

Из сказанного выше видно, что представление об организме, как суммированной мозаике признаков, и генотипе, как сумме генов, все же не было устранено. Гены уподоблялись «бусам на нитке» (Морган), а хромосомы в целом трактовались как суммированное представительство «пучка» признаков.

Г. Взаимодействие генов. Однако, это представление, в сущности, уже к концу того же первого десятилетия XX века потеряло почву под ногами и морганизм отошел от него. Это было связано с дальнейшим развитием теории взаимодействия генов. По мере накопления сложных случаев расщепления, выяснилась необходимость связывать развитие каждого конкретного признака со многими генами. Такие гены, влияющие сообща и оказывающие на конкретный признак суммированное действие, были названы полимерными. Нильсон-Эле (Nilson-Ehle, 1909) обнаружил полимерию при скрещивании овсов с черными и белыми чешуями.

При скрещивании этих форм ожидалось моногибридное расщепление (3 : 1), в действительности же было получено отношение (15 : 1). Это было объяснено при помощи предположения, что за черную окраску чешуй ответственны две пары однозначных, или полимерных, генов. Подобные явления позднее были обнаружены в очень большом числе случаев, и полимерия оказалась весьма частым явлением. Сущность полимерии состоит в целостном действии различных генов на один и тот же признак. Это целостное действие генов носит при этом различный характер. В одних случаях различные гены воздействуют сообща на детали одной и той же части тела. Например, несколько генов участвует в развитии дикой окраски остевых волос мышей. Ген *C* обеспечивает появление пигмента вообще, ген *B* — черно-коричневого пигмента, *E* — потемнение меха, ген *A* распределяет черный пигмент у основания волоса и желтый — на его вершине, *Д* — усиливает всю пигментацию волоса и т. п. В других случаях наблюдается полимерия однозначно действующих генов, когда разные гены обеспечивают развитие одного и того же признака, как это было указано для черных чешуй овса.

С другой стороны, было предположено, что один и тот же ген воздействует на многие признаки. Например, принимается, что у мышей один и тот же ген влияет на окраску шерсти (вызывает желтую окраску), на плодовитость, на жировой обмен, на жизнеспособность зародышей и т. п. Такие гены называются плейотропными. В других случаях один и тот же ген воздействует на различные признаки, относящиеся к различным стадиям развития (плейотропизм во времени, Шмальгаузен, 1938). В этом случае один и тот же ген участвует как в окончательной моделировке данного органа, так и на последовательных стадиях развития его.

Развитие этих идей показало, что в общем все признаки так или иначе связаны с любым геном, и все гены так или иначе воздействуют на любой признак, возникающий в ходе онтогенетического

развития. Совершенно ясно, что эти представления возникли из усложненных случаев расщепления потомства. Мы уже видели, что при несоответствии действительно полученных числовых отношений потомства менделевскому отношению, в систему подставлялись дополнительные гены, которые позволяли свести любое числовое отношение потомков к менделевскому. Правомерность этого приема основана на следующем. Были, например, наблюдены следующие числовые отношения второго поколения при дигибридном скрещивании: 9:3:3:1 (менделевское), 9:3:4, 9:7, 15:1, 12:3:1, 13:3. Легко констатировать, что во всех этих случаях сумма чисел равна 16. Следовательно, все указанные числовые отношения потомков возникли в результате комбинации четырех типов мужских и четырех типов женских гамет, т. е. соответствуют дигибридному расщеплению. Если это так, то для получения возможных шестнадцати комбинаций (4×4) необходимо в формулу гамет подставить столько предполагаемых генов, сколько нужно для сведения данного случая к менделевским отношениям (4×4=16).

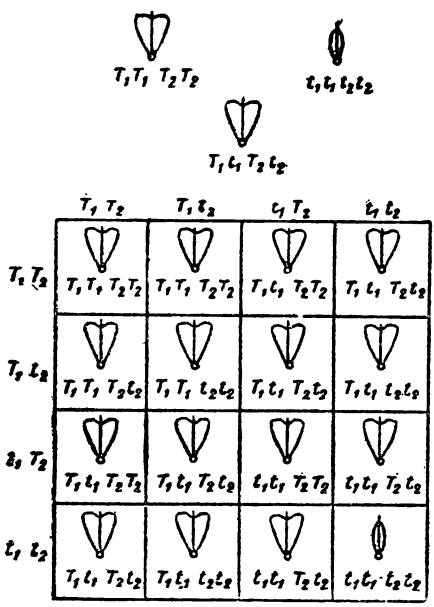


Рис. 103. Наследование треугольной и овальной формы стручков у пастушьей сумки (Из Рокицкого)

Разберем еще один пример, показывающий способ обоснования представлений о полимерных генах.

Шелл (1914) скрестил растения одного вида пастушьей сумки Capsella bursa-pastoris с другими — C. Heegeri. У первого вида плоды треугольные, у второго — овальные. Во втором поколении произошло расщепление приближенно в отношении 15 треугольных к 1 овальному. Очевидно, вопрос идет о дигибридном расщеплении (15 + 1 = 16). Было прослежено третье поколение, чтобы проанализировать генетический состав F^2 (рис. 103). Оказалось, что в F^2 растения с овальными плодами дают чистое потомство, а потомство растений с треугольными плодами вновь расщепляется на три группы: 1) растения с овальными плодами, 2) растения с треугольными и овальными плодами в отношении 3:1 и 3) те же типы в отношении 15:1. Если предположить, что по данным признакам имеется четыре типа гамет, то тогда описанное явление может быть уложено в шкалу дигибридного скрещивания ($4 \times 4 = 16 = 15 + 1$). Было предположено, что треугольная форма плодов определяется двумя полимерными генами T_1 и T_2. Следовательно, гаметы их имеют формулу T_1T_2. Овальная форма связана тогда с рецессивными генами t_1 и t_2, и следовательно, их гаметы имеют формулу t_1t_2. Гибридная зигота и гибридное растение, полученное от скрещивания этих гамет, будет иметь формулу $T_1t_1\ T_2t_2$. Скрестив такие два растения, мы получим гаметы: T_1T_2, T_1t_2 t_1T_2 и t_1t_2. На рис. 103 показаны результаты их скрещивания, дающие отношение 15:1 и являющиеся, очевидно, видоизмененным менделевским отношением 9:3:3:1. Таким образом, допущением существования полимерных генов T_1 и T_2, суммарно определяющих треугольную форму плодов, отношение 15:1 было уложено в решетку Пеннета.

Как видим, представление о дополнительных генах сыграло роль рационального способа объяснения сложных случаев расщепления. Но вместе с тем это представление привело к развитию идеи о взаимодействии генов (полимерия, плейотропизм).

Д. Наследственное основание, как целостность. Идея взаимодействия генов привела генетику к представлениям, которые имели очень важные следствия. Стало ясным, что понимание генов, как функционально обособленных единиц наследственности — неправильно. Очевидно, хромосому нельзя понимать, как сумму генов.

Представление о них, «как бусах на нитке», должно было пасть. Вместо него возникло другое представление о хромосоме, как целостной системе, в которой гены функционально связаны в некоторое единство («континиум»), в пределах которого изменение в одной части хромосомы влечет за собой изменение действия других частей ее.

Идея эта получила теоретическое обобщение в теории эффекта положения, предложенной Стертевантом (1925) и тесно связанной с представлением о линейном расположении генов в хромосоме. Согласно этой теории, при перестройках хромосом нужно предположить, что конкретные гены вступают в новые связи с другими генами, и так как они взаимодействуют друг с другом, то в новом положении их действие, их эффект становится другим. В новом положении гены обусловливают возникновение новых признаков.

§ 6. Критика теории гена. К критике теории гена нужно подходить с известной осторожностью, так как при современном состоянии наших знаний мы не можем предложить какой-либо другой теории, столь же конкретно объясняющей нам большие группы явлений наследственности. Поэтому значительно правильнее в критике теории гена исходить из нее самой. Мы здесь ограничимся лишь теми сторонами критики теории гена, которые связаны с основными теоретическими принципами дарвинизма.

Мы видели, что путь развития морганизма привел его от представления об обособленных генах к необходимости понимания их в тесной функциональной взаимообусловленности. Хромосома стала восприниматься, как целостный, но качественно диференцированный вдоль её длины элемент клетки, любые отрезки которого связаны взаимодействиями. Был высказан взгляд, что изменения в одном участке хромосомы («в одном гене») распространяются вдоль хромосомы и что, следовательно, эти изменения выражены в протекании вдоль хромосомы каких-то биохимических и физиологических процессов. Мы видели также, что согласно теории эффекта положения, перекомбинация (перемещение) генов приводит к изменению их действия. Казалось бы, эти представления должны были привести к идее развития генотипических структур. Если наследственное основание есть целостность, то, как всякая целостность, оно должно быть внутренне противоречивым и, следовательно, должно развиваться, в диалектико-материалистическом понимании термина «развитие». На деле морганизм рассматривает наследование не как процесс развития, не как форму движения, а как явление передачи потомку константных («готовых», по выражению Тимирязева) генов. Гены копулирующих гамет суммируются в зиготе и, следовательно, гены потомка — это суммированные гены родителей. Как видим, наследование понимается здесь не как процесс развития, а как процесс передачи константных генов от поколения к поколению. Мы не примем этого взгляда, исходя из положения, что процесс наследования нельзя свести к наследственности, и, напротив — он всегда является диалектически противоречивым единством наследственности и наследственной изменчивости, т. е. развитием генотипических структур. Правда, морганизм принимает, что отдельные гены мутируют. Мутирование генов рассматривается при этом, как редкое и спорадическое явление. Обычно указывается, что редкость мутаций отдельных генов «необходима с эволюционной точки зрения» (Бельговский, Кирпичников и Прокофьева-Бельговская, 1940), так как если бы каждый ген изменялся в каждом поколении, то результаты творческого действия естественного отбора не закреплялись бы в поколениях. Значение этого соображения, в известной мере, ограничивается, однако, указаниями самих генетиков, что так как в каждой хромосоме имеются сотни генов, то

общая мутационная изменчивость очень велика. У дрозофилы она достигает, по последним данным, 40% общего числа гамет. Фактически она, вероятно, больше, и следовательно геном, как целое, изменяется очень часто, тогда как результаты отбора этим не устраняются. Объясняется это тем, что отбор идет не по генам, а по признакам и что одни и те же признаки сплошь и рядом развиваются на основе разных геномов. Поэтому попытка использовать факты отбора, как аргумент в пользу теории необходимости постоянства генов не является бесспорным. К этому вопросу мы вернемся дальше (глава X). Пока же важно отметить, что в генетике, на почве излюбленной идеи постоянства генов, создались следующие представления о происхождении мутаций. Морганизм принимает, что мутации имеют троякое происхождение. Обычно различают: 1) Трансгенации — мутации «отдельно взятых» генов, т. е. изменения в определенных точечных локусах хромосомы; 2) хромосомальные аберрации — мутации, возникающие вследствие перестроек хромосом, сводимых к перекомбинации генов и их новому эффекту в новом положении (но без изменения самих генов); 3) мутации кариотипа (совокупность видимых во время кариокинеза, мейозиса и оплодотворения яйцевой клетки хромосом, их типичное для данного вида число, форма и т. п.). Мутации кариотипа выражаются, как правило, в изменении числа хромосом.

Примером кариотипической изменчивости могут служить явления полиплоидии и амфидиплоидии. Эти явления наблюдаются и в природе, но были изучены преимущественно экспериментально, в частности — действием на семена и прорастающие растения специфических веществ. Особенное распространение получил метод воздействия на прорастающие семена слабыми растворами колхицина (добывается из Colchicum autumnale). Метод этот был предложен Блексли и Айвери (1937).

Амфидиплоидия оказалась связанной с интенсификацией ряда признаков растений, увеличением размеров, значительным увеличением числа хлоропластов в зеленых частях растения, возникновением и повышением плодовитости (у стерильных гибридов), увеличением размера и веса семян и рядом других изменений. Самый процесс удвоения числа хромосом объясняется следующими причинами. Когда материнские хромосомы расщепляются, то нормально каждая продольная половина хромосомы оттягивается к противоположным полюсам клетки (рис. 92). Под влиянием колхицина, повидимому, изменяется вязкость плазмы (Кольцов, 1939), что препятствует образованию ахроматинового веретена и имеет следствием нерасхождение дочерних хромосом к полюсам клетки. Следовательно, их число так и остается удвоенным, а клетка становится амфидиплоидной.

Возник вопрос, какие же из названных изменений служат истинной причиной новых мутаций? Очевидно, только трансгенации, так как остальные изменения понимаются, как новые комбинации прежних генов. Такой постановкой вопроса генетика открыла широкие двери для проникновения в ее систему чисто метафизических представлений. Было, в частности указано, что нет возможности установить экспериментальные различия между мутациями, возникшими вследствие перестройки хромосом (перекомбинации генов) и мутациями, происшедшими вследствие изменения генов. Некоторые генетики сделали попытку свести все мутации к эффекту положения, т. е. к перекомбинациям константных генов. Вопрос об изменяемости генов становится, таким образом, делом личных взглядов. И действительно, одни генетики принимают изменяемость генов, а другие — отрицают ее. Подчеркнем, что это диаметрально различное отношение к вопросу строится на основе одной и той же теории гена.

Попробуем представить себе дарвиниста, который отрицал бы эволюцию видов. Такое положение невозможно, так как эволюция видов с необходимостью вытекает из теории естественного отбора. В теории же гена, изменяемость генов не вытекает из теории, как необходимое следствие ее. Именно в этом основной дефект морганистской теории гена. Не удивительно поэтому, что одни из

генетиков, стоящие на почве этой теории, разделяют точку зрения дарвинизма, а другие (гл. XIV) приходят к антиэволюционным выводам. Ясно, что такое положение дискредитирует теорию гена. Очевидно, она должна быть построена так, чтобы изменяемость генов с необходимостью вытекала из нее, иначе возможны рецидивы антиэволюционных воззрений.

Такая постановка проблемы гена связана с отказом от чисто морфологического анализа явлений наследования, еще недавно господствовавшего в современной генетике, которая оперирует, по преимуществу, с морфологическим анализом хромосом и признаков, их числом, формой, соотношениями и морфологическими изменениями. Этот по преимуществу морфологический аспект на закономерности и причины наследственности вскрывает лишь форму процесса, но не дает причинного объяснения содержания его, приобретая именно поэтому формальный характер. Неудивительно поэтому, что многие генетики возражали и возражают против по преимуществу морфологического аспекта и склоняются к необходимости физиологического и биохимического понимания процессов наследования. На этот путь в свое время стал, например, В. Ружичка (1909), который считал, что наследственность, как свойство, основана «на особом химическом строении и на обусловленных последним, при известных условиях, процессах обмена». В новейшее время Гольдшмидт (1938) предложил теорию «физиологической генетики», в которой хромосомы рассматриваются как целостные генетико-физиологические реактивные системы — гигантские цепные молекулы, а гены — лишь как ее радикалы, связанные в своем действии с другими радикалами целостной системы хромосомы. Эти представления безусловно интересны и в своей основе были бы правильны, если бы Гольдшмидт не придал им чисто механистического характера, сведя изменяемость генов (радикалов) к количественным изменениям, а именно — что изменение действия гена является следствием изменений числа молекул, входящих в его состав. Развитие генетической структуры сводится здесь к росту (увеличению и уменьшению), а не рассматривается, как качественные превращения. Значительно правильнее поэтому, оставаясь на почве физиологического и биохимического подходов к явлениям наследственности, следовать за общими идеями К. А. Тимирязева и И. В. Мичурина, основные принципы которых могут быть выражены в следующих положениях.

1. Наследование есть процесс развития, всегда связанный с условиями, в которых оно протекает.

2. Процесс наследования теснейшим образом связан с физиологическими процессами, протекающими в клетке, в свою очередь, обусловленными теми связями, которые всегда имеются между клеткой и внешней, по отношению к ней, средой.

3. Процесс наследования не может быть сведен к передаче «готовых» (по выражению Тимирязева) корпускул наследственного вещества — генов (сравни п. 1).

Изложенные выше принципы мы положим в основу дарвинистской интерпретации учения о наследственности, так как в системе дарвинизма наследственность нас интересует не сама по себе, а как процесс наследования, всегда имеющий две противоречивые, диалектически связанные стороны: наследственность, как стойкость структур и реакций клетки, и наследственную изменчивость, как процесс известного сдвига этих последних. Мы примем, что наследование есть процесс индивидуализированного (т. е. индивидуально измененного) воспроизведения потомком наследственных свойств родителей.

Чтобы убедиться в правомерности таких представлений, рассмотрим: 1) что такое наследственность и 2) что такое наследственные изменения.

§ 7. Что такое наследственность? Успехи, сделанные современной биохимией, позволяют утверждать, что способность к наследственной передаче определенных качеств от родителей к потомству определяется, в первую очередь, известной стойкостью биохимической структуры клетки. С другой стороны, следует помнить вполне оправдавшую себя формулировку Энгельса, что жизнь есть особая форма существования белковых тел. Белки же отличаются огромным многообразием. Системы их, как правило, весьма подвижны, лабильны и изменчивы. Следовательно, если наследственность есть известная стойкость биохимических структур клетки, то спрашивается: каковы же причины этой стойкости изменчивых и многообразных белковых тел? В сущности, в первую очередь, в этом и состоит проблема наследственности.

Клетка является сложной и внутренне диференцированной системой, органоиды которой специализованы и связаны между собою тесными биохимическими и физиологическими взаимозависимостями. Внутриклеточная диференциация клетки выражается, прежде всего, в разделении ее на цитоплазму и ядро. Обе эти части клетки различны как по своей морфологической и биохимической структуре, так и по функциям. В основе характеристики цитоплазмы лежит тот факт, что она непосредственно связана с внешней, по отношению к клетке, средой. Ядро, напротив, связано с ней посредственно, через цитоплазму. Этот факт имеет огромное значение, так как он доказывает, что материал ядра строится не непосредственно за счет внешней среды, а за счет материала цитоплазмы, которая имеет значение энергетического посредника между внешней средой и ядром. Уже наличие таких окольных связей с внешней средой указывает, что ядро должно обладать более стойкой биохимической структурой. И действительно, ассимилируя поступающие извне продукты, цитоплазма подвергает их биохимической обработке. Содержанием этих сложных биохимических и физиологических процессов является усвоение поступающих в цитоплазму веществ, в ходе которого «внешние» вещества качественно изменяются и превращаются в составные биохимические вещества самой цитоплазмы. В этом смысле можно сказать, что под влиянием обмена «внешнее» становится «внутренним». Однако, если это так, то отсюда понятно, что превращение «внешнего» во «внутреннее» означает известную нивеллировку внешних воздействий. Нивеллирующая роль цитоплазмы, обладающей конкретной биохимической структурой и связанными с последней типичными (для конкретного генома) формами обменных процессов, и есть одна из причин стойкости самой биохимической структуры.

С другой стороны, ядро, в свою очередь, воздействует на биохимию цитоплазмы и на обменные процессы в ней. Факты показывают при этом, что ядро участвует в этих процессах избирательно, воспринимая совершенно *определенные продукты цитоплазмы. Поэтому* биохимически ядро отличается от цитоплазмы. Оно содержит особые ядерные белки — нуклеопротеиды, характерные именно для ядра, образующиеся, однако, несомненно за счет цитоплазмы. Избирательные свойства ядра, воспринима
совершенно определенные продукты
являются другой причиной стойкости биох
ских структур клетки. В конечном же счете, нивеллирующая работа цитоплазмы и избирательные свойства ядра имеют своим следствием стойкость именно ядерной биохимической структуры. Если

однако, ядерная биохимическая структура ядра стала, по указанным выше причинам, стойкой, то отсюда понятно, что под влиянием ядра становится относительно стойкой вся биохимическая система клетки. Эта стойкость ее и обеспечивает стойкость реакций клетки, как целостной системы, т. е. — стойкость нормы реакций на внешние воздействия. Но ведь именно норма реакции (глава VIII) и есть основа характеристики любого конкретного наследственного основания. Таким образом, отвечая на вопрос, что такое наследственность, в чем ее сущность, мы можем, прежде всего, констатировать, что наследственность есть относительная стойкость биохимической структуры и реакций клетки, и в частности ее хромосомного аппарата.

Нельзя при этом упускать из виду и морфологическое строение хромосом, как фактор, повышающий стойкость их биохимической структуры, — вопрос, который мы оставим в стороне. Из сказанного выше понятно, почему именно ядро становится ведущим генетическим аппаратом клетки. Очевидно, что ядро как бы аккумулирует в себе, в своей структуре, основную генетическую характеристику клетки. При этом нужно, конечно, помнить, что эта роль ядра возникает в его биохимических связях с цитоплазмой. Поэтому мы должны признать, что, строго говоря, генетическим аппаратом является вся клетка, как целое, и что ядро превратилось в специальный аппарат, который позволяет относительно фиксировать сложившиеся генетические свойства клетки. Однако, на сказанном проблема причин стойкости наследственных структур не заканчивается.

Одной из важнейших жизненных функций клетки является ее деление, так как именно этим путем обеспечивается передача её свойств дочерним клеткам. Элементарные факты показывают, что деление клетки (кариокинез) идет по типу эквационного деления, т. е. обе дочерние клетки получают качественно и количественно равный ядерный материал. Исторически эквационное деление было достигнуто путем диференцировки наиболее стойких биохимических структур ядра на отдельные хромосомы. Факты показывают, что «поведение» хромосом — целесообразно. Как правило, они имеются в четном числе, их сочетания при кариокинезе, мейозисе и оплодотворении — арифметически точны. В самом деле, редукционное деление (мейозис) идет, как правило, по формуле $\frac{2n}{2} = n$, а оплодотворение по формуле $n + n = 2n$. Этот поразительный факт явственно показывает, что хромосомы являются специальным генетическим приспособлением клетки, обеспечивающим равномерное распределение биохимически наиболее стойкой, а потому и наследственной субстанции. Таким образом, хромосомы являются генетическим приспособлением клетки, ее приспособительным передаточным генетическим аппаратом, обеспечивающим наследование.

Этот факт приводит к выводу, что поразительное приспособительное «поведение» хромосом не было дано заранее. Напротив, оно исторически выработалось еще у древних одноклеточных организмов, под влиянием естественного отбора, через уничтожение обладателей менее гармоничных хромосомных систем и, следовательно, сохранение более гармоничной организации хромосомного аппарата, обеспечивающего правильное распределение наследственных качеств между дочерними клетками и гармоничность реакций развивающегося организма (неправильные, так называемые «несбалансированные» наборы хромосом, как правило, влекут за собой дезинтеграцию геномов,

а вследствие этого — нормы реакции и нарушение хода индивидуального развития).

Таким образом, ядро и хромосомы приобрели ведущее значение в передаче наследственных свойств, как по биохимическим, так и по историческим причинам.

При этом, однако, следует подчеркнуть, что все же, как уже говорилось, генетико-физиологическим аппаратом остается клетка, как целое.

Именно поэтому наследственные качества клетки, как целого, как бы «не умещаются» в ядре. В самом деле, в генетике сложилось представление, что кроме хромосомных генов существуют плазматические гены. Поэтому на ряду с понятием генома, как целостной системы хромосомных генов, было предложено понятие плазмона (Wettstein, 1928), как системы плазматических генов. Ряд фактов, на которых мы не будем останавливаться, привел некоторых генетиков к мысли, что как правило ядерные (хромосомные) гены определяют частные признаки, а плазматические — более общие. Эти представления следует считать дуалистическими и механистическими, так как они приводят к мысли о существовании в клетке каких-то двух независимых систем корпускул наследственного вещества. В действительности факты плазматической наследственности говорят именно в пользу представления, что клетка является целостным генетическим аппаратом. Хромосомы должны, следовательно, пониматься не как вместилище «отдельно взятых» независимых генов, а как качественно диференцированные сложные белковые системы, фиксирующие, в ходе обменных процессов между ядром и плазмой, определенную биохимическую структуру, а следовательно, и генетические функции целостной клетки. Следовательно, генный состав хромосом отображает всегда не только генетическое состояние самих хромосом, но и генетическое состояние всей клетки, как целого. Ввиду сказанного, нет никакой надобности различать «геномы» и «плазмоны», и в дальнейшем мы будем говорить только о клеточном геноме, как биохимически и функционально целостной генетико-физиологической системе клетки.

Мы можем резюмировать разобранные представления о наследственности.

1. Наследственность есть исторически и биохимически сложившаяся относительная стойкость биохимической структуры и реакций клетки, и в особенности ее хромосомного аппарата.

2. Любая хромосома не есть, однако, агрегат «отдельно взятых» автономных генов, но качественно диференцированная сложная белковая система, биохимическая структура которой, а следовательно, и ее генетические качества всегда являются зафиксированным результатом генетико-физиологического состояния целостной клетки.

3. Вследствие возникшей, по биохимическим причинам, стойкости структуры хромосом, они исторически превратились в постоянный приспособительный передаточный генетический аппарат, обеспечивающий равномерное распределение наследственных качеств материнской клетки, как целого, между дочерними клетками.

§ 8. Что такое наследственные изменения? Стойкость биохимических структур хромосом и клетки, как целого, не следует, однако, преувеличивать. Нельзя упускать из виду неисчерпаемого многообразия белковых структур и их потенциальной подвижности. Биохимическая структура хромосом не есть система равновесия, абсолютного покоя. Напротив, самое существование ее обусловлено ее развитием, изменениями системы, постоянным взаимодействием с остальными частями ядра и цитоплазмы.

Нельзя допустить, как это иногда делается, что ядро влияет на функциональное состояние цитоплазмы и структуру ее, а цитоплазма влияет на функциональное состояние ядра, но не влияет на структуру ядра. Весь вопрос в том, о какой структуре идет речь. Морфологическая структура может быть не изменена. В биохимической структуре хромосом происходят, однако, сдвиги, обусловливающие и генетические изменения. Вопрос лишь в том, когда и где именно последние происходят.

Чтобы ответить на этот вопрос, мы должны еще раз остановиться на понятии генома. Здесь нужно подчеркнуть, что геном означает именно целостную материальную основу генетического аппарата, его скоррелированность. Именно в этом смысле следует говорить о геномных корреляциях (гл. VIII). Однако, целостность никогда не бывает заранее дана. Напротив, она становится и развивается. Положение это четко показано Шмальгаузеном (1938) для индивидуального и исторического развития организма, — его формообразования. Это целиком остается справедливым и для генома; геном не дан заранее, а становится и развивается. Однако, это означает, что в известные моменты жизни клетки он разрушается и вновь строится. Именно в эти переломные моменты и возникают наследственные изменения. Мы знаем, в основном, два таких момента: 1) период созревания половых клеток и 2) момент оплодотворения.

Многочисленные данные показывают, что мутации происходят большей частью в половых клетках. Но ведь именно в половых клетках возникают процессы, ведущие к «ломке» того генома, который установился в системе и в клетках данного организма. Это — процессы созревания половых клеток и в частности явления мейозиса (редукционного деления), приводящего к возникновению гаплоидного набора хромосом. С точки зрения морфолога-цитогенетика, гаплоидный набор хромосом есть уменьшение (вдвое) диплоидного набора. Диплоидный же набор, возникающий в оплодотворенном яйце, есть увеличение (вдвое) гаплоидного набора. Возникает весьма плоская концепция, сводящая развитие гамет и зиготы к уменьшению и увеличению, — концепция, опровергнутая В. И. Лениным. Созревание гамет и развитие зиготы, в свете биохимического и физиологического подходов к наследственности, есть, конечно, процесс развития в диалектико-материалистическом понимании его. Мутации возникают вследствие тех физиологических и биохимических процессов, которые разыгрываются в зреющих гаметах. С этой стороны очень интересны данные, которые показывают (Берман, 1939), что под влиянием рентгена частота мутаций в незрелых половых клетках ниже, чем в зрелой сперме, и что она (частота) различна на разных стадиях спермиогенеза. Это означает, что в процессе созревания происходят наследственные изменения. Берман пришел к выводу, что «различия физико-химического состояния половой клетки на разных стадиях спермиогенеза играют, повидимому, весьма важную (а может быть и решающую) роль в наблюдаемых различиях частоты мутирования». Берман полагает, что мутирование есть следствие изменения физиологического состояния половой клетки и физико-химического состояния самого гена. Это мнение далеко не одиноко. Напротив, многочисленные данные целого ряда исследователей показывают, что различные агенты — температура, химические факторы, состав пищи и т. п. — влияют на мутирование, и что за процесс мутирования ответственны физиологические и биохимические изменения, протекающие в среде, непосредственно окружающей гены, т. е. в самой среде ядра (Керкис, 1939, 1940).

Итак, в основе наследственных изменений лежат структурные биохимические изменения хромосом, возникающие под влиянием физиологических (обменных) процессов в половой клетке, в ее связях с внешними, по отношению к ней, факторами среды, и притом, как правило, в переломные (критические) моменты — в период созревания гамет. В самом деле, гамета, с ее гаплоидным геномом, не адекватна любой соматической клетке с диплоидным набором. Ее реакции — иные. Поэтому иными оказываются и отношения зреющей гаметы к внешним факторам. Отсюда известная перестройка (развитие) генотипических структур. Таким образом, мутирование не есть спорадическое явление, а процесс развития, «конечным» итогом которого являются мутации в их гено-и фенотипическом выражении. При такой постановке вопроса естественно возникает представление, что каждое поколение способно мутировать. Это положение не чуждо современной генетике. Если мы проследим историю учения о мутациях, мы увидим, что представления о частоте мутационного процесса изменялись по мере углубления знаний о данном биологическом объекте. Уже исследования Баура (1924) над львиным зевом показали, что число мутаций очень велико (глава VIII) и что большинство из них выражается в мелких изменениях физиологического характера. В диких популяциях дрозофилы обнаружено огромное количество мелких физиологических и морфологических мутаций (Балкашина и Ромашев, 1935; Дубинин, 1940). В настоящее время принимается, что мутирует около 40% гамет. Керкис (1940) указывает, что «огромное большинство возникающих мутаций затрагивает мелкие, внешне почти не проявляющиеся физиологические признаки организма, вследствие чего они ускользают от обычных наблюдений». Это значит, что вопрос идет о таких мутациях, которые не изменяют или почти не изменяют нормы реакции организма, т. е. почти не выходят за прежние пределы ее порогового значения. Такие мутации вследствие этого становятся латентными (скрытыми). Именно эти мелкие наследственные сдвиги, идущие из поколения в поколение, и составляют основу мутационного процесса. Нужно поэтому согласиться с Навашиным и Герасимовой (1935), которые высказываются против представлений о спорадичности мутаций и указывают, что развитие мутационного процесса идет с такой же необходимостью, как всякое развитие.

Биохимический и физиологический подходы к явлениям наследственной изменчивости нашли свое подтверждение и в своеобразных явлениях «старения» семян, описанных М. С. Навашиным.

Исследуя мутационный процесс, М. Навашин (1933) обнаружил, что в «стареющих» семенах скерды (Crepis tectorum) наблюдается повышение частоты наследственных изменений. Было высказано предположение, что последние возникают вследствие изменений обменного порядка. Чтобы подтвердить сказанное, было допущено, что под влиянием внешних факторов, усиливающих процессы физиологических и физико-химических превращений в семенах, должно наблюдаться и усиление наследственных изменений. Семена скерды были помещены в термостат при температуре 50—60°. Двадцатидневное действие этой температуры дало повышение частоты наследственных изменений, равное, по своему эффекту, 6—7-летнему хранению семян, не подвергавшихся никакому воздействию (Шкварников и Навашин, 1935). Таким образом, простое повышение температуры ускорило протекание процессов наследственных изменений. Однако, они протекали и без этого вмешательства, только медленнее. Эти отношения с очевидностью указывают на то, что за процесс наследственных изменений ответственны биохимические и физиологические превращения в семенах, связанные

конечно с обменными процессами, а следовательно и с отношениями внешней средой.

Наблюдения Навашина и Шкварникова имеют очень большую методологическую ценность, так как они показывают, что в генетико-физиологической системе действительно протекают конкретные процессы развития генотипической структуры. Возможность ускорения этих процессов является доказательством их существования.

П. М. Жуковский (1944) указывает, что в 1928 году им были скрещены злаки Гайнальдия (Haynaldia villosa) и Triticum dicoccum var. farrum. Часть полученных гибридных семян была высеяна лишь в 1938 году, т. е. спустя 10 лет. Все полученные растения оказались амфидиплоидными. По Жуковскому, амфодиплоидия возникла здесь вследствие «старения» при долголетнем хранении семян, вызвавшем наследственные изменения.

Эти случаи явственно указывают на то, что в «стареющих» семенах, под влиянием обменных процессов имели место физиологические сдвиги, приведшие к мутациям.

В свете изложенных представлений возможно соответственным образом подойти и к явлениям хромосомных перестроек. Физиологический и биохимический подходы к явлениям наследственности привели более вдумчивых генетиков к выводу, что представления об отдельных генах снимаются развитием самой генетики (Керкис, 1940). Это означает, что становится спорным чисто корпускулярное представление о гене. «Отдельно взятых» генов — нет. Гены же в их тесных физиологических и биохимических связях, т. е. как выражение качественной диференцировки хромосом — реальное явление. Наличие связей между генами и их несомненная биохимическая природа заставляют считать, что изменения в одном участке хромосомы неизбежно связаны с изменениями в других частях ее. Изменения в «одном гене» (в известной части хромосомы) влечет за собою какие-то процессы вдоль хромосомы. Эти представления согласуются с новейшими данными о видимой морфологической структуре хромосом. Исследования некоторых ученых показали, что хромосомы имеют сложную биохимическую структуру (Гейц, 1933; Прокофьева-Бельговская, 1939, 1940; Дарлингтон, 1942 и др.) и состоят из биохимически различных, «эухроматических» и «гетерохроматических» участков, отличающихся по красочным реакциям. Оказалось, что «гетерохроматические» участки относительно легко изменяются под влиянием различных физиологических агентов и в свою очередь изменяют «эухроматические» участки хромосом. Далее, было выяснено, что изменения в «эухроматических» участках связаны с изменениями признаков. Наиболее явственные генные изменения (мутации) происходят в участках, непосредственно прилегающих к гетерохроматическим районам (Прокофьева-Бельговская, 1939). Таким образом, «гетерохроматические» участки являются как бы проводниками внешних физиологических воздействий, и через их посредство изменения распространяются вдоль хромосомы. Эти данные позволяют защищать представление, что и хромосомные перестройки не являются элементарной перекомбинацией константных генов. Следует задаться вопросом о причинах возникновения самих перестроек. В свете биохимического подхода может быть только один ответ — вследствие биохимического взаимодействия между генами, между хромосомами и между ними и цитоплазмой. Хромосомные перестройки, следовательно, едва ли являются перетасовкой абсолютно константных генов и должны пониматься, как выражение тонкой биохимической перестройки хромосомы под влиянием физиологических и биохимических сдвигов в клетке. Поэтому эффект нового положения гена есть на самом деле эффект относительно измененного гена. Новые биохимические связи

между участками хромосомы означают и относительно новые биохимические качества. Хромосомные перестройки (независимо от их величины, вплоть до «точечных» изменений и изменений, лежащих за пределами микроскопической видимости) означают тонкие биохимические сдвиги — относительное обновление генной диференцировки хромосомы, а не перекомбинацию константных генов.

Возникает вопрос: какова частота этого процесса относительной генной передиференцировки хромосом? В суждении об этом вопросе правильнее всего исходить из частоты мутаций и их величины. У дрозофилы, как было выше указано, частота мутаций равна 40%. Число это значительно больше предполагавшегося раньше, и увеличилось оно преимущественно за счет мелких мутаций. Нет никаких оснований к тому, чтобы отказаться от предположения, что в дальнейшем выяснится значительно бо́льшая частота мутаций. Если принять, что в приближении частота мутаций определяется 50%, то это означает, что из каждых двух гамет одна мутирует. Уже эти отношения позволяют высказать предположение, что по крайней мере в 50% генная структура хромосом образуется относительно заново. С методологической точки зрения, перестройки хромосом становятся тогда выражением развития, а не перекомбинации константных генов. Однако, если учесть, что представления о частоте мутационного процесса изменялись за счет возрастающего обнаружения мелких мутаций, то не будет ошибкой принять, что фактически каждая гамета способна мутировать, хотя эти мутации и носят латентный характер, не выходя за пределы порогового значения прежней нормы реакции и не влияя, следовательно (эмпирически заметно), на формообразование организма. При такой постановке вопроса наследование становится формой развития, а изменяемость генов — необходимым теоретическим выводом. Поэтому правильнее говорить не о частоте мутаций, а об интенсивности их — от крупных до латентных.

Эти представления не противоречат понятию о наследственности, ее фактам и закономерностям. Они только подчеркивают, что наследственность, как стойкость структур, не есть абсолютный покой системы, ее «равновесие», что она всегда связана с изменчивостью, что, наконец, процесс наследования всегда включает наследственность (структурную стойкость наследственной материальной субстанции) и наследственную изменчивость, как две стороны одного и того же целостного процесса.

В перспективе мы можем допустить, что в каждом поколении генная структура диференцируется относительно заново. Этот взгляд допускается исследователями в области химии протоплазмы, и мы его примем. Разумеется, сказанное выше не означает, что всякий раз образуются совершенно новые гены. Новая генная диференцировка преемственно связана с родительской и идет по приближенно той же схеме, но всегда индивидуализированно. Повторение (рекапитуляция) генной структуры не есть абсолютное повторение, оно не есть механическая передача «готовых» генов, а форма развития генотипических структур.

Рассмотрев один источник наследственных изменений, перейдем к анализу другого источника их.

§ 9. Геномогенез. У форм, размножающихся партеногенетически, мутации в зреющем яйце являются основным ближайшим источником развития наследственного основания. У организмов, развивающихся в результате копуляции гамет, последние «суммируются» и возникает зигота с диплоидным набором хромосом. Процесс этот происходит во время оплодотворения яйца. Образование зиготы, как генетической целостности, протекает быстро, но сопровождается коренными, глубокими биохимическим и физиологическим сдвигами в системе оплодо-

ренного яйца. Под влиянием оплодотворения происходит так называемая активация яйца, конечным этапом которой является установление первой митотической фигуры и последующее дробление оплодотворенного яйца. Установление первой митотической фигуры означает, что «суммированные» геномы гамет приобрели качество организованного целостного генома новой зиготы. Однако, геном зиготы нельзя рассматривать, как простую сумму хромосомных наборов гамет. Геном потомка — не сумма, а новое качество, продукт развития нового наследственного основания. Справедливость этого взгляда вытекает, прежде всего, из того факта, что геном есть, как это уже отмечалось, — целостность и что гены связаны в систему соответственными геномными корреляциями. Совершенно подобно тому, как целостность организма не заранее дана, а становится в ходе онтогенеза, так и геном, как скорелированная целостность, с очевидностью не дан заранее, а становится и развивается. Следовательно, каждый новый геном есть продукт развития, возникший на почве комбинирования (а не простого «суммирования») геномов копулирующих гамет.

Процесс организации генома новой зиготы мы и будем называть геномогенезом. Образование нового генома происходит на почве биохимических и физиологических сдвигов в оплодотворенном яйце. Соединение мужской и женской гамет есть, следовательно, процесс, в ходе которого возникает новый, диплоидный геном. Замечательно, что отцовские и материнские хромосомы сохраняют при этом свою морфологическую индивидуальность и свои генетические качества. Тем не менее остается безусловно ошибочным представление, что их генетическая природа в новой зиготе абсолютно адекватна родительской. Среда яйцевой плазмы не может не оказать на хромосомы известного структурного воздействия, которое тем сильнее, чем более чужеродны этой среде погруженные в нее хромосомы. В условиях отдаленных скрещиваний известны случаи разрушения отцовских хромосом, их элиминация. Но ведь чужеродность имеет свои степени. Полной адекватности, биохимической равнозначности отцовской и материнской плазмы нет. В какой-то мере любые две гаметы биохимически различны, хотя бы и в малой степени.

Поэтому и при родственных скрещиваниях отцовские хромосомы, погруженные в плазму яйца, должны испытывать хотя бы и очень тонкую биохимическую перестройку, не нарушающую их основной генной структуры, но все же несколько изменяющую ее. Сказанное справедливо, вероятно, и для материнских хромосом, так как плазма активизированного оплодотворением яйца биохимически не абсолютно равнозначна плазме неоплодотворенного яйца. Таким образом, генный комплекс зиготы подвергается тонким перестройкам, приводящим к установлению новой скоррелированной генной системы — генома новой зиготы. Эти представления не противоречат факту расщепления потомства в последующих поколениях. Однако, было бы методологически правильнее принять, что на фоне расщепления происходят тонкие генотипические сдвиги. Поэтому, например, формулу расщепления $Aa \times Aa = AA + Aa + aA + aa$ было бы правильнее изображать так: $Aa \times aA = AA_n + Aa_n + aA_n + aa_n$, где n означает степень генотипического сдвига, т. е. степень геномогенеза.

Конечно, в случае близких (родственных) скрещиваний геномогенез отличается малой интенсивностью. Тем не менее, мы имеем право допустить его существование. Копуляция двух гамет приводит к возникновению комбинации, следствием которой будет комбинативная изменчивость, которую и можно трактовать как продукт геномогенеза, т. е. развития генома новой зиготы. Под комбинативной изменчивостью мы будем, следовательно, понимать не

суммарную комбинацию двух гаплоидных геномов соединившихся гамет, а результат этого суммирования — интеграцию качественно относительно новых геномов, продуктов геномогенеза.

Таким образом, излагаемое понимание комбинативной изменчивости существенно отличается от проводимого в курсах генетики, где под комбинативной изменчивостью понимается только или по преимуществу сама комбинация, обычно расщепляющаяся в F^2. В таком понимании самый термин «комбинативная изменчивость» (напомним, что изменчивость есть процесс изменений, а не измененные признаки) теряет свой истинный смысл, так как если последняя есть только расщепляющаяся комбинация, то о какой же подлинной изменчивости может идти речь?

Доказательством сказанного выше могут служить данные Сахарова и Магржиковской (1941, 1942), установивших, что при скрещивании дрозофил двух линий, но одного и того же вида (Drosophila melanogaster), частота мутаций в поколении, полученном от скрещивания, возрастает. Авторы указывают, что до их исследования было известно, что возрастание частоты мутаций наблюдается при гибридизации, т. е. скрещивании форм, относящихся к разным видам. Ими же установлен такой же факт в отношении скрещиваний в пределах одного вида. Усиление мутационного процесса есть прямое следствие скрещивания. Ясно, что последнее привело к известной дезинтеграции родительских геномов и к интеграции новых геномов, т. е. имело своим следствием геномогенез, который и выражен в усилении мутационного процесса в гаметах потомков. В главе XVIII мы увидим, что в практике сельского хозяйства пользуются подобными же скрещиваниями для разрушения («ломки») родительских геномов и создания новых, нерасщепляющихся геномов. Это создание новых геномов и есть геномогенез.

Наиболее явственно, однако, геномогенез наблюдается при отдаленных скрещиваниях, когда соединяются гаметы различных форм. Интенсивность геномогенеза в известных пределах прямо пропорциональна возрастанию различий между гаметами. Поэтому при отдаленных скрещиваниях геномы родителей подвергаются особенно интенсивной дезинтеграции, а гибридное потомство очень часто дает интенсификацию мутаций. Этот факт был доказан рядом авторов, скрещивавших разные виды, например — львиного зева (Баур, 1933), табака (Дончо Костов, 1935), хлопка (Харланд, 1937), дрозофилы (Бельговский, 1937). Мутации в гаметах гибридов являются здесь прямым следствием «ломки» родительских геномов и возникновения новых геномов.

В ряде случаев возникновение новых геномов (геномогенез) выражается в формировании новых нерасщепляющихся форм, полученных в результате гибридизации. Такие гибридогенные формы необычайно наглядно демонстрируют процесс геномогенеза. Таковы: гибридогенные нерасщепляющиеся формы, полученные через скрещивание двух видов пикульника, двух видов тимофеевки, малины и ежевики, тёрна и алычи, двух видов табака, пырея и пшеницы и т. д. (Дубинин, 1940). Во всех этих случаях совершенно ясно, что скрещивание привело к перестройке геномов и возникновению новых геномов, т. е. — процессам геномогенеза. Мы отмечаем здесь, что содержанием геномогенеза является развитие, возникшее на почве противоречий в комбинированном геноме, и притом — биохимического и физиологического порядка (разумеется, в связях соответственных генетических систем с факторами внешней среды). Всё сказанное выше позволяет считать, что геномогенез — реальное явление и что именно в нём содержание комбинативной изменчивости. Только в таком понимании последняя сохраняет свой истинный смысл — не простого суммирования хромосом, а процесса развития наследственного основания, т. е.

процесса качественных сдвигов в нем. Поэтому следует согласиться с Навашиным (1941), что геном гибридной зиготы есть не суммарная комбинация, а новое качество. Можно допустить следующие отношения между мутациями и геномогенезом. Генетические противоречия между копулирующими гаметами являются источником геномогенеза, а новый геном становится источником новых мутаций в гаметах потомка.

Изложенная здесь гипотеза геномогенеза подчеркивает, что наследственность и изменчивость суть две противоречивые стороны единого диалектического процесса наследования.

Таким образом, геномогенез мы здесь трактуем, как процесс наследования, который приводит к интеграции нового целостного генома. Мы рассматриваем процесс геномогенеза, как форму развития, в ходе которого возникает относительно новая генная дифференцировка зиготы. Так как зигота по своей биохимической и физиологической характеристике близка или даже приближенно идентична геномам родительской пары, то и генная дифференцировка зиготы потомка протекает гомологично генной дифференцировке исходных гамет, т. е. происходит рекапитуляция той же генной структуры, всегда, однако, относительно индивидуализированно. Разумеется, темпы этих процессов невелики. Геномогенез идет (как и мутирование) в форме мелких, скрытых незаметных изменений. Следовательно, как правило, наследственные изменения не влекут за собою резких генетических сдвигов. Если бы это было не так, мы имели бы дело с вечно изменяющимися рядами форм. Этого, однако, нет. Геномогенез приводит только к росту диалектических противоречий в целостном геноме. Геномы потомков в приближении такие же, как у родителей. Поэтому они сходны между собою. Однако, они не тождественны, так как их геномы индивидуализированны. Подобная трактовка процесса наследования (геномогенеза) необходимо вытекает из диалектико-материалистического понимания процессов. Целостность генома основана на диалектически связанных противоречиях, — источниках спонтанного развития. В системе генома этими противоречиями, в их связях с внешними факторами, являются стойкость (наследственность) и лабильность (изменчивость) белковых систем. Поэтому в системе генома стойкость и лабильность всегда сосуществуют, как стороны диалектического целого. Именно поэтому нет наследственности без изменчивости ни в одном последовательном поколении. Поэтому из поколения в поколение происходит не «передача» и не суммирование геномов гамет, а развитие генома или геномогенез.

К сказанному выше нужно прибавить, что сходство потомства с родителями покоится не только на сходстве геномов. Нужно четко различать преемственность генетического основания организмов (генетическая преемственность) и преемственность признаков (фенотипическая преемственность). Дальше мы увидим (глава X), что одни и те же признаки могут сохраняться на протяжении огромных промежутков времени и притом на различной генетической основе.

§ 10. Геномогенез и онтогенетическое формообразование. Обратимся теперь, в кратких чертах, к характеристике отношений между геномогенезом и морфогенезом. Развитие нового генома морфологически выражается в образовании диплоидного набора хромосом, — конкретного кариотипа и в установлении первой митотической фигуры. Вслед затем, при наличии определенных внешних условий, начинается дробление яйца, которое (опять-таки при наличии определенных условий) сохраняет всегда типичные для каждого биологического объекта формы. Можно считать, что геном действует на дробление яйца в момент своего образования, так сказать, in statu nascendi и что именно

под формативным воздействием генома, как целого, а следовательно и плазмы зиготы, и начинается типичный для данного биологического объекта процесс дробления. Именно в этом и выражается непосредственное действие генов, которые влияют, как первичный формативный фактор. Объясняется это тем, что гены продуцируют особые вещества — геногормоны. Однако, в дальнейшем процесс усложняется, так как, по мере дробления, клетки и ткани зародыша подвергаются все большей диференцировке. Возникает взаимно-воздействующая и взаимозависимая система, основанная на противоречивых связях между частями зародыша. При этом развивающиеся части тела оказывают взаимное формативное воздействие, обусловленное влиянием индуцирующих или формативных веществ, продуцируемых самими органами. Диференцировка частей зародыша приводит в этих связях к тому, что отношения между индуцирующим, формативным действием генов и развивающимися частями организма принимают иной характер. Непосредственным индуктором формообразования становятся продуцируемые тканями формативные вещества, которые и обусловливают возникновение сложных морфогенетических корреляций и зависимых перестроек. Например, мы уже знаем, что образование хрусталика зависит от формативного воздействия глазного бокала. Это, конечно, не означает, что действие генов прекратилось. Напротив, оно в сущности никогда не прекращается, но состоит в том, что гены определяют норму реакции клеточного материала, за счет которого образуется хрусталик под влиянием формативных веществ бокала. Другими словами, образование за счет клеток эктодермы именно хрусталика определяется не самим индуцирующим фактором (продуцированным бокалом), а реагирующим клеточным материалом. Такая постановка вопроса оказалась приложимой ко всем формообразовательным процессам, в частности и к процессу образования осевых органов (нервная трубка и хорда). Следовательно, именно внутренние свойства реагирующего клеточного материала определяют специфику его реакции. Однако, можно думать, что вопрос не сводим только к клеточному геному, т. е. к норме реакции клеток. Реакции клеток, конечно, имеются, однако, реакции тканей и частей организма, как целого, едва ли сводимы к реакциям клеточного генома. Это видно из того, что реакции одной и той же ткани на формативные вещества не остаются идентичными на все время онтогенеза. Включение в ход развития сложнейших морфогенетических и эргонтических корреляций делает взаимоотношения между геномом и морфогенезом в целом весьма сложными. Однако все же геном остается той общей организационной основой, вокруг которой возникают сложнейшие и далеко еще не выясненные процессы формообразования. В курсе дарвинизма для нас важно, однако, не обсуждение этих процессов (см. курсы генетики и механики развития), а понимание того факта, что процесс геномогенеза, как особая форма биологического развития (движения), является начальной фазой онтогенеза, которая переходит в другую его фазу и в другую форму развития — морфогенез. На протяжении преемственных рядов поколений (онтогенезов), под творческим влиянием отбора, происходит историческая трансформация органических форм — их филогенез. Таким образом, все три, переходящие друг в друга, формы движения составляют взаимно-связанные звенья одной общей цепи развития. Из сказанного выше видно, что процессы наследственной изменчивости имеют большое эволюционное значение, почему мы и должны обратиться к рассмотрению этого вопроса.

§ 11. Общие данные о значении наследственности и изменчивости в эволюционном процессе. Общее значение наследственности в эволюционном процессе. Наследственность имеет

большое значение, как фактор, обеспечивающий преемственность последовательных поколений. Наследственные изменения закрепляются и комбинируются в потомстве. Без этой функции наследственности накопляющее действие отбора, а следовательно, и возникновение материала для развития исторически целостных структур, было бы невозможно.

Однако, эволюционное значение наследственности не должно быть ложно понято и преувеличено. Выше было указано, что нужно различать генотипическую и фенотипическую преемственность. Тем более нужно различать филогенетическую преемственность. В последнее время необходимость различать различные формы преемственности удачно была подчеркнута Кремянским (1941). Генотипическая преемственность, или наследственность в тесном смысле слова, обеспечивает, конечно, ход развития каждой отдельной особи; она обеспечивает индивидуализированное (вспомним, что наследственность и изменчивость суть равно необходимые стороны процесса наследования) воспроизведение генетических качеств в конкретных последовательных поколениях, а также — их комбинирование, т. е. возникновение комбинативных форм — результатов геномогенеза. Однако, преемственность фенотипов на протяжении филогенетического существования вида и его истории покоится не на неизменной наследственной основе, а на действии естественного отбора, в процессе которого выживают носители всех тех геномов, которые осуществляются в конкретных, так сказать, «оправдавших» себя адаптивных морфо-физиологических признаках. Таким образом, одни и те же признаки, и — подчеркнем здесь — одни и те же корреляции, ведущие к этим признакам, могут стойко сохраняться на измененной наследственной основе на протяжении очень больших промежутков времени. Следовательно, генотипическая преемственность имеет значение в известной константности свойств ближайших поколений, но вовсе не составляет причины их преемственности на протяжении длительной истории вида. Мы, например, не имеем никакого права утверждать, что генотип лингулы (Lingula), известной с силура и существующей поныне, идентичен ее силурийским генотипам, хотя морфологически современные формы сохранили силурийские черты организации. Последние обеспечены филогенетической преемственностью, а не генетической. Таким образом, вне теории отбора совершенно невозможно объяснить эволюционный процесс и широко распространенный факт константности определенных признаков.

В заключение отметим, что наследственность, как известно, закрепляет достигнутое многообразие потомства. Она обеспечивает, в частности, явление расщепления в потомстве. Если один из родителей был мутантом, обладающим новыми полезными признаками, то эти последние, как правило, не нивеллируются при скрещиваниях. Правда, рецессивные признаки не развиваются. Однако, они проявляются в F^2 при расщеплении потомства.

Этот факт имеет огромное значение, впервые подчеркнутое К. А. Тимирязевым (1888). Он указал, что закон расщепления «имеет, очевидно, громадное значение для эволюции организмов, так как показывает, что скрещивание вновь появившихся форм не грозит им уничтожением, а представляет для естественного отбора широкий выбор между чистыми и смешанными формами». Это значение расщепления, как мы видели, предвидел и подчеркивал Дарвин, а Мендель подтвердил его своими точными опытами, в чем и состоит его основная заслуга.

Стало быть, мутант, обладающий полезными признаками и влившийся в популяцию через скрещивание с другими формами данного

вида, не может быть поглощён самим процессом скрещивания. Его рецессивность (как правило, новые мутации рецессивны) не является угрозой его будущему. Законы наследственности, сами по себе, не препятствуют, а напротив, способствуют его проявлению в последующих поколениях.

б. Эволюционное значение различных форм изменчивости. Вообще говоря, изменчивость приводит к возникновению новых особенностей, к увеличению разнородности популяции вида. Однако, конечные результаты изменчивости определяются характером ее.

Результаты мутаций и геномогенеза наследственно закрепляются, т. е. воспроизводятся в последующих поколениях. Морфологическое и физиологическое выражение наследственных изменений далеко неодинаково. Интенсивный геномогенез и крупные мутации, как правило, вредны. Они нарушают установившиеся корреляции, всю систему организма и в конкретных условиях среды могут обусловить летальный исход. Ряд летальных мутаций был описан для дрозофилы. Ввиду этого сложился взгляд, что крупные наследственные изменения, в частности крупные мутации, не имеют большого эволюционного значения.

Основное значение в эволюции, как это и отмечал Дарвин, имеют мелкие индивидуальные изменения, в том числе и ускользающие от нашего наблюдения. Эти слабо выраженные результаты идущих из поколения в поколения мутаций и геномогенеза не вызывают коренных изменений в геноме и не имеют выраженного вредного значения. Именно этот факт и играет большую роль в эволюции. В свое время Тимирязевым, а затем Шмальгаузеном (1940) было подчеркнуто, что естественный отбор происходит не через выбор особей (как при искусственном отборе), а через истребление менее соответствующих условиям среды. Носители крупных мутаций, по указанным выше причинам, как правило, уничтожаются. Напротив, носители мелких наследственных изменений, не очень вредных (полезных, индиферентных), механически сохраняются. Следовательно, мелкие мутации могут свободно накапливаться в популяции вида. Однако, и мелкие наследственные изменения не означают эволюции. Они только повышают разнородность населения вида и не имеют, сами по себе, эволюционного значения. Напротив, было указано, что всякое бесконтрольное суммирование мутаций приводит, в конечном счете, к распаду механизма индивидуального развития и дезорганизации (Шмальгаузен, 1940). Подобные явления мы наблюдаем, однако, преимущественно у культурных форм (гл. VI), т. е. у форм, которые, в той или иной степени, свободны от действия естественного отбора. Напротив, в естественных условиях такая дезорганизация, как правило, не наблюдается. Эти факты показывают, что и накопление мелких наследственных изменений, само по себе, не означает эволюции. Они с очевидностью приобретают эволюционное значение только под контролем отбора, и сами по себе должны рассматриваться лишь как основной материал для него.

Вопрос осложняется, далее, тем, что мутация только тогда может фактически влиться в популяцию вида, если ее носитель (мутант) скрестится с другими особями, или если мутанты размножаются. В результате скрещивания открывается путь к возникновению комбинативной изменчивости.

Эволюционное значение комбинативной изменчивости (геномогенеза) очень велико и, в известном смысле, последняя играет более значительную роль, чем мутации. Последние являются первичными наследственными изменениями. Так как мутанты (по крайней мере у форм, размножающихся путем копуляции разноименных гамет)

вливаются в популяцию через скрещивание, то в результате последнего возникают комбинативные формы — продукт геномогенеза. Естественный отбор и имеет дело фактически не с мутантами, а с комбинативными формами, обладающими комбинированными признаками. Легко понять, что комбинации оказываются в различной степени удачными, жизнеспособными. Именно в их среде и происходит естественный отбор, который оказывается, таким образом, фактором, уничтожающим менее приспособленные комбинативные формы и в конечном счете строющим и создающим наиболее приспособленные комбинативные формы. Этот вопрос рассматривается в главе X. Из сказанного видно, что ни мутанты, ни комбинативные формы еще не означают эволюции, оставаясь лишь материалом для нее.

Обратимся теперь к эволюционному значению модификаций. Модификации являются формой проявления конкретных ненаследственных изменений в различных условиях среды.

Естественно ожидать, что если, например, новая мутация (в тех же условиях среды) выразится в новой модификации, то последняя не будет обязательно полезной. Она может быть и вредной. В процессе отбора сохраняются, однако, формы, модификационные изменения которых либо индиферентны, либо полезны. При этом модификации выражаются в развитии определенных признаков, или морфозов. Полезные модификации (и морфозы) должны быть названы адаптивными, так как через конкретные адаптивные модификации должен происходить отбор конкретных геномов. Отбор, прежде всего, имеет дело с конкретными признаками. Отсюда ясно, что адаптивные модификации, выраженные в адаптивных морфозах, должны иметь очень большое эволюционное значение. В самом деле, всякая модификация есть реакция конкретного генома на определенные изменения условий среды. Следовательно, если данная модификация полезна, то через выживание ее носителей должно быть достигнуто выживание носителей соответственных геномов.

Таково общее эволюционное значение модификаций. Однако, в последнее время были выяснены факты, которые значительно углубили проблему эволюционного значения модификаций.

Было выяснено, прежде всего, что те модификации, которые мы обычно наблюдаем у организмов, не исчерпывают их модификационных возможностей. При воздействии на организм какими-либо новыми факторами, у организмов проявляются новые, ранее не наблюдавшиеся модификационные изменения. Следовательно, модификационная изменчивость организмов, по своим возможностям, оказывается шире, чем это требуется данными условиями среды. Мы, например, видели, что африканская антилопа — гну, перевезенная в суровые условия зимы северного полушария, развивает густой зимний волосяной покров, хотя в условиях ее родины предпосылок к этому нет. С другой стороны, оленебык не обладает способностью к такой модификации. Легко понять, что в суровых условиях зимы данная модификация адаптивна. Наличие таких модификаций полезного значения составляет как бы «адаптивный фонд» (Поляков, 1936) организмов.

Понятно, что наличие такого «адаптивного фонда» имеет огромное эволюционное значение, так как создает большое количество шансов на выживание при изменениях среды и, следовательно, может удлинить геологическое существование вида, или будет способствовать расширению его ареала как в горизонтальном, так и вертикальном направлениях.

Например, тигр (Tigris tigris), обладая модификационной способностью приобретать на холоду зимний волосяной покров, занял широкий ареал от Суматры, Явы и Индии до сурового Амурского края. Последствием такого расширения ареала была энергичная внутривидовая диференцировка на местные географические расы,

а мы уже знаем, что этот процесс ведет к обособлению новых видов и, следовательно, к усилению темпов эволюции. Например, в Амурском крае образовался особый подвид тигра Tigris tigris longipilis — длинноволосый амурский тигр.

Такова одна сторона эволюционного значения модификаций. Другая сторона вопроса связана с тем, что под покровом адаптивных модификаций вырабатываются однозначные с ними, т. е. фенотипически сходно проявляющиеся генотипические изменения. Нужно, прежде всего, уточнить различия между теми и другими. Например, зимний волосяной покров в одних случаях проявляется только тогда, когда животное подвергается воздействию холода. Если его нет, то зимний волосяной покров не развивается. В этих случаях развитие зимнего волосяного покрова будет следствием и выражением модификации, так как он оказался прямым результатом, или прямой реакцией на холод (пример — антилопа-гну). Однако, известно много случаев, когда зимний волосяной покров развивается и без наступления холода, но примерно к тому времени, когда в данной области, как правило, наступают холода. Если, например, содержать обыкновенную европейскую белку в условиях постоянной комнатной температуры, то с наступлением зимы у нее и в комнатных условиях развивается светлый и густой зимний мех. Это наблюдается вообще у всех пушных зверей северного полушария. Совершенно ясно, что такое утепление меха непосредственно не связано с воздействием холода и не является модификацией. Мы имеем здесь дело с наследственным ритмом сезонной изменчивости (Ильин, 1926). Появление зимнего волосяного покрова и способность к сезонному ритму имеет здесь мутационное происхождение.

Таким образом, зимний волосяной покров может быть результатом модификаций и результатом мутаций. В этом смысле выше и говорилось об однозначных, параллельных модификациях и мутациях. Мы знаем в настоящее время много примеров такой однозначности или параллелизма тех и других. Таковы: модификационный и генотипический меланизм у бабочек; модификационное укорочение ушей и хвоста у мышей и крыс под влиянием пониженной температуры и наследственно обусловленная укороченность тех же придатков у северных форм (песец, тобольская лисица); развитие мозолей под влиянием трения (модификация) и наследственно обусловленное появление их уже у зародышей, на тех местах, где трение еще только будет иметь место по достижении известного возраста (например, на коленных суставах бородавочника); сильная мускулатура, явившаяся результатом упражнения (модификационные изменения) и прирожденная; удлинение задних конечностей у животных с ампутированными передними ногами (модификационное изменение) и прирожденные длинные задние ноги при коротких передних (кенгуру, тушканчик) и т. д.

Чем объясняется этот параллелизм модификаций и мутаций? Можно было бы думать, что изложенные факты объясняются следующим образом. Модификационные признаки закрепляются во времени и становятся наследственными. Например, мозоли возникли, как реакция на рабочее трение, а затем стали наследственными.

Напомним, однако, что наследственны не признаки сами по себе. Поэтому самая постановка проблемы наследственного закрепления признаков неверна. Такой проблемы, строго говоря, не существует. Мало того, принимая идею наследственного закрепления признаков, мы становимся на почву метафизики. Например, хорда, если ее рассматривать, как наследственный признак, существует, как таковая, с кембрия, и следовательно, надо допустить, что с кембрия существует неизмененное наследственное основание. В действительности, как это дальше разъясняется, хорда существует с кембрия по другим причинам, так как от кембрийских геномов не осталось, конечно, и следа.

Было предложено другое объяснение параллелизма мутаций и модификаций, заключающееся в том, что определенные адаптивные модификации исторически заменяются им однозначными мутациями.

Рассмотрим соответствующий пример.

Гаузе (1940) было показано, что если содержать отдельную линию инфузории Euplotes в среде с повышенной соленостью (от 2,5 до 5%), то размеры инфузорий уменьшаются. Это уменьшение размеров является следствием модификации, имеющей физиологическое приспособительное значение. Далее, Гаузе показал, что в смешанной популяции той же инфузории наблюдаются формы, наследственно маленькие. Если такую смешанную популяцию, содержащую «модификационно маленьких» и «наследственно маленьких» инфузорий воспитывать в водной среде с повышенной соленостью, то выживают «наследственно маленькие» формы, а не «модификационно маленькие». Таким образом, мутант оказался жизнеспособнее, чем параллельный модификант, следовательно, произошла замена модификации мутацией.

Возникает вопрос, почему именно мутационное возникновение определенных полезных признаков оказывается выгоднее, чем модификационное?

Ответ на этот вопрос может быть различным. Например, Лукин (1942) полагает, что причина сказанного заключается в относительной независимости мутационно возникшего признака от колебаний факторов внешней среды. Далее было предположено, что при относительно устойчивых условиях среды мутационно возникшие изменения отличаются большей специализацией по сравнению с ненаследственной изменчивостью, т. е. ближе соответствуют условиям среды.

Нужно думать, что рассматриваемая проблема может быть поставлена следующим образом. Строго говоря, если возникла мутация, параллельная адаптивной модификации, то это еще не означает преимущества мутанта перед модификантом. Мы видели, что мутации, сами по себе, едва ли полезны, или даже вредны. Следовательно, преимущества мутанта перед ему параллельным модификантом теоретически более чем сомнительно. Простое появление параллельной мутации вовсе не предрешает процесса, и, следовательно, нельзя говорить о простой «замене» модификации параллельной мутацией. Но дело в том, что если появилась мутация, параллельная адаптивной модификации, то соответственный мутант, через скрещивание, включается в популяцию вида. В конечном счете образуется новая — назовем ее пока так — комбинативная разновидность, в наследственное основание которой включена новая мутация. Если эта разновидность выжила, т. е. прошла контроль отбора, то это случилось не только потому, что она обладает новой мутацией, но и потому, что она обладает и другими преимуществами, в комбинации с которым новая мутация и приобрела адаптивное значение. Таким образом происходит не простая «замена» модификации ей параллельной мутацией, а замена одной разновидности другой, носителем новой мутации. Новая разновидность вытесняет прежние формы (у которых то же свойство было только модификационным) не потому, что мутация «лучше» параллельной ей модификации, а потому, что новая разновидность всестороннее приспособлена к условиям среды, чем прежняя разновидность, у которой данное свойство было только модификационным.

Для пояснения рассмотрим следующий пример. Положим, что в условиях леса у данного вида имелась модификационная способность приобретать при высокой влажности темную окраску, соответствующую окраске лесной подстилки. Данная модификация полезна, так как она имеет значение покровительственной окраски. Положим далее, что появился мутант, у которого темная окраска наследственно обусловлена. Такой мутант не будет зависеть в развитии своей темной окраски от колебаний влажности, и следовательно при любом значении ее будет иметь покровительственную окраску. Однако, в других отношениях, как это и наблюдается, данная мутация может быть вредной. Например, она может быть связана с пониженной жизнеспособностью. Таким образом, сама мутация еще не дает преимущественности. Однако мутант включается через скрещивание в популяцию. Положим,

далее, что появились новые мутанты, которые характеризуются, например, новым поведением: при опасности они вжимаются в грунт и принимают неподвижную «позу покоя», вследствие чего становятся менее заметными. Такие мутанты также влились в популяцию. В конечном счете возникают новые формы в различных комбинациях. Преимущество получит та из них, которая обладает: 1) высокой жизнеспособностью, 2) наследственно обусловленной покровительственной окраской и 3) наследственно обусловленным поведением, выраженным в позе покоя во время опасности.

Сформировалась, следовательно, разновидность, явно преимущественная по сравнению с той, у которой способность темнеть была только модификацией. Произошла «замена» модификации ей параллельной мутацией, а по существу — замена одной (старой) разновидности новой, у которой наследственно темный цвет скомбинирован с рядом других полезных свойств. Именно эта разносторонняя приспособленность новой разновидности, как целостного организма, и является причиной исторической «замены» модификации мутацией.

Таково объяснение явлений параллелизма модификаций и мутаций. Оно удовлетворительно освещает это явление и показывает большое эволюционное значение модификаций, состоящее в том, что под «покровом» адаптивных модификаций вырабатываются параллельные им приспособительные мутации, связанные, через скрещивание, с более всесторонней приспособленностью к среде и повышенной выживаемостью. Итак, процесс замены модификации ей параллельной мутацией протекает, как процесс смены одних разновидностей другими, где преимущество новых разновидностей выражается, как правило, в часто неуловимых, тонких, генетико-физиологических изменениях.

Из изложенного материала видно, что эволюционное значение различных форм изменчивости и процесса наследования выясняется только в связях этих процессов с естественным отбором. Процесс наследственных изменений и процесс наследования в целом протекают относительно быстро, и во всяком случае быстрее эволюции самого вида. Таким образом, при сведении эволюции к изменчивости, а константности видовых признаков — к наследственности, нельзя объяснить ни эволюции вида, ни относительной константности видовой формы. Наследственность, как генетическая преемственность, не объясняет известного постоянства видовых признаков. Геномы изменяются в рядах последовательных поколений, а видовые признаки сохраняются на протяжении геологического времени. Совершенно очевидно, что и изменения видовой формы и явления ее константности могут быть объяснены, если мы учтем еще один фактор, имеющий решающее значение. Этим фактором и является естественный отбор.

ГЛАВА X

ФАКТОРЫ ЭВОЛЮЦИИ

3. Естественный отбор

§ 1. Введение. Обсуждение явлений и процессов изменчивости и наследственности показывает, что эти факторы имеют большое эволюционное значение. Тем не менее они не являются ведущими. Основное значение в эволюции имеет естественный отбор и нам уже приходилось ссылаться на него в предшествующей главе.

Наследственная изменчивость, сама по себе, не определяет «судьбу» ее носителей. В качестве примера сошлемся на следующие факты. Песец (Alopex) встречается в двух наследственно обусловленных формах. Одни особи обладают наследственно обусловленной способностью приобретать к зиме белую шерсть. Такие песцы называются белыми. У других песцов этой способности нет. Это так называемые голубые песцы.

Было показано, что вторая форма по данному качеству доминирует над первой, т. е. что способность белеть на зиму оказывается рецессивным свойством, а сохранение темного цвета зимой — доминантным. Эти факты не определяют собою эволюции песца.

В условиях материковой тундры и на островах, связываемых льдами с материком, господствует белый песец, составляющий 96—97% общей численности. Голубые песцы встречаются здесь относительно редко. Напротив, на Командорских островах господствует голубой песец. Было предложено следующее объяснение этих отношений (Парамонов, 1929). В пределах материковой тундры господствует сплошной снежный покров и источники питания весьма ограничены. Поэтому наблюдается сильная конкуренция из-за пищи как между песцами, так и между последними и другими хищниками, проникающими в тундру (лисица, волк, на границе с криволесьем — россомаха). В этих условиях белая покровительственная окраска дает явные преимущества, чем и обусловлено господство белого песца в пределах материковой тундры. Иные отношения имеются на Командорских островах (Берингово море), где господствует голубой песец. Здесь нет сплошного и столь длительного снегового покрова, пища изобильная, межвидовая конкуренция слабее. Очевидно, что эти различия в условиях среды обитания определяют и численные соотношения между обеими формами песца, независимо от доминантности или рецессивности их окраски. Эволюция песца определяется, следовательно, не только наследственными факторами, но в значительно большей мере отношениями его к окружающей среде, т. е. борьбой за существование и, следовательно, — естественным отбором. Этот фактор, имеющий решающее эволюционное значение, необходимо рассмотреть более подробно.

§ 2. Борьба за существование. Естественный отбор — сложный фактор, непосредственно возникающий из взаимоотношений между организмом и окружающей его биотической и абиотической средой. Форма этих отношений основана на том, что организм составляет самостоятельную систему, а окружающая среда — другую систему. Обе эти системы развиваются на основе совершенно различных закономерностей, и каждому организму приходится сталкиваться со всегда колеблющимися и изменяющимися условиями среды. Темпы этих колебаний и изменений всегда значительно выше, чем темпы изменений организма,

а направления изменения среды и изменчивости организмов независимы друг от друга.

Поэтому любой организм всегда лишь относительно соответствует условиям среды, компонентом которой он сам является. Отсюда и возникает та форма отношений организмов к среде, которую Дарвин назвал борьбой за существование. Организму действительно приходится бороться с физико-химическими факторами среды. Таким образом, борьба за существование является, как указывал Энгельс, нормальным состоянием и неизбежным признаком бытия любой живой формы.

Однако, сказанным выше ни в какой мере не определяется еще эволюционное значение борьбы за существование и из описанных отношений не вытекает то следствие ее, которым интересовался Дарвин, а именно — естественный отбор. Если мы представим себе какую-либо одну живую форму, существующую в данных условиях и ведущую борьбу за существование с физико-химическими факторами среды, то из таких отношений еще не последует каких-либо эволюционных следствий. Они возникают лишь потому, что в действительности в данной среде всегда существует некоторое количество биологически неравных живых форм.

Биологическое неравенство, как это уже выяснялось, проистекает из изменчивости и ее следствия — генотипической неоднородности, почему различные особи в различной степени соответствуют окружающей среде. Поэтому успех каждой из них в жизненной борьбе различен. Отсюда и возникает неизбежная гибель «менее приспособленных» и выживание «более приспособленных», а следовательно, — эволюционное совершенствование живых форм.

Таким образом, основное значение имеют не взаимоотношения каждой отдельно взятой живой формы со средой, а успех или неуспех в жизненной борьбе в сравнении с успехом или неуспехом в ней других особей, всегда биологически неравных, т. е. имеющих разные шансы на выживаемость. Естественно, что между особями возникает конкуренция, как бы «соревнование» в борьбе за жизнь.

§ 3. Основные формы борьбы за существование. Соревнование проявляется в двух основных формах.

Приходится различать косвенную конкуренцию, когда особи непосредственно не борются между собою, но с разным успехом используют одни и те же средства к существованию или противодействуют неблагоприятным условиям, и прямую конкуренцию, когда две формы активно сталкиваются между собою.

Для пояснения косвенной борьбы воспользуемся следующим примером Бекетова (1896). Из двух зайцев, пишет Бекетов, преследуемых борзой собакой, победит тот, который резвее и уйдет от борзой, но с точки зрения дарвинистов, зайцы, убегая от преследования, боролись между собой в том смысле, что оказались биологически неравными по отношению к другому фактору среды — преследующему хищнику. Между ними имела место, следовательно, косвенная конкуренция. Последняя представляет собою весьма распространенную форму борьбы за существование.

Приведем еще один пример. В Беловежской Пуще издавна жили зубры. Впоследствии в леса Пущи были завезены благородные олени, которые размножились здесь в большом количестве. Олени охотно едят листья и кору молодых деревьев. В результате они в значительной степени уничтожили лиственный молодой подрост, и на тех же местах, где раньше был этот последний, появился хвойный молодняк. Общий ландшафт Пущи, таким образом, изменился. В местах, где раньше рос лиственный лес, было много влаги, ручьев и ключей; с уничтожением густых лиственных зарослей, количество влаги, ручьев и ключей уменьшилось. Изменение ландшафта повлияло на общее состояние зубрового стада. Зубры, во-первых, лишились древесного корма, который они охотно едят. Во-вторых, уничтожение лиственных зарослей лишило зубров удобных убежищ во время отёла и в жаркое время дня. В-третьих, высыхание водоемов уменьшило количество водопоев. Поэтому концентрация зубров во время водопоя у немногих водоемов привела к большому распространению заболеваний фасциолезом (Fasciola hepatica — печеночный двурот) и к более частой гибели животных, в особенности молодняка. В результате описанных отношений поголовье зубрового стада стало уменьшаться (Кулагин, 1919). Зубры

лались «побежденными в борьбе за существование». Совершенно очевидно, что форма конкуренции между оленями и зубрами носит косвенный характер.

Несколько иные отношения наблюдаются в случаях прямой конкуренции, когда, например, один вид активно вытесняет другой. Например, по данным Формозова (Парамонов, 1929), на Кольском полуострове лисица всюду вытесняет песца. В Австралии дикая собака динго вытесняет местных хищных сумчатых. В Канаде, проникшие сюда койоты, вытесняют лисиц. Дергунов (1928) наблюдал ожесточенную конкуренцию во время гнездования из-за дупел между пустельгами, огарями и галками, причем пустельга вытеснила и тех и других. В степной полосе Европы и Азии сокол балóбан заменяет сокола сапсана, хотя для последнего имеются подходящие гнездовые угодья. Подобные же отношения наблюдаются и между растениями. Автором этих строк, совместно с С. Н. Ягужинским, был проделан (на Болшевской Биостанции, под Москвой) следующий опыт. Площадка, заросшая дикими злаками, была очищена и засеяна семенами культурных растений. Примерно на расстоянии 30 метров от этой площади был расположен участок, засеянный клевером. На следующий год на пробной площадке не осталось ни одного культурного растения. Однако не возобновился и злаковый покров, несмотря на то, что сама площадка была вырезана в нем. Вся она оказалась покрытой клевером, хотя клевер рос на расстоянии 30 метров от нее. На площадку, разумеется, падали семена и клевера и злаков, но клевер вытеснил злаки. На зеленом злаковом фоне выделился резкий клеверный квадрат.

Если мы можем, таким образом, различать две указанные формы конкуренции, то следует иметь ввиду, что в естественной обстановке прямая и косвенная конкуренция переплетаются между собою и разделение их условно.

Даже в классических примерах прямой жизненной конкуренции в нее всегда вплетаются элементы косвенной конкуренции, выражающейся в различной степени приспособленности конкурирующих форм к данным условиям среды. В качестве примера, подтверждающего сказанное, рассмотрим отношения между двумя видами крыс — пасюком (Rattus norvegicus) и черной крысой (Rattus rattus). В начале XVIII столетия в Европе господствовала черная крыса. Однако, повидимому, около 1827 года пасюк проник в Европу и быстро распространился в пределах европейской России. Около 1730 года пасюк на кораблях был завезен из Ост-Индии в Англию, а отсюда проник на континент Западной Европы. Отношения между этими видами, как правило, определяются прямой конкуренцией. Пасюк активно вытесняет черную крысу, нападая на нее. Его превосходство по данным Браунера (1906), определяется следующими причинами.

1. Пасюк больше и сильнее. Он немного выше и длиннее черной крысы. Ноги у него толще, спина — шире. Кости пасюка крепче, места прикрепления мышц выражены резче, что указывает на бóльшее развитие мышц.

2. Пасюк хорошо плавает и держится на воде в 3—4 раза дольше черной крысы.

3. Пасюки всегда являются нападающей стороной и отличаются большой агрессивностью, тогда как черная крыса только защищается. Известны случаи нападения пасюков даже на человека.

4. У пасюков сильно развит инстинкт стадности, и в схватках с черной крысой они помогают друг другу, тогда как черные крысы часто борются в одиночку.

Таким образом, ряд преимуществ определяет исход борьбы, имеющей, как видно из изложенного, характер прямой конкуренции между этими видами. В результате ареал распространения черной крысы сильно сократился и распался в пределах Европейской части СССР на четыре изолированных участка (Кузнецов). Это сокращение и раздробление ареала — свидетельство депрессивного состояния вида.

Однако, эти отношения не могут быть обобщены. Так, по данным Браунера (1906) и Гамалеи (1903), в одесском порту были найдены такие отношения: на 24116 сожженных крыс пасюков приходилось 93,3%, индийской (подвид черной) — всего 3 экземпляра. Однако, на пароходах заграничного плавания и кавказских, прибывших в одесский порт, отношения были иными: из 735 штук египетских (черная) — 76%, типичных черных — 15,5%, рыжих (подвид черной) — 55 штук, пасюков — только два экземпляра. Пасюки, указывает Гамалея, находились только в одесском порту. Браунер указывает, что, повидимому, в Египте пасюк не вытесняет черной крысы (ее разновидность, т. е. египетскую крысу) так легко, как в Европе. Действительно, например, на северо-африканском побережьи имеются оба вида, а данные по по-

воду крыс на пароходах (см. выше) положительно указывают на то, что конкуренция между обоими видами в условиях африканских побережий имеет иной исход. Еще Труссар (1905) сообщал, что на африканском побережьи черная крыса проникает на юг, в зону пустыни, где пасюков нет. Таким образом, если в Европе пасюки господствуют, то в Африке отношения иные.

Эти факты показывают, что исход конкуренции не определяется только физическими преимуществами одного вида над другим и что он зависит также и от других факторов — приспособленности к среде в широком смысле слова. Таким образом, косвенная и прямая конкуренция, как правило, переплетаются в одно целое и могут различаться совершенно условно.

Здесь нужно подчеркнуть, что в борьбе за существование, несомненно, имеет совершенно определенное значение и «мальтузианский» фактор, т. е. перенаселение. Не являясь основным фактором, все же перенаселение делает борьбу за существование более напряженной. Интенсивность ее резко возрастает. Это положение легко доказать следующими фактами. Если, например, какой-либо вид попадает в новые местообитания, или завозится сюда человеком, то в ряде случаев наблюдается, что он начинает энергично размножаться и быстро возрастать в численности. Наблюдения показывают, что эти явления связаны с отсутствием в новых местообитаниях конкурентов и врагов, которые снижали численность данного вида в прежнем его местообитании.

Как видим, косвенная и прямая борьба за существование переплетаются между собою в сложное целое. Поэтому вульгарное понимание ее, как прямой борьбы в форме непосредственных физических схваток между организмами — наиболее далеко от истинного значения этого термина. Напротив, борьбу за существование нужно понимать в самом широком смысле, т. е. как форму прямых и косвенных отношений каждого конкретного организма к биотическим и абиотическим факторам среды, возникающую вследствие относительности приспособленности любой живой формы к любым условиям и компонентам среды, а также вследствие перенаселения и конкуренции, обусловливающей истребление неприспособленных и выживание приспособленных.

§ 4. Сложные отношения в борьбе за существование. В приведенных выше примерах рассматривались непосредственные отношения между двумя видами. В действительности, отношения эти значительно сложнее. Любой вид обитает в определенной местности, обладающей, прежде всего, определенной физико-химической, климатической и ландшафтной характеристикой. Господствующие в данной местности средние температуры, количество осадков, число ясных дней в году, характер и степень инсоляции, господствующие ветры, химический состав почвы, ее физическая структура, цвет и форма земной поверхности, ее рельеф, отсутствие или богатство водных бассейнов — все эти и другие факторы, вместе взятые, входят в состав характеристики определенного типа местообитания, или стации.

Стациями являются, например, солончаковая степь, ковыльная степь, каменистая пустыня, песчаная пустыня, лесостепь, лиственный лес, смешанный (таёжный) лес, хвойный лес, тундра. Для мелких водных или даже микроскопических организмов стациями будут, например: ракушечный песок, заросли элодеи, заросли зостеры, донный детрит, илистое дно, открытые водные пространства, поверхность подводных скал и т. п.

Уже на этих примерах видно, что стации слагаются под влиянием не только физико-химических факторов, но что в их образовании участвуют и организмы (например, стация лиственного леса). Но и жи-

ьотные организмы налагают свою печать на стации, и их деятельность также определяет характер ее. Все организмы, населяющие данную стацию, находятся в сложных взаимоотношениях и приспособлены к условиям ее.

Совокупность жизненных форм данной стации, находящихся во взаимозависимых и взаимообусловленных отношениях, составляет исторически сложившуюся экологическую систему жизненных форм (видов) или биоценоз.

Борьба за существование каждой жизненной формы (вида в его отношениях к среде) определяется ее связями с физико-химическими факторами данной стации и компонентами (живыми организмами) системы биоценоза, как целого. Ведущими особенностями этих связей

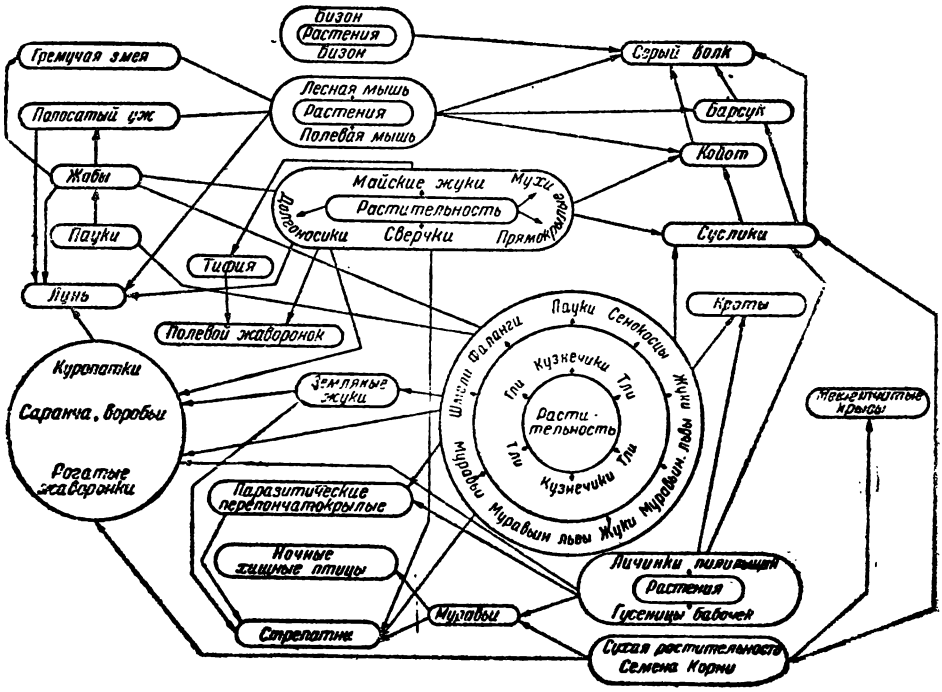


Рис. 104. Цепи питания в прерии (Из Кашкарова)

являются главным образом отношения между хозяином и паразитом, хищником и его жертвой, конкуренция из-за питания, за пространство. Однако, эта конкуренция происходит на фоне борьбы каждой жизненной формы с абиотическими факторами. Создаются сложнейшие отношения, определяющие исход борьбы за существование каждого члена биоценоза. Наиболее элементарной формой этих связей являются отношения между хищником и поедаемыми им формами.

Рис. 104 показывает сложные «цепи питания», связывающие жизненные формы биоценоза прерий. Стрелки идут от жертвы к хищнику. Изменение численности одной из жизненных форм влечет за собою ряд изменений в биоценозе. Если волки, например, истребили бизонов, то они начинают поедать мышей, становясь конкурентами койота, который переключается на преимущественное питание сусликами. Снижение численности сусликов приводит к повышению численности насекомых — фактор, влияющий на растительность, и вместе с тем благоприятный для насекомоядных форм и т. п.

Из сказанного видно, что жизненные формы, прямо или косвенно, затрагиваются изменениями в биоценозе. Легко понять, что выпадение одного из членов биоценоза может повлечь за собою радикальные из-

менения в нём. Фактически так оно и происходит. Биоценоз во времени изменяется по своему составу и развивается в новый биоценоз. Эта смена состава биоценоза называется сукцессией. Сукцессия превосходно показывает наличие борьбы за существование в биоценозе и ее влияние на видовой состав.

Рассмотрим некоторые примеры. Систематический выгон скота на определенные пастбища ведет к развитию скотобоя. В злаковой степи первым его этапом является разрушение мертвой растительной подстилки, накапливающейся из года в год, и обнажение почвы. Такие плешины занимаются однолетними растениями пришлого элемента. Вследствие ухудшения водопроницаемости почвы, уплотнённой скотобоем, рост трав уменьшается. На втором этапе заметно убывают в числе ковыли и тырсы, временно удерживается типчак, и преобладающими формами становятся полыни, ромашник и луковичный тонконог. Позднее ковыли и тырсы полностью исчезают, типчак сокращается в численности, а господство переходит к полыням и т. п. В общем, жесткая злаковая растительность заменяется более сочными полупустынными сухолюбами. Эта смена благоприятствует степным грызунам, численность которых в зонах скотобоя возрастает. С другой стороны, скотобой воздействует на энтомофауну (насекомых). Появляются типичные для пустынных стаций геофильные (почволюбивые) формы, например степной коник заменяется прусиком и т. п. (Формозов). Как видим, под влиянием одного фактора — скотобоя — произошла полная сукцессия, изменился весь состав биоценоза. Новый гидрологический режим почвы сделал прежние растительные формы неприспособленными к новым условиям, и их место заняли другие формы, что повлекло за собою ряд изменений в фауне. Одни формы вытесняют другие.

Замечательной чертой этих отношений является тот факт, что определенный биоценоз, развиваясь, подготовляет замену его другим. Так, например, отложение растительных остатков на травяном болоте приводит к повышению поверхности болота. Вместо котловины образуется выпуклый рельеф. Приток воды уменьшается, и на месте травяного (осокового) болота развивается сфагнум со скудной высшей растительностью представленной болотной шейхцерией (Scheuchzeria palustris). Этот комплекс (Sphagnum + Scheuchzeria) уплотняется и создаются условия, благоприятствующие для присоединения к нему третьей формы — пушицы (Eriophorum vaginatum). При этом и сфагновый покров оказывается представленным другим видом (вместо Sph. medium — Sph. Inseni). Продолжающееся повышение сфагнового ковра благоприятствует появлению сосны. Так каждый биоценоз подготовляет собственную гибель (Сукачев, 1922).

Явление сукцессий демонстрирует явление борьбы за существование в биоценозе.

§ 5. Колебания численности вида, как проявление борьбы за существование. Другим важным фактом, свидетельствующим о борьбе за существование, является колебания численности вида по годовым циклам.

Этот факт был изучен в отношении ряда форм — вредных грызунов, промысловой фауны и т. п.

Рис. 105 показывает, что годы численной депрессии сменяются годами численного подъема, причем колебания численности носят приближенно ритмичный характер. Рассмотрим это явление «волн жизни», ближайшим образом связанное с борьбой за существование.

а. Причины ритмичности колебаний численности. Было установлено, что ритм численных колебаний различен для разных видов. Например, для мышевидных грызунов он равен в среднем десяти годам (Виноградов, 1934), для песцов 2—4 годам, для белок, в северных лесах Евразии и Америки, 8—11 годам и т. д. За годами численной депрессии следуют годы подъема. Очевидно, что причины характера ритмичности зависят отчасти от специфических особенностей каждого биологического вида. Так, С. А. Северцов (1941) указывает, что для каждого вида характерен некоторый типичный коэфициент индивидуальной смертности. Так как плодовитость каждого вида в среднем типична для него, то отсюда возникает специфичная кривая нарастания численности. Чем меньше коэфициент прироста производителей, тем медленнее идет и нарастание численности (Северцов, 1941). Следовательно, нарастание численности (размножение) происходит в отношении каждого вида до известной степени закономерно. Оно

длится некоторое время, на протяжении которого постепенно возрастает плотность населения вида, причем максимум этой плотности опять-таки для разных форм различен. Так, для мышей он равен 5 милл. штук на кв. милю, а для зайцев 1000 на кв. милю (Северцов, 1941). По достижении большей плотности населения возникает действие ряда неблагоприятных элиминирующих факторов. При этом у разных форм наблюдается различная комбинация элиминирующих факторов, наиболее воздействующих на них. Для грызунов наибольшее значение имеют эпизоотии, возникающие вследствие тесного контакта между особями во время массового размножения. У копытных большое значение имеют эпизоотии и климатические депрессии. Однако, на зубров, например, ухудшение климатических условий воздействует мало (стойкость против них), а эпизоотии, напротив, имеют большое элиминирующее значение. Наоборот, кабаны не страдают от

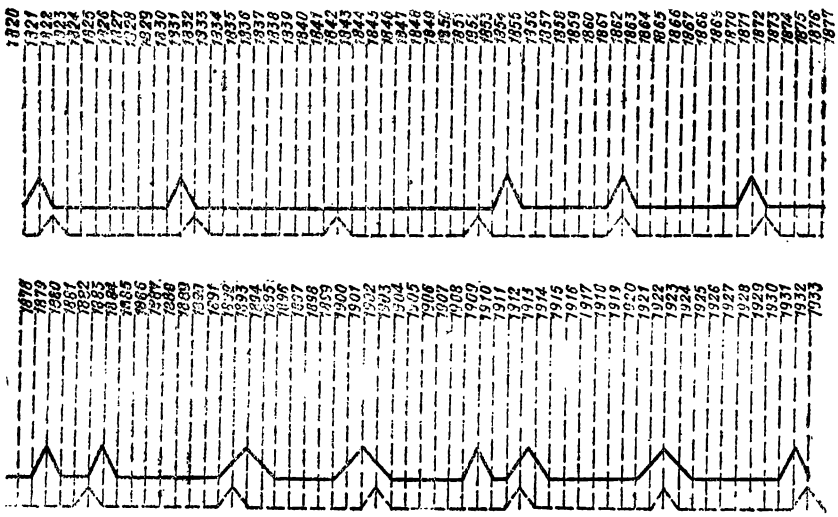


Рис. 105. Колебания численности грызунов (По Виноградову)

эпизоотии и т. д. (Северцов, 1941). Следовательно, и с этой стороны ясно видна видовая специфичность, как причина ритмичности колебаний. Сказанное подтверждается также тем, что у всеядных форм (эврифаги) ритм колебаний численности менее выражен, чем у форм, привязанных к однообразному корму (стенофаги). Например, у всеядных лисиц непостоянство кормовых условий не вызывает резких колебаний численности (Наумов, 1938). Напротив, для белки существенное значение имеет урожай семян хвойных деревьев (Формозов, Наумов и Кирис, 1934), и колебания численности ее значительны.

Укажем, наконец, что каждому виду присущ специфический биотический потенциал, под которым Чэпман (1928) понимает наследственно обусловленную степень сопротивляемости вида в борьбе за существование, определяемую потенциалом размножаемости и потенциалом выживания в колеблющихся условиях среды.

Таким образом, безусловно для каждого вида наблюдается приближенно правильная ритмичность численных колебаний, определяемая его биотическим потенциалом.

Однако, значение этого фактора не следует переоценивать. «Внутренние» причины ритмичности численных колебаний, проявляясь при сравнении разных видов, покрываются «внешними» причинами, т. е. экологическими условиями в пределах каждого отдельного вида. Например, у лисиц живущих в лесу, колебания численности не велики, но в степных и пустынных районах они заметнее (Наумов, 1938). Для

белки ритм численных колебаний в условиях северных лесов Евразии и Америки, как указывалось, равен 8—11 годам, в средних широтах 7 годам, а в южных частях ее ареала — 5 годам (Наумов, 1938).

Эти данные доказывают, что в разных условиях борьба за существование имеет разную интенсивность и что она не определяется только «внутренними» особенностями вида. Для насекомых вообще не удалось установить правильных ритмов численных колебаний, как это видно из следующих данных для окрестностей Москвы (Кулагин, 1932).

ТАБЛИЦА 10

Наименование вредителя	Годы наибольшего подъема численности
Земляные блохи	1883, 1886, 1888, 1897 1899—1900, 1902 1903 1911 1912 1913 1915 1920 1922 1924 1925 1926.
Белянка	1876 1878 1892 1900 1902 1903 1908—10 1913 1914 1925.
Капустная совка	1875 1877 1885 1908 1909 1912 1914 1924.

В конечном счете вопрос во всех случаях покрывается взаимоотношениями между видом и средой.

б. Элементы биотического потенциала вида. Как было указано, биотический потенциал вида есть сложное целое, состоящее из потенциала размножаемости и потенциала выживания. Рассмотрим эти элементы биотического потенциала раздельно.

Потенциал размножаемости, прежде всего, зависит от плодовитости вида. Последняя определяется числом детенышей в помете и числом пометов в году. Эти факторы приводят к огромному возрастанию численности потомства. Например, скорость размножения воробья такова, что при допущении, что все потомство выжило, одна пара воробьев за десять лет дала бы популяцию, состоящую из 257.716.983.696 особей. Потомство одной пары дрозофил, дающей в год в среднем 30 кладок по 40 яиц каждая, за один год покрыло бы всю землю слоем в миллион миль толщины. При тех же условиях одна особь хмелевой тли дала бы за лето потомство численностью 1022 особи. Одна самка совки-гаммы за лето теоретически может дать 125.000 гусениц и т. п.

Однако, потенциал размножаемости вида зависит не только от плодовитости. Огромное значение имеет также возраст первого плодоношения самки. Как указывает С. А. Северцов (1941), при равном числе детенышей вид, у которого самки достигают половой зрелости в более раннем возрасте и у которых период между двумя деторождениями короче, будет размножаться быстрее.

Огромное значение имеет, далее, продолжительность жизни особей вида, — величина, в среднем, специфичная для каждого вида (С. А. Северцов, 1941). Не останавливаясь на этом вопросе подробно, укажем лишь, что виды, обладающие очень низкой плодовитостью, тем не менее могут иметь высокий потенциал размножаемости, если для них характерны большие сроки индивидуальной продолжительности жизни. Классическим примером этого рода могут быть ссылки Дарвина на размножаемость слонов. Несмотря на исключительную медленность их размножения, теоретические расчеты показывают, «что в период 740—750 лет от одной пары могло бы получиться около девятнадцати миллионов живых слонов» (Дарвин).

Наконец, нужно подчеркнуть, что потенциал размножаемости зависит также от условий развития потомства и в частности от форм

заботы о потомстве. Не останавливаясь на описании самого явления, имеющего в различных группах животных весьма различный характер, подчеркнем лишь, что забота о потомстве повышает потенциал размножаемости. Поэтому, как правило, у форм, обладающих невысокой плодовитостью, наблюдается сильное развитие приспособлений к защите потомства. И напротив, отсутствие или слабая выраженность таких приспособлений, как правило, компенсируется высокой плодовитостью. Таким образом, потенциал размножаемости определяется целым рядом факторов: плодовитостью, числом пометов в году, продолжительностью жизни, приспособлениями к защите потомства.

Потенциал выживаемости представляет из себя величину иного порядка и определяется степенью приспособленности особей вида к условиям их стации. Эта приспособленность, как мы уже знаем, относительна, почему многочисленные факторы среды влияют на население вида элиминирующим (истребительным) образом, умеряя действие потенциала размножаемости. Какие же именно факторы умеряют размножаемость? Коротко остановимся на них.

Большое значение имеют, прежде всего, климатические факторы, в особенности температура и количество осадков. Для каждого вида существует некоторый оптимум климатических факторов, в условиях которого выживаемость повышается, а численность вида возрастает в соответствии с его потенциалом размножаемости. Естественно, что в годы, близкие к оптимальным условиям, кривая «волны жизни» поднимается, и обратно — уклонения от оптимума, в ту или иную сторону, снижают размножаемость. Приведем некоторые примеры.

Зимой 1928 года в окрестностях Ленинграда наблюдалось массовое вымерзание зимующих куколок капустной белянки, а в зиму 1924/25 годов — гусениц озимой совки. Экспериментально установлено, что, например, воспитание куколок озимой совки при T° + 22.5° C, повышает плодовитость отродившихся из них бабочек до максимума (1500—2000 яиц). Однако, колебания в ту, или другую сторону от этого оптимума снижают плодовитость. Так, при T° = +10—12° C, плодовитость бабочек падает до 50%. У теплокровных, в виду их способности к регуляции тепла, температурный фактор оказывает меньшее влияние. Однако, все же изменения температуры влияют, например, на скорость развития половых желез. Повышение T° до известного предела ускоряет формирование половых желез, однако, дальнейшее возрастание ее оказывает тормозящее действие.

Климатические факторы воздействуют не только на плодовитость, но и на численность особей вида. Например, в очень суровые зимы наблюдается повышение процента гибели животных. Интересные данные о гибели птиц в суровую зиму 1939/1940 годов сообщают Дементьев и Шимбирева (1941). Серые куропатки, например, местами почти полностью вымерли, или резко уменьшились в численности. Наблюдалась массовая гибель лысух, многих водоплавающих птиц, сов (на Украине), воробьев, снегирей, чечеток, чижей, клестов и т. д.

Элиминирующее действие климатических факторов носит при этом двойственный характер (прямой и косвенный), влияя, например, на питание (количество корма) и на стойкость против заболеваний (ослабление организма).

Рядом с климатическими следует поставить почвенные или эдафические факторы. В засушливые годы почва в большей или меньшей степени лишается влаги, и это явление оказывает умеряющее влияние на размножение многих насекомых, личиночные стадии которых биологически связаны с почвой. Промерзание почвы зимой также губит многие формы.

Огромное значение имеют, конечно, многообразные биотические факторы — отношения с хищниками, подверженность эпидемическим инфекционным и паразитарным заболеваниям, конкуренция за пищу, за местообитания, в частности, во время гнездования и

в особенности — кормовой режим данного года. Приведем некоторые примеры.

Хорошо известно, что потенциал выживаемости многих насекомых в значительной степени зависит от деятельности паразитических насекомых, в особенности паразитических перепончатокрылых. В годы интенсивного размножения последних потенциал выживаемости различных форм резко снижается. Было, например, показано, что в 1927 году капустная совка отложила громадное число яиц, тогда как гусениц оказалось мало, так как яйца в огромном проценте были заражены трихограммой. На рис. 106 показано влияние паразитных насекомых на размножение гессенской мухи. Подъем численности последней способствовал подъему численности ее паразитов, имевшему своим непосредственным следствием резкое снижение численности мушки. Было показано, что паразитические насекомые снижают численность многих вредных насекомых. На этом факте построен биологический метод борьбы с вредными насекомыми.

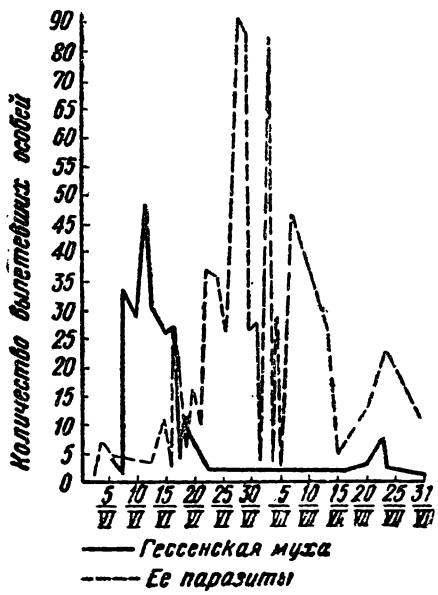


Рис. 106. Влияние паразитических насекомых на динамику популяции гессенской мушки (По Лапиной)

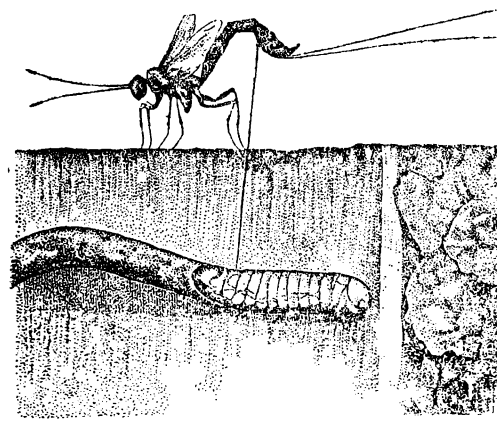


Рис. 107. Наездник рисса (Ryssa persuasoria) откладывает яйца в личинку рогохвоста (Sitex juvencus) (Из Гессе и Дофлейна)

Размножение вредных насекомых в областях, куда они были случайно завезены, в ряде случаев снижается путем завоза сюда же насекомых-паразитов, нападающих на вредителя. Насекомое-паразит откладывает свои яйца в яйца (рис. 107), личинки или куколки вредного насекомого. Из куколки в таких случаях выходит, скажем, не бабочка, а целый рой наездников.

Влияние паразитных насекомых на хозяев можно проиллюстрировать следующими примерами. На Украине в 1913—1919 гг. личинки и куколки гессенской мушки были на 100% заражены одним наездником (Platygaster minutula). В 1907 году в садах Алешек (Украина) 90% гусениц и куколок боярышницы были заражены наездниками и мухами-тахинами. В 1912 году в Енисейской области от паразитов погибло 75% боярышницы. Экспериментальные данные подтверждают полевые наблюдения. Так, например, оказалось, что выпуск трихограммы на площадях, занятых овощными культурами, имел своим результатом уничтожение 70—75% популяции капустной совки и до 40% капустной белянки и тли.

Большое умеряющее воздействие на размножаемость оказывает хищник. В некоторых случаях он имеет почти решающее значение.

Например, божья коровка ведалия (Vedalia cardinalis) обрывает размножение червецов из рода Icerya с большой быстротой вследствие прожорливости как личинок этого жука, так и взрослой формы. Одна личинка ведалии за свою жизнь может уничтожить свыше 200 личинок червеца. Некоторые жужелицы так же являются мощным истребительным фактором. Наблюдения над жужелицей Carabus nemoralis показали изумительную прожорливость этого хищного жука. Например, одна самка, в момент поимки, весила 550 *мг*, а после 2,5 часов еды имела вес, равный 1005 *мг*, причем ее брюшко вздулось и выпятилось из-под элитр. Размножение насекомых умеряется также птицами и млекопитающими. Насекомоядные птицы имеют в этом отношении огромное значение. В одном лесничестве было установлено, что синицы уничтожили за зиму до 74% всех зимовавших гусениц бабочки-златогузки. Уничтожение мышевидных грызунов хищными птицами и млекопитающими также значительно. Поэтому, например, уничтожение степного хорька (Putorius eversmanni) вызывает подъем численности грызунов.

В местах концентрации грызунов концентрируются и хищники, способствующие снижению численности первых. Эти отношения характеризуются интереснейшей чертой. Первыми уничтожаются грызуны, живущие в более открытых стациях. В стациях, наиболее благоприятствующих переживанию, гибель грызунов меньше, и они не уничтожаются хищниками. Такие «стации переживания» (Наумов, 1939) играют роль естественных резервов, в пределах которых грызуны относительно недоступны хищнику. Число хищников начинает падать, а численность грызунов — возрастать в соответствии с их специфическим потенциалом размножаемости.

В общем зависимости здесь напоминают отношения, показанные на рис. 106. Подъем численности жертвы вызывает подъем численности хищника, а последующее снижение численности жертвы снижает и численность хищника. Для отдельных видов наблюдаются, однако, весьма сложные численные соотношения, которые мы здесь разберем в самых сжатых чертах.

Исход элиминирующей деятельности хищника зависит от особенностей жертвы, специфических признаков хищника, условий среды. В сложных условиях биоценоза проблема решается с большими трудностями. Гаузе в ряде работ пошел по пути расчленения проблемы. Избрав, в качестве объекта, инфузорий, Гаузе искусственно создавал ограниченный «микрокосмос», состоящий, например, из двух видов — хищника и жертвы. Были взяты две инфузории — Paramaecium caudatum (жертва) и Didinium nasutum (хищник). Дидиниум быстро плавает (быстрее парамеции) и высасывает свои жертвы. Поэтому в однородном «микрокосмосе», т. е. в питательной среде без «убежищ», хищник, в конце концов, нацело уничтожает парамеций и погибает сам. Совершенно иные результаты были получены в неоднородном «микрокосмосе» (его роль выполняла пробирка, заключавшая 0,5 $см^3$ питательной смеси, в которой парамеции частично были скрыты). В этом случае исход был различен. Иногда погибал хищник, а жертва размножалась. Однако, если в микрокосмос периодически вводились новые количества инфузорий, то возникали периодические «волны жизни», в ходе которых подъем численности жертвы вызывал последующий подъем численности хищника, а количественная депрессия первой вызывала уменьшение населения хищника (рис. 108).

Таким образом, условия среды существенным образом отражаются на результате описанных отношений.

Перейдем теперь к свойствам хищника. Если хищник обладает мощными средствами нападения (как Didinium), то его воздействие на популяцию жертвы резче, и на определенной территории хищник, при

известных условиях, может полностью истребить жертву, или создаст стимулы к переходу жертвы (если у нее окажутся в наличии соответственные морфо-физиологические организационные возможности) в другую среду обитания. Если, однако, жертва хорошо защищена, способна сопротивляться, быстро бегает, или интенсивно размножается, а хищник обладает относительно слабыми орудиями нападения, то явление ограничивается указанными выше периодическими колебаниями. В естественной обстановке могут наблюдаться различные отношения и, следовательно, в среднем роль хищника имеет заметное эволюционное значение. Зависимость хищников эврифагов и стенофагов от колебания добычи, разумеется, различна.

Обратимся теперь к действию инфекционных и инвазионных заболеваний. Как правило, они имеют очень большое значение. В годы численной депрессии вида — заболевания снижаются. Однако, возрастание численности вида до известного максимума немедленно

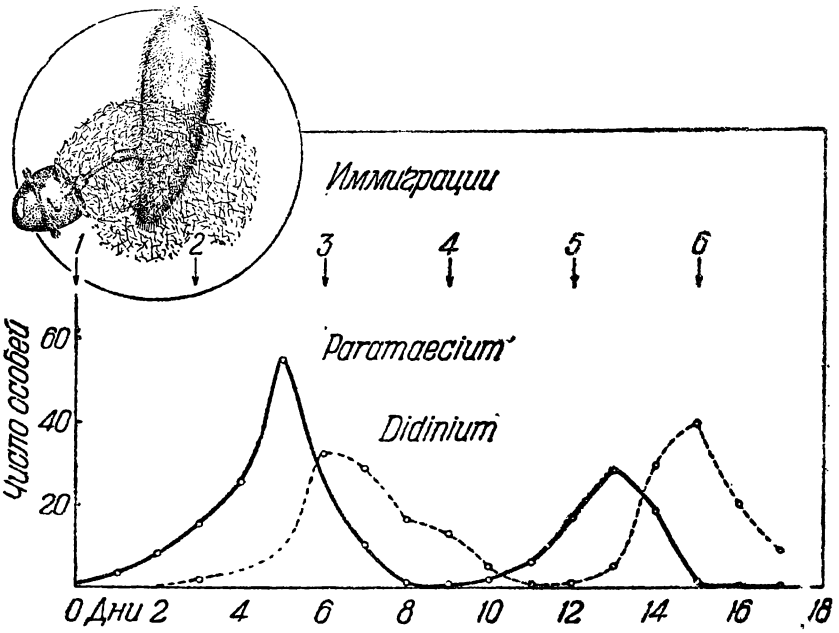


Рис. 108. Соотношения численности жертвы и хищника (P. caudatum и D. nasutum) в условиях периодической иммиграции новых особей хищника и жертвы (По Гаузе)

В овале: нападение D. nasutum на P. caudatum (По Масту из Ланга)

влечет за собою вспышку различных эпизоотий, которые резко обрывают возрастание численности. Возникает этот процесс по разным причинам. Инфекционные (бактериальные) и инвазионные (причиняемые животными паразитами) заболевания снижают жизнедеятельность и активность заболевающих животных. Глисты вызывают механические повреждения органов, отравление токсинами, в ряде случаев непосредственно влияют на плодовитость. Так, некоторые нематоды, поражая насекомых, вызывают их бесплодие (кастрацию) и т. д.

Громадное значение имеет кормовой режим. Годы или периоды недостатков в питании резко снижают сопротивляемость особей данного вида всем перечисленным выше элиминирующим факторам. Голодание влечет за собою понижение активности, снижение оборонительных инстинктов, ослабление сопротивляемости против инфекций, понижение плодовитости и т. п. Например, белка, в годы кормового изобилия, дает 2—3 помета по 4—5 бельчат в каждом, яловость ее не превышает 5—10%. В годы голода яловость достигает

20—25%, число пометов в среднем равно 1—5, число молодых 2—3 бельчат. В годы сильного размножения леммингов. последние, под влиянием нехватки кормов, большими массами устремляются в новые местообитания. Множество животных гибнет при попытках преодолеть водные преграды, а главным образом — от нападений хищников. За леммингами устремляются полярные совы, лисицы, песцы и голодные северные олени. После таких странствований число зверьков резко снижается.

Таким образом, каждый вид постоянно испытывает элиминирующее давление биотических и абиотических факторов среды. Все перечисленные выше факторы воздействуют сообща, как *система* факторов. Одни из них в данном году близки к оптимуму для данного вида, другие, напротив, воздействуют элиминирующим образом. Огромное влияние на организм оказывают также комбинации конкретных факторов (например, температура и влажность). Как правило, воздействуют именно комбинации различных факторов среды.

Потенциал выживаемости в этих условиях определяется двумя причинами. Во-первых, он зависит от состояния *ведущих* для данного вида факторов. Если, например, для данного вида наибольшее значение имеют температура и влажность, причем состояние этих факторов оптимально, то известное неблагоприятствование остальных факторов в меньшей степени отразится на численности вида.

Однако, решающее значение имеет *степень сопротивляемости* вида элиминирующим факторам среды. Сопротивляемость вида определяется его *экологической валентностью*, под которой понимается размах его способности приспособления к изменяющимся условиям среды. Валентность может быть широкой, и такие виды называются *эвриадаптивными*, или относительно узкой (*стенадаптивные* виды). Однако, как бы широка ни была валентность, она никогда, как правило, не равнозначна по отношению ко всем элиминирующим факторам. Вид, например, может обладать широкой экологической валентностью по отношению к температурным колебаниям (эвритермные виды), но быть узко специализованным в отношении кормового режима (стенофаги), или быть стенотермным, но в то же время эврифагом и т. п. Кроме того, и эвриадаптивность имеет свои пределы. Например, пасюк является типичным примером эвриадаптивной формы, однако, как мы видели, его экологическая валентность имеет свои определенные пределы.

Во всяком случае, степень эвриадаптивности, по отношению к данному фактору среды и ко всем факторам стации и биоценоза в целом, является основой характеристики потенциала выживаемости вида, причем потенциал выживаемости, в среднем, прямо пропорционален экологической валентности вида.

Приведем некоторые поясняющие примеры. В годы с пониженным кормовым режимом потенциал выживаемости эврифагов выше, чем стенофагов. Некоторые хищники при недостатке одного вида питания переключаются на другой, что позволяет им избегнуть тяжелых условий. Всеядность ряда видов насекомых позволяет им удерживаться в жизни при недостатке определенных растений. Стенофаги в этих условиях погибают. Поэтому, например, и борьба с вредными насекомыми или нематодами — эврифагами, как правило, труднее, чем со стенофагами.

Итак, биотический потенциал вида, его жизненность, есть некоторая равнодействующая двух величин — потенциала размножаемости и потенциала выживаемости, который в свою очередь определяется степенью экологической валентности вида. Под влиянием совокупности указанных выше элиминирующих факторов, количество взрослых особей данного поколения всегда меньше числа новорожденных. Этот

факт относительно хорошо изучен путем количественных анализов динамики численности потомства, родившегося в данному году, и его дальнейшей судьбы. Как правило (на что указывал еще Дарвин), среди молодых особей наблюдается большая смертность, которая приводит к быстрому снижению численности потомства. Анализируя состав популяции вида по возрастам и подсчитывая процентное отношение каждой возрастной группы к общему числу особей (это удается

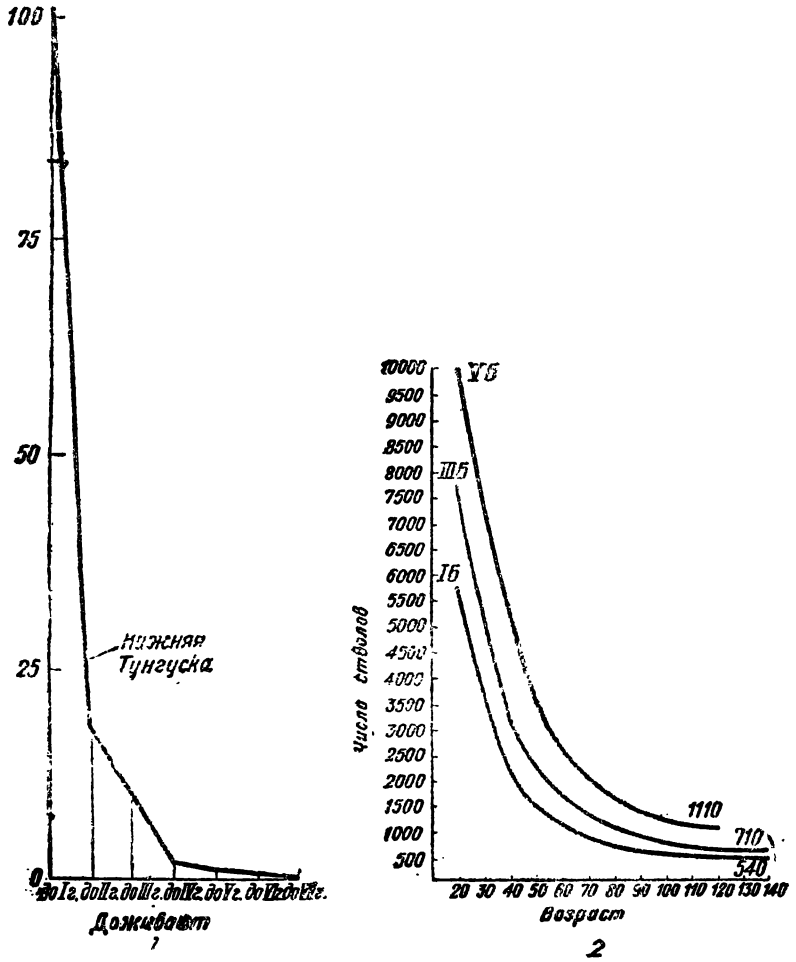


Рис. 109. Убывание численности потомства белки (1). Смертность молодых очень велика (По Наумову). Рядом динамика численности ели (2) (По Морозову)

выполнить, в частности, в отношении промысловых зверей и птиц), можно установить, что убывание численности всегда подчиняется некоторой кривой. Например, на рис. 109 показано убывание численности потомства белки. Как видно, в первый год жизни смертность велика, затем ее темпы падают и смертность взрослых форм становится менее интенсивна.

Подобные кривые могут быть уже вычерчены для очень большого числа видов. На том же рис. 109 показана динамика численности возрастов ели. Легко видеть сходство этих кривых, несмотря на глубокие различия биологических объектов (белка и ель). Очевидно, что мы имеем здесь дело с общей причиной. Этой последней и является борьба за существование, которой в равной мере подчиняются все биологические объекты. Кривые показывают, что борьба за существование имеет совершенно очевидное элиминирующее значение: часть

особей погибает. Итак, борьба за существование есть естественный элиминирующий фактор, обусловливающий истребление менее приспособленных и остаточное выживание более приспособленных.

§ 6. Типы элиминации. Важно выяснить, каково эволюционное значение элиминирующего действия борьбы за существование. Если одни особи гибнут, а другие выживают, то возникает вопрос, чем же определяется это различие.

Ответ на этот вопрос станет ясным, если мы учтем характер элиминации, ее типы, которые мы сейчас и рассмотрим.

а) Индивидуальная неизбирательная (случайная) элиминация касается отдельных особей. Такова, например, (рис. 110) гибель ласточки на цепких колючках репейника. Гибель эта — случайная и наблюдается редко (подобный же случай описан

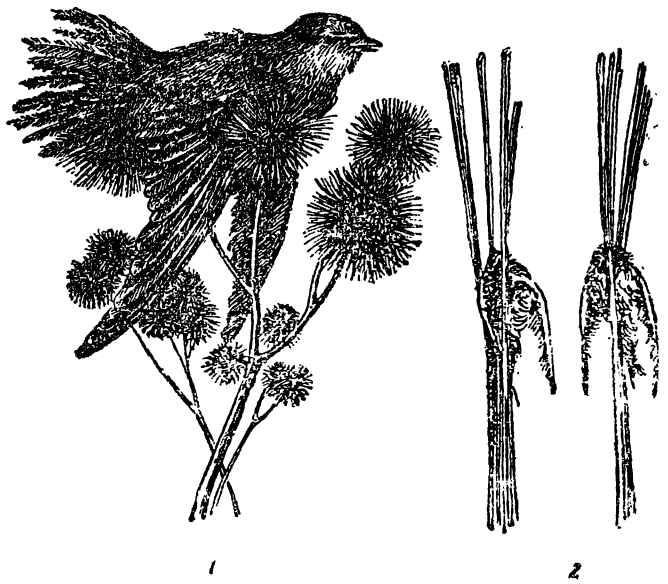


Рис. 110. Примеры случайной единичной элиминации

1 — ласточка, погибшая на цепких колючках репейника, 2 — застрявшие в стеблях камыша (Из Дементьева)

для одной летучей мыши). Однако, таких случаев в жизни растений и животных достаточно много, и они могут иметь определенное значение, например, в период гнездования, когда случайная гибель кормящей самки влечет за собою гибель всего ее потомства. Теоретически можно себе представить, что таким образом может погибнуть и какой-либо мутант, а следовательно и его потомство.

б) Групповая неизбирательная (случайная) элиминация касается уже не отдельных особей, а группы особей и определяется более распространенным действием какого-либо случайного истребительного фактора, например, ограниченного лесного пожара, местного зимнего паводка, горного обвала, внезапного местного заморозка (в особенности после дождя), смыва части животных или растений потоками ливня и т. д. и т. п. В подобных случаях гибнут и «приспособленные» и «неприспособленные». При этом гибель может коснуться групп особей определенного генотипического состава. Например, если возник какой-либо мутант, который не успел размножиться в больших количествах, медленно распространяется и имеет небольшую площадь (центр) распространения, то случайная групповая элиминация может охватить весь индивидуальный состав потомства мутанта. Независимо от относительной полезности или вредности

данной мутации, все ее носители могут быть уничтожены. Таким образом, случайная групповая элиминация в подобных случаях может повлиять на генетический состав вида, хотя все же она и не имеет ведущего эволюционного значения.

в) Катастрофическая неизбирательная элиминация возникает при еще более широком распространении истребительных факторов, например, необычайного мороза, наводнения, лесных пожаров, охвативших большие массивы, исключительной засухи, потоков лавы и других бедствий, распространившихся на обширные пространства. И в этом случае гибнут и «приспособленные» и «неприспособленные». Тем не менее эта форма элиминации может иметь большое эволюционное значение, еще более эффективно воздействуя на генетический состав вида и оказывая мощное влияние на целые биоценозы.

Наумов (1939) наблюдал, что в результате ливней в степной части Южной Украины норы грызунов были залиты, что повлекло за собою резкое снижение численности полёвок. В то же время местная популяция курганчиковой мыши заметно не изменилась. Объясняется это бóльшей подвижностью мышей по сравнению с полёвками. При весеннем таянии снегов, норы грызунов закрываются ледяными пробками, причем полёвки гибнут от голода, тогда как мыши выживают, так как делают запасы кормов в подземных камерах. Избранный пример показывает действие биологического неравенства двух видов по отношению к одному и тому же внешнему фактору. Очевидно, что подобные отношения могут иметь своим следствием эволюцию биоценозов (сукцессию) и изменение видового состава отдельных родов, семейств и т. п.

Примером катастрофической элиминации может служить массовая гибель выхухоли во время зимних паводков или гибель серых куропаток суровой зимой 1939/40 г. и т. д. Основной признак катастрофической элиманации — массовое уничтожение особей вида, независимо от их потенциала выживаемости.

г) Тотальная (общая) элиминация. Следует выделить и эту форму элиминации, в условиях которой гибнет вся популяция вида, т. е. все особи, входящие в ее состав. Эта форма элиминации также носит неизбирательный характер. Она возможна в тех случаях, когда ареал вида невелик, или когда последний целиком охватывается воздействием каких-либо неблагоприятных факторов. Вероятно, тотальная элиминация явилась, например, причиной гибели мамонта в Сибири. Легко себе представить, что тотальная элиминация может привести к гибели всю популяцию какого-либо эндемика, занимающего, например, одну какую-либо горную вершину или небольшой остров, целиком охваченные каким-либо стихийным бедствием и т. п.

Из сказанного по поводу тотальной элиминации видно, что абсолютное разграничение перечисленных форм неизбирательной элиминации невозможно. Многое определяется, как видим, численностью вида, количеством особей, входящих в его состав. Элиминация, имеющая значение групповой для одних видов, будет тотальной для других. Многое определяется также свойствами тех живых форм, которые подверглись воздействию данных элиминирующих факторов. Например, ограниченный лесной пожар будет губителен для растений, тогда как животные могут от него уйти. Однако, и животное население в этом отношении неравноценно. Очень мелкие почвенные формы, живущие в лесном почвенном настиле, погибнут в больших количествах. То же случится со многими насекомыми, например, лесными муравьями, многими жуками и т. п. Погибнут многие амфибии, например, жабы, травяные лягушки, живородящие ящерицы и т. п. — вообще все те формы, скорость отступления которых ниже скорости

распространения пожара. Млекопитающие и птицы в большинстве случаев смогут уйти. Однако и здесь многое определяется стадией индивидуального развития. Здесь не будет особого различия между яйцом жука и яйцом птицы, гусеницей бабочки и птенцом. Во всех случаях конечно больше всего страдают формы, находящиеся на ранних стадиях индивидуального развития.

д) Избирательная элиминация имеет наибольшее эволюционное значение, так как в этом случае обеспечивается главный эффект борьбы за существование, т. е. гибель наименее приспособленных и выживание наиболее приспособленных. Избирательная элиминация основана на генетической разнородности особей или их групп, а следовательно, на характере модификаций и проистекающем отсюда биологическом неравенстве различных форм. Именно в этом случае возникает закономерное совершенствование и прогрессивная эволюция вида.

§ 7. Внутривидовая и межвидовая борьба за существование. Избирательная элиминация — наиболее характерный момент борьбы за существование, ее фактическое выражение. Через избирательную элиминацию неудовлетворительных форм достигается остаточное сохранение наиболее приспособленных особей или групп особей.

Возникает вопрос, в пределах каких именно групп особей избирательная элиминация имеет наибольшее эволюционное значение? Дарвин указывал, что этот вопрос связан с вопросом об интенсивности борьбы за существование. Наибольшее значение он придавал внутривидовой борьбе за существование. Наиболее резкое соревнование между формами происходит в пределах одного вида, так как потребности особей одного вида наиболее близки друг к другу, а следовательно, конкуренция между ними выражена значительно острее.

Мы уже знаем, что особи одного вида биологически неравны, т. е. имеют разные шансы на сопротивляемость перечислявшимся в § 5 истребительным факторам среды. Это биологическое неравенство, очевидно, выражается в том, что разные особи обладают некоторыми различиями в биотическом потенциале.

Далее мы знаем, что между особями существует косвенная и прямая конкуренция, и что она (по Дарвину) тем интенсивнее, чем ближе друг к другу по своим потребностям конкурирующие особи. Отсюда очевидно, что каждая особь вида имеет, если можно так выразиться, двойную жизненную «нагрузку»: а) она сопротивляется, в меру своего биотического потенциала, элиминирующим факторам среды и б) конкурирует главным образом за пищу и пространство с другими особями вида. Столь же очевидно, что борьба с элиминирующими факторами тем напряженнее, чем напряженнее конкуренция с другими особями вида. Ведь эта конкуренция является как бы «дополнительной нагрузкой», отягчающей борьбу за существование. Из сказанного становится понятным, что суммарно борьба за существование особенно интенсивна между особями с близкими жизненными интересами, т. е. особями, характеризующимися одной и той же экологической нишей.

Под нишей понимается комплекс материальных условий среды, в пределах которых особи а) оказываются наиболее приспособленными, б) извлекают кормовые средства и в) имеют возможность наиболее интенсивно размножаться. Точнее — ниша есть комплекс материальных условий среды, в которых биотический потенциал вида имеет наиболее полное выражение.

Например, для красного клопа его нишей является почва. Клоп питается трупами насекомых, высасывая их соки при помощи своего хоботка. Почва служит для него источником влаги. Автор часто на-

блюдал, что красный клоп погружает хоботок в землю и сосет воду. Растительный покров служит для него убежищем. На земле осуществляется и размножение. Самки делают в почве маленькие норки, куда откладываются яички. Привязанность к почве, как нише, вызвала и изменения в организации красного клопа. Задняя (лётная) пара крыльев у него превращена в рудименты. Следовательно, привязанность к почве привела к потере способности к полету. Другой хороший пример — ниша выхухоли (гл. VII). Все жизненные потребности ее и прежде всего необходимое обильное питание удовлетворяются в поёмных бассейнах и затонах рек. Замечательно, что и размножение связано с водной стихией. Автор неоднократно наблюдал «игры» выхухолей в воде (рис. 48), а в условиях специально устроенного вивария и попытки к койтусу, совершенные в воде (Парамонов, 1932). Таким образом, водная масса поёмных озер и затонов, богатых растительностью и другими кормовыми ресурсами, становится нишей выхухоли, к которой она приспособлена во всех ведущих чертах своей морфофизиологической организации. Именно поэтому и норы выхухолей, как правило, имеют единственный выход — в воду.

Так как особи одного вида, как правило, характеризуются одной и той же или качественно близкими нишами, то именно внутривидовая борьба за существование наиболее интенсивна. Таким образом, Дарвин совершенно правильно выделил внутривидовую борьбу, как самостоятельную категорию конкурентных взаимоотношений между организмами. Рассмотрим некоторые примеры внутривидовой борьбы за существование, установленные как полевыми наблюдениями, так и экспериментальными исследованиями. Вспомним описанные выше отношения между белым и голубым песцом (косвенная внутривидовая борьба за существование). В условиях материковой тундры преобладает белый песец, а в условиях Командорских островов — голубой. Другим примером могут служить отношения между типичной и меланистической формами бабочки березовой пяденицы. Типичная светлокрылая форма (Amphidasis betularia) сперва господствовала, но в 60-х годах в Англии (в окрестностях Манчестера) началось энергичное размножение темнокрылой формы (A. b. doubledayria). Последняя вытеснила типичную (светлокрылую) сперва в Англии, а затем (в 80-х годах) тот же процесс получил распространение и в Западной Европе. Дементьев (1940) ссылается на следующие примеры. Голубой гусь (Anser coerulescens) в большей части своего ареала вытеснен белым мутантом. На о-ве св. Винцента (Антильская группа о-вов) возник меланистический мутант нектарницы Coereba saccharina. В 1878 году мутант стал численно преобладающим, в 1903 году типичная форма была найдена лишь в одном экземпляре и т. п.

Экспериментальные данные также подтверждают наличие внутривидовой борьбы за существование. Примером могут служить превосходные исследования Сукачева (1923) над смертностью различных внутривидовых генетических форм обыкновенного одуванчика (Taraxacum officinale). На делянках одуванчик высевался в составе трех наследственных форм, условно обозначенных через А, В и С. Посевы были смешанными и чистыми, в условиях редкой и густой посадки. Был исследован процент смертности в разных условиях, как это видно из таблицы 11.

Далее Сукачев исследовал плодовитость форм А, В и С в разных условиях посадки (табл. 12).

Рассмотрим данные этих таблиц.

Табл. 11 показывает, что различные внутривидовые формы дифференцированы в отношении потенциала выживаемости. Причем здесь констатируется, что в разных условиях потенциал выживаемости также изменяется. Так, в редкой чистой культуре смертность возра-

ТАБЛИЦА 11

	Наследственные формы	Процент вымерших экземпляров			
		Подсчет 1925 года		Подсчет 1926 года	
		Редкие посадки	Густые посадки	Редкие посадки	Густые посадки
Чистые культуры	A	0	70	22,9	73,2
	B	10,3	19	31,1	51,2
	C	0	3,5	10,3	75,9
Смешанные культуры	A			16,5	72,4* 82,4
	B			22,1	77,6 83,2
	C			5,5	41,2 42,8

* Вторые числа означают результаты параллельных опытов на других делянках.

ТАБЛИЦА 12

	Формы	Число коробочек у одного экз.	
		у экземпляров, выросших на краю делянки	у экземпляров, выросших внутри делянки
Смешанная культура	A	до 25	1—8
	B	„ 38	12—20
	C	„ 39	16—23
Чистая культура	A	40	20—36
	B	50	34—43
	C	38	8—11

стает в ряду C—A—B, в густой чистой — B—A—C, в редкой смешанной и в густой смешанной C—A—B.

Из табл. 12 видно, что формы A, B и C обладают различным потенциалом размножаемости. Следовательно, совершенно очевидно, что внутри вида наблюдается диференцировка по степени потенциала размножаемости. Например, в условиях смешанных культур форма C обладает наиболее высоким потенциалом размножаемости, форма A — наиболее низким.

Далее, оказывается, что в разных условиях потенциал размножаемости одной и той же формы оказывается различным. В смешанных культурах он возрастает в ряду A—B—C, а в чистых в ряду B—A—C.

Наконец, данные обеих таблиц показывают, что в густых культурах смертность больше, а в редких — меньше. В таком же отношении изменяется и плодовитость. Данные Сукачева свидетельствуют о том, что биотический потенциал внутривидовых форм не одинаков и что, следовательно, популяция вида действительно состоит из биологически неравных групп. Изложенный материал показывает также, что внутри вида происходит борьба за существование, имеющая своим следствием избирательную элиминацию, в ходе которой уничтожаются формы.

обладающие наименьшим, в данных условиях, биотическим потенциалом, т. е. наименее приспособленные к ним. Наконец, данные Сукачева подчеркивают, что выживание наиболее приспособленных (обладающих наивысшим биотическим потенциалом) происходит не через выбор их, а через истребление наименее приспособленных.

Межвидовая борьба за существование также может быть весьма интенсивной. Некоторые примеры ее приводились выше. В ряде случаев, а именно, если интересы видов взаимно близки, интенсивность межвидовой борьбы не менее велика, чем внутривидовой. Например, весьма острая конкуренция наблюдается между двумя видами раков — восточным узкопалым (Astacus leptodactylus) и широкопалым (A. astacus), причем первый вытесняет второго.

Даже между видами различных систематических групп конкуренция весьма велика. Например, Закарян (1930) наблюдал, что растение петросимония (P. brachiata), как правило, вытесняет другие виды, произрастающие на тех же опытных участках. Так, в одном наблюдении, в марте месяце, на одном и том же участке росли петросимония и еще два вида — Salsola crassa и Sueda splendens. Было насчитано: 64 особи петросимонии, 126 — S. crassa и 21 — S. splendens. К осени

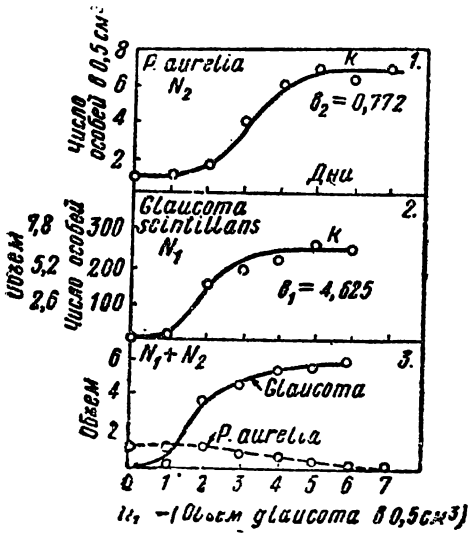


Рис. 111. Результаты конкурентных отношений между парамецией и глаукомой (По Гаузе)

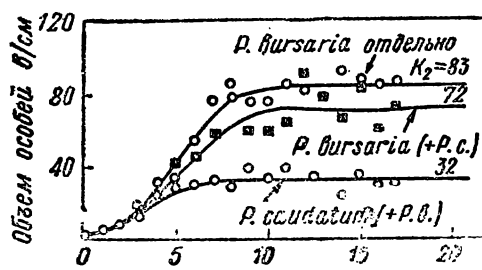


Рис. 112. Результаты конкуренции между двумя видами, занимающими разные ниши (см. стр. 274) (По Гаузе)

сохранилась только петросимония. Таким образом, в условиях одной и той же стации между видами происходит острое соревнование. Только тогда, когда виды глубоко различны по своим потребностям, конкуренция между ними ослабевает. Тогда вступает в действие закон (Дарвин) о наибольшей сумме жизни при наибольшем многообразии.

Следует иметь в виду, что «межвидовая борьба» не всегда обязательно менее интенсивна, чем «внутривидовая». Интенсивность конкуренции определяется многими факторами, и прежде всего степенью близости занимаемых ниш. Если два вида занимают одну и ту же нишу, то конкуренция между ними будет носить характер «внутривидовой борьбы». Гаузе (1935) исследовал подобный случай. В «микрокосмос» были введены две инфузории Paramaecium aurelia и Glaucoma scintillans. Если воспитывать P. aurelia отдельно, то количество особей растет до некоторого насыщающего уровня (рис. 111, *1*). То же происходит в изолированной культуре глаукомы (рис. 111, *2*). Если в микрокосмосе питаются обе инфузории, глаукома, обладающая большим темпом размножения, успевает захватить все пищевые ресурсы к моменту, когда парамеция только начинает численный рост, и в результате последняя полностью вытесняется (рис. 111, *3*). Подобные же результаты, возникают в культуре, содержащей два вида параме-

ций, причем P. aurelia полностью вытесняет другой вид, менее продуктивно использующий кормовые ресурсы — P. caudatum. Однако, здесь возникает осложнение, состоящее в том, что преимущества одного вида над другим, как уже указывалось выше (для отношений между крысами), зависят от условий среды. В опытах Гаузе оказалось, что если микрокосмос содержит продукты жизнедеятельности живущих в нем микроорганизмов, то побеждает P. aurelia; если микрокосмос промывается чистым солевым раствором, то P. caudatum может вытеснить P. aurelia.

Перейдем теперь к видам с разными нишами. В микрокосмос были помещены две парамеции — P. aurelia и P. bursaria. Второй вид имеет темную окраску, зависящую от живущих в ее плазме симбиотических водорослей. Водоросли выделяют (на свету) кислород, и это делает

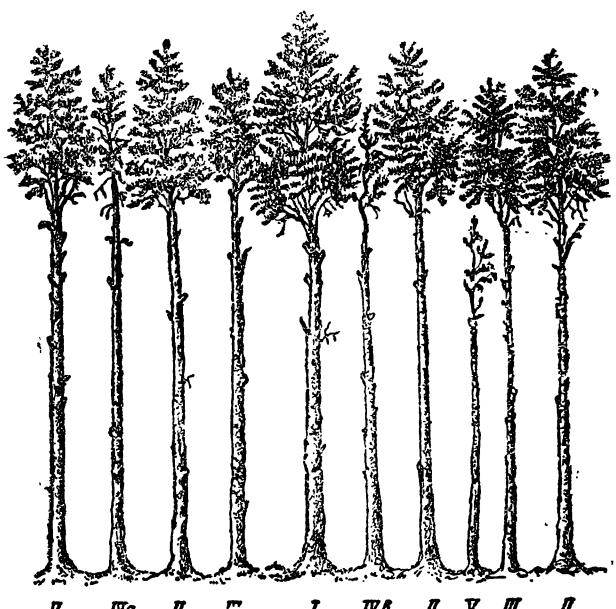


Рис. 113. Схема конкуренции между деревьями в лесу (По Мэрэзозу)

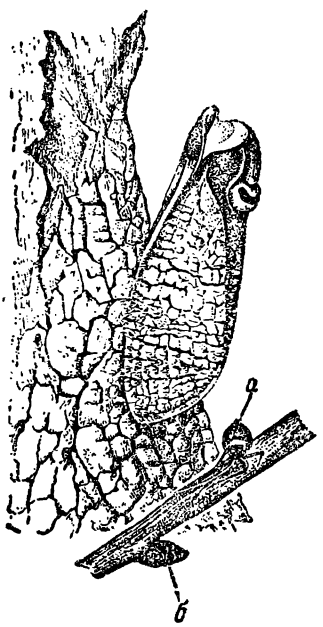


Рис. 114. Паук Drassus polinovi на ветке. а — паук, б — почка (По В. Вагнеру). Бабочка Cossus cossus (древоточец) в позе покоя. (По Порчинскому)

P. bursaria менее зависимой от кислорода среды. Она может свободно существовать на дне пробирки, где скопляются оседающие дрожжевые клетки. Ими инфузории и питаются. P. aurelia более кислородолюбива (оксифильна) и держится в верхних частях пробирки. Обе формы потребляют и дрожжи и бактерии, но первые более эффективно используются P. bursaria, а вторые P. aurelia. Таким образом, ниши их не совпадают. Рис. 112 показывает, что в этих условиях возможно постоянное сосуществование обоих видов. Таким образом, как видим, экспериментальные данные подтверждают положение Дарвина о падении интенсивности конкуренции с расхождением интересов (дивергенция характеров), а тем самым — полезность дивергенции.

Классическими примерами борьбы за существование являются отношения, возникающие между различными видами деревьев в условиях леса. В лесу легко наблюдается конкуренция между деревьями, в ходе которой отдельные особи оказываются в преимущественном положении, другие — на разных ступенях угнетения. В лесоводстве различают: 1) исключительно господствующие стволы (рис. 113, *I*), 2) господствующие с менее хорошо развитой кроной (рис. 113, *II*), 3) господствующие, кроны которых находятся в начальных стадиях дегенерации *(III)*, 4) угнетенные стволы (*IV в*), 5) отживающие и умирающие стволы *(V)*. Различные виды де-

ревьев в разных условиях существования явственно вытесняют друг друга. Так, в Дании было прослежено вытеснение берёзы буком. Чистые берёзовые леса сохранились только в пустынных и песчаных местностях, но там, где почва сколько-нибудь пригодна для бука, он заглушает березу. В таком состоянии она может прожить долгое время, но в конечном счете погибает, так как бук долголетнее ее, а крона его — более мощная. К тому же бук дает подрост под кронами березы, тогда как последняя не может расти под пологом бука.

§ 8. **Естественный отбор.** Из борьбы за существование вытекает, как следствие ее, естественный отбор. Дарвин не имел возможности опереться на прямые наблюдения, непосредственно подтверждающие действие естественного отбора. Для иллюстрации его он воспользовался, как он сам указывал, «воображаемыми» примерами. Правда, эти примеры дышат самой жизнью. Тем не менее, они не были строгими доказательствами естественного отбора. В дальнейшем положение изменилось, и понемногу стали появляться работы, в которых было дано обоснование фактов естественного отбора.

Факты, свидетельствующие в пользу теории естественного отбора, можно разбить на две группы: косвенные доказательства естественного отбора и прямые.

Косвенные доказательства естественного отбора. Сюда относятся группы фактов, получающих свое наиболее удовлетворительное или даже единственное объяснение на почве теории естественного отбора. Из большого числа подобных фактов остановимся на следующих: покровительственная окраска и форма и явления мимикрии, особенности адаптивных признаков энтомофильных, орнитофильных и териофильных цветов, адаптивные признаки островных насекомых, адаптивное поведение, как доказательство отбора.

1. Покровительственная окраска и форма. Под покровительственной окраской и формой, или криптической окраской и формой понимается сходство организмов (по окраске или форме) с предметами их нормальной жизненной обстановки.

Явления криптического сходства широко распространены в природе. Рассмотрим некоторые примеры криптической окраски и формы.

Русский зоолог В. А. Вагнер (1901) описал паука (Drassus polinovi), который держится на ветвях деревьев и замечательно сходен с почками (рис. 114). Его брюшко покрыто складками, похожими на покровные чешуйки почек. Паук совершает короткие и быстрые перемещения, тотчас принимая позу покоя и имитируя почку. Таким образом криптическое сходство связано с криптическим поведением (позой покоя) — факт, необычайно характерный для описываемых явлений, которые широко распространены среди животных, в том числе и позвоночных. Так, многие древесные птицы имеют оперение, окрашенное и орнаментированное под цвет и поверхность коры. Такие птицы (например, многие совы, филин, сычики, кукушки, козодои, пищухи и т. п.) в позе покоя совершенно незаметны. Сказанное в особенности относится к самкам. Их криптическое сходство с корой имеет большое значение по той причине, что обычно именно самка сидит на яйцах, или охраняет птенцов. Поэтому, в тех случаях, когда самцы лесных видов (например, тетерева и глухари) хорошо отличаются друг от друга по окраске, их самки окрашены весьма сходно (однородно). По этой же причине, например, у обыкновенного фазана (Phasianus colchicus) цветные географические разновидности свойственны только самцам, тогда как самки всех географических подвидов этой птицы окрашены весьма сходно, покровительственно. Подобные явления наблюдаются и у других животных.

Закономерности криптической окраски. Основная особенность криптических явлений состоит в том, что криптически окрашены те части тела, которые обнажены для глаза хищника. Так,

например, у бабочек, складывающих крылья крышеобразно (вследствие чего к наблюдателю обращены верхние стороны передних крыльев), криптическая окраска всегда имеется именно на этой верхней стороне. Остальные части крыла, прикрытые (в позе покоя) и потому невидимые, могут иметь и часто имеют яркую окраску. Например, у краснокрылой ленточницы (Catocala nupta и другие виды) на задних крыльях имеются яркие красные полосы. Во время быстрого полёта этой бабочки они мелькают перед глазами. Однако, достаточно ей сесть на кору, как тотчас криптически окрашенные (под цвет коры) передние крылья крышеобразно налегают на яркие задние крылья, и бабочка исчезает из глаз, если только была упущена из виду ломаная кривая ее полета. Еще эффективнее это явление у каллим (Kallima), у которых криптическое сходство достигает высокой специализации.

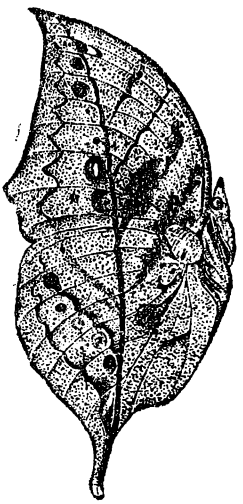


Рис. 115. Каллима (Kallima paralecta) По Вейсману

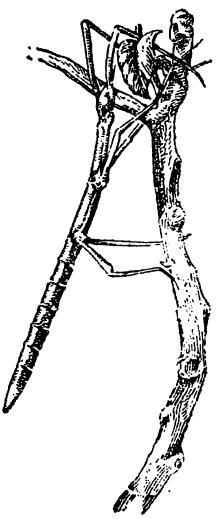


Рис. 116. Палочник на ветке

Как у всех дневных бабочек, крылья у них складываются за спиной не крышеобразно (как у ночниц), а параллельно друг другу (рис. 115). Поэтому в позе покоя верхние стороны крыльев скрыты, а нижние обращены к наблюдателю. При этом, скрытые верхние стороны имеют яркий цвет, видимый во время полета (например, желтые полосы на голубоватом фоне), а наружные нижние стороны имеют криптическую окраску. Уоллес, наблюдавший каллим на о. Суматре, указывает, что достаточно бабочке сесть на ветвь дерева, и она теряется, чему способствует не только криптическая окраска крыльев, но и их криптический рисунок и форма, необычайно похожие на листовую пластинку с черешком.

Итак, криптическая окраска, во-первых, имеется у тех особей, которым она особенно полезна (например, у самок), во-вторых, она развивается в тех частях тела, которые обнажены для глаза хищника (там, где она нужна, как маскирующее средство). В-третьих, криптические явления всегда связаны с позой покоя, т. е. с криптическим поведением, которое усиливает криптический эффект маскировки (Oudemans, 1903).

Однако, эти замечательные явления на сказанном не заканчиваются. Палочники (Phasmidae), впервые изученные Бэтсом (1862), как известно, поразительно напоминают сучки (рис. 116). Поза покоя (криптическое поведение) еще усиливает это сходство. Если прикоснуться к палочнику, то он некоторое время покачивается на подо-

бие колеблемой дуновением ветра былинки (охранительные движения). Если взять палочника в руки, он впадает в состояние танатоза (рефлекторная временная и легко прекращающаяся неподвижность). При этом палочник складывает свои ноги вдоль тела и становится совершенно неотличимым от сухой былинки. Явление танатоза свойственно многим насекомым.

2. Мимикрия. Так называется сходство одних животных (подражателей, или имитаторов) с другими, имеющими значение «моделей», причем «имитаторы» извлекают из сходства с «моделью» ту или иную выгоду. Мимикрия широко распространена среди насекомых, в частности и в нашей русской природе. Некоторые мухи из семейства Syrphidae имитируют ос и шмелей, тогда как многие насекомые, входящие в состав различных отрядов, а равно некоторые пауки, биологически связанные с муравьями и образующие группу так называемых мирмекофилов, поразительно похожи на муравьев (рис. 117). Некоторые бабочки подражают другим, — несъедобным, с которыми они летают совместно.

В Африке водится бабочка Papilio dardanus (красочн. табл.), имеющая очень большой ареал, от Абиссинии до Капской колонии включительно и от восточных берегов до Сенегала и Золотого Берега. Кроме того, P. dardanus водится на Мадагаскаре. Форма, живущая на этом острове, обладает в общем типичными для рода признаками в рисунке и контуре крыла (красочн табл.), напоминая наших русских махаонов.

Совершенно иная картина наблюдается на африканском материке. Здесь за исключением Абиссинии, где водятся типичные самки P. dardanus, наблюдается широкий полиморфизм рассматриваемого вида. Этот полиморфизм связан в данном случае с мимикрией.

В Южной Африке, а именно в Капской колонии, самки P. dardanus совершенно изменены. Крылья их лишены балансиров и до обмана напоминают крылья другой местной бабочки Amauris echeria (также не имеющей балансиров):

Это — «модель», которую местная P. dardanus имитирует. Мало того, A. echeria живет также в Натале, причем образует здесь особую местную форму, которая связана рядом переходов с капскими формами того же вида. И вот подражающие этому виду самки P. dardanus дают параллельный ряд переходных форм (от капских до натальских), имитирующих переходные формы «модели».

Однако, описываемое явление этим не ограничивается. В Капской колонии, кроме A. echeria, летают еще две бабочки A. niavius и Danais chrysippus. Соответственно с ними, местные самки P. dardanus дают еще две имитационные формы. Одна из них имитирует D. chrysippus, а другая A. niavius.

Таким образом, P. dardanus имеет несколько форм самок, имитирующих несколько «моделей», а именно капскую и натальскую форму A. echeria. A. niavius, Danais chrysippus.

Возникает естественный вопрос: в чем же состоит биологический смысл этих имитаций? Было установлено, что «модели» принадлежат к несъедобным бабочкам. Насекомоядные животные во всяком случае избегают их. При этом птицы безусловно ориентируются зрением, и определенная окраска (и форма) крыльев бабочек условно-рефлекторно связывается с неприятными для птиц ощущениями (повидимому, вкусовыми). Следовательно, «имитаторы» (в данном случае самки P. dardanus), оставаясь в действительности съедобными, но обладая в то же время сходством с несъедобной «моделью», в известной мере, защищены от нападения птиц, «принимающих» их за последнюю.

3. Объяснение криптических явлений и мимикрии на почве теории естественного отбора. Явления криптической формы и поведения, а равно описанные выше явления мимикрии

настолько широко распространены в различных группах организмов, что в них нельзя не видеть определенной закономерности, которая требует причинного объяснения. Последнее целиком достигается на почве теории естественного отбора. Были, однако, предложены и другие объяснения. Некоторые исследователи допускают, что, например, криптическая окраска, рисунок и форма — результат влияния физико-химических факторов, упражнения или последствие особых психических факторов и т. п.

Рассмотрим эти предположения. Можно ли, например, допустить, что «предок» каллим «упражнялся» в сходстве с листом, или самки P. dardanus — в сходстве с соответствующими «моделями»? Нелепость подобного «объяснения» самоочевидна. Столь же нелепо предположение, что вопрос идет о влиянии климата, температуры, влажности, пищи и т. п.

Каким образом эти факторы придали палочнику сходство с сучком, а каллиме — с листом? Почему эти факторы криптически подействовали на нижнюю сторону крыльев каллимы и на верхнюю сторону крыльев красной ленточницы? Очевидно, что попытка свести покровительственную окраску и форму, или мимикрию к чисто физиологическому действию внешних факторов — бесплодна. Следует задуматься над тем, что у каллимы и ленточницы покровительственная окраска имеется лишь на тех сторонах крыльев, которые обращены (в позе покоя) к внешней среде. Те же стороны крыльев, которые в позе покоя спрятаны, не только не имеют у данных видов покровительственной окраски, но, напротив, обладают ярким рисунком, резко бросающимся в глаза. У многих сумеречных и ночных бабочек небольшая часть задних крыльев остается видимой в позе покоя. И вот, именно эта часть задних крыльев обладает криптической окраской, тогда как остальная часть их, скрытая от взора насекомоядной птицы, этой криптической окраски не имеет.

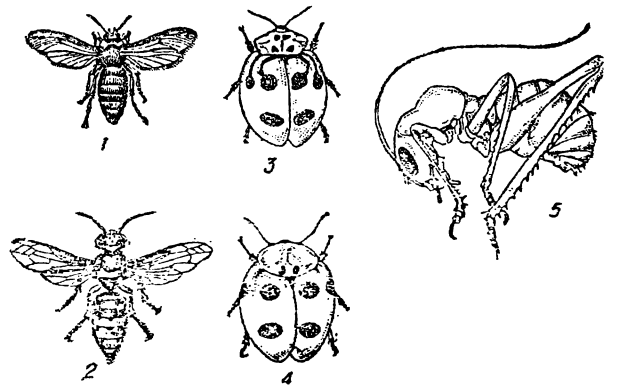


Рис. 117. Примеры мимикрии

1 — стеклянница (бабочка Sesia apiformis), 2 — шершень. Бабочка имитирует шершня. 3, 4 — клопы, подражающие божьим коровкам (Prosopiecta (Agroplagiata) (3) и P. Semperi (4). 5 — прямокрылое Eurycorypha, подражающее муравьям. Черточка показывает естеств. размеры. Длинные антенны — толстые у основания и тонкие на конце — имитируют короткие антенны муравьев, так как тонкий участок незаметен. (По разным авторам)

Очевидно, что в подобных случаях столь же нелепо говорить об упражнении, влиянии пищи, света, температуры, влаги и т. п. и т. п., как и в предшествующих примерах.

Если, таким образом, явления криптического сходства и мимикрии с указанных точек зрения необъяснимы, то, напротив, они получают удовлетворительное объяснение в свете теории отбора.

В самом деле, из описанных выше факторов совершенно ясно, что криптическое сходство и мимикрия — полезны для их обладателей. Все те наследственные изменения, которые обусловливали возникновение

криптического сходства, удерживались в силу их полезности. Следовательно, из поколения в поколение естественным путем совершался отбор на криптические качества.

Аналогичным образом объясняется и мимикрия. Было, например, установлено, что из яичек одной и той же формы P. dardanus могут появиться самки трёх указанных выше типов. Следовательно в известной местности могут появиться различные формы самок P. dardanus, но фактически сохранятся те из них, которые лучше других имитируют местную модель. Остальные, даже если бы появились, имеют значительно меньше шансов на выживание, так как в данной местности нет соответственной несъедобной модели, и следовательно, птицы будут уничтожать таких «беспочвенных» имитаторов.

Это общее объяснение требует, однако, некоторой расшифровки. Если мы, например, попытаемся проанализировать криптическое сходство каллимы с листком, тотчас обнаружится, что оно слагается из очень большого числа элементов. Сходство каллимы с листовой пластинкой носит детальный, а не общий характер. Такова общая листовидная форма сложенных крыльев, балансиры, которые в сложенном виде соответствуют черенку листа; срединная линия криптического рисунка крыла, имитирующая срединную жилку листа; элементы бокового жилкования; пятна на крыльях, имитирующие грибковые пятна на листьях, общая окраска нижней стороны крыльев, имитирующая цвет сухого кофейного листа, наконец, поведение каллимы, использующей свое криптическое сходство с листом при помощи соответственной позы покоя.

Все эти элементы криптической окраски, формы и поведения не могли возникнуть внезапно. То же справедливо и для описанных случаев мимикрии. Такое внезапное образование всех перечисленных элементов было бы чудом. Однако, чудес не бывает, и совершенно ясно, что криптические элементы каллимы слагались исторически. С точки зрения теории отбора, криптическое сходство и мимикрия возникли, как случайное и притом приблизительное сходство. Однако, раз возникнув, оно затем, как полезное, сохранялось. Удержавшись в поколениях, начальное криптическое сходство было выражено у разных особей в разной степени и в различном числе элементов. У одних особей криптический эффект данного признака (например, цвет крыла) или эффект сходства с несъедобной формой был совершеннее, чем у других. Однако, естественно, что при наличии в данной местности зорких насекомоядных птиц, преимущество имели особи с наивысшим эффектом и наибольшим числом криптических признаков или признаков мимикрии.

Таким образом, в длинных рядах поколений выживали формы, наиболее криптически совершенные. Естественно, таким образом, что криптическое сходство и мимикрия необходимо совершенствовались. Каждый криптический признак усиливался, а число таких криптических признаков накапливалось. Так исторически слагался, например, описанный выше комплекс криптических признаков каллимы. Из сказанного не следует, конечно, что организм, как целое — простой результат суммирования признаков. Криптические эффекты безусловно накапливались, но это накопление всегда связано с общей перестройкой организма в результате комбинирования путем скрещивания. Этот вопрос рассматривается ниже.

Однако, если криптическое сходство и мимикрия должны были в ходе истории совершенствоваться, то тогда следует ожидать, что различные виды, например, виды бабочек, должны находиться и в геологической современности на различных ступенях этого приспособительного совершенства. То, что теоретически ожидается, действительно и наблюдается в природе. В самом деле

криптическая окраска и форма у разных видов выражена с разной степенью совершенства. В ряде случаев насекомое не имеет специальных криптических признаков. Однако, его окраска соответствует общему колориту местности, например, лесу. Например, многие пяденицы, распластав крылья, сидят на белой коре берёзы и имея темные крылья, резко выделяются на светлом фоне коры. Тем не менее они остаются незаметными, так как похожи на одно из возможных черных пятен коры этого дерева. Подобные случаи весьма распространены. Автор этих строк наблюдал одну сумеречную бабочку из семейства Notodontitae — Lophopteryx camelina. Со сложенными крыльями бабочка напоминает желтую щепочку коры. Бабочка слетела с дерева и «застряла» в хвое сосны, недалеко от земли, сохраняя полную неподвижность. Хорошо видимая на зеленом фоне, она все же не бросается в глаза благодаря сходству с желтой щепочкой. Сброшенная в сачок, она оставалась в состоянии танатоза, и ее сходство со щепочкой коры продолжало вводить в заблуждение. Подобные явления приблизительного сходства с одним из возможных в данной обстановке предметов могут быть названы неспециальной криптической окраской. От таких случаев можно найти множество переходов к более специальному сходству.



Рис. 118. Некоторые примеры криптического сходства

1 — бабочка Polygonium c album, 2 — бабочка Diphtera alpium. Первая сходна с сухим листом, вторая — с лишайниками. (Из Ламперта)

Наша Polygonium c-album, например, садясь на лесную подстилку, становится похожей на обрывок засохшего листа (рис. 118). Бабочка Diphtera alpium, садясь на кору, имитирует рисунок и цвет лишая (рис. 118) и т. д. В этих случаях вопрос идет о более специальной криптической окраске.

Подобрав ряды видов от неспециальной до криптической окраски, мы получим картину развития этого явления. Однако, еще убедительнее тот факт, что совершенствование криптических признаков можно констатировать в пределах одного вида. Так, Шванвич (1940) показал, что в пределах одного и того же вида бабочки Zaretes isidora можно установить несколько форм, у которых криптические признаки (сходство с сухим листом) достигают различной степени совершенства. На рис. 119 показана более примитивная форма Zaretes isidora forma itis. Как видим, вдоль заднего крыла тянется продольная полоса (Up), имитирующая срединную жилку сухого листа. Однако эта имитация еще несовершенна. Продолжение «срединной жилки» листа в пределах переднего крыла пока еще неясно, а кроме того, криптический эффект снижен наличием других полос (E^3, Ua, E^3p), которые нарушают сходство с срединной жилкой листа. У другой формы — Zaretes isidora f. strigosa — (рис. 119) сходство с листом значительно больше. Срединная «жилка» (Up) явственнее, E^3 частично распалась, Ua — в состоянии полного разрушения, точно так же, как E^3p. На переднем крыле срединная жилка значительно развилась, а серия темных полос в основании переднего крыла охвачена процессом деградации. Благодаря этому эффект имитации срединной жилки листа усилился. Если мы теперь сравним этих бабочек с каллимой (рис. 119), то увидим, что у нее криптический эффект еще совершеннее. Так у Zaretes продолжение линии, имитирующей срединную жилку листа, на переднем крыле несколько смещено. У каллимы этого не наблюдается.

Таким образом, на примерах обеих форм и каллимы выявляется, что сходство с листом с очевидностью достигается путем последовательного смещения и разрушения всех тех частей рисунка, которые нарушают криптический эффект. Этот пример показывает, что сходство с листом возникло не вдруг, а развивалось и совершенствовалось.

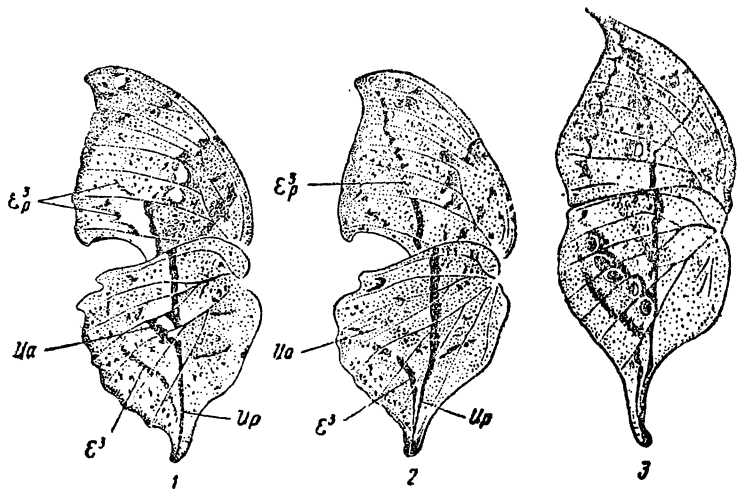


Рис. 119. Развитие мимикрии

1 — Zaretes isidora itis, 2 — Zaretes isidora strigosa, 3 — Kallima inachis. См. текст, стр. 280 (По Шванвичу). Часть обозначений автора опущена

При этом обе формы — Zaretes forma itis и f. strigosa — являются примерами различных степеней достигнутого эффекта. Эти явления вполне соответствуют теории отбора и являются, следовательно, косвенным доказательством его.

Однако, еще знаменательнее тот факт, что срединная жилка крыла каллимы возникла частично за счет иных элементов рисунка, чем у Zaretes. Следовательно, один и тот же эффект имеет разное происхождение. Разными путями достигнута имитация листовой пластинки. Совершенно очевидно, что фактором, обусловившим эти результаты, были не климат и не упражнение, а глаз хищника. Птицы истребляли формы, менее сходные с листом, а формы, более сходные с ним, выживали.

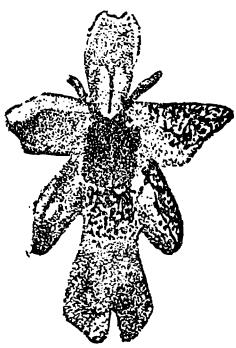


Рис. 120. Орхидея Ophrys muscifera (Из Козо-Полянского)

Что касается психических факторов, якобы вызывавших описываемые явления, то лучшим доказательством, опровергающим это нелепое представление, являются случаи мимикрии у растений, когда, например, моделью служит насекомое, а имитатором является цветок.

На рис. 120 показан цветок орхидеи Ophrys muscifera, необычайно похожий на шмеля. Сходство это основано на следующем:

1) Цветок опыляется насекомыми. 2) Цветок не имеет запаха, а опыляющее его насекомое не ищет нектара и не получает его. 3) Посетителями цветка являются только самцы. 4) Цветок, в известной мере, похож на самку того же вида насекомого. 5) Самец, садясь на цветок, ведет себя так же, как при копуляции с самкой. 6) Если удалить части цветка, вызывающие сходство его с самкой, то цветок не привлекает самцов (Козо-Полянский, 1939). Все эти особенности позволяют утверждать, что криптические признаки цветка являются замечательным приспособлением к опылению. В данном случае совершенно ясно,

что ни теория «упражнения», ни влияние климатических и психических факторов — ничего не объясняют. Описанный случай понятен только точки зрения теории отбора и является одним из изящнейших косвенных доказательств его (Козо-Полянский, 1939).

К этому же выводу приводит и изучение основных закономерностей мимикрии. Приводим главнейшие из этих закономерностей (Карпентер и Форд, 1936).

а) Мимикрия сказывается только на видимых или так называемых *визуальных* признаках.

б) Систематические признаки модели и имитатора могут быть и, как правило, являются совершенно различными (т. е. они принадлежат совершенно различным систематическим группам). Но по видимости (визуально) имитатор необычайно похож на модель.

в) Имитатор и модель, как правило, занимают *одну и ту же область распространения*.

г) Имитаторы и модель летают *совместно*.

д) Имитатор отклоняется от обычного облика той систематической группы, к которой он принадлежит.

Эти закономерности не могут быть объяснены упражнением в сходстве с моделью. Нелепость этого «объяснения» самоочевидна, в особенности в отношении имитаторов-растений. Не менее нелепо это объяснение в отношении насекомых, которые как раз дают наибольшее число примеров мимикрии. Вообще не может быть и речи о том, чтобы животное, а тем более растение, путем упражнения имитировало свою внешность под модель. Можно было бы предположить, что модель и имитатор, живя совместно, подвергаются влиянию одних и тех же факторов, а потому и сходны.

Оказывается, однако, что пища модели и имитатора, а также среда, в которой они развиваются, сплошь и рядом глубоко различны. Поэтому и физиологическое объяснение мимикрии ничего не дает. Только теория отбора удовлетворительно объясняет мимикрию. Как и криптическая окраска, мимикрия возникла и развивалась в виду ее полезности. Приобретение имитирующих признаков повышает потенциал выживаемости, а следовательно, и биотический потенциал вида. Поэтому отбор шел в направлении развития имитирующих признаков через уничтожение менее удачных имитаторов. Дальше мы увидим, что этот вывод был подтвержден экспериментально.

4. *Апосематические окраски и формы*. Из предшествующего изложения видно, что в основе явлений мимикрии лежит сходство имитатора с моделью. Это сходство основано на том, что, например, модель несъедобна, и следовательно, сходство с ней обманывает врага, «принимающего» съедобное насекомое за несъедобное. Таким образом, в своем происхождении виды-имитаторы с очевидностью связаны с видами-моделями. Несъедобность обусловлена неприятным запахом, ядовитыми или жгучими свойствами выделений, жалящими органами и т. п. Эти свойства связаны, как правило, с яркими и заметными окрасками, резкими рисунками, например чередующимися темными и ярко желтыми полосами, как это мы видим у ос, или ярким красным, или желтым фоном, на котором имеются черные пятна (как у божьих коровок) и т. п. У несъедобных гусениц многих бабочек окраска очень яркая и пестрая. Этими яркими красками и рисунками насекомое как бы «заявляет» о своей несъедобности, например, птицы личным опытом научаются различать таких насекомых и, как правило, не трогают их. Отсюда становится понятным, что сходство с такими несъедобными насекомыми имеет полезное значение и приобретает роль визуального приспособления, которое и развивается у съедобных насекомых. Отсюда и возникает явление мимикрии. Дальше мы увидим, что это объяснение мимикрии было

подтверждено экспериментально. Предостерегающие окраски и рисунки получили название апосематических, а соответственные мимикрические рисунки — псевдоапосематических.

5. Остановимся, наконец, на явлениях распознавательной окраски, связанной иногда с соответственным поведением. Примером может служить распознавательная окраска у камышницы (Житков и Бутурлин, 1916). Окраска перьевого покрова этой птицы — криптическая. Только подхвостье окрашено в чистый белый цвет. Камышница придерживается густых болотных зарослей. Выводок птицы состоит примерно из 12 птенцов. Держать эту группу птенцов в сборе, в условиях густых зарослей, трудно. Птицы могут легко отбиться от своей матери, потерчть ее из виду и сделаться добычей даже мелких хищников. И вот камышница, пробираясь в зарослях, высоко поднимает свой хвост, обнажая белое подхвостье, которое служит для птенцов «путеводным знаком», руководствуясь которым они безошибочно следуют за матерью.

Таким образом, белое подхвостье камышницы — приспособление, повышающее выживаемость потомства.

Описанный случай интересен, однако, и с другой стороны. Белое подхвостье имеется у многих птиц, и оно может и не иметь описанного выше значения. Подобные замечания и делались антидарвинистами, указывавшими, что признак возникает и без отношения к его полезности.

Однако, это замечание — лишь свидетельство непонимания теории отбора. Признак становится приспособлением лишь в условиях определенных отношений с окружающей жизненной обстановкой. В других условиях он может быть индиферентным. Таким образом, разобранный пример — лишнее свидетельство того факта, что приспособление не есть нечто абсолютное, а лишь явление отношений данного признака к конкретным условиям среды (глава VI).

6. Особенности адаптивных признаков энтомо-орнито-и териофильных цветов. Мы уже описывали приспособления энтомофильных цветов к опылению их насекомыми. Возникновение этих приспособлений под влиянием отбора самоочевидно, так как никакими другими теориями объяснить прилаженность энтомофильных цветов к насекомым невозможно.

Не менее яркими примерами действия отбора являются адаптивные признаки орнито-и териофильных цветов.

Орнитофильные цветы приспособлены к опылению их птицами. Птицы ориентируются зрением. Цветы должны быть ярко окрашенными, тогда как запах не имеет значения. Поэтому орнитофильные цветы, как правило, не имеют запаха. Однако, они обладают яркой окраской, привлекающей птицу. Например цветы, опыляемые колибри, имеют яркую красную, голубую или зеленую окраску, соответствующую чистым цветам солнечного спектра. Если в пределах одной и той же группы растений имеются орнитофильные формы, то они-то и обладают цветами спектра, а другие подобной окраски не имеют. Таким образом, совершенно очевидно, что орнитофильная окраска цветов — приспособление к посещению их птицами. Однако, наиболее замечательно, что орнитофильные цветы приспособлены к птицам не только по окраске, но и по своему строению. Так, у них наблюдается увеличение прочности цветов за счет развития механических тканей (у ксерофитов) или повышения тургора (у растений влажных тропических областей). Орнитофильные цветы выделяют обильный жидкий или слизистый нектар.

У цветка орнитофильного растения Holmskioldia sanguinea (рис. 121) чашечка сростнолепестная. Она произошла путем слияния пяти листовых органов и имеет форму воронки огненно-красного цвета. Венчик цветка, того же цвета, имеет форму охотничьего рога. Тычинки изогнуты и выступают несколько наружу, как и пестик. Цветок не имеет запаха; наибольшее выделение нектара — ранним утром, в часы полета нектарницы Cirnirys pectoralis. Птицы погружают свой изогнутый клюв в венчик, садясь на цветок, или останавливаясь перед ним в воздухе, наподобие колибри, т. е. трепеща крыльями. Клюв в точности соответствует изгибу венчика. Впечатление таково, что клюв

кажется отлитым по форме венчика, а последний подобен маске птицы. Когда клюв погружен, пыльники прикасаются к перьям лба и опыляют его. При посещении другого цветка пыльца легко попадает на рыльце и происходит перекрестное опыление (Porsch, 1924).

Наконец, остановимся на цветах, которые можно назвать териофильными, т. е. приспособленными к опылению их млекопитающими, в частности, летучими мышами. Териофильные цветы обладают рядом своеобразных признаков. Летучие мыши легко могут повредить цветок. В связи с этим териофильные цветы, приспособленные к опылению летучими мышами, отличаются необычайной прочностью тканей, а отдельные их части (как и в случае орнитофильных цветов) срощены друг с другом. Так как летучие мыши летают в сумерки, то териофильные цветы издают запах только в это время. В сумеречные же часы у них наблюдается и выделение нектара (Porsch). Со своей стороны и некоторые летучие мыши, пользующиеся цветами, приспособлены к последним. Так у длинноязычного вампира (Glossophaga soricina) морда вытянута, а язык удлинен и снабжен щеткой, набирающей нектар.

Таким образом, строение и раскраска цветка, характер запаха или его отсутствие, а также время выделения нектара оказываются с поразительной точностью приспособленными к посетителям (бабочкам, шмелям, птицам, млекопитающим), соответствуя их организации, времени полета, особенностям поведения.

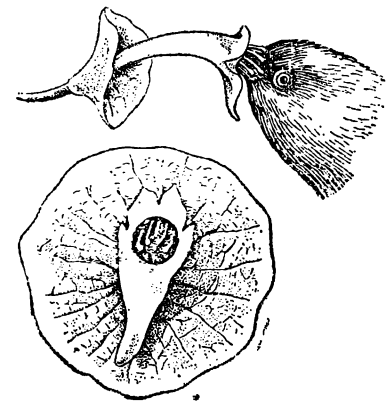


Рис. 121. Цветок орнитофильного растения Holmskiold'ia Sanguinea и нектарница Cinnirus pectoralis, сосущая нектар. (По Поршу)

Едва ли нужно доказывать, что без теории отбора все описанные приспособления пришлось бы отнести за счет совершенно непостижимой и таинственной «способности» приобретать целесообразное строение, во всех деталях приспособленное к посетителям цветов. Напротив, теория отбора дает вполне естественное объяснение описанным явлениям. Акт опыления перекрестников является жизненно важным качеством, без которого воспроизведение потомства затруднительно. Поэтому чем лучше приспособлено растение к своему опылителю, тем больше у него шансов на размножение.

Таким образом, приспособления неизбежно оттачивались до степени высокого совершенства, там, где они были биологически необходимы.

Замечательно, что это совершенство и точность приспособления особенно высоки, когда цветок посещается только одним определенным потребителем нектара. Если этого нет, то приспособления к ним, как правило, носят более общий, универсальный характер.

7. Остановимся теперь на островных бескрылых насекомых, как примере косвенного доказательства естественного отбора. Ссылаясь на Уолластона, Дарвин указывал на тот факт, что на о. Мадера из 550 видов жуков 200 видов неспособны к полету. Явление это сопровождается следующими признаками. Ряд фактов указывает на то, что сплошь и рядом летающие жуки заносятся ветром в море и погибают. С другой стороны, Уолластон заметил, что мадерские жуки прячутся, пока дует ветер и нет солнца. Далее, было констатировано, что бескрылые насекомые особенно характерны для сильно обдуваемых ветрами островов. Из этих фактов Дарвин сделал вывод, что бескры-

лость насекомых таких островов выработана отбором. Летающие формы уносятся ветром и погибают, а бескрылые сохраняются. Следовательно, через постоянную элиминацию крылатых форм слагается нелетающая фауна обдуваемых ветрами океанических островов.

Эти предположения целиком подтвердились. Было выяснено, что процент бескрылых форм на обдуваемых ветрами островах всегда значительно выше, чем на материках. Так, на Кросетских островах на 17 родов насекомых — 14 бескрылы. На Кергеленских островах из общего числа восьми эндемичных видов мух только один вид имеет крылья.

Можно было бы, конечно, сказать, что отбор тут не причем. Например, у дрозофилы наблюдаются бескрылые мутанты. Следовательно, бескрылость — результат мутаций, а отбор только «подхватывает» мутацию, если она полезна, как это и имеет место на обдуваемых ветрами островах. Однако, именно бескрылость островных насекомых хорошо выявляет творческую роль отбора. Рассмотрим соответственный пример.

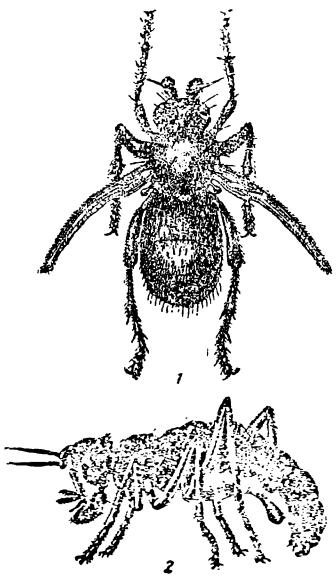


Рис. 122. Кергеленские мухи
1 — Amalopteryx maritima, 2 — Calycopiteryx Moseley. (По Хуну)

Одна из кергеленских бескрылых мух обладает кроме бескрылости другой чертой: она всегда держится на нижней стороне листьев растений, устойчивых против ветра. При этом лапки этой мухи снабжены цепкими коготками (рис. 122). У другой кергеленской мухи — Amalopteryx maritima — наряду с рудиментацией крыльев, бедра задних ног обладают сильной развитой мускулатурой, с чем связана способность мухи к прыжкам. Далее, этим насекомым свойственно интересное поведение. Как только солнце покрывается тучами (предвестник ветра), нелетающие насекомые тотчас скрываются, уходя в грунт, прячась в гущу травянистой растительности, перемещаясь на нижнюю сторону листьев и т. п. Следовательно, бескрылость или рудиментация крыльев связана с целым рядом других особенностей организации и поведения. Легко видеть несводимость таких «островных» качеств в одной мутации. Вопрос идет о накоплении, действием отбора целого комплекса «островных» признаков.

Одним из замечательнейших косвенных доказательств естественного отбора являются особенности кергеленских цветковых растений. На этих островах нет растений, опыляемых насекомыми. Этот факт станет понятным, если вспомнить, что полёт связан с гибелью. Поэтому на обдуваемых ветрами кергеленских островах имеются только ветроопыляемые растения. Очевидно, что насекомоопыляемые растения не смогли удержаться на островах за отсутствием соответственных насекомых. В связи с этим у кергеленских цветковых исчезли и приспособления к опылению насекомыми, в частности яркая окраска. Например, у гвоздичных (Lyallia, Colobanthus) лепестки лишены яркой окраски, а у местных лютиковых (Ranunculus crassipes, R. trullifolius) лепестки сведены до степени узких полосок. По указанным выше причинам флора кергеленских островов поражает бедностью красок и, по словам одного из наблюдавших ее натуралистов, приобрела «меланхолический оттенок». Эти явления необычайно ярко выявляют действие естественного отбора.

8. Адаптивное поведение, как косвенное доказательство отбора. Поведение животных во многих случаях ясно свидетельствует на то, что оно сложилось под влиянием отбора. Кафтановский (1938) указывает, что кайры кладут свои яйца на карнизах, густо заселенных другими кайрами. Из-за каждого места между птицами происходят жестокие драки. Новоприбывшую кайру остальные птицы встречают чувствительными ударами крепкого клюва. Тем не менее кайра упорно придерживается этих густо заселенных карнизов, несмотря на то, что рядом имеются свободные. Причины такого поведения объясняются весьма просто. Кафтановский указывает, что диффузные, т. е. редко населенные колонии подвергаются нападениям хищных чаек, тогда как на густо населенные колонии последние не решаются нападать или легко отгоняются коллективной атакой.

Ясно, как выработался инстинкт колониальности у кайр. Особи, не обладавшие такими инстинктами, подвергаются непрерывной элиминации, и в наиболее благоприятном положении оказываются особи, стремящиеся отложить яйцо в среде густо населенной колонии птиц.

Особенно показательны примеры адаптивного поведения, связанного с чисто инстинктивными действиями, например, у насекомых. Сюда относится, например, деятельность многих перепончатокрылых, в том числе некоторых ос-парализаторов, описанных Фабром и другими исследователями. Некоторые осы нападают, например, на пауков, поражают при помощи своего жала их нервные центры и откладывают на тело паука свое яичко. Вылупившаяся личинка питается живой, но парализованной добычей. Оса, парализующая паука, безошибочно поражает жалом его нервные центры, а с другой стороны, паук, агрессивный по отношению к другим насекомым, оказывается беспомощным против того вида осы, которая является его специфичным врагом. Такая пара конкретных видов — оса и паук, хищник-парализатор и его жертва, следовательно, как бы приспособлены друг к другу. Оса нападает только на определенный вид пауков, а паук оказывается беззащитным в отношении определенного вида осы. Совершенно очевидно, что формирование такой зафиксированной связи между двумя конкретными видами объяснимо только на почве теории отбора. Вопрос идет об исторически возникших связях между формами, наиболее подходящими друг к другу в описанных отношениях.

Перейдем к прямым доказательствам существования в природе естественного отбора.

§ 9. Прямые доказательства естественного отбора. Значительное число прямых доказательств естественного отбора было получено при помощи соответственных полевых наблюдений. Из относительно большого числа фактов приведем лишь некоторые.

1. Во время бури в Новой Англии погибло 136 воробьев. Бэмпес (Bumpes, 1899) исследовал длину их крыльев, хвоста и клюва, причем выяснилось, что гибель имела избирательный характер. Наибольший процент погибших составляли воробьи, отличавшиеся либо более длинными, чем у нормальных форм, либо, напротив, более короткими крыльями. Таким образом, оказалось, что в данном случае имел место отбор на среднюю норму, тогда как уклоняющиеся формы погибли. Здесь налицо действие отбора, основанного на неравенстве особей по отношению к элиминирующему фактору — буре.

2. Уэлдон (Weldon, 1898) установил факт обратного порядка — выживание в обычных условиях одной внутривидовой формы, а в измененных условиях — другой. Уэлдон изучал изменчивость одного краба, у которого существует определенное соотношение между шириной лба и длиной тела, выражающееся в том, что при изменении длины тела изменяется также и ширина лба. Было найдено, что в промежуток времени от 1803 по 1898 год средняя ширина лба у крабов опре-

деленной длины постепенно уменьшилась. Уэлдон установил, что это изменение связано с адаптивными изменениями, зависимыми от возникновения новых условий существования. В Плимуте, где производились наблюдения, был выстроен мол, ослабивший действие приливов и отливов. Вследствие этого морское дно плимутского берега стало интенсивно засоряться частицами почвы, приносимой реками и органическими осадками сточных вод. Эти изменения повлияли на фауну дна, и Уэлдон поставил в связь с ними и изменения ширины лба крабов. Для проверки этого был поставлен следующий опыт. Крабы с более узким и более широким лбом были помещены в аквариумы. Вода содержала примесь глины, которая при помощи мешалки оставалась во взмученном состоянии. Всего в аквариумах было размещено 248 крабов. Вскоре часть крабов (154) погибла, и оказалось, что все они принадлежали к «широколобой» группе, тогда как остальные 94, выжившие — к «узколобой». Было выяснено, что у последних фильтрация воды в жаберной полости проходит совершеннее, чем у «широколобых», что и явилось причиной гибели последних. Таким образом, в условиях чистого дна «узколобые» формы не имели преимущества и количественные соотношения не были в их пользу. При изменении же условий начался отбор на «узколобость».

Описанный пример бросает свет и на элиминацию воробьев (1). Некоторые авторы считают результаты наблюдений Бэмпеса доказательством того, что отбор ничего нового не создает, а только сохраняет среднюю норму (Берг, 1921). Результаты наблюдений Уэлдона опровергают это. Очевидно, что в условиях, типичных для данной местности, выживает средняя норма. В других условиях средняя норма может элиминироваться и выживут уклоняющиеся формы. Ясно, что на протяжении геологического времени при изменении условий, как правило, будет происходить именно последнее. В новых условиях выдвинутся и новые особенности.

Зависимость эволюции от условия среды очень ясно видна из следующего примера.

3. Гаррисон (Harrison, 1920) наблюдал численные соотношения особей бабочки Oporabia autumnata, живущей в двух различных участках леса в районе Кливленда (Иоркшир, Англия). По данным Гаррисона, около 1800 года, смешанный лес, состоявший из сосны, березы и ольхи, был разбит на две части. После бури в южной половине леса часть сосен погибла, и они оказались замещенными березой. Напротив, в северной части берёзы и ольхи стали редкими. Таким образом, лес оказался разбитым на две стации: в одной господствовали сосны, а в другой — берёзы.

В этом-то лесу и жила упомянутая бабочка. В 1907 году было замечено, что популяция ее диференцировалась на две формы — темнокрылую и светлокрылую. Первая господствовала в сосновом лесу (96%), а вторая — в березовом (85%). Сумеречные птицы (козодои) и летучие мыши поедали этих насекомых, и Гаррисон находил на лесной подстилке крылья уничтоженных бабочек. При этом оказалось, что в темном сосновом бору крылья, лежавшие на земле, принадлежали преимущественно светлой форме, хотя численное отношение темной разновидности к светлой в сосновом лесу было 24 : 1. Следовательно, в темном лесу птицы и летучие мыши хватали именно светлую разновидность, как более заметную. В этом примере ясно видно, что соответствие между окраской бабочки и колоритом ее стации постоянно поддерживается действием естественного отбора.

Перейдем теперь к экспериментальным доказательствам естественного отбора. Последние, по преимуществу, касаются защитного действия криптической, сематической и апосематической окраски и мимикрии.

4. Поултон (Poulton, 1899) экспериментировал с 600 куколок крапивницы. Куколки были расположены на различных цветных фонах, соответствующих и не соответствующих их окраске. Оказалось, что в случае соответствия окраски куколок — окраске фона, суммарно птицами было уничтожено 57% их, тогда как на неподходящем фоне, на котором куколки были хорошо заметны, было уничтожено 90%. Аналогичные опыты были предприняты Чеснолой (di-Cesnola, 1904), который показал, что богомолы, посаженные на фон, не соответствующий их окраске, были нацело уничтожены птицами. Методика этих исследователей была, однако, элементарна. Чеснола экспериментировал с небольшим количеством богомолов.

Значительно убедительнее данные Беляева и Геллера.

5. Беляев (1927), как и Чеснола, экспериментировал с богомолами. Площадка размером 120 *м*² была очищена от высоких растений и приобрела блекло-бурый цвет. На площадке были размещены 60 богомолов, привязанных к колышкам, вбитым в землю на расстоянии 1 *м* один от другого. Богомолы были бурые, соломенно-желтые и зеленые, причем бурые богомолы были плохо заметны на блекло-буром фоне площадки. Истребителями служили чеканы-каменки, державшиеся на ограде площадки и поедавшие богомолов. Результаты опытов оказались следующими:

ТАБЛИЦА 13

Богомолы \ Даты	3/IX	4/IX	5/IX	6/IX	7/IX	8/IX	9/IX	10/IX	11/IX
Зеленые	—	—	1	—	—	—	1	—	—
Желтые	—	—	1	—	—	3	1	1	—
Бурые	—	—	—	—	—	1	—	—	—
			2			4	2	1	

Богомолы \ Даты	12/IX	13/IX	14/IX	15/IX	16/IX	Всего уничтожено
Зеленые	5	—	2	—	2	11/55%
Желтые	3	—	1	—	2	12/60%
Бурые	1	—	2	—	—	4/20%
	9				4	27/45%

Таким образом в опыте явственно показан процесс отбора.

Аналогичные данные на большом материале показаны Геллером (Heller, 1928). Насекомые были посажены на опытные площадки в шахматном порядке. Истребителями были куры. Результаты сведены в табл. 14.

Как видим, произошел явственный отбор, так как насекомые, не соответствующие окраске грунта, уничтожены на 95,2%, а в случае гомохромии, напротив, выжили 55,8%.

Опыты Беляева и Геллера интересны и в другом отношении: они показывают, что гомохромия не дает полной гарантии выживаемости, а только повышает биотический потенциал данной формы. Наконец, нужно подчеркнуть еще один вывод. Богомолы принадлежали

ТАБЛИЦА 14

Окраска насекомых	Общее количество насекомых	Из них уничтожено	%	Остались в живых	%
Соответствовала окраске грунта (гомохромия)	1078	477	44,2	601	55,8
Не соответствовала (гетерохромия)	1078	1027	95,2	51	4,8

к одному виду, и их цветовые различия являются внутривидовыми вариациями. Опыты Беляева и Геллера показали, таким образом, что отбор идет внутри популяции вида.

6. Каррик (Carrik, 1936) экспериментировал с гусеницами, наблюдая защитное значение криптической окраски. Он установил, что крапивник, например, не замечал гусениц пяденицы, имеющих криптическую окраску. Однако, достаточно было гусенице пошевелиться, как тотчас крапивник атаковал ее. Подобные наблюдения были сделаны и другими авторами, и они доказывают, что криптическая окраска тесно связана с криптическим поведением (позой покоя) и охранительными движениями.

7. В приведенных выше примерах показано истинное значение криптической окраски. Перейдем теперь к значению мимикрии. Мостлер (Mostler, 1935) попытался установить, в какой мере оказывают действие апосематическая и псевдоапосематическая окраска. Мостлер экспериментировал с осами, шмелями и пчелами, а также с мухами, имитирующими первых. На большом материале было показано, что птицы, как правило, не едят перепончатокрылых, кроме птиц, специально приспособленных, что связано, повидимому, со вкусовыми рефлексами. Этот рефлекс вырабатывается в порядке личного опыта. Когда молодым птицам были предложены мухи, имитирующие перепончатокрылых, они их первоначально ели. Однако, когда им предварительно предложили перепончатокрылых, и у них выработался отрицательный рефлекс на этих насекомых, они перестали брать и мух имитаторов. Опыт блестяще показал значение апосематической и псевдоапосематической окраски.

Следующий опыт особенно важен. Мюльман (Mühlmann, 1934), экспериментируя с птицами, использовал, в качестве пищи, мучных червей. Черви были окрашены безвредной краской, и птицы охотно их ели. После этого опыт был видоизменен. Птицам были предложены такие же окрашенные черви, но часть из них была окрашена смесью краски, с неприятными на вкус веществами. Птицы перестали брать таких червей, но они не брали и просто окрашенных, т. е. съедобных. Возникли отношения, напоминающие те, которые существуют между имитатором и моделью. Окрашенные неприятной смесью играли роль модели, просто окрашенные — имитатора. Было, следовательно, доказано, что сходство имитатора с моделью имеет защитное значение. Затем опыт был видоизменен следующим образом. Мюльман задался целью выяснить, в какой мере птицы способны различать рисунок. Краска наносилась на определенные членики тела червей, им придавался определенный рисунок, и в таком виде черви включались в описанный выше опыт. Оказалось, что птицы различали рисунки и не брали о п р е д е л е н н о р а с к р а ш е н н ы х червей, если последние были неприятны на вкус. Этот результат бросает свет на процесс совершенствования криптического рисунка. Если птицы различают

рисунок, то чем совершеннее, например, криптическое сходство крыла бабочки с листом, тем больше шансы ее на выживание. В свете опытов Мюльмана этот вывод приобретает высокую степень достоверности.

§ 10. Половой отбор. Теория полового отбора вызвала наибольшее число возражений, даже со стороны многих дарвинистов. Оказалось, что в ряде случаев ее применение может оспариваться и что, например, яркая окраска самцов может быть объяснена иначе. Так, Уоллес предполагал, что окраска и рисунок не влияют на выбор самок и что наибольшее значение имеет сила самца, которая и проявляется в более яркой окраске. Таким образом, Уоллес по существу отрицал половой отбор. Теорию полового отбора пытались отбросить на том основании, что она построена на антропоморфизме, т. е. на механическом перенесении эмоций человека на животных. Такая механическая экстраполяция человеческих представлений о красоте на животных действительно ошибочна. Мы, конечно, не знаем, что «думает индюшка» о щеголяющем перед нею индюке, однако мы не можем на основании простых наблюдений ни отрицать, ни защищать теорию полового отбора. Житков (1910) на основании ряда полевых наблюдений указывает, например, что токование тетеревов и бои турухтанов, сплошь и рядом, происходят без участия самок и что, следовательно, выбора самцов нет. Житков также указал, что на тетеревиных токах наиболее активные самцы дерутся в центральных частях тока. Остальные, более слабые и молодые, держатся на окраинах его, ближе к самкам, почему «с большей долей вероятия можно высказать предположение что на их долю выпадает нередко внимание самки».

Подобные факты как будто говорят против теории полового отбора. Было высказано также предположение, что яркая окраска самцов имеет не привлекающее значение, а устрашающее. Особенно подробно развил эту теорию Фаусек (1906). Несомненно, что теория устрашающей (угрожающей) окраски не может отрицаться.

Следует, однако, сказать, что указанные соображения по существу не опровергают теории полового отбора. Это прежде всего относится к упомянутым наблюдениям Житкова, по данным которого тетерева токуют и в отсутствии самок, а дерущиеся косачи (самцы тетерева) не обращают никакого внимания на самок и в случае их присутствия. Первое наблюдение показывает только, что приспособления к брачному периоду столь же относительны, как всякое приспособление (гл. VI). Поведение косачей на току становится приспособлением при наличии определенных отношений, а именно в присутствии самок. При других отношениях те же явления не имеют значения приспособлений к брачному периоду. Ничего другого данное наблюдение Житкова не доказывает. Что касается его второго наблюдения, то в настоящее время мы хорошо знаем о прямом влиянии токования на половое возбуждение самцов и самок. Можно думать, что именно токующие самцы после токования, в состоянии повышенного полового возбуждения, более активно сближаются с самками и, что именно они имеют наибольший успех, тогда как не участвующие в токовании и в драках самцы, вследствие отсутствия полового возбуждения, остаются в стороне. Таким образом, в случае тетеревов мы, возможно, имеем дело с той формой полового отбора, когда активной стороной является самец. Эта форма полового отбора, без сомнения, — частный случай естественного отбора. Сила самца, его вооружение, его приспособления к активной защите и нападению имеют большое жизненное значение в борьбе за существование. Например, большие клыки могут иметь значение и в борьбе за самку и в защите против врагов. Таким образом, в подобных случаях можно говорить о совпадении полового и естественного отбора, причем спа-

ривание с более энергичным и более сильным самцом (если его признаки и свойства наследственно обусловлены), разумеется, повышает жизненный уровень возникшей от таких самцов популяции. Такую форму полового отбора мы, безусловно, наблюдаем у высоко организованных млекопитающих (псовые, олени, котики) и у птиц. Если при этом возникают явления, описанные Житковым, то ведь нельзя же забывать относительности любых приспособлений и ожидать, что бо́льшая сила и лучшее вооружение во всех случаях обеспечивают спаривание именно данных самцов, а не других, более слабых. Во-вторых, при обсуждении реальности рассматриваемой формы полового отбора нужно учесть еще один фактор, а именно, высоту организации. Нельзя, например, «опровергать» теорию полового отбора, оперируя примерами из отношений между полами у низко организованных форм. Строго говоря, половой отбор, в отличие от естественного отбора, происходит через выбор соответствующих особей, и следовательно, связан с высоким развитием нервной системы и органов чувств. Поэтому можно утверждать, что значение полового отбора возрастает по мере повышения организации. С этой точки зрения интересна попытка Дж. С. Хаксли (1940) подойти к отношениям между полами в историческом аспекте. Он различает следующие три основные группы этих отношений. *A* — формы без скрещивания, у которых гаметы соединяются вне зависимости от какого-либо контакта между особями, например, путем высвобождения яиц и спермы в воду, как это мы видим у кишечнополостных, у аннелид и большинства костистых рыб. Естественно, что о половом отборе здесь не может быть и речи. *B* — формы со спариванием, однако, только для совершения койтуса, без последующего длительного сожительства полов. В этом случае мы видим развитие специальных приспособлений, привлекающих оба пола друг к другу. Сюда относятся две категории явлений: а) Развитие способности к спариванию с одной особью. Например: обнаружение противоположного пола с помощью органов обоняния, зрения, слуха, возбуждение половых рефлексов прикосновениями или обхватыванием (у некоторых крабов, у бесхвостых амфибий), половыми играми, стимулирующими спаривание (тритоны, некоторые двукрылые и т. п.), борьбой и устрашением (жуки-олени, ящерицы, колюшки, богомолы и т. п.). б) Развитие способности к спариванию более чем с одной особью с помощью: а) борьбы, б) токования, в) борьбы и токования (как это наблюдается у турухтанов, тетеревов, райских птиц). *C* — длительное сожительство полов не только на время койтуса, но и в ходе дальнейших отношений. Происходит спаривание а) с одной особью или б) с несколькими особями, причем спаривание связано с борьбой, или борьбой в комбинации с привлечением внимания и т. д. Сюда относятся связи между полами в пределах классов птиц и млекопитающих.

Схема Хаксли основана на прогрессивном развитии системы органов размножения, и в этом ее недостаток. Правильнее было бы строить эту схему на прогрессивном развитии нервной системы. В самом деле, едва ли правильно в одну рубрику помещать половые игры у тритонов и дрозофилы, отношения между самцами жуков-оленей и ящериц. Если классифицировать взаимоотношения между полами по уровню развития нервной системы, можно констатировать, что половой отбор, в своих типичных формах, проявляется у высших животных (позвоночных, в особенности у птиц и млекопитающих), способных к условно-рефлекторной деятельности.

Нужно только не забывать относительность значения полового отбора. Например, наисильнейший самец не всегда будет иметь наибольший успех. На тетеревиных токах койтус не всегда обеспечен только для участвующих в токовании самцов. Но в среднем наисильнейший

ше, наиболее активные самцы имеют все же больше шансов, чем стальные. Критика теории отбора первого типа, когда спаривание зависит от соревнования между самцами, основана на неправильном толковании теории приспособлений. Критики навязывают дарвинизму представление об а б с о л ю т н о м значении приспособлений, а затем, приводя случаи, когда такие приспособления не действительны, заявляют, что они вообще не имеют значения. В действительности, всякое приспособление, как мы знаем, относительно, и поэтому и половой отбор не всегда идет по схеме, предложенной Дарвином.

Центральное место в теории полового отбора занимает проблема ярких окрасок самцов многих птиц (и других животных, но особенно птиц). Ведь именно яркая, демаскирующая окраска самцов, противоречащая теории естественного отбора, требует объяснения. Дарвин и выдвинул остроумную теорию, согласно которой самки выбирают красивейших самцов.



Рис. 123. Волнистые попугайчики. Самцы (Из Мензбира)

Опровергнуть или подтвердить эту теорию можно только экспериментально. Данных по этому поводу мало. Приведем, однако, следующие результаты экспериментальных наблюдений (Cinat — Thomson, 1926) над половым отбором у волнистого попугайчика (Melopsittacus undulatus). У самцов этой птицы наблюдаются пышные перья, образующие воротник, который имеет некоторое число больших темных пятен (1—5) или 1—3 меньших размеров (рис. 123). Чем больше пятен, тем лучше развит воротник. По числу пятен, самцы были обозначены соответственно № 1, № 2, № 3 и т. д. Оказалось, что самки предпочитают самцов с бóльшим числом пятен. В клетку были посажены самцы № 2 и № 4. Все самки выбирали самцов № 4. Далее были сделаны следующие эксперименты. Самцам на воротники были подклеены дополнительные темные перья. Опытам были подвергнуты самцы № 4, № 3, № 2 и № 1. Контрольные опыты показали, что самки выбирают самцов № 3 и № 4. Этим самцам был оставлен их естественный наряд. Затем в вольеру были пущены «прикрашенные самцы» № 2 + 1 и № I + II (римские цифры обозначают число приклеенных перьев). Хотя их успех и был ниже ожидаемого, все же оказалось, что он был двойным по сравнению с их прежним успехом (когда эти самцы не имели подклеенных перьев). В другом эксперименте самцу № 4 (имевшему успех) был отрезан пышный воротник и удалены темные перья на нём. Он был пущен в вольеру и потерпел полную неудачу. При всей возможной неточности методики (данные были бы точнее с применением вариационной статистики), все же эти опыты показывают, что самки различают и выбирают самцов по их наряду.

Таким образом, существование полового отбора установлено экспериментально. Следует подчеркнуть, что в опытах Cinat-Thomson самки в ы б и р а ю т самцов, что подтверждает центральное положение теории полового отбора, как фактора, обусловливающего яркую окраску самцов.

Вопрос о половом отборе в последнее время получил интересное освещение в работах ряда авторов, в том числе Машковцева, который

на основании литературных данных и собственных наблюдений (Машковцев, 1940) пришел к выводу, что присутствие самца оказывает стимулирующее влияние на развитие яичника и количество яиц у самок. Большое значение имеет также общая обстановка брачного периода, наличие гнезда, появление весенней зелени, проталин и т. п. Если, например, самки сидят без самцов и без гнезда, то яичники развиваются лишь в малой степени. Напротив, если поставить гнездо и пустить самцов, то начинается быстрая овуляция (развитие яиц) и интенсивное развитие яичников. Таким образом, внешние экологические факторы, а равно гнездо и самец (его запах и внешний вид), влияют на самку, стимулируя овогенез. Если сопоставить эти данные хотя бы с опытами Cinat Thomson, становится ясным, что органы чувств (в первую очередь, органы зрения) имеют у птиц большое значение в возникновении полового возбуждения у самок. Признаки самца (а равно наличие гнезда и соответственной экологической обстановки), через органы чувств, повидимому, возбуждают деятельность гипофиза самки, выделяющего гонадотропный гормон (стимулятор функции яичника). Мы видим, что внешние раздражения и в особенности присутствие самца, — мощный фактор, усиливающий половую продукцию самки. Изложенные данные безусловно подтверждают основные положения теории Дарвина о половом отборе. При этом становится в высшей степени вероятным, что половой отбор, являясь особой формой естественного отбора, играет огромную роль, как фактор, повышающий плодовитость самки. Увеличение коэфициента размножаемости (при известных благоприятных общих условиях) ведет к повышению общего биотического потенциала вида. Этими отношениями снимается отрицательное значение демаскирующей окраски самцов, и она становится фактором прогрессивного развития и жизненного успеха вида.

Половой отбор и половой диморфизм. Из предшествующего изложения видно, что половой отбор связан с морфофизиологическими различиями между самцом и самкой. Известно, что самец и самка различаются по своим вторично-половым признакам и что эти последние возникают под влиянием мужского и женского половых гормонов, вырабатывающихся в половых железах. Опыты с пересадкой половых желез от самца к самке и от последней к самцу убедительно демонстрируют зависимость вторично-половых признаков от гормональной деятельности половых желез. Эти отношения позволяют, как будто, свести половой диморфизм к чисто гормональным воздействиям и видеть в них причины различий между самцом и самкой. При такой постановке вопроса теория полового отбора становится, как будто, излишней. Конечно, на низших ступенях филогенетического развития проблема полового диморфизма может быть решена на почве теории полового гормонального эффекта. Мы можем также считать, что половой диморфизм в этих случаях определяется генетическими факторами. Например, у круглых червей половой диморфизм выражен очень явственно, и самцы хорошо отличимы от самок по своим вторично-половым признакам, тогда как говорить о половом отборе, в пределах этой группы организмов, трудно. Ни соревнования между самцами, ни выбор самца самкой здесь не имеют места, хотя отношение между полами у нематод и должны быть отнесены ко второй рубрике Дж. С. Хаксли. Самец и самка вступают в койтус, причем ему предшествует обхватывание самцом тела самки. Самец обвивает ее хвостом, нащупывает половое отверстие и вводит свои спикулы, изливая затем семя из семяизвергательного канала. Эти явления не связаны с половым отбором. Многочисленные наблюдения автора над поведением самцов показывают, что койтус происходит в результате случайных встреч.

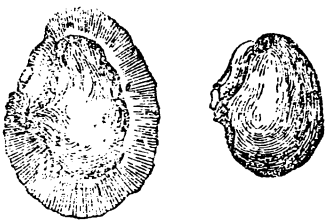
У высших животных — у беспозвоночных (насекомых), и тем более у позвоночных — половой отбор несомненен. Следовательно, возникает вопрос, что же является здесь причиной полового диморфизма — половой отбор или формообразующее влияние гормональных факторов? На этот вопрос должен быть дан такой ответ. Исторически половой диморфизм возник в его гормональных связях. Поэтому он и имеется у низших групп, у которых полового отбора нет. Однако, у высших форм, в особенности у птиц и млекопитающих, исторически гормональные факторы уступают ведущее место половому отбору, причем половой диморфизм приобретает значение особой формы изменчивости, служащей материалом для возникновения полового отбора. Яркая окраска, сила и вооружение самца — непосредствен-

:е следствие влияния половых гормонов. Однако, именно под влиянием полового отбора происходило преимущественное размножение потомства тех самцов, у которых их отличительные признаки были развиты наиболее полно и выразительно. Таким образом, через половой отбор внешних признаков усилился гормональный эффект половой железы и, следовательно, отбор на половой диморфизм.

§ 11. Доказательства творческого, видообразующего действия естественного отбора. Описанными выше фактами доказывается естественный отбор, как реальное явление природы. Однако, эти факты показывают лишь переживание приспособленных и гибель неприспособленных, не свидетельствуя о творческой, видообразующей роли отбора. Отбор в изложенных примерах только сохраняет, или уничтожает уже сложившиеся формы (в наблюдениях Уэлдона имеются, впрочем, элементы творческой деятельности отбора).

Следующие примеры показывают творческую, видообразующую роль отбора.

1. Наблюдения Н. В. Цингера над видообразованием у погремков (Alectorolophus). На девственных лугах, не подвергающихся укосу, встречается полупаразитное растение — погремок (Alectorolophus major). Растение это не встречается на укосных лугах, не имеет каких-либо приспособлений к условиям укосных лугов и цветет все лето, так как в популяции указанного погремка имеются наследственно раннецветущие и позднецветущие формы. Этот вид Цингер рассматривает, как исходный.



1 *2*

Рис. 124. Семена погремков

1 — типичная форма (крылатая), 2 — семя бескрылого погремка. (Из Мальцева)

На укосных лугах Цингер наблюдал следующее. В условиях поздних сенокосов отбором (механически производимым человеком) сохранились рано зацветающие формы Alectorolophus major, за счет которых обособилась летняя форма Al. aestivalis. Когда луга стали косить два раза в год, последняя форма в свою очередь разбилась на раннеспелую весеннюю форму Al. vernalis и позднеспелую Al. m. polycladus.

Не вдаваясь в анализ образования этих форм, обратимся к следующему подвиду Al. m. apterus, представляющему наибольший интерес.

В отличие от предшествующих видов, этот погремок обитает только в культурной ржи и во всех чертах своей морфофизиологической организации приспособлен к условиям развития ржи.

Наиболее характерной особенностью Al. m. apterus является строение его семян. У предшествующих форм семена имеют крылья, способствующие ветрорассеиванию семян. Семена Al. m. apterus крыльев не имеют (рис. 124). Далее, у остальных форм коробочки, в которых зреют семена, имеют расходящиеся створки, которые позволяют семенам по созревании выпадать наружу. Наличие крыльев обеспечивает развеивание семян, и таким образом, погремкам свойственен самосев. У Al. m. apterus (бескрылый погремок) коробочки по созревании семян не раскрываются, следовательно, бескрылый погремок неспособен к самосеву. Эти признаки бескрылого погремка — приспособление к хозяйственным мероприятиям человека. Так, во время жатвы семена Al. m. apterus не высыпаются из коробочек. Это происходит только во время обмолота ржи. Таким образом, семена бескрылого погремка попадают в обмолоченное зерно. Далее, во время провеивания семян ржи, бескрылые семена Al. m. apterus не отсеиваются (что неизбежно случилось бы с крылатыми семенами

других погремков) и следовательно, остаются при просеивании в семенах ржи, попадая, вместе с ними, в новый сев.

Цингер выяснил, что все описанные приспособления Al. m. apterus, составляющие его систематические признаки, выработаны отбором. Этот вывод вытекает из следующих данных. Цингер обнаружил, что у бескрылого погремка наблюдается некоторое количество коробочек с узкой щелью, через которую могут высыпаться семена. Этот признак с полным основанием можно рассматривать, как доказательство происхождения Al. m. apterus от форм с раскрывающейся коробочкой. Еще интереснее изменчивость семян бескрылого погремка. Цингер исследовал 195 семян одной коробочки и установил, что среди них оказалось: 60 бескрылых, 107 с крыльями в виде узкой оторочки, 25 с узкими, но заметными крыльями, 3 с развитыми крыльями.

Эти данные, в свете теории отбора, имеют выдающийся интерес. Мы имеем здесь ясную картину видообразования под влиянием отбора. У предков бескрылого погремка возникли мелкие неопределенные наследственные изменения. Одни формы имели полнокрылые семена, другие — с рудиментированными крыльями, третьи без крыльев. В условиях лугов полнокрылость обеспечивала рассеивание семян и, следовательно, распространение погремка.

Однако, в условиях культуры ржи в преимущественном положении оказались формы с недоразвитыми крыльями, так как такие семена при провеивании падали вместе с семенами ржи, а не уносились ветром прочь. Семена с крыльями в виде узкой оторочки имели еще больше шансов на падение в зоне провеиваемых семян ржи. Таким образом, полнокрылые семена, в условии культуры ржи, подвергались элиминации, а короткокрылые и бескрылые сохранялись и давали потомство. Следовательно, из поколения в поколение происходил отбор на бескрылость. Признак бескрылости усиливался, и такие формы оказались, в условиях культуры ржи, наиболее приспособленными. Наряду с этим, отбор шел и на нераскрывающуюся коробочку. Признак этот тоже оказался полезным, так как семена не выпадали преждевременно на землю. Только во время обмолота ржи коробочки открывались, и следовательно, семена погремка смешивались с семенами ржи. Поэтому формы с раскрывающимися коробочками подвергались (в условиях культуры ржи) элиминации, а неспособные к этому — сохранялись. Таким образом, во ржи обособилась популяция с бескрылыми семенами и замкнутыми коробочками. За счет этой популяции и образовался Al. m. apterus.

Цингером было, следовательно, показано, что эволюция бескрылого погремка шла через накопление и интенсификацию приспособительных признаков — факт, целиком подтверждающий теорию Дарвина.

2. Наблюдения над приспособительной дифференцировкой видов очанок (Euphrasia).

Веттштейн (Wettstein, 1900) производил наблюдения над различными видами очанок. Наиболее интересны его наблюдения над причинами образования двух видов очанки E. Rostkowiana и E. montana (рис. 125). Оба вида хорошо отличаются друг от друга. E. montana цветет весной и очень быстро растет. Отсюда относительно большая длина междоузлий и высоко поднятые примордиальные (рис. 125) листья. Напротив E. Rostkowiana цветет летом и осенью, причем рост стебля идет медленнее, междоузлия короткие, а примордиальные листья расположены у основания стебля. Разветвление последнего у E. Rostkowiana ниже, чем у E. montana, пристеблевые листья более заострены (рис. 125). Наряду с этими отличиями обе формы имеют ряд признаков сходства. Так, у обоих видов вегетативные части покрыты железистыми волосками — признак, который свойственен только

им и отсутствует у других видов того же рода. Подчеркивая большое сходство обоих видов, Веттштейн сделал предположение, что оба они происходят от общего предка, причем один из видов приспособился к условиям весны, а другой — лета. Для проверки этого положения обе формы были высеяны одновременно на лужайке. Прорастание семян наблюдалось в середине марта. Молодые растения E. montana быстро росли, при чем длина их стебля в среднем оставалась на уровне роста окружающего травяного покрова. 14-го мая растения уже зацвели.

Растения E. Rostkowiana долго оставались малорослыми и закрывались окружающими их формами. В период цветения E. montana достигали лишь нескольких сантиметров. 1-го июня часть опытных

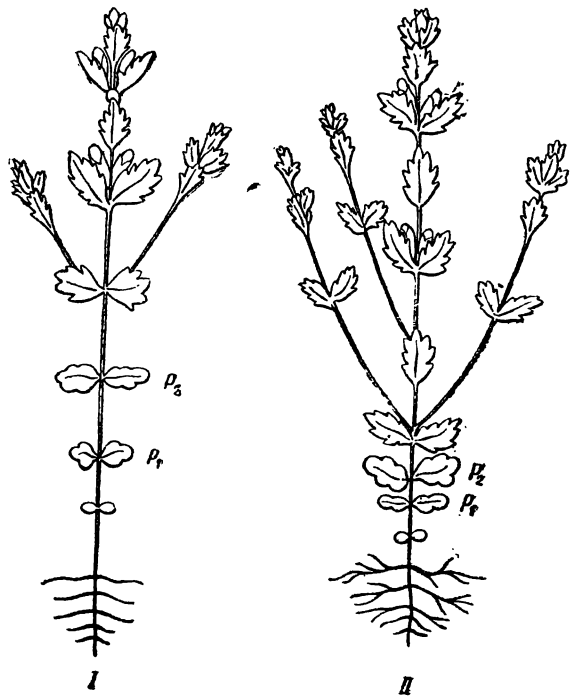


Рис. 125. Два вида очанок

1 — Euphrasia montana, 2 — E. Rostkowiana. P — примордиальные листья, b — пристеблевые (По Веттштейну)

экземпляров E. Rostkowiana были освобождены от окружающего их травяного покрова, который подрезался, вследствие чего стебли E. Rostkowiana оказывались выше стеблей соседних трав. Уже через 13 дней после этой операции E. Rostkowiana зацвела. Остальные особи этого же вида, угнетаемые травяным покровом, не зацвели даже к 15 июня. К этому времени описанная выше манипуляция производилась с новой партией растений, освобожденных от окружающего их травяного покрова. 24 июня они зацвели. Остальные экземпляры E. Rostkowiana, покрытые травой, зацвели только тогда, когда окружающий их травяной покров отмер.

Описанные наблюдения показывают, прежде всего, что высокий травостой задерживает цветение, а следовательно, и размножение. Для обоих видов в равной мере неблагоприятен период наивысшего травостоя на лугах, т. е. середина лета и в особенности на укосных лугах (укос производится летом).

E. montana не подвергается действию указанных неблагоприятных условий, благодаря быстрому росту и развитию, которые и позво-

ляют ей к началу лета и укоса подняться над другими растениями, зацвести и обеспечить потомство.

E. Rostkowiana избегает наивысшего развития лугов и действия укоса иным способом. Она растет медленно, развитие цветов угнетается высоким травостоем, но к концу лета, когда высокорослые формы отмирают, происходит быстрое развитие ее цветов. Анализируя эти явления и учитывая близкое родство описываемых видов, Веттштейн, на основании своих наблюдений, приходит к следующим выводам.

Обе формы первоначально составляли один вид. Большинство особей этого вида цвело летом, но население его было неоднородным, и в составе вида были раннецветущие и позднецветущие группы — явление, наблюдаемое у многих форм. Однако в период наивысшего развития лугов, т. е. под влиянием более быстро растущих соседей и регулярных покосов, плодоношения достигали только те особи, которые либо цвели очень рано, либо очень поздно. Первоначальный вид распался, таким образом, на два сезонных вида — весенний E. montana и позднелетний E. Rostkowiana.

Веттштейн наблюдал несколько таких парных сезонных видов. Совершенно очевидно, что в ряде случаев эти парные — весенние и позднелетние — виды являются продуктами обособления крайних, уклоняющихся форм (весенних и позднелетних) за счет исчезновения летних форм под влиянием покоса, уничтожающего растения до созревания у них семян. Нельзя не согласиться с Веттштейном, что подобные случаи дают «разительный пример образования новых видов путем отбора в духе Дарвина».

Теория естественного отбора получила серьезное обоснование также на почве математических методов исследования. Вопрос этот требует специального обсуждения, почему мы вынуждены в данном курсе ограничиться лишь ссылкой на имеющуюся литературу (Холден, Гаузе и др.).

§ 12. Целостное действие трех основных факторов эволюции — изменчивости, наследственности и отбора. Описанные выше примеры действия естественного отбора показывают его роль в эволюции природы. Однако, каждый из этих примеров, отдельно взятый, дает лишь весьма неполную картину творческого действия естественного отбора. Проследить ее в природе столь же трудно, как и видеть все последовательные этапы эволюции какого-либо вида, так как эволюция, так же, как и естественный отбор, является историческим процессом, происходящим часто на протяжении огромных промежутков времени. Человеческая жизнь слишком коротка для подобных наблюдений. Мы можем, следовательно, наблюдать только *отдельные кадры* эволюции вида, отдельные фрагменты ее. Однако, этот естественный дефект наших наблюдений восполняется тем, что современные нам биологические виды находятся на *разных этапах* внутривидовой диференцировки.

Сопоставляя эти кадры внутривидового развития, возможно представить себе синтетическую картину внутривидовой эволюции, а в общих чертах уже обрисованную выше (глава V). Рассмотрим эту синтетическую картину несколько подробнее, условно разбив ее на ряд этапов.

1. Мы уже знаем, что источником процесса эволюции является *генотипическая изменчивость*. Мутации и непрерывный геномогенез из поколения в поколение как бы вливают в популяцию вида новые мелкие наследственные изменения. Вследствие этого популяция вида должна быть насыщена громадным количеством мелких наследственных изменений (теоретически, по крайней мере, это должно быть так). Констатация этого факта возможна на биологических объектах, хорошо изученных генетически. И действитель-

например, исследования естественных популяций дрозофилы показали огромное насыщение их мелкими наследственными изменениями. Нет никаких оснований сомневаться в том, что это справедливо для подавляющего большинства современных видов. Рядом исследователей это установлено для многих видов животных и растений путем точного генетического анализа, причем оказалось, что наследственные изменения затрагивают все системы органов, все признаки.

Таким образом, вид насыщается, прежде всего, большим количеством мутантов, и индивидуальный состав вида неизбежно становится генетически неоднородным. Поэтому, для всех видов остается справедливым общее положение, что индивидуальный состав вида представляет из себя п о п у л я ц и ю, т. е. нечто генотипически разнородное. Условно можно принять, что процесс насыщения вида мутантами является п е р в о й с т у п е н ь ю его эволюционных преобразований.

2. Следует, однако, помнить, что как только любое новое наследственное изменение проявилось в конкретном мутанте, этот последний тотчас оказывается включённым в окружающую среду и испытывает ее воздействие. Это включение мутанта в среду может иметь различные формы и зависит, прежде всего, от конкретных условий, последней.

Мы уже знаем, что факторы среды оказывают многообразное элиминирующее воздействие на популяцию вида, причем сама элиминация носит различный характер. Следует отметить, что особи вида подвергаются воздействию как избирательной, так и неизбирательной элиминации. Это, как мы уже знаем, влияет на колебания численности вида, в том числе и на численность мутантов.

Однако, различные формы элиминации будут оказывать на мутанта весьма различное воздействие, в зависимости от численности его потомства. Мы уже знаем, что мутация является индивидуальным, единичным наследственным изменением. Пока мутант не размножился в соответственной степени, ведущее значение в его «судьбе», как правило, будут иметь неизбирательные формы элиминации — индивидуальная, групповая, катастрофическая, тотальная. Понятно, что последняя может коснуться всех особей. Если мутант не достиг еще большой численности, то вероятность полного уничтожения его потомства будет очень велика. Если мутант не успел сильно размножиться, то и групповая элиминация может настолько уменьшить его численность, что практически любое повторение новой групповой элиминации оборвет существование мутантных форм. Во всех этих случаях качества мутанта не играют существенной роли. Неизбирательная элиминация приводит, таким образом, к случайной гибели большого числа новых мутантов, еще не успевших сильно размножиться. Но, с другой стороны, она может привести и к случайному сохранению других мутантов, которые, если мутация не очень вредна, переживут период численной депрессии вида.

Представим себе теперь, что за годами численной депрессии наступили годы нового численного подъема. «Волна жизни» поднялась вверх. Условия размножения и существования улучшились. Если мутация не была вредной, т. е. если вопрос идет о мелкой мутации, то численность мутантов может возрастать и база существования мутантного потомства окрепнет. Такова условно в т о р а я с т у п е н ь преобразования популяции, выражающаяся, как видим, в становлении конкретных мутационных групп, под влиянием неизбирательных форм элиминации.

3. С этого момента положение потомства мутанта существенно изменяется. Мутант перестает быть случайным явлением в популяции. Количество переходит в качество. Мутантное потомство становится с о с т а в н о й ч а с т ь ю п о п у л я ц и и в и д а и начинает оказывать на нее определенное воздействие. Процессы, разыгрывающиеся при

этом, носят весьма сложный характер, и мы остановимся только на главнейших особенностях их.

Дальнейшая судьба мутантных форм во многом зависит от происхождения мутанта. Если мутант произошел, например, от самоопылителя, то, достигнув описанной стадии численного увеличения (концентрации), совокупность мутантных особей становится конкретной, генотипически относительно однородной группой, обладающей определенной характеристикой, отличной от генотипической характеристики других наследственно обусловленных групп, образовавшихся указанным выше путем в местной популяции вида. Так, мы видели, что Сукачев выделил в популяции одуванчика три наследственно обусловленные группы *A, B* и *C*. Обладая определенной генотипической характеристикой, каждая такая наследственно обусловленная группа обладает и определенной нормой реакции на данные условия среды, и, как правило, определенной физиологической характеристикой. Такие группы генотипически относительно однородных наследственно обусловленных форм получили название биотипов.

Каков генотипический характер биотипов самоопыляющихся форм? Ответ вытекает из данных о происхождении самоопылителей. Исторически самоопылители возникли из перекрестников. Популяция последних состоит всегда (в конечном счете) из форм, гетерозиготных по ряду свойств. Таким образом, перейдя к самоопылению, данная растительная форма была первоначально гетерозиготной. Однако в дальнейшем она, ввиду отсутствия скрещивания, должна была подвергнуться расщеплению на гомозиготные формы. Таким образом, исторически давно перейдя к самоопылению, соответственный вид должен был подвергнуться диссоциации на гомозиготные формы, которые получили название элементарных видов (Iordan, 1873).

Таким образом, эволюция самоопылителя и состоит, как будто, в его диссоциации на элементарные виды, которые являются не новыми формами, а лишь продуктом выделения (вследствие расщепления) прежних форм, образовавшихся тогда, когда самоопылитель еще был перекрестником. Когда процесс «выделения» гомозиготных форм завершится, то дальнейшая диссоциация вида прекратится. Он разбивается на элементарные виды, которые и являются отдельными биотипами. Этот процесс диссоциации вида трудно, однако, рассматривать, как эволюционный. Из приведенного выше рассуждения видно, что диссоциация вида не приводит к возникновению качественно новых форм. Предположить же, что по завершении процесса диссоциации эволюция самоопылителя приходит к концу, мы не можем. Источником эволюции самоопылителя является не диссоциация вида на элементарные виды, а мутационный процесс, за счет которого в популяции самоопылителя возникают качественно новые биотипы. Практика сельского хозяйства целиком подтверждает эту точку зрения, так как, например, многие выдающиеся сорта пшеницы были получены от новых мутантов, возникших в популяции этого растения (самоопылителя).

Таким образом, у самоопылителей биотипы, вследствие отсутствия скрещивания между ними, становятся непосредственным источником видо- и сортообразования.

Совершенно иная картина возникает в популяции растений-перекрестников и у видов животных, представленных двумя полами — мужским и женским. Мутанты в этих случаях не могут размножаться, как таковые. Напротив, они вливаются в популяцию вида через скрещивание с другими особями. Таким образом, у перекрестников и раздельнополых животных не могут существовать в течение долгого времени формы, гомозиготные по данной мутации. Конечно, такие

случай возможны, но, как правило, они относительно редки, и поэтому биотипы у названных форм приобретают совершенно иную генетическую характеристику, чем у самоопылителей. В самом деле, в условиях перекрестного оплодотворения и наличия двух полов неизбежно скрещивание различных биотипов, т. е. возникновение смешанных биотипов, или комбинированных форм, которые были неудачно названы «перекрещенными биотипами». Эти последние могут и не расщепляться и, следовательно, представляют собою не суммарную комбинацию двух биотипов, а продукт комбинативной изменчивости, т. е. геномогенеза (см. ниже). Такие «перекрещенные биотипы» мы будем называть в нашем курсе м и к с о б и о т и п а м и.

Миксобиотипы могут, однако, иметь разное выражение. Они могут быть, по данной мутации, гетерозиготными. Если мутация рецессивна, то у таких миксобиотипов она останется в скрытом состоянии. Если, однако, случайно скрестились две особи, носящие одну и ту же мутацию, то их потомство будет, по данной мутации, гомозиготным, и тогда мутация проявится фенотипически. Так как отбор имеет дело с фенотипами, то указанное обстоятельство, очевидно, имеет большое значение.

Возникновение биотипов (у самоопылителей) и миксобиотипов (у перекрестников) составляет (условно) т р е т ь ю с т у п е н ь внутривидовых преобразований.

4. На протяжении процесса размножения носителей мутации, разумеется, непрерывно действуют все формы элиминации. Однако, увеличение численности носителей мутации (составляющих теперь уже биотипы, или миксобиотипы) приводит к тому, что значение неизбирательной элиминации падает, так как большая численность носителей мутации, в известной мере, гарантирует от истребления. Соответственно поднимается значение избирательной элиминации.

Мы и здесь расчленим вопрос и рассмотрим ее действие в популяциях самоопылителей и перекрестников.

Что касается с а м о о п ы л и т е л е й, то избирательная элиминация, воздействуя на биотипы на всем протяжении их образования, истребит те из них, которые не соответствуют местным условиям. Таким образом, в конечном счете, в данном местообитании неизбежно сохранятся биотипы, наиболее соответствующие данным экологическим условиям (как биотипы *A, B* и *C* в опытах Сукачева).

Такие устоявшиеся для данного отрезка времени м е с т н ы е биотипы должны быть названы э к о т и п а м и. Таким образом, популяция самоопылителя диференцируется на отдельные экотипы, из которых каждый занимает определенное местообитание. В перспективе времени условия среды меняются, а следовательно, экотипическая характеристика самоопылителя эволюирует. Прежние экотипы уступают место новым, более соответствующим новым условиям. Таким образом, самоопылитель н е п р е р ы в н о э в о л ю и р у е т.

Перейдем теперь к п е р е к р е с т н и к а м и р а з д е л ь н о п о л ы м ж и в о т н ы м. Мы уже видели, что популяция их состоит из миксобиотипов. Таким образом, избирательная элиминация в о з д е й с т в у е т в д а н н о м с л у ч а е н а к о м б и н а ц и и. Важно подчеркнуть, что в популяции перекрестника непрерывно образуются новые мутанты, которые (если они не погибли под влиянием неизбирательной элиминации) тотчас вливаются в популяцию через скрещивание с другими формами.

Образование миксобиотипов имеет очень большое эволюционное значение. Миксобиотип, как это ясно из сказанного выше, является продуктом комбинативной изменчивости. Необходимо еще раз разъяснить это понятие. Дело в том, что комбинативные формы, конечно, расщепляются на исходные (родительские) формы. Однако, если бы

естественный отбор имел дело с вечно рассыпающимся набором комбинаций, то его творческая роль подвергалась бы постоянной нивеллировке, и ничего качественно нового комбинации не представляли бы. А между тем, любой организм приспособлен к конкретной среде в целом ряде признаков, а его органы гармонично связаны, приспособлены друг к другу или коадаптированы. Наличие целой системы адаптаций к среде и коадаптированности частей и возникает через элиминацию менее удачных комбинативных форм (миксобиотипов) и выживание более гармоничных комбинативных форм. Эти последние, создаваясь под постоянным творческим действием отбора, могут, однако, получить значение подлинных этапов в прогрессивном совершенствовании вида лишь в том случае, если окажутся необратимыми, качественно новыми, генетически целостными организмами, а не суммарными комбинациями. Следовательно, для того, чтобы комбинация могла перерасти в качественно новый миксобиотип, ее суммарное, комбинированное наследственное основание должно интегрироваться в относительно новый целостный геном. Другими словами, при скрещивании различных биотипов должны иметь место процессы геномогенеза.

Мы уже отмечали (гл. IX), что геномогенез протекает в форме мелких генотипических сдвигов, согласно общей формуле $AA_n + Aa_n + aA_n + aa_n$, где n есть степень генотипического сдвига. Следовательно, «под покровом» расщепления на родительские формы происходит частичная интеграция новых комбинативных геномов (гл. IX), выраженных в тонких перестройках родительских геномов. Именно по этой причине даже при скрещивании двух линий одного и того же вида дрозофилы, как это имело место в опытах Сахарова и Магржиковской (гл. IX), замечается повышение интенсивности мутационного процесса — явное свидетельство частичного разрушения родительских геномов и формирования новых. Так как при этом отбор идет по адаптивным признакам, то в жизни удерживаются (через элиминацию менее удовлетворительных) такие геномы, которые фенотипически приводят к развитию наиболее удачных комбинативных форм, приобретающих, в ходе естественного отбора, необходимую целостность. Такие формы, конечно, не сводимы к «перекрещенным биотипам». Поэтому мы в нашем курсе и называем их миксобиотипами, понимая под последними генетически целостные формы — продукт геномогенеза, возникшего на почве комбинации, но не сводимого к ней.

Процесс образования новых миксобиотипов идет в форме тонких генотипических сдвигов, так как коренные генотипические перестройки вызывают нарушения в ходе онтогенеза и потому элиминируются естественным отбором. Таким образом, естественный отбор основан на тонких процессах мутирования и геномогенеза. Непрерывно, из поколения в поколение, происходят тонкие генотипические сдвиги и, следовательно, именно на этих тонких сдвигах и строится работа отбора. Из сказанного ясно, что сами миксобиотипы (а стало быть и геномогенез) не означают еще новых этапов эволюционного развития. Как и мутации, они только материал для отбора. В ходе скрещивания возникают самые различные комбинации — и более удачные и менее удачные. Естественный отбор, элиминируя часть из них, постоянно перестраивает комбинативные формы и за их счет строит миксобиотипы, наиболее соответствующие данным условиям. Таким образом, за счет тонких генотипических изменений сама работа отбора приводит к тончайшей шлифовке организма к поразительной коадаптированности его частей, к стройности и гармоничности комбинированных адаптаций, к их поразительному соот-

ственно факторам внешней среды. В результате миксобиотипы пре-
вращаются в экотипы, представляющие уже известные исторические,
так и внутривидовые, этапы преобразования форм. Такие экотипы
можно было бы назвать экомиксобиотипами, чтобы отличить
их от экотипов, возникших из биотипов самоопыляющихся форм.

Итак, мы видим, что через дифференциацию вида на миксобиотипы
открывается путь к интеграции новых, пока еще внутривидовых, отно-
сительно стойких форм.

Следует помнить, что в популяции вида описанный процесс (1—4)
продолжается непрерывно. Из этого видно, какой огромный резерв
новых преобразований таится в популяции перекрестно размножаю-
щегося вида. Практически его эволюционные возможности оказы-
ваются неисчерпаемыми и, следовательно, эволюция — безграничной.
Нельзя здесь не подчеркнуть, что вследствие наличия таких резервов
повышается биотический потенциал вида. Кроме того, перекрестное
плодотворение, как мы уже знаем это на основании закона Дарвина,
также повышает энергию жизни. Неудивительно, что по всем этим
причинам ведущее значение в эволюции сохраняется за перекрестно
опыляющимися растениями и раздельнополыми животными. Их господ-
ство само по себе есть следствие естественного отбора. Нельзя также не
отметить того факта, что в случаях перекрестного размножения геномоге-
нез отличается более быстрыми темпами и большей интенсивностью.

5. Из сказанного выше (4) видно, что в популяции вида возни-
кают, таким образом, предпосылки дивергенции. Вид дифе-
ренцируется на отдельные разновидности, которые являются выраже-
нием процессов образования новых целостных, или интегрированных
систем. Всякая интеграция новых форм внутри вида обозначает
начало процесса их взаимного обособления.

В самом деле, ведь на пространстве ареала вида существуют
той или иной мере различные условия среды. С другой стороны,
под влиянием неизбирательной и избирательной элиминации, в раз-
ных точках ареала сформировались описанным выше путем разные
миксобиотипы. Таким образом, происшедший местный отбор миксо-
биотипов превращает популяцию вида в пространственно
пеструю мозаику миксобиотипов. Не забудем, что новые
миксобиотипы возникают от предшествовавших миксобиотипов, оказав-
шихся менее приспособленными в новых условиях среды. В перспективе
времени новые миксобиотипы, в среднем, как мы уже знаем, самым
своим появлением (если только они более приспособлены к новым
условиям) способствуют вымиранию прежних миксобиотипов. Таким
образом, преемственные связи между миксобиотипами разрываются,
они несколько взаимно обособляются. Следовательно, естественный
отбор сам по себе приводит внутривидовые разновидности (биотипы и
миксобиотипы) к их относительному взаимному обособлению, или
относительной изоляции. Процесс этот внешне сходен
с аналогичным процессом в условиях искусственного отбора. Выбра-
ковка негодных в хозяйстве форм способствует обособлению хозяй-
ственно ценных форм.

6. В дальнейшем, однако, эта изоляция возрастает под влиянием
специальных факторов изоляции, к рассмотрению кото-
рых мы и перейдем. Основное значение в возникновении более глубо-
кой взаимной изоляции имеет величина ареала вида. На про-
тяжении большого ареала особи вида и их первичные разновид-
ности — миксобиотипы — сталкиваются с разнообразными условиями,
вследствие чего и борьба за существование проявляется в различных
формах и с различной интенсивностью. В то же время, как мы видели,
популяция вида содержит огромные резервы миксобиотипов. Таким
образом, в разных точках ареала вырабатываются миксобиотипы, при-

способленные к местным условиям. Популяция вида постепенно дифференцируется на местные географические расы (географические подвиды). Как видим, этот процесс совершается под прямым влиянием отбора. Географические расы, естественно, соприкасаются между собою, скрещиваются на границах своего распространения, переходят друг в друга. Однако, мы уже знаем, что географические расы являются викарными формами (географически обособленными). В глубине подвидового ареала описанные выше процессы (1—5) будут поэтому происходить независимо от тех же процессов в популяции другой географической расы того же вида. Таким образом, разбивка вида на географические расы углубляет различия между ними и их взаимную изоляцию. Крайние (по географическому размещению) подвиды, за исключением редких случаев, не соприкасаются, не скрещиваются (вследствие географической изоляции) и не имеют переходных форм. Представим себе теперь, что промежуточная географическая раса вымерла. Тогда крайние расы обособятся еще более глубоко. Если между ними образовался какой-либо барьер (горный хребет, водные пространства, перешеек — в отношении водных форм), то их взаимная изоляция приведет географические расы к полному обособлению в молодые новые виды.

Описанная форма изоляции может быть названа географической изоляцией. Примером ее может служить дифференцировка форм рыб по обе стороны Панамского перешейка. Последний образовался геологически недавно. Пока его не было, фауна рыб в морском пространстве между В. и З. Америкой была общая. С образованием перешейка фауны рыб Атлантического и Тихого океанов взаимно изолировались. В результате, из общего числа 1200 видов рыб только 6% видов общи для атлантических и тихоокеанских вод, остальные — различны, причем эти различные виды весьма близки и параллельны друг другу, что прямо указывает на их недавнее происхождение от общих предков, существовавших тогда, когда перешейка не было.

Обратимся теперь к экологическим факторам изоляции. В этом случае существенна не величина ареала, а экологические различия в местообитаниях, хотя бы даже в пределах малого ареала, но по отдельным, часто весьма ограниченным стациям. В каждой такой стации выживают определенные миксобиотипы. Приспособленные к определенным экологическим условиям, они становятся, как уже говорилось, экотипами. Экотипы, уже самым фактом своего существования, оказываются относительно изолированными друг от друга. У высших форм — птиц и млекопитающих — эта экологическая изоляция поддерживается, а иногда и начинается под влиянием особенностей поведения, инстинктов и условных рефлексов. Эти факторы могут иметь даже первичное значение, т. е. расхождение может начаться с них.

Интересные примеры такой первичной экологической внутривидовой дифференцировки дает Промптов (1927).

По его наблюдениям, зяблик на наших глазах дифференцируется по двум стациям. Для одних зябликов характерна таёжная стация, т. е смешанный лиственно-еловый лес, для другой экологической группы — невысокие и редкие еловые и сосново-еловые леса. По условиям гнездования, обе стации резко отличны, и Промптову удалось констатировать дифференцировку поведения зябликов обеих стаций в гнездовой период. Зяблики таёжной стации помещают гнезда всегда высоко — «не ниже двух-трех сажен», большей частью на высоких березах или соснах, и в таких случаях всегда у самого ствола, в основании отходящих одного или двух боковых суков (Промптов, 1927)

Зяблики другой стации вьют гнезда так, что «они почти никогда не прижаты к стволу, а делаются несколько отступя от него, и не

ковой ветке». Отличаясь по месту и способу постройки гнезд, обе группы зябликов оказались экологически различными.

Тот же автор указывает на аналогичную экологическую дифференцировку популяции черного дрозда на две экологические группы — лесную форму и парковую. Последняя отличается меньшей пугливостью, открыто собирает корм на дорожках, гнездится очень доступно и т. п.

Замечательно, что в этих случаях поведение птиц, в особенности выбор мест гнездования, часто отличается известной консервативностью. «Местные» формы скворцов возвращаются, повидимому, для гнездования в лес, а «парковые» — в парки. Следовательно создается некоторая взаимная экологическая изоляция обеих форм. Однако, ее последствием является и соответственное углубление генотипической дифференцировки вида на две группы.

Таким образом, различия местообитаний (одних зябликов привлекает таёжный лес, а других невысокие и редкие хвойные леса и т. д.) оказались причиной взаимной экологической изоляции, которая становится постоянной вследствие гнездового консерватизма птицы.

Каждая такая изолированная группа подвергнется дальнейшему развитию, в известной мере независимому от развития другого экотипа, претерпевая описанный выше процесс (1—5). Различия между экотипами будут, следовательно, возрастать, и вид, в прошлом целостный, дифференцируется на экологические расы, отличные друг от друга по морфологической организации, физиологических свойствах, времени нереста, созревания половых продуктов и т. п. Таким образом, экологическая изоляция может привести к физиологической изоляции, когда экологические расы теряют даже способность к взаимному скрещиванию. Совершенно очевидно, что эта физиологическая изоляция является выражением дальнейшей генотипической изоляции.

На этом пути экотипы, как видим, обособляются в местные экологические расы, а в дальнейшем — молодые виды.

Известен целый ряд форм, которые образовались путем дифференцировки биотипов на экотипы, а последние на экологические расы, обособляющиеся в молодые виды. Например, по этому типу (т. е. через миксобиотипы и экотипы) произошло взаимное обособление разных рас обыкновенной сельди, обособление озерной лягушки от прудовой и т. п. В последних двух случаях экологическая изоляция связана с физиологической изоляцией. Так, обе формы лягушки и расы сельди характеризуются не только разными местообитаниями, но и разными сроками икрометания. Вместе с тем и поведение таких форм оказывается различным. Например, автору этих строк приходилось наблюдать, что в большом террааквариуме озерная и прудовая лягушки вели себя совершенно иначе. Первая (Rana ridibunda) обычно сидела днем в воде, целиком погрузившись в нее, тогда как прудовая лягушка (Rana esculenta) держалась на воде или на влажном песке террааквариума.

7. Образование экотипов и географических рас может быть условно обозначено, как четвертая ступень внутривидовых преобразований, создающих выходы к обособлению молодых видов.

Хорошим примером этой более глубокой внутривидовой дифференцировки могут служить отношения между различными формами клестов. Экологически клесты находятся в зависимости от хвойных пород. Кириков (1940) указывает, что по его данным можно притти следующим выводам:

1) Клесты, обитающие в изолированных еловых лесах, обладают меньшими по величине клювами.

2) Клесты, населяющие изолированные сосновые леса, обладают наибольшими клювами.

3) Клесты, живущие в смешанных евразийских лесах (сосны, ели, пихты, лиственницы), занимают по размерам клюва промежуточное положение между тонкоклювыми и толстоклювыми расами. Это промежуточное морфолого-систематическое положение клестов смешанных евразийских лесов находит свое объяснение в их образе жизни. Так, клесты башкирского заповедника зимой и весной живут в сосновых борах и экологически становятся «сосновиками», тогда как летом и осенью они, повидимому, откочевывают из сосновых лесов и поселяются в елово-пихтовых лесах, становясь «еловиками». Поэтому форма их клюва должна быть более универсальной, приспособленной и к еловым и к сосновым шишкам. Под влиянием различных стаций обитания клесты разбились на несколько рас (рис. 126). Все сказанное выше относится к виду клестов Loxia curvirostris, называемому клестом-еловиком. Другой вид L. pityopsittacus, клест-сосновик, отличается очень крупными размерами клюва (рис. 126).

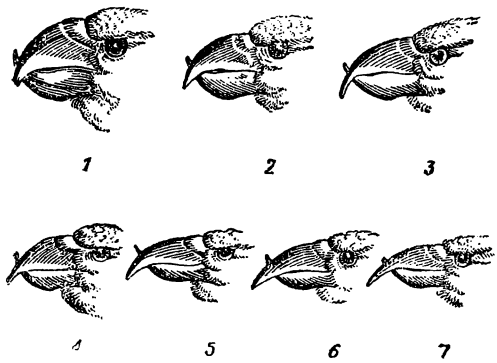


Рис. 126. Экологическая диференцировка у клестов

1 — Loxia pityopsittacus, Швеция, Упсала, 2 — Lip. scotica, Англия, 3 — L. curvirostra maria, Крым, 4 — L. curvirostra Башкирия, 5 — L. c. subspecies Башкирия, 6 — L. c. altayensis, Алтай, 7 — L. c. himalayensis, центральная Азия, Гималай (По Кирикову)

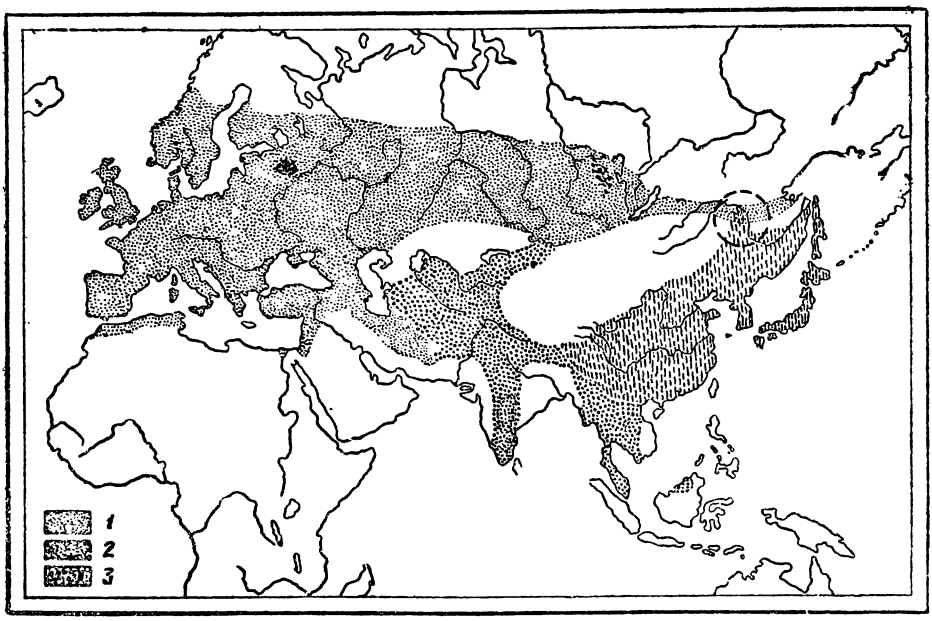


Рис. 127. Карточка распространения большой синицы.

1 — Parus major major, 2 — p. m. bokharensis, 3 — P. m. minus (По Реншу)

Некоторые авторы рассматривают его, как отдельный вид, другие — как группу, входящую в состав L. curvirostra. Не входя в рассмотрение тонкостей различий между ними, подчеркнем лишь то, что интересно с дарвинистской точки зрения: очевидно, что мы здесь имеем дело с начальными фазами диференцировки клестов

на два вида, причем источником этой диференцировки является экологическая диференцировка по стациям обитания. Процесс дальнейшего взаимного расхождения форм может быть представлен последующими условными фазами.

8. В ряде случаев подвиды одного вида резко расходятся в своих морфологических и физиологических признаках, вплоть до потери способности к скрещиванию. Примером может служить внутривидовая диференцировка большой синицы Parus major. Эта птица занимает обширный ареал (рис. 127), в пределах которого она диференцировалась на три географические группы: P. major major, P. m. bokharensis и P. m. minus (карта на рис. 127), различающихся, по преимуществу, цветовыми признаками. Крайними группами, наиболее разошедшимися, являются P. m. major и P. m. minus. В области, где их ареалы сходятся (рис. 127), оба подвида настолько разошлись, что ведут себя как два самостоятельных вида. Они пространственно соприкасаются, но настолько физиологически различны, что не скрещиваются. Дивергенция этих подвидов углубилась, следовательно, до степени самостоятельных видов. Мы имеем в данном случае дело с одной из ранних фаз образования новых видов.

9. Предположим, что разошедшиеся подвиды одного и того же вида совершенно обособились и превратились в самостоятельные молодые виды. Теоретически нужно ожидать, что недавно вышедшие из подвидового состояния молодые виды на первых этапах своего исторического расхождения должны быть викарными формами. И действительно, в ряде случаев виды, близкие систематически, имеют соприкасающиеся ареалы и ведут себя как викарные формы одного вида. Многочисленные примеры этих отношений могут быть подобраны для близких видов различных групп насекомых, моллюсков, рыб, амфибий, пресмыкающихся, птиц и млекопитающих.

Допустим, далее, что два вида, происшедшие от одного предка, обособились более резко, чем в предшествующей стадии. Тогда в населении каждого из них будут происходить, в известной мере, независимые процессы изменяемости. Виды, следовательно, разойдутся по своим потребностям и не будут конкурировать между собою.

Каковы будут взаимоотношения между их ареалами? Всегда ли они будут только соседствовать? Очевидно, нет. Разойдясь в своих потребностях, систематически близкие виды смогут ужиться на одной и той же площади, занимая в ней разные угодья или используя в них разную пищу и т. п. Другими словами, их ареалы хотя бы частично будут перекрывать друг друга.

Рассмотрим эту более позднюю фазу расхождения видов на примере ареалов жерлянок — восточной краснобрюхой Bombina bombina и западной желтобрюхой B. variegata.

Виды эти различаются относительно мелкими признаками. Тем не менее, их ареалы заходят один за другой. Однако в области, где встречаются оба вида, их взаимная конкуренция не велика, так как их жизненные потребности стали различными.

Так, западная жерлянка предпочитает холмистый и даже гористый ландшафт, тогда как восточный вид — преимущественно обитатель долин. Вертикальное распространение первого вида достигает 1800 *м* над уровнем моря, второго — не превышает 250 *м*. Западная жерлянка менее разборчива и встречается в заиленных, загрязненных водоемах. Восточная форма предпочитает чистые водоемы с богатой растительностью. Западная форма чаще встречается на суше, чем восточная, и т. п.

Ясно, что оба вида различаются по своим жизненным потребностям. Этим и объясняется тот факт, что их ареалы хотя бы частично совпадают. Чем различнее становятся жизненные

интересы двух родственных видов, тем большее их число может существовать на одной и той же или на заходящих одна за другую площадях.

В конечном счете виды, возникшие от одного первоначального вида и разошедшиеся по своим потребностям, будут иметь налегающие ареалы. Отсюда можно теоретически ожидать, что ареал естественного рода должен быть меньше, чем сумма ареалов видов того же рода. И действительно, эта закономерность именно так и была сформулирована в биогеографии.

Итак, мы видим, что изменчивость, наследственность и отбор связаны в одно неразрывное творческое целое, тройной движущий фактор органической эволюции. Коротко подытожим творческое действие естественного отбора.

1) Через элиминацию менее приспособленных биотипов естественный отбор сохраняет наиболее приспособленные биотипы и тем самым повышает общий биотический потенциал вида.

2) Через элиминацию менее удачных комбинаций, естественный отбор создает наиболее гармоничные миксобиотипы, организмы которых обладают: а) наиболее гармоничной коадаптированностью частей, б) наибольшей приспособленностью органов и организма, как целого, к внешним биотическим и абиотическим факторам.

3) Поскольку процессы элиминации непрерывно продолжаются и дальше (вследствие изменений условий среды и развития неоднородности вида), постольку указанные явления (1, 2) неизбежно продолжаются и в дальнейшем. Следовательно, естественный отбор непрерывно совершенствует вид, изменяя его.

4) Так как в ходе этого процесса расходящиеся (дивергирующие) формы, самим фактом дивергенции, ставятся в более выгодные условия (ослабление конкуренции), то в виду полезности дивергенции эволюция идет в различных направлениях. Следовательно, естественный отбор обусловливает расхождение (дивергенцию) и образование таким путем новых видов.

5) Если в данных условиях окажется полезным повышение организации, то будет происходить это последнее, т. е. отбор обусловливает повышение организации. Мы еще вернемся к этому вопросу в следующей главе.

6) Так как отбор идет через элиминацию неудовлетворительных и выживание приспособленных фенотипов, а каждый фенотип есть результат реакции (в данных условиях среды) конкретных геномов, то через отбор фенотипов возникает и отбор конкретных геномов.

7) Если данные фенотипические черты остаются полезными при различных условиях существования, то естественный отбор сохраняет все те геномы, которые приводят к развитию данных фенотипических признаков, и следовательно, отбор обеспечивает, под покровом одних и тех же фенотипов, широкую эволюцию геномов и необходимо приводит к огромному многообразию, к генотипической разнородности вида.

Укажем здесь, что отбор, при котором жизненная форма вида относительно стабилизируется (при сохранении носителей всех тех геномов, которые обеспечивают онтогенетическое развитие данной жизненной формы), называется по предложению Шмальгаузена стабилизирующим отбором. Последний аккумулирует, следовательно, под «покровом» данной жизненной формы вида, огромное генотипическое многообразие и обеспечивает постоянство жизненной формы вида в условиях относительно постоянной среды. При изменении среды это генотипическое многообразие всегда обеспечивает возникновение новых миксобиотипов и отбор на новую жизненную форму.

8) Следовательно, эти отношения, при изменении условий существования, открывают возможности к изменениям фенотипов, если эти последние полезны в новых условиях. Новые фенотипы являются выражением новых миксобиотипов, которые всегда могут образоваться в результате накопления огромной генотипической разнородности. Итак, естественный отбор: создает гармоничность организмов, их приспособленность к внешней среде, формирует новые виды, фиксирует их организацию, если она полезна (стабилизирующий отбор), определяет направления эволюции, обусловливает повышение организации, направляет развитие генотипических структур.

Выяснив в общих чертах творческое значение естественного отбора, перейдем теперь к разбору отношений между процессами отбора, с одной стороны, и корреляциями и координациями — с другой. Рассмотрим сперва вопрос об эволюционном значении корреляций.

Геномные корреляции не могут иметь большого эволюционного значения, так как они не обеспечивают филогенетической преемственности признаков видовой формы. Если бы организация признаков вида зависела только от геномных корреляций, то результаты творческого действия отбора на протяжении филогенетической жизни вида подвергались бы разрушению, так как геномы непрочны и легко перестраиваются под влиянием геномогенеза. В действительности этого нет. Установившиеся типы морфологической организации имеют часто огромную, геологическую давность. Объяснять это давностью тех же геномов — совершенно невозможно. Геномы изменяются из поколения в поколение, а система жизненно важных признаков вида удерживается на протяжении всей его филогенетической истории. Следовательно, стойкость видовой формы обеспечивается не стойкостью геномов. Должен существовать какой-то другой механизм, обеспечивающий стойкость видовых признаков. Мы уже знаем, что фактором этой стойкости является стабилизирующий отбор. Но в ходе развития особи должен действовать какой-то механизм, который приводит к тому, что онтогенез завершается развитием именно данной видовой формы. Этим механизмом являются морфо-генетические и эргонтические корреляции, которые отличаются, как указывает Шмальгаузен, большой прочностью. Разумеется, в каждом отдельном случае (у каждой особи) конкретные морфо-генетические и эргонтические корреляции связаны с конкретным геномом. Но отбор имеет дело не с геномом, а признаками и их коррелятивными связями. Сохраняя формы с определенными корреляциями, обеспечивающими жизненно-необходимый порядок возникновения органов и признаков, стабилизирующий отбор, через их посредство, сохраняет те геномы, на основе которых фиксируется и конкретный порядок и формы коррелятивных зависимостей и связей. Разные геномы могут быть и фактически связаны с одними и теми же корреляционными связями и зависимостями. Таким образом, под сходные корреляции, «подводится» многообразная генетическая основа, а прочность данных морфогенетических и эргонтических корреляций возрастает, так как не зависит от какого-либо одного, легко разрушающегося генома.

Именно на основе этих сложных отношений и строятся на протяжении филогенеза конкретные координации (гл. VIII). Было уже указано, что координации не являются корреляциями. Последние построены на функциональных зависимостях, координации же являются историческим следствием установившихся под влиянием отбора индивидуальных корреляций, включившихся в филогенез, хотя бы и без обязательных функциональных связей между координированными органами. Мы не будем здесь описывать все типы координаций и остановимся только на двух типах последних, а именно — на динамических и биологических.

В случае динамической координации вопрос идет о явлении, когда функция одного органа необходима для функции другого органа. Например, сильное развитие грудных мышц у летающих птиц связано с мощным развитием грудного киля. Напротив, у нелетающих птиц грудные мышцы относительно слабы и соответственно этому не развит и грудной киль. Возникает, таким образом, согласованность частей функционального характера. Внешне такие координации сходны с эргонтическими корреляциями, и, вероятно, возникли на их основе (Шмальгаузен). Однако, в последнем случае связи носят чисто функциональный характер. Изменение функции мышц непосредственно изменяет строение кости, как это мы видели в случае, описанном для черепа песца (гл. VIII). В случаях же динамических координаций мы имеем иные отношения. Киль развивается у всех тех птиц, которые принадлежат к группам, для которых полет характерен независимо от того, летают ли представители данного вида, или нет. Например, у домашней курицы киль обязательно развивается, как у всех куриных. Это есть следствие исторически установившейся координации. Однако, если представить себе, что домашняя курица, в процессе ее индивидуальной жизни, стала бы летать и притом с раннего возраста, то грудные мышцы развились бы у нее больше и киль увеличился бы. Такое индивидуальное изменение было бы только эргонтической корреляцией, а не следствием динамической координации. Таким образом, динамические координации создаются отбором форм, у которых такая координированность возникла, а эргонтические корреляции — самой функцией. Однако, легко понять, что в разобранном выше примере (киль — грудная мышца) динамическая координация и эргонтическая корреляция имеют одно и то же направление, и следовательно, их проявление в индивидуальной жизни особи как бы суммируется.

Биологические или экологические координации выражаются в том, что данная форма обладает целым набором адаптаций к данному образу жизни. Такие координации не связаны непременно с морфогенетическими или эргонтическими корреляциями и возникают через накопляющее действие естественного отбора. Другими словами, координированность определенных приспособлений (например у дельфина, гл. V, или выхухоли, гл. VII) определяется не корреляциями, а только тем, что все приспособления связаны одной и той же средой жизни. Именно на примерах экологических координаций очень хорошо видно, что творческая роль отбора зиждется не на элементарном суммировании мутаций (возможность организации, например, выхухоли была бы подлинным чудом), а на естественном отборе комбинативных форм, т. е. таких миксобиотипов, в организации которых скомбинировались все особенности, необходимые для данного образа жизни. Итак, явление координаций может служить явственным доказательством творческого действия естественного отбора. Именно он обеспечивает сосуществование определенных признаков, необходимое в данных условиях.

§ 13. Происходит ли отбор мелких наследственных изменений и различаются ли виды по приспособительным признакам? Выше неоднократно указывалось, что основное значение в эволюции имеют мелкие наследственные изменения. Дарвин придавал им ведущее значение. Противники теории отбора указывали, что предположение об отборе мелких изменений не выдерживает критики, так как мелкие изменения бесполезны и не могут давать каких-либо преимуществ их обладателю. Кроме того, указывалось, что вообще эволюция не имеет приспособительного характера.

Если бы виды формировались на основе этого начала, то они различались бы по адаптивным признакам. В действительности виды

часто различаются по неадаптивным систематическим признакам. Таким образом, получается, что вся теория отбора несостоятельна, так как: а) мелкие наследственные изменения не дают преимуществ и б) видообразование не идет по приспособительным признакам.

Рассмотрим эти вопросы. Шмальгаузеном (1940) было совершенно справедливо указано, что мелкие индивидуальные изменения могут свободно накапливаться в популяции вида именно ввиду их незначительности. В самом деле, мелкие мутации, раз возникнув, не вызывают резких нарушений установившейся корреляционной системы, в особенности, если они фенотипически проявляются на поздних стадиях эмбриогенеза, когда они не влияют на уже прошедшие фазы формообразования. С этой стороны проблема возникновения мелких мутаций и их накопления не содержит в себе чего-либо неясного. Возникает, однако, вопрос о том, могут ли мелкие мутации иметь полезное значение. Еще Тимирязев, а позднее Шмальгаузен (1940) напомнили, что естественный отбор идет не через выбор наилучших, а через элиминацию «неудовлетворительных» (Тимирязев). При этом элиминация последних происходит именно потому, что существуют и лучшие формы. Отбор идет, следовательно, по принципу «лучшее есть враг хорошего», т. е. протекает (в естественной обстановке) механически (по крайней мере у низших организмов). Именно на этом основании зиждется отбор полезных изменений. Однако, спрашивается: могут ли иметь преимущество мелкие изменения? Прежде всего следует остановиться на том, что собственно называется «мелким изменением». Так называются едва различимые морфо-физиологические изменения, улавливаемые нашими органами чувств. Многое здесь зависит от наблюдательности. Например, Мичурин и американский селекционер Бербанк различали такие мелкие изменения у растений, которые не улавливались другими наблюдателями. Таким образом, понятие о «мелком изменении» субъективно. Однако, его субъективизм выявляется еще в упущении того простого факта, что если данное изменение наблюдателям представляется мелким, то мы еще ничего не знаем о том, насколько оно мелко для самого обладателя его, т. е. растения или животного. Мелкое морфологическое изменение может оказаться связанным с весьма существенными физиологическими различиями.

Например, различия между расами северной сельди выражаются в мелких морфологических признаках, которые, сами по себе, не имеют адаптивного значения. При этом эти признаки так мелки, что различия между ними удается установить только методами вариационной статистики. Зато физиологические особенности различных рас сельди имеют явный адаптивный характер. Так, одна раса нерестится осенью при $T° = 10—13°$ и солёности — 3,0—3,5‰. Другая, соответственно, в июле и августе, при солености, равной 3,5‰, а третья требует $T° = 4—6°$ и солености воды 3,4‰—3,3‰. Повидимому, эти расы весьма чувствительны к определенной pH водной среды. Следовательно, их истинными расовыми признаками являются не мелкие морфологические признаки, а физиологические различия.

Таким образом, прежде всего нужно помнить, что морфологические различия между видами могут быть неадаптивными, но что их эволюционная диференцировка шла не по морфологическим признакам, а по приспособительным физиологическим свойствам (Кашкаров, 1939). Именно эти физиологические приспособительные различия и составляют сплошь и рядом содержание адаптивных различий между видами, хотя субъективно они и кажутся нам «мелкими» и неадаптивными в их морфологическом выражении. Таким образом с этой стороны виды, безусловно, различаются по адаптивным особенностям.

Посмотрим теперь, не могут ли и мелкие морфологические различия иметь адаптивное значение.

Дубовский (1941) исследовал адаптивное значение признаков различных видов ракушковых рачков (Ostracoda). Изученные виды различаются по мелким признакам, но принадлежат к разным стациям — зарослям водорослей, песку и ракушечнику, наконец, к илам. Различия между видами касались: степени развития первой пары антенн, формы и количества щетинок на них, положения антенн (они могут быть загнуты на спинную или брюшную сторону), степени развития коготков второй пары антенн и некоторых других мелких признаков. Было выяснено, что все эти признаки связаны с образом жизни, т. е. имеют адаптивное значение, и что, следовательно, в данном случае, дифференцировка видов происходила по адаптивным различиям.

Наибольший интерес представляет поставленный Дубовским эксперимент. Через длинный наклонный лоток пропускалась вода, которая стекала в подставленную в конце лотка сеть. В верхнюю часть водного потока лотка пускалось некоторое количество рачков (Cypria curvifurcata). Сила потока воды была больше той, которой могли противостоять рачки. Поэтому они смывались вниз. Однако, при действии лотка в течение 45 мин. было смыто около 50% всех рачков. Смытые рачки собирались, а затем исследовались наравне с несмытыми. Были также установлены причины несмываемости части рачков, причем оказалось, что часть рачков зарывается в грунт, что и позволяет им противостоять смыву.

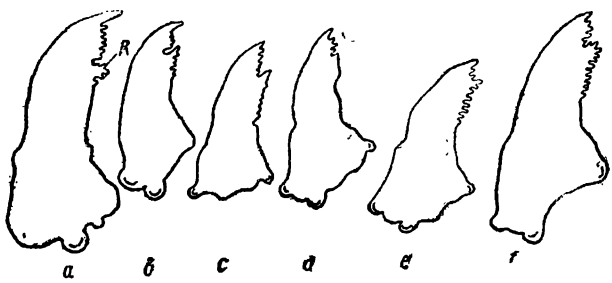


Рис. 128. Правые мандибулы личинок из сем. Silphidae.
a, b — хищники, c, d — падальники, e, f — всеядные, R — retinaculum.

Измерения показали, что «несмываемые» рачки обладают более короткими коготками первой антенны, короткими гребными конечными коготками первой ноги и т. п. У «смываемых» особей, которые не зарывались в грунт, указанные части несколько длиннее.

Различия настолько малы, что установить их, как достоверные, удалось только при помощи статистической обработки. Тем не менее, эти различия оказались, как видно из изложенного, адаптивными, причем было выяснено, что именно по этим мелким признакам Cypria curvifurcata распадается на два экотипа, которые распределяются в бассейне, в зависимости от силы (быстроты) водного потока. Адаптивная дифференцировка в данном примере явственно совпадает с дифференцировкой, имеющей эволюционное значение (т. е. на экотипы). Оба экотипа, как видим, различаются по мелким адаптивным морфологическим особенностям.

Подобные случаи, в конечном счете, повидимому, не столь редки. Нужны только, очевидно, не абстрактные рассуждения о значении мелких признаков, а проверка в опыте и наблюдении их адаптивного значения (Тимирязев).

Хорошим примером, рисующим адаптивное значение мелких различий, может служить также следующий факт. Жвалы (мандибулы) личинок жуков из семейства Silhidae различаются в очень мелких признаках — числом, расположением и размерами мелких зубчиков, которыми вооружена их вершина (рис. 128). Последняя дифференцирована (Lengerken, 1938) на: а) «вершинный зуб», б) retinaculum и в) переднее озубленное пространство, отделенное от retinaculum глубокой вырезкой. На рис. 128 представлена правая мандибула серии видов Silphidae. Фигуры *a, в* изображают жвалы хищников. Retinaculum напоминает хищный зуб (dens lacerans) млекопитающих, а «вершинный зуб» — клык последних. У Silphidae из группы падальников «озубление» мандибулы дает переход от хищного типа к типичным «падальным» формам, с укороченным «вершинным зубом» *(c, d)*. У всеядных Silphidae retinaculum округлена, «вершинный» зуб также округлен и в наиболее типичных случаях — укорочен *(e, f)*. Эти мелкие различия, как видим, имеют большое адаптивное значение, так как связаны с образом жизни. Несколько более длинный «вершинный зуб» и несколько иное строение retinaculum имеют значение приспособительных различий, связанных с хищным, «падальным» или растительноядным образом жизни.

Из описанных примеров видно, что мелкие морфологические изменения, безусловно, могут иметь адаптивное значение.

Итак, мы пришли к следующим выводам:

1) Систематики различают виды по тем признакам, которые удобны для определения, независимо от того, являются ли эти признаки адаптивными, индиферентными или коррелятивными.

2) Признаки, используемые систематиками, часто не являются истинными видовыми признаками. Последними часто являются: а) тонкие физиологические различия, б) мелкие морфологические признаки малого систематического значения, но большой адаптивной значимости, в) в некоторых случаях «систематические» признаки могут совпадать с адаптивными (как выше у Silphidae).

3) Таким образом, истинные (а не только практически удобные) видовые признаки и свойства, несомненно, адаптивны. Эволюция видов идет по физиологическим и морфологическим различиям, часто весьма мелким по своему фенотипическому выражению, но весьма существенным по своему адаптивному значению. Эволюционное значение этих мелких изменений особенно велико потому, что они (как это видно в избранных выше примерах) не вызывают резких изменений в организации (сравни мандибулы хищных и травоядных Silphidae) и не нарушают общего плана ее, не разрушают установившихся корреляций и в то же время объективно приобретают большое жизненное значение.

Таким образом, представления Дарвина о ведущей роли мелких наследственных индивидуальных изменений находят свое подтверждение в фактах.

ГЛАВА XI

ГЛАВНЫЕ НАПРАВЛЕНИЯ (ПУТИ) И ОБЩИЕ ЗАКОНОМЕРНОСТИ ЭВОЛЮЦИОННОГО ПРОЦЕССА

§ 1. **Введение.** Проблема направлений (путей) и закономерностей эволюции обычно излагается в курсах эволюционной морфологии, которая является частью системы дарвинизма. В последней термин «эволюционная морфология» излишен, так как вся система трактует об эволюции и все ее части являются эволюционными. Соответственный раздел системы дарвинизма правильнее называть филогенетикой, которая исследует направления (пути) и закономерности эволюции, обусловленные движущими силами или факторами ее (гл. VIII, IX и X). Практически филогенетика изучает: а) происхождение различных естественных групп организмов, б) пути, способы и закономерности их преобразований. Каждая естественная группа во всех этих отношениях специфична. Но вместе с тем существуют и некоторые общие, характерные для всех групп, направления и закономерности их исторического развития. Таким образом, филогенетика естественно распадается на две части: общую филогенетику и частную. При этом в системе дарвинизма ведущее значение имеет не описательная, а каузальная филогенетика, тесно связанная с теорией отбора.

Рассмотрим кратко основные проблемы общей филогенетики.

а) методы филогенетических исследований;

б) роль онтогенеза в филогенетических преобразованиях;

в) способы филогенетических преобразований;

г) главные направления (пути) эволюционного процесса;

д) основные закономерности органической эволюции.

Некоторые вопросы частной филогенетики рассматриваются в §§ 19—29.

§ 2. **Методы филогенетических исследований** органически связаны с методами изучения фактов эволюции, изложенными в главе VII. Как легко констатировать на материале этой главы, основным методом филогенетических исследований до настоящего времени нужно считать морфологический метод, так как превращения формы организма остаются наиболее очевидным фактом и позволяют с большой долей успеха проследить явления трансформации видов. Из этого не следует, конечно, что к филогенетическим исследованиям не приложимы другие методы — физиологический, экологический, генетический и т. п. Форма и функция организма неразрывно связаны. Любой организм слагается под влиянием конкретных факторов среды, он взаимодействует с ней, он находится в определенных связях с другими организмами. Однако форма организма, его строение остается всегда чувствительным показателем всех этих связей и служит руководящей нитью для исследователя вопросов филогенетики. Морфологический метод исследования занимает ведущее положение в изучении филогении и выводы его в общем нашли подтверждение при проверке их другими методами. Большим достоинством морфологического метода является доступность сочетания его со сравнительным методом исследования, без которого нельзя обнаружить самый факт трансформации живых систем. Действительность морфологического метода в высокой степени усиливается тем обстоятельством, что он по существу глубоко

самокритичен, так как может быть применен в различных направлениях.

Если мы располагаем большим палеонтологическим материалом (например, эволюция лошади), мы можем применить сравнительно-морфологический метод к последовательным рядам предков и потомков и таким образом выявить направления и способы эволюции данной группы. Рис. 36 дает представление о существе сравнительно-морфологического метода в применении к предкам лошади. Последовательная редукция боковых пальцев и развитие среднего (III) пальца показывают направление эволюционного развития «лошадинного ряда».

Далее, палеонтологические данные (гл. VII) гармонируют со сравнительно-анатомическими исследованиями современных форм. На рис. 129 сопоставлены конечности трех форм с убывающим числом пальцев. Хотя это не филогенетический ряд, все же создается представление, что все три конечности являются результатом проявления сходных процессов, достигших разных ступеней развития. Поэтому сравнительно-морфологический метод и по отношению к современным формам, независимо от палеонтологии, делает вероятным предположение, что, например, однопалая нога должна была развиться из многопалой. Когда к этим выводам присоединяются факты сравнительной эмбриологии, показывающие, что, например, у эмбриона лошади боковые пальцы закладываются, а затем они постепенно редуцируются, то наше заключение о происхождении однопалой лошади от многопалого предка становится еще вероятнее.

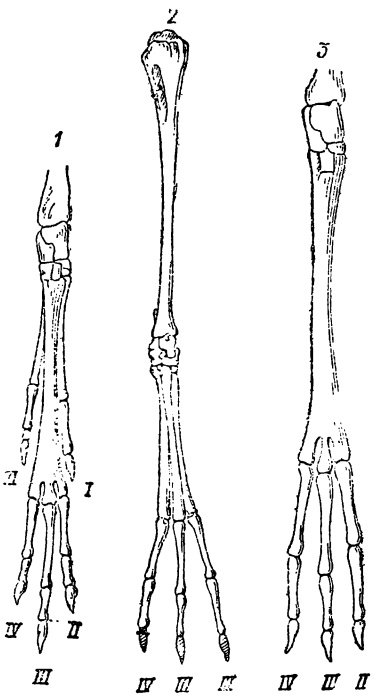


Рис. 129. Сопоставление конечностей тушканчиков с убывающим числом пальцев и нарастающей специализацией

1 — малый тушканчик Allactaga elator, 2 — Salpingotus Koslovi, 3 — мохноногий Dipus sagitta. I — V — пальцы от первого до пятого (По Виноградову)

Совпадение этих данных показывает, что факты палеонтологии, сравнительной анатомии взрослых форм и сравнительной эмбриологии взаимно контролируют и дополняют друг друга, образуя в своей совокупности синтетический тройной метод филогенетических исследований, предложенный Геккелем (1899) и не потерявший своего значения и ныне. Принимается, что совпадение данных палеонтологии, сравнительной анатомии и эмбриологии, в известной мере, служит доказательством правильности филогенетических построений.

Таковы самые общие принципы филогенетических исследований.

Рассмотрим теперь коротко описанные элементы единого метода филогенетических исследований.

Данные палеонтологии наиболее убедительны. Однако они обладают крупным дефектом, а именно, палеонтолог имеет дело только с морфологическими признаками и притом неполными. Организм, как целое, находится за пределами палеонтологического исследования. Ввиду этого палеонтологу особенно важно учесть все доступные для него признаки животных, с останками которых он имеет дело. В противном случае его филогенетические выводы могут оказаться ошибочными.

Положим, что формы *А, Б, В, Г, Д, Е* сменяют друг друга в последовательных геологических горизонтах, и что палеонтолог имеет возможность наблюдать определенную сумму их признаков — *а, б, в* и т. д. Допустим, далее, что форма *А* обладает признаками $а^1$, $б^1$, $в^1$, а у форм *Б, В, Г*,... эти признаки изменены (соответственно $а^2$, $б^2$, $в^2$..., $а^3$, $б^3$, $в^3$..., и т. д.). Тогда во времени мы получаем такой ряд данных (табл. 15).

ТАБЛИЦА 15

Эпохи	Виды	Их признаки		
Современность	*Е*	$а^6$	$б^6$	$в^6$
Плейстоцен	*Д*	$а^5$	$б^5$	$в^5$
Плиоцен	*Г*	$а^4$	$б^4$	$в^4$
Миоцен	*В*	$а^3$	$б^3$	$в^3$
Олигоцен	*Б*	$а^2$	$б^2$	$в^2$
Эоцен	*А*	$а^1$	$б^1$	$в^1$

Этой табличке соответствует, например, «ряд» лошадиных предков, где от эогиппуса до лошади мы имеем преемственную смену в развитии ряда признаков. В табл. 15 показано преемственное развитие по всем ведущим признакам. Каждый последующий признак (например, $а^4$) выводится из каждого предыдущего (например, $а^3$). В подобных случаях становится вероятным, что ряд *А, Б, В, Г, Д, Е* образует филогенетический ряд, т. е. ряд предков и их потомков. Таков ряд от эогиппуса до лошади и некоторые другие.

Предположим теперь, что мы имеем дело со следующими данными (табл. 16),

ТАБЛИЦА 16

Эпохи	Виды	Их признаки		
Современность	*Е*	$а^1$	$б^5$	$в^1$
Плейстоцен	*Д*	$а^3$	$б^4$	$в^2$
Плиоцен	*Г*	$а^2$	$б^3$	$в^1$
Миоцен	*В*	$а^2$	$б^3$	$в^3$
Олигоцен	*Б*	$а^4$	$б^2$	$в^2$
Эоцен	*А*	$а^1$	$б^1$	$в^1$

т. е. мы констатируем ряд форм, которые последовательно сменяют друг друга во времени, причем по одному из признаков (*б*) мы получаем картину последовательного развития от $б^1$ до $б^5$. Все же наш ряд не есть филогенетический ряд, так как, например, в отношении признаков *а* и *b* мы не наблюдаем последовательной специализации. Например, вид *А* имеет формулу *А* ($а^1$, $б^1$, $в^1$), но вид *Б* явно не является его прямым потомком, так как имеет формулу *Б* ($а^4$, $б^2$, $в^2$) и т. д. Очевидно, мы здесь имеем дело с последовательными «обломками» филогенетического древа, многие ветви которого не найдены. Поэтому ряд (табл. 16) *А, Б, В, Г, Д, Е* в действительности равен *А*, $Б^1$, $В^2$, $Г^3$, $Д^1$, $Е^1$. Такой ряд называется ступенчатым. Для разъяснения различий между ним и филогенетическим рядом воспользуемся рис. 36, показывающим эволюцию лошади. Здесь филогенетическим будет следующий ряд: эогиппус, орогиппус, мезогиппус, парагиппус, меригиппус, плиогиппус, плезиппус, лошадь. Ступенчатым

был бы, например, следующий ряд форм: гиракотерий, эпигиппус, миогиппус, анхитерий, гиппарион, гиппидиум, лошадь. Все это не предки и потомки, а последовательные, но разрозненные боковые ветви филогенетического древа.

Как видно, ступенчатый ряд имеет большое рабочее значение, так как, исходя и из него, можно было бы сделать вывод, что лошадь произошла от многопалого предка.

Наконец, можно столкнуться с адаптивным рядом, показывающим развитие какого-либо приспособления. Такой ряд может быть частью филогенетического ряда, например, приспособление ноги лошади к бегу (рис. 36), но часто этого нет, и адаптивный ряд можно составить даже за счет современных форм, вовсе не образующих филогенетического ряда. Как видим, палеонтологу приходится сталкиваться с большими трудностями. Его материал отрывочен, не полон.

Некоторым восполнением неполноты палеонтологических данных является, однако, возможность распространения на палеонтологию экологических данных. Определенная форма органа (строение ноги, структура зубного аппарата и пр.) позволяет делать заключения об образе жизни и даже о составе пищи вымерших животных. Отсюда возникает возможность реконструкции экологических отношений их. Заложенная в работах В. О. Ковалевского соответствующая область знания получила название палеобиологии (Абель, 1912). Она восполняет фрагментарность представлений палеонтолога о вымерших животных. В отношении форм, лишенных скелета, палеонтология дает лишь ничтожный материал по филогенетике, и в этих случаях на первое место выступает сравнительная морфология с ее методом сравнительного изучения гомологичных структур взрослых и зародышевых форм геологической современности. Отсутствие палеонтологических данных делает построение филогенетических выводов значительно более трудным. Поэтому наши филогенетические построения наиболее достоверны в отношении тех форм, для которых известен палеонтологический материал.

Все же исследователь и при отсутствии палеонтологических данных не остается безоружным. Он пользуется в этом случае другим методом, а именно, изучением стадий онтогенетического развития. В чем суть этого метода, мы увидим в следующем параграфе.

§ 3. Закономерности соотношений между онтогенезом и филогенезом. Биогенетический закон. В главе VII мы показали, что на основании изучения строения зародышей можно иногда судить о происхождении данной группы форм. Так, по строению личинок асцидий можно сделать вывод о происхождении этих седентарных животных от свободно плавающих хордовых. Таким образом, в эмбриональном состоянии асцидии сохраняют как бы следы своего исторического прошлого. Дарвин обобщил это во втором английском издании «Происхождения видов» следующим образом: «Интерес эмбриологии значительно возвышается, если мы станем смотреть таким образом на зародыш, как на снимок, более или менее затемненный, с общего родича каждого великого класса животных». Следовательно, зародыш как бы воспроизводит состояние предков данного вида животного. Это положение было обобщено Геккелем в форме основного биогенетического закона, который Геккель сформулировал следующим образом: онтогенез есть краткое и быстрое повторение филогенеза (1866). Геккель иллюстрировал этот закон рядом примеров, соответствующих последовательным стадиям онтогенетического развития. Так, все организмы проходят стадию одноклеточного состояния, что указывает на происхождение многоклеточных форм от одноклеточных. Всем им свойственна стадия однослойной бластулы, которой соответствуют примитивные бластулоподобные организмы (например, вольвокс). Стадия гаструлы соответ-

ствует двуслойным животным наподобие примитивных кишечнополостных. Все высшие позвоночные претерпевают стадию, на которой у них развивается хорда. У низших позвоночных она присутствует постоянно, и, следовательно, высшие позвоночные повторяют состояние низших форм и т. д. Прохождение этих стадий и их повторение у высших животных указывает на связи последних с соответствующими предками.

Повторение у зародышей признаков соответствующих предков Геккель назвал рекапитуляцией, а признаки, рекапитулирующие это состояние, — палингенетическими признаками, или палингенезами. Возникновение палингенезов Геккель объяснял действием «консервативной наследственности», закрепляющей у потомков свойства и признаки их филогенетических предков.

Разумеется, если бы зародыш каждого животного или растения только повторял пройденный филогенетический (исторический) путь, то прошлое органического мира раскрылось бы в фактах эмбриологии, как на ладони. Однако уже Дарвин установил, что закономерности эмбрионального развития значительно сложнее. На взглядах Дарвина мы остановимся позднее, а пока вернемся к Геккелю, который пришел к выводу, что кроме «консервативной» наследственности, обусловливающей возникновение признаков рекапитуляции (палингенезов — древнегенетических признаков), существует также «прогрессивная» наследственность. «Все особенности, — писал Геккель (1866), — которые организм через приспособление приобретает в течение своей индивидуальной жизни, и которыми его предки не обладали, он может при благоприятных условиях передать своему потомству» (наследование приобретенных признаков).

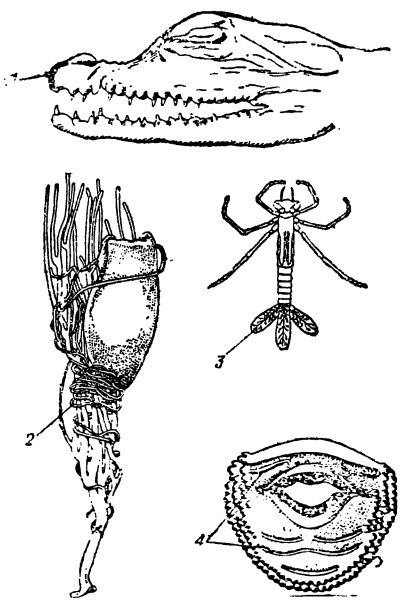


Рис. 130. Ценогенезы

1 — яйцевой зуб крокодила, 2—филаменты на скорлупе яйца акулы, 3 — жабры у личинки стрекозы, 4 — серия верхне- и нижнегубных зубов у головастика лягушки (По разным авторам)

«Прогрессивная» наследственность, по Геккелю, объясняет, следовательно, возникновение в онтогенетическом развитии различных новообразований. В частности, на почве ее у зародышей возникают новогенетические приспособления к зародышевому существованию или ценогенезы. Примерами их могут служить органы, образующиеся при развитии зародыша млекопитающего, а именно — амнион, хорион, желточный пузырь, развитие «зуба» на конце морды у крокодилов, клювик и серия верхне- и нижнегубных зубов у головастиков лягушек (рис. 130) и т. п. Все эти образования носят характер временных, эмбриональных приспособлений, исчезающих при переходе в новое возрастное состояние и не отражающихся на признаках взрослого организма.

Кроме этих форм ценогенезов Геккель различал еще два их типа, а именно — гетерохронии и гетеротопии. Под гетерохрониями понимаются смещения органов по времени их закладки. Геккель (1877) различал два способа развития гетерохроний. В одних случаях гетерохрония возникает путем акцелерации, т. е. перенесения закладки органа на более ранние стадии развития. Таковы раннее развитие хорды у позвоночных, мозга и сердца (раньше сосудов) у млекопитающих и т. п. В других случаях гетерохрония возникает путем запаздывания закладки органа, или ретардации. Таково позднее появление половых желез у большинства многоклеточных, ретардации

в образовании кишечного канала, вторичной полости тела (целома) и т. п.

Гетеротопии являются онтогенетическими смещениями органа по месту его закладки. Таково, например, смещение сердца у птиц и млекопитающих в грудную полость (у рыб и амфибий оно лежит вблизи головы), перемещение несколько кзади, по сравнению с грудными плавниками рыб, передних конечностей у высших позвоночных и т. п. Могут, кроме того, наблюдаться укорочение онтогенетического развития или выпадение известных стадий и т. п.

Все эти «ценогенезы», включаясь под влиянием приспособления к условиям жизни в эмбриональное развитие зародыша, по Геккелю, как бы затемняют и искажают картину рекапитуляции, повторение

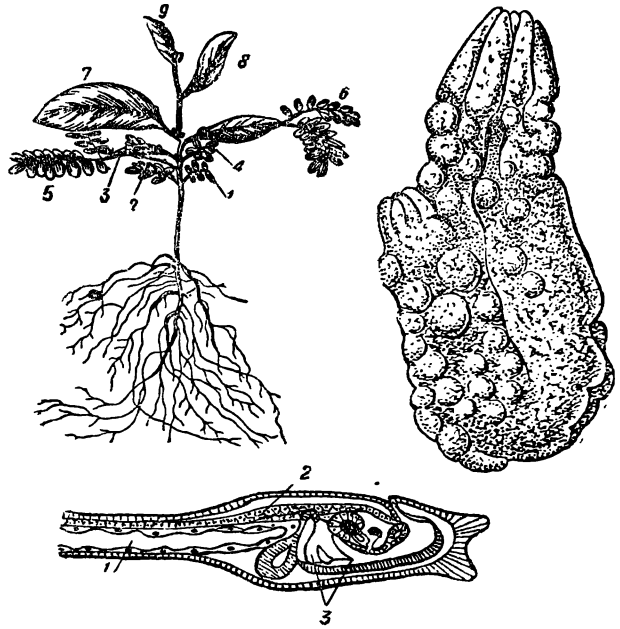


Рис. 131. Рекапитуляция.

Показана Acacia picnantha. Верхние листья специализованы и превращены в филлодии (7. 9), на концах которых видны перистые листья (5 — 6). Нижние листья (1 — 4) — перистые — рекапитулируют более примитивную форму листа (Из Любименко). Ниже — асцидия Phallusia mammilata и ее личинка. У личинки развиты хорда (1), нервная трубка (2), жаберные щели (3). Первые два органа у взрослых форм отсутствуют. Личинка рекапитулирует состояние свободноплававших предков. (Из Паркера и Лейниса)

истории. Однако, они всегда сопровождают эмбриональное развитие. Нужно поэтому суметь различить, какие именно признаки зародыша являются палингенезами, а какие — ценогенезами. Если это достигнуто, то в таком случае перед исследователем открывается возможность восстановления по палингенетическим признакам (следовательно, на основании закона рекапитуляций) филогенетического прошлого данной формы. В ряде случаев изучение палингенезов сделалось очень важным методом филогенетических исследований. Особенно большое значение приобретает этот метод в случае отсутствия или неполноты палеонтологических документов. Так, биогенетический закон (закон рекапитуляций) широко применяется при выяснении филогенетических отношений некоторых групп простейших, червей, филогенетических связей с последними моллюсков, ракообразных, туникат (рис. 131) и т. д.

Менее широкое применение получил закон рекапитуляций в ботанике в связи со специфическими особенностями растительных организмов. Козо-Полянский (1937) отмечает ряд особенностей онтогенеза растений. Так, растениям совершенно не свойственны стадии бластулы и гаструлы и, соответственно, они не имеют зароды-

шевых листков, учение о которых сыграло большую роль в обосновании биогенетического закона. У животной особи (за исключением способных к почкованию) онтогенез, как правило, неповторим; у растений в каждой новой почке онтогенез повторяется. Поэтому, животный организм в онтогенезе непрерывно стареет, растительный же характеризуется цикличностью процессов старения и молодения, распространяющихся на всю его индивидуальную жизнь. Следовательно, «эмбриональное» всегда входит у растения в состав «взрослого». Естественно, что палингенезы у растений, как правило, наблюдаются пожизненно.

Другой особенностью палингенезов у растений является совпадение их с эмбриональными приспособлениями. Таким образом, палингенезы у растений являются, как правило, в то же время и ценогенезами. Это обстоятельство как бы затушевывает палингенетические признаки. Козо-Полянский указывает, что применение закона рекапитуляции у растений, по перечисленным причинам, не имеет большого значения в исследовании их филогении, хотя палингенетические признаки наблюдаются и здесь (рис. 131).

§ 4. Основные принципы критики биогенетического закона. Палингенезы. Если палингенезы воспроизводят состояние предков, то, следовательно, онтогенез обусловлен филогенезом. Именно это положение и составляет основу биогенетического закона. Геккель рассматривал филогенез, как непосредственную механическую причину онтогенеза и рисовал следующую схему соотношений между ними.

Под филогенезом он понимал эволюцию взрослых форм, а под онтогенезом сжатое ее повторение. Новые признаки, приобретаемые взрослой формой в процессе приспособления ее к условиям среды, в результате упражнения или прямого влияния внешних факторов, включаются в онтогенез потомка в качестве конечной стадии эмбрионального развития.

На протяжении длинного ряда поколений каждое новое изменение взрослой формы как бы надстраивается над онтогенезом, и, следовательно, прежние конечные стадии его отодвигаются вглубь онтогенеза. Таким образом, весь онтогенез от яйца до взрослого состояния слагается из последовательных палингенезов, из которых каждый соответствует новому наследственному приобретению взрослых форм.

Это воспроизведение в онтогенезе последовательной истории взрослых предков и составляет, по Геккелю, основное содержание биогенетического закона.

Как видим, геккелевский биогенетический закон основан на историческом понимании онтогенеза, и в этом его несомненная положительная сторона. Он становится (как его рассматривал сам Геккель) инструментом филогенетических исследований. По палингенезам можно установить филогенетическое прошлое данного вида.

Попытаемся, однако, внимательнее разобраться в геккелевском биогенетическом законе и прежде всего — в его учении о рекапитуляциях.

А. Возникает, прежде всего, вопрос, что же именно повторяется в палингенезах — состояние ли взрослых предков или состояние их зародышей? Еще Карл Бэр (1828), разбирая этот вопрос, пришел к выводу, что зародыши не повторяют состояния предполагаемых взрослых предков. Зародыш высшей формы,— писал он, — «никогда не бывает подобным другой животной форме, а лишь ее зародышу». Это положение нужно признать правильным и, стало-быть, зародыши одной естественной группы организмов (например, типа) на известных стадиях онтогенеза проходят сходные фазы индивидуального развития. Следовательно, палингенезы и обозначают зародышевое сходство животных одной естественной группы (Ежиков, 1933). Именно в этом значение палингенезов. Они позволяют устанавливать наличие зародышевого сходства, а следовательно, и констатировать родство между данными формами. При этом вполне естественно, что если форма предка сохранила во взрослом состоянии тот тип организации данного органа, который был уже заложен у эмбриона, то и зародыш потомка

воспроизводит то же строение данного органа, т. е. возникает сходство зародыша и со взрослой формой предка. Например, у взрослых бесхвостых амфибий наблюдается слияние большой и малой берцовых костей задней конечности. У предков амфибий (стегоцефалов) обе эти кости — раздельны, у личинок (головастиков) бесхвостых амфибий берцовые кости также закладываются, как раздельные, и только по мере достижения взрослого состояния они сливаются. Получается, что головастики рекапитулируют строение берцовых костей взрослых предков амфибий — стегоцефалов. Однако, и головастики стегоцефалов несомненно также имели раздельные берцовые кости. Следовательно, в действительности, головастики современных бесхвостых рекапитулируют строение головастиков стегоцефалов, и только потому, что это же строение имелось у взрослых стегоцефалов, возникает кажущееся представление о рекапитуляции признаков последних.

Вопрос этот имеет принципиальное значение, так как наследственные изменения, как ясно понимал уже Дарвин, возникают еще в зародышевых клетках, но проявляются в ходе эмбриогенеза и притом в большинстве случаев на поздних стадиях его.

Итак, вопреки Геккелю, источником палингенезов являются изменения, возникшие в зародышевом состоянии. С нашей точки зрения, таким источником служат мутации и геномогенез. Геккелевское же представление, будто источником палингенезов являются изменения взрослых форм, построено на чисто ламаркистском предположении, что признаки, возникшие у взрослых форм под прямым влиянием внешней среды, упражнения или неупражнения, наследственно затем закрепляются и входят в онтогенез потомков. Однако, мы уже знаем, что признаки сами по себе не наследственны, и, следовательно, причины повторения палингенетических признаков нужно искать не в наследственности их, а совсем в другом. В чем же именно? Этот вопрос вплотную подводит нас к вопросу о «консервативной» наследственности Геккеля.

Б. Можно ли, например, считать, что повторение (рекапитуляция) строения ноги стегоцефала личинкой современных бесхвостых амфибий строится на той же наследственной основе, на тех же генах, какие имелись у стегоцефалов? Генотипические свойства современных амфибий совершенно иные. Гены стегоцефалов ныне не существуют. Рекапитуляция основана не на древних генах и не на «консервативной» наследственности, а на преемственной стойкости корреляционных зависимостей, которые приводят к возникновению филогенетически стойких морфологических структур. Изменение морфогенетических и эргонтических корреляций, возможно, привело бы к такому строению конечностей, которые коренным образом нарушили бы функцию их. Поэтому, под контролем отбора, выживают такие формы, у которых и на новой наследственной основе сохраняются исторически оправдавшие себя, прежние морфогенетические и эргонтические корреляции, ведущие к возникновению прежних признаков. Следовательно, разные наследственные основания (часто глубоко различные геномы) проявляют себя фенотипически сходным образом. Это показывает, что повторяется только известная фенотипическая форма, тогда как генотипические связи, на которых она построена, оказываются иными. Можно было бы сказать, что рекапитуляции являются фенорекапитуляциями, а не генорекапитуляциями.

В. Сказанное выше совершенно меняет и геккелевское понимание рекапитуляции, — повторения. С методологической точки зрения повторение должно быть относительным, а не только «сжатым» или «неполным» (по Геккелю). Повторение старого должно быть диалекти-

чески связано с элементами чего-то нового. В палингенезе, как таковом, есть и старое и новое. Так, хотя головастик бесхвостых амфибий рекапитулирует строение ноги стегоцефалов, его берцовые кости все же имеют иные размеры, иную форму, вероятно — иное гистологическое строение. Итак, палингенезы существуют, но они являются лишь относительными и индивидуализированными рекапитуляциями, зависимыми от полезности, а отсюда и от прочности исторически установившихся корреляционных зависимостей.

Г. Рассмотрим теперь вопрос об отношениях палингенезов к онтогенезу в целом. По Геккелю, онтогенез есть сжатое повторение филогенеза и, следовательно, онтогенез обусловлен филогенезом. Это, конечно, правильно. Однако, возникает вопрос: ограничивается ли сказанным роль онтогенеза? Дарвин считал, что роль онтогенеза шире, многостороннее, и что если онтогенез обусловлен филогенезом (Дарвин только не употреблял этих терминов, так как они были предложены позднее Геккелем), то, с другой стороны, в эмбриогенезе возникают новые изменения, которые создают материал для новых направлений филогенеза. Так, еще в «Очерке» 1844 г. Дарвин указывал, что «незначительные изменения появляются в разные периоды жизни после рождения» под влиянием изменений, возникших в зародышевом состоянии. Другими словами, в ходе эмбрионального развития имеют место не только палингенетические повторения и ценогенезы, но такие изменения, которые проявляются у взрослых и, следовательно, могут повлиять и на филогенетические изменения. Что Дарвин именно так ставил вопрос, видно из того, что, по его мнению, на этих изменениях, дошедших до взрослого состояния, строится работа животноводов. Они отбирают, как писал Дарвин, «собак, лошадей, голубей и пр. для выведения особых пород, когда животные уже достигли почти полного развития». Речь идет, стало быть, о таких изменениях, которые возникли еще в зародышевом состоянии, но проявились и у взрослых. Используя эти изменения, животновод создает новые направления эволюции культурных форм. Значит, в данном случае речь идет не о палингенезах (так как последние являются лишь относительным повторением признаков предков) и не о ценогенезах (так как последние не достигают взрослого состояния, оставаясь лишь эмбриональными приспособлениями), а о третьем типе изменений, создающих предпосылки к новым направлениям филогенеза. Мы видим, что Дарвин значительно полнее, чем Геккель, охватил проблему онтогенеза.

Очевидно, если онтогенез обусловлен филогенезом — повторяет его (Геккель), то, с другой стороны, в онтогенезе залагаются источники новых путей филогенеза, т. е. филогенез обусловлен, в свою очередь, онтогенезом (Дарвин). В этом взаимопроникновении онто- и филогенеза ярко проявляется ленинский закон развития на основе противоречий между отдельным и общим. Каждый онтогенез рекапитулирует состояние предков. В этом и состоит то общее, что заключено в нем. Это общее и констатирует биогенетический закон. Но он не диалектичен, так как в нем упускается из виду, что всякий онтогенез есть противоречивое единство отдельного и общего. Теоретически, с точки зрения ленинского закона развития, мы должны ожидать, что в онтогенетических новообразованиях и заключается то отдельное, что обусловливает собою возможности новых направлений (путей) филогенеза.

Итак, онтогенез есть не только печать прошлого, но и звено, или ступень будущего филогенеза.

Идеи Дарвина нашли развитие в работе Ф. Мюллера (1882—1897) «За Дарвина» (1864). Исследуя эмбриогенез и личиночное развитие ракообразных, Мюллер сформулировал следующую закономерность

эмбриогенеза: «Потомство достигает нового предельного состояния, или уклоняясь рано или поздно в сторону уже на пути к приобретению родительской формы, или выполняя данный путь без уклонения в сторону, с тем чтобы вместо остановки пройти потом дальше».

В первом случае история развития потомков будет совпадать с историей развития предков только до момента расхождения их путей, так что о строении предков во взрослом состоянии она нам ничего не сообщает. Во втором случае потомки проходят все развитие предков». В этом случае, указывает Мюллер, «историческое развитие всегда будет отражаться в истории его индивидуального развития».

В первом случае, начиная с определенной стадии эмбриогенеза, рекапитуляции нет, так как эмбриогенез потомка отклоняется от пути эмбриогенеза предка. Во втором случае имеет место рекапитуляция. При этом Мюллер считал, что второй путь не закрывает возможностей новообразований. Они только возникают не по способу отклонения от пути эмбриогенеза предков, а по способу прибавления новых конечных стадий эмбрионального развития, вследствие чего путь эмбриогенеза удлиняется.

Наиболее характерной чертой этих положений Мюллера является идея, что изменения возникают путем преобразования направлений эмбрионального развития животных.

Таким образом, Мюллер вслед за Дарвином осветил проблему соотношений между онто- и филогенезом значительно полнее и многостороннее, чем Геккель, и обратил внимание на тот факт, что источником новообразований является эмбриональный период развития, тогда как, по мнению Геккеля, новообразования возникают у взрослых форм и, следовательно, зародыш потомка повторяет состояние взрослых предков, а не состояние зародышей предков.

Идеи Мюллера не получили широкого распространения, и наибольшее значение в науке XIX века приобрел биогенетический закон в формулировке Геккеля, выдвигавшего на первое место явление рекапитуляций, в которых многие исследователи видели острое орудие реконструкции прошлой истории животного мира. При этом, однако, упускалось из виду, что задачей филогенетических исследований является не только изучение фактов повторения состояния предков, но и путей и способов дальнейшего развития. Изучение эмбрионального развития тем и ценно для филогенетика-дарвиниста, что в стадиях эмбриогенеза можно прочесть: а) следы истории предков и б) пути и способы, какими были достигнуты новые направления эволюционного развития. Как мы видели, эти возможности открываются уже в идеях Мюллера, однако свою полную конкретизацию они получили в работах крупнейшего филогенетика нашего времени, русского ученого, акад. А. Н. Северцова (1866—1936).

Северцов и его ученики диференцировали эмбриональные признаки животных на следующие группы:

1. Палингенезы — признаки относительной рекапитуляции состояния предков.

2. Ценогенезы — изменения, имеющие характер приспособлений к зародышевому (и личиночному) существованию.

3. Гетерохронии — изменения во времени закладки и развития органа.

4. Гетеротопии — изменения по месту закладки и развития органа.

5. Филэмбриогенезы — изменения, возникающие у эбрионов, но переходящие во взрослое состояние и служащие материалом для новых направлений (путей) филогенеза.

§ 5. Ценогенезы. Ценогенезы — приспособления зародыша, не сохраняющиеся во взрослом состоянии. По своей природе они весьма многообразны и могут быть классифицированы либо по функциям (Северцов, 1939), либо по происхождению (Матвеев, 1936). Ниже дается комбинированная классификация ценогенезов.

А. I. Ценогенезы, непосредственно связанные с эволюцией материнского организма и являющиеся приспособлениями в их отношениях с последним. Сюда относятся преимущественно те приспособления, которые обеспечивают процессы питания и дыхания зародышей, развивающихся в материнском организме, например, сосудистая система аллантоиса, плацента и пупочный канатик млекопитающих и т. п.

А. 2. Ценогенезы, непосредственно связанные в своем происхождении с материнским организмом, используемые во внешней среде или для проникновения во внешнюю среду. Таковы защитные приспособления яиц, например, их покровительственная окраска, прозрачность яиц, филаменты (нити), которые служат для прикрепления яиц к подводным предметам (рис. 130), защитные плотные и слизистые оболочки, ценогенезы, обеспечивающие процессы питания (желток) и дыхания (сосудистая система аллантоиса, рептилий, птиц и т. п.).

Б. Ценогенезы, непосредственно не связанные по происхождению с материнским организмом, т. е. возникающие в ходе даль-

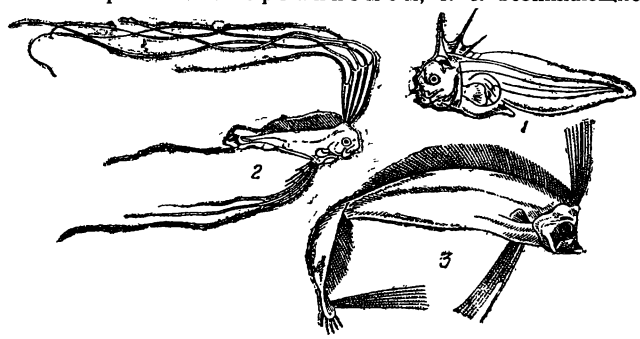


Рис. 132. Личинки трахиптеруса (1—2) и взрослая рыба (3) (Частично из Матвеева)

нейшего развития эмбриона или личинки в порядке их приспособлений к условиям среды и образу жизни. Сюда принадлежат:

а) Ценогенезы, обеспечивающие питание, например, ротовые органы и длинный кишечник головастиков амфибий и т. п.

б) Ценогенезы, обеспечивающие движения в наружной среде. Например, хвосты у личинок асцидий, у церкарий сосальщиков, личиночные приспособления мальков рыб и т. п.

в) Защитные ценогенезы, например, возрастные изменения окраски гусениц, связанные, например, с переходом с растений на землю и т. д.

Возникает естественный вопрос: можно ли удовлетвориться геккелевской трактовкой ценогенезов и рассматривать их, как нечто чуждое истории вида — «досадное» искажение палингенезов? Ответ на этот вопрос, в частности, вытекает из исследований Б. С. Матвеева, который показал, что и ценогенезы являются документами истории. Матвеев, прежде всего, уточнил самое понятие ценогенезов, понимая под ними эмбриоадаптации, т. е. приспособления к зародышевому существованию (Матвеев, 1937). Введение этого термина весьма плодотворно. Всякое приспособление (адаптация) исторически развивается. Следовательно, понимание ценогенезов, как эмбриоадаптаций, обязывает рассматривать их, как продукт истории. Приведем пример, иллюстрирующий сказанное. Изучая возникновение и смену эмбриоадаптаций у личинок рыб (Матвеев, 1940), можно установить, что личинки часто на различных стадиях развития меняют образ жизни, что соответственно с этим у них меняются ценогенетические приспособления. На рис. 132 показаны малек трахиптеруса (3 *мм* длиной) с небольшими плавниками, выполняющими обычную функцию регулировки движения. Рядом изображен малек той же рыбы, но на более поздней стадии развития. Как видим, отдельные лучи непарных плавников сильно разрослись. Это ценогенетическое изменение связано с переходом личинки к планктонному образу жизни, когда плавники служат не столько для плаванья, сколько как аппарат, позволяющий оставаться на известной глубине во взвешенном состоянии, что характерно для планктонных организмов. Легко понять, что в ход

развития произошла смена функции плавников. Первоначально они выполняли функцию регулировки движения, а в дальнейшем сделались приспособлением к планктонному образу жизни. Эти изменения носят ценогенетический характер, однако они отображают историю преобразований ценогенетических приспособлений. Мы можем себе представить, что личинки трахиптеруса под влиянием борьбы за существование приобрели новые особенности (планктонные приспособления), позволившие им перейти от придонного к планктонному образу жизни, что улучшило их питание в среде многочисленных планктонных организмов. Если обратиться к взрослому трахиптерусу, то мы увидим (рис. 132), что лучи плавников стали много короче, а общий облик рыбы изменился. Однако, мы не можем не признать, что организация взрослого трахиптеруса несет на себе печать тех ценогенетических изменений, которые мы только что кратко проследили.

Из сказанного выше вытекает: а) что изучая изменения ценогенетических признаков (эмбриоадаптаций), мы тем самым получаем возможность воспроизвести историю их развития и б) что невозможно положить резкую грань между палингенезами и ценогенезами. Напротив, во многих случаях (у растений, повидимому, всегда) признак имеет и палин- и ценогенетическое значение. Наконец, из разобранного примера видно, что ценогенезы приобретают огромное значение, повышая биотический потенциал вида и воздействуя, следовательно, и на филогенетическое развитие его.

§ 6. Гетерохронии и гетеротопии. Работы ряда исследователей, в том числе Матвеева (1929, 1932) и А. Н. Северцова (1912, 1931, 1934) показали, что гетерохронии трудно рассматривать, как ценогенезы, в геккелевском понимании этого термина, т. е. как «искажения» последовательных палингенезов. Гетерохронии несомненно имеют известное филогенетическое значение. Если, например, гетерохрония возникает путем акцелерации, то орган развивается раньше. Это может иметь большое жизненное значение. Например, мы можем себе представить, что личинки какой-либо рыбы в изменившихся условиях стали потреблять желток раньше, чем это было у предков. Желток будет раньше использован, и, следовательно, личинка будет вынуждена раньше начать применять ротовой аппарат. Если в популяции такой рыбы появятся формы, у которых развитие ротового аппарата ускоряется (акцелерация), то это окажется полезным, так как личинка сможет в нужный момент активно питаться (Северцов, 1939). Очевидно, что такая гетерохрония повысит биотический потенциал вида и, следовательно, окажет определенное воздействие на его филогенез.

Гетеротопии также, по своему значению, выходят за пределы ценогенетических изменений. Сердце млекопитающих и птиц, например, смещено далеко назад, по сравнению с положением его у амфибий и рыб. Это смещение возникает в эмбриональном состоянии, которое воздействует и на положение органа взрослого животного.

Таким образом, гетерохронии и гетеротопии с очевидностью неравнозначны ценогенезам и должны рассматриваться, как особая группа изменений, имеющих несомненное влияние на взрослую стадию развития.

§ 7. Филэмбриогенезы. Все же гетеротопии и гетерохронии имеют ограниченное филогенетическое значение. Сами по себе они остаются все же лишь смещениями развития органов во времени и по месту закладки. Если они и приобретают большое значение, то главным образом потому, что часто связываются с коренной перестройкой органов. Например, смещение сердца у птиц и млекопитающих вглубь грудной клетки связано с четырехкамерным строением его. Однако, это изменение строения сердца только сопутствует данной гетеротопии. Самая же перестойка органа является следствием другого типа изменений, а именно — *филэмбриогенезов*.

«Теория филэмбриогенезов пытается разрешить вопрос о том, как происходят и в какой период индивидуальной жизни возникают те изменения, которые ведут к филогенетическому преобразованию взрослого организма» (Северцов, 1939). Из сказанного видно, что под филэмбриогенезами понимаются такие изменения в онтогенезе, которые определяют собой возможности новых направлений филогенеза.

Предварительно укажем, что филэмбриогенезы, как правило, возникают в течение периода морфогенеза (формообразование органов), следовательно, в эмбриональный период и являются эмбриогенезами. Совершенно ясно, что источником филэмбриогенезов являются наследственные изменения. Последние фенотипически выражаются в конкретном эмбриональном изменении. Если данное наследственное изменение вызвало резкое нарушение в ходе морфогенеза (в развитии морфогенетических корреляций), то оно не сможет получить значения

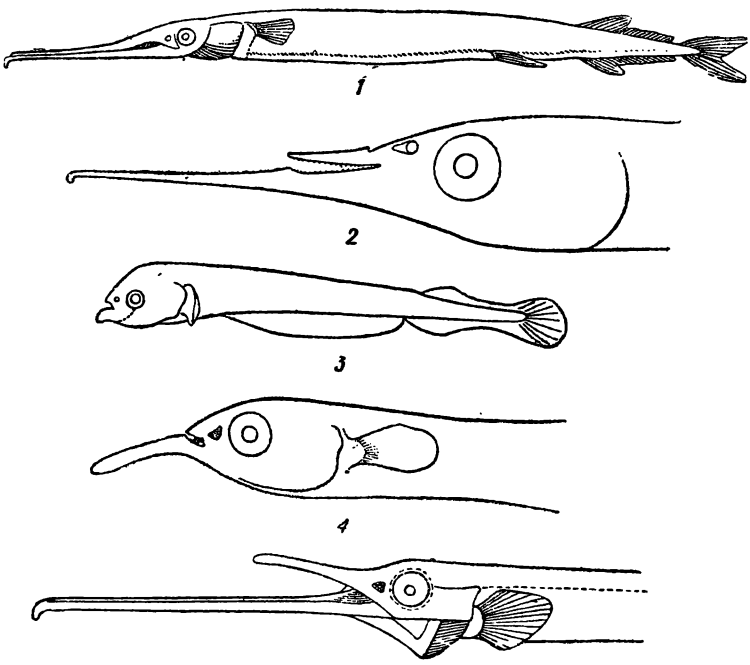


Рис. 133. Филэмбриогенезы

1 взрослая особь Belone acus, 2 — голова взрослого Hemirhamphus, 3 — малек B. acus 10 мм длиной, 4 — малек B. acus 21 мм длиной, 5 — малек B. acus 9,1 см длиной (По Северцову)

филэмбриогенеза, так как организм вообще не достигнет взрослого состояния. Если этого не случилось, то наследственно обусловленное эмбриональное изменение войдет в онтогенез, станет его элементом и будет повторяться у потомков, влияя на строение взрослого организма. Если при этом окажется, что данное эмбриональное изменение полезно (или не вредно), и притом как во время эмбриональной, так и взрослой фазы онтогенеза, то оно станет филэмбриогенезом, т. е. таким эмбриональным изменением (эмбриогенезом), которое влияет на направление филогенетического развития потомков (филэмбриогенез).

Таким образом, филэмбриогенезы, с которыми, как правило, мы имеем дело у сложившихся видов, образовались давно и являются свидетельством когда-то возникшего эмбрионального наследственного изменения. Именно этот факт и имеет огромное значение в исследовании филогенеза, так как изучая такие филэмбриогенезы, зафиксированные в онтогенетическом развитии, мы получаем возможность судить о том, по каким направлениям и какими способами происходила эволюция данной группы.

Разумеется, мы можем быть свидетелями новых наследственных изменений, а следовательно, новых эмбриогенезов, которые являются зачинающимися филэмбриогенезами.

Выяснив вопрос об отношениях между филэмбриогенезами и на-

следственными изменениями, перейдем к вопросу о времени возникновения и типах филэмбриогенезов.

Было уже указано, что возникновение филэмбриогенезов падает преимущественно на период морфогенеза (Северцов), следовательно, в основном, на эмбриональную фазу индивидуального развития, когда, как мы видели, завязываются морфогенетические корреляции. Таким

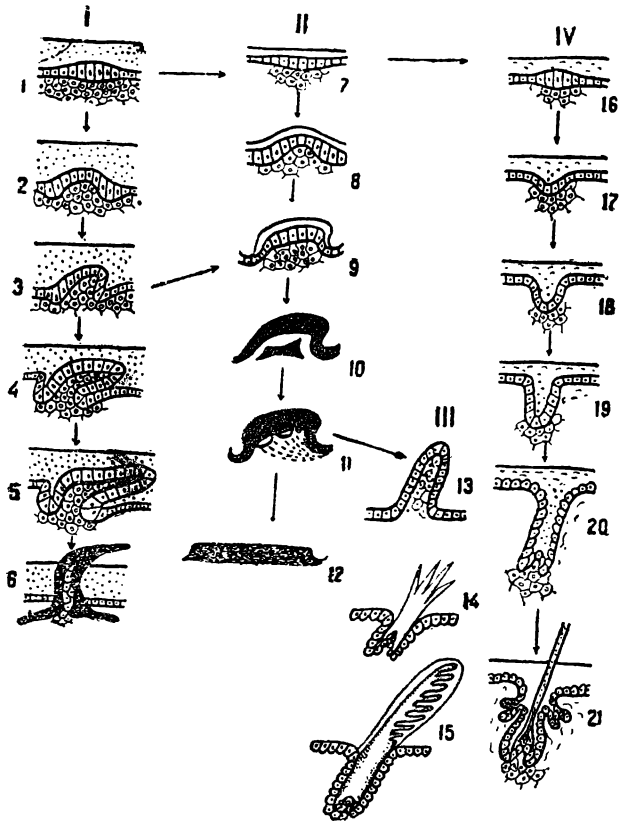


Рис. 134. Схема филогенетического развития костных и роговых чешуй, пера и волоса

1 — 6 развитие чешуи рыбы, 7 — 12 — чешуи пресмыкающегося, 13 — 15 — пера птицы, 16 — 21 — волоса млекопитающего. Первые стадии процесса всюду сходны. Развитие чешуи пресмыкающегося сперва рекапитулирует развитие чешуи рыб, затем происходит девиация (9). Развитие пера птиц сперва рекапитулирует развитие чешуи пресмыкающегося, затем происходит анаболия (11) и на конечных стадиях развитие пера идет специфично. Развитие волоса уже на ранней стадии (17) уклоняется от предшествовавших типов формообразования (архаллаксис). Из Матвеева, схематизировано

образом, взрослое животное вступает в жизненный путь с новыми признаками — последствием новых филэмбриогенетических изменений.

Продолжительные исследования Северцова позволили ему установить следующие основные способы филэмбриогенетических изменений.

А. Способ анаболии, или надставок конечных стадий зародышевого развития. Северцов приводит следующий пример. У саргана (Belone acus) челюсти резко удлинены, так что обе они образуют сильно вытянутое рыло. Изучая зародышей саргана, Северцов нашел, что у эмбрионов в 10 *мм* длины обе челюсти еще короткие (рис. 133), причем нижняя челюсть слегка выступает вперед. По мере дальнейшего развития, нижняя челюсть обгоняет в росте верхнюю. Затем начинается рост и верхней челюсти. Получается форма челюстного аппарата, изображенная на рисунке 133, *5*. На этой стадии развития малёк саргана сильно напоминает другую взрослую рыбу Hemirhamphus (рис. 133). В дальнейшем верхняя челюсть малька саргана продолжает расти и в результате формируется удлиненное рыло взрослого саргана.

Замечательно, что у других представителей того же семейства рыб (Scombresocidae) строение рыла напоминает стадию малька саргана, с еще короткими челюстями. Таким образом, у саргана формообразование челюстного аппарата изменилось по сравнению с другими представителями того же семейства; к прежним

стадиям развития и роста прибавились еще две конечные стадии: «стадия Hemirhamphus'a (как ее можно условно назвать) и стадия «взрослого саргана» (рис. 133). Произошла, следовательно, надставка стадий эмбриогенеза, или анаболия. Легко видеть, что на ранних стадиях эмбриональное развитие саргана рекапитулирует ход развития, свойственный другим рыбам того же семейства. Но на последней стадии развития наблюдается надстройка над прежними стадиями — анаболия.

Б. Мы видели, что уже Мюллер указывал на другой способ возникновения филэмбриогенезов: отклонение от типичного развития на одной из средних стадий эмбриогенеза. Этот способ Северцов называет способом девиации (аберрации).

Хороший пример девиации был предложен Матвеевым (1932). На рис. 134 показано развитие плакоидной чешуи акулы Heptanchus cinereus. В коже образуется комплекс клеток, который постепенно разрастается по направлению к поверхности ее, причем за счет сложных преобразований в соединительнотканном сосочке образующейся плакоидной чешуи развивается костный плакоидный зуб.

Исследуя развитие чешуи у стенной ящерицы Lacerta muralis, Матвеев нашел, что первоначально оно происходит по типу развития рыбьей чешуи, однако на одной из средних стадий развитие чешуи ящерицы отклоняется от этого типичного для рыб пути. Прогрессивным преобразованиям подвергается не соединительнотканный сосочек будущей чешуи, но ее эпидермальная часть, которая образует не костную, а роговую дефинитивную чешую ящерицы. Рис. 134 отчетливо показывает, что это отклонение произошло на средних стадиях развития. Следовательно, чешуя рептилий образуется по способу девиации. При этом способе первые стадии рекапитулируют более древний («рыбий») способ развития, ведущий к образованию костной чешуи, но на дальнейших стадиях девиация приводит к образованию роговой чешуи нового типа — «рептильного». С момента возникновения девиации повторения (рекапитуляции) уже нет. Как видим, на преемственно старой основе развивается новое направление эволюции кожных покровов.

В. Третий способ возникновения филэмбриогенезов Северцов называет архаллаксисом, под которым подразумевается изменение, возникшее на начальных стадиях эмбрионального развития данного органа или его части. На рис. 134 показан интересный случай архаллаксиса в развитии волоса млекопитающего. Еще в начале развития волоса под эпидермальным комплексом клеток образуется скопление соединительнотканных клеток, за счет которых формируется луковица волоса. Таким образом, зачаток волоса состоит из комплекса эпидермальных и соединительнотканных клеток. Таков же зачаток чешуи акулы. Следовательно, закладка волоса млекопитающего гомологична закладке чешуи «рыбьего» типа. Однако, уже на первой стадии развития волоса прогрессивное развитие претерпевает не соединительнотканный комплекс клеток (как у рыб), а эпидермальный, который энергично растет, врастает в собственно кожу и превращается в стержень волоса, одетый волосяной сумкой (рис. 134). Таким образом, волос начинает свое развитие как чешуя, но на первых же шагах направление его развития изменяется и идет по новому пути, ведущему к образованию волоса. Очевидно, что формирование волоса достигается по способу архаллаксиса, при котором рекапитуляция исключена полностью.

Указанные три способа филэмбриогенетических изменений могут быть для наглядности выражены следующими буквенными символами:

а) способ анаболии

предок: *a, b, c, d, D*
потомки: *a, b, c, d, e, E*
a, b, c, d, e, f, F,

где *a, b, c, d* и т. д. обозначают эмбриональные стадии, а большие буквы — взрослое состояние.

б) способ девиации:

предок: *a, b, c, d, e, f, F,*
потомок: *a, b, c, d, c^1, f^1, F^1.*

в) способ архаллаксиса:

предок: *a, b, c, d, e, f, F,*
потомок: *a^1, b^1, c^1, d^1, e^1, f^1, F^1.*

Бросается в глаза, что при архаллаксисе рекапитуляция исключена с первой же стадии (*a^1, b^1, c^1* и т. д.).

Все три способа филэмбриогенетических изменений наблюдаются в системе одного и того же организма. Однако, анаболия наблюдается значительно чаще, как это было подмечено уже Дарвином, который придавал наибольшее эволюционное значение изменениям, возникшим на более поздних стадиях развития. Причины, по которым именно анаболии имеют наибольшее значение, вполне понятны. Изменения, возникшие на ранних стадиях (архаллаксисы), влекут за собою коренные изменения в последующем формообразовании и, следовательно,

могут вызвать такие перестройки в органах, которые сделают организм нежизнеспособным. Анаболии возникают тогда, когда процесс морфогенеза, в основном, закончен, и, следовательно, резких нарушений его нет. Поэтому архаллаксисы наблюдаются, как правило, в более автономных системах, изменения в которых (например, в коже) не влияют на общий эмбриональный морфогенез (Шмальгаузен, 1942).

Так как разные органы изменяются разными способами, то мы можем прослеживать не только эволюцию организма, как целого, но и его отдельных органов.

§ 8. Способы филогенетических изменений органов. Как это нетрудно понять из предшествующего параграфа, филэмбриогенезы открывают пути к многообразным филогенетическим преобразованиям организма, как целого, и вместе с тем — отдельных его органов. Вопрос заключается в том, что значение различных органов, в их отношениях к среде, далеко не одинаково. Многие органы, например, центральная нервная система, хорда, сердце и т. п. имеют универсальное значение при всех условиях среды. Такие органы, разумеется, тоже изменяются в филогенезе, однако темпы их изменений не идут в сравнение, например, с многообразием строения конечности, в гораздо большей степени отражающей в своей организации частные условия среды. Филогенетические преобразования, под контролем отбора, могут привести к глубоким изменениям одних органов, едва затронув другие. Различные виды рыб, например, могут иметь весьма сходное строение сердца, жаберного аппарата, головного мозга, положения ротового отверстия, формы чешуи и т. п., но резко различаться по форме непарных и парных плавников и конфигурации тела, причем эти различия будут связаны с быстротой водного потока, с образом жизни (хищным или мирным) и т. п.

Поэтому, мы имеем право, не забывая о целостности организма, прослеживать филогенетические преобразования отдельных органов, характеризующих направления их приспособительных филогенетических изменений, возникших путем выживания форм, наиболее соответствующих данной среде. По изменениям таких экологически ведущих органов мы прощупываем направление эволюции данной группы. Например, уже прослеживание филогенетических изменений в строении конечности предков лошади дает представление об эволюции целого, т. е. лошади как таковой.

В настоящее время, преимущественно благодаря работам русской филогенетической школы А. Н. Северцова, обнаружен целый ряд способов филогенетических изменений органов, из числа которых мы здесь коснемся лишь некоторых.

А. Явление мультифункциональности, как исходный момент филогенетических преобразований органов. Основной особенностью большинства органов, особенно тех, которые не сильно специализованы, является их много или мультифункциональность. Например, типичная конечность млекопитающего выполняет целый ряд функций. У собаки передняя нога выполняет: функцию бега, рытья земли, вычесывания шерсти, придерживания разгрызаемой кости, плаванья, у некоторых пород (например, боксеров) — нанесения удара. Таким образом, нога собаки мультифункциональна.

Мы можем, однако, констатировать, что функции эти неравнозначны. Одна из функций является главной или ведущей — это функция бега. Остальные функции являются побочными, хотя и могут иметь большое жизненное значение (например, плаванье). Мультифункциональность и является исходным состоянием для многообразных филогенетических преобразований органов.

Б. Процесс смены функций — один из наиболее распространенных способов (модусов) филогенетических преобразований

органов, и мы сталкиваемся с ним в самых различных группах организмов. У десятиногих раков ряды гомодинамных конечностей подвергаются многообразным превращениям — от антенн и до задних плавательных ножек, в зависимости от смены функций, причем только 4 пары ног сохранили типичную ходильную функцию. У многих насекомых яйцеклад превращен в жало. У птиц передняя конечность превращена в крыло. У летучих мышей лазательная функция передних ног подверглась ослаблению, и их функцией стало летание. Вследствие этого передняя конечность преобразовалась в своеобразное крыло.

Среди других млекопитающих можно подобрать ряд форм, у которых главная функция ноги — хождение — ослабляется (например, у тюленей), а побочная — плаванье — становится главной. У китов последняя полностью вытеснила ходильную функцию.

Процесс смены функций зашел здесь так далеко, что первичная (главная) функция полностью выпала. Ласт кита полностью утратил прежнюю главную функцию передвижения по суше и получил значение только плавательного органа.

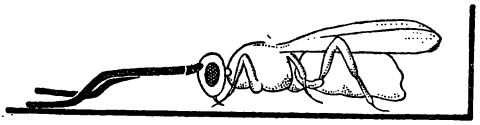


Рис. 135. Оса Habrobracon juglandis использующая антенны в качестве дополнительной опоры тела

Пример расширения функций (По Гафнер)

В. Процесс уменьшения числа функций, как следствие усиления главной функции. Мы видели, что в конечном счете у китов главная и ряд побочных функций исчезли. Конечность стала высоко специализированной, способной выполнять только одну функцию — плаванья. Таким образом, произошло, уменьшение числа функций, которое как правило, сопровождает высокую специализацию и усиление новой главной функции.

Г. Расширение функций является способом филогенетических изменений, противоположным предшествовавшему. Прекрасным примером может служить вторичная мультифункциональность второй пары антенн у водяных блох. Антенны у них несут, кроме их прямой функции (органа чувств), плавательную функцию. Повидимому, за счет расширения функций возникла мультифункциональность жабер анодонты, которые служат для дыхания, для привлечения пищи (путем создания тока воды работой ресничек), для сохранения зародышей (глохидиев). У африканского слона ушная раковина служит, как резонатор и как опахало, отдающее тепло (Гессе).

Интересным примером расширения функций является вторичная мультифункциональность антенн осы Habrobracon juglandis. Помимо прямой функции (органа чувств), антенны этой осы выполняют ту же функцию, что и хвост дятла, т. е. функцию опоры. Если толкнуть подставку, на которой сидит оса, то насекомое немедленно опускает антенны на поверхность подставки (рис. 135) и опирается на них. Таким образом, антенты Habrobracon служат, как органы обоняния, осязания и механической опоры.

Д. Процесс субституции органов. Под субституцией органов понимаются случаи, когда какой-либо орган исчезает или настолько рудиментируется, что теряет свою функцию и заменяется другим органом, берущим на себя его функцию. Например, у позвоночных хорда (а следовательно, и ее функция) замещается сперва хрящевым, а затем и костным веществом позвонков. При этом хорда редуцируется. В описанном случае один орган (хорда) оказался замещенным другим, возникшим на его же месте.

В других случаях наблюдается субституция (замещение) функций. В этом случае функция органа предков замещается другой функцией, биологически ей равноценной, но выполняемой другим органом, расположенным на другом месте тела животного и развившимся из другого зародышевого зачатка (Северцов, 1939).

Примером этого явления может служить своеобразный способ дыхания у лёгочных саламандр (Plethodontidae). У одной из них — алигаторообразной са-

кандры, пальцы ног снабжены развитой сетью кровеносных сосудов, которые играют роль воздушных жабр и замещают легкие.

Е. Процесс интенсификации функций. В ряде случаев главная функция органа подвергается усилению. Последнее (Северцов, 1939) достигается: 1) изменениями в строении клеток ткани и 2) увеличением числа компонентов, из которых состоит орган. Так, функция мышц усиливается, если гладкие мышцы превращаются в поперечнополосатые. При этом двигательная активность животного увеличивается. Этот процесс характерен, например, для насекомых, с их энергичными двигательными реакциями. Очевидно, что такая интенсификация функций мышц приобретает огромное значение в борьбе за существование. Разбитие млечных желез млекопитающих, возникших из маленьких трубчатых желез, служит примером интенсификаций функции органа путем увеличения числа составляющих его компонентов. У китов, например, плавательная функция конечности усилена увеличением числа фаланг пальцев и т. д.

Ж. Процесс активации функций, когда какой-либо орган или часть тела, возникшая как пассивное образование, в дальнейшем превращается в активно функционирующий орган. Хорошим примером этого может служить подвижность челюстных костей у змей, тогда как у предков их эти кости были неподвижны. Эти новые отношения привели к подвижности ядовитых зубов, что, очевидно, сыграло роль в усилении защитной и агрессивной функции.

З. Иммобилизация функций — процесс противоположный активации ее. Поясничные и крестцовые позвонки птиц, например, утратили подвижность путем срастания. Процесс иммобилизации имел в этом случае большое значение, устраняя изгибание позвоночного столба в полете и усиливая его значение как опоры, что, очевидно, было связано с усилением летательных функций крыла.

Не останавливаясь на других способах филогенетических изменений органов, мы можем сделать важные общие выводы.

Изучая способы филогенетических изменений органов, возможно проследить различные направления эволюции. Организация животных, в исторической перспективе, оказывается необычайно пластичной. Эта пластичность, обусловливающая возможности эволюции в разных направлениях, обеспечивается: а) наследственными изменениями, б) связанными с ним филэмбриогенетическими изменениями, в) первичной мультифункциональностью органов и г) возникающими на ее основе филогенетическими изменениями органов.

Из сказанного видно, что направления (пути) эволюции, по своим возможностям, неограниченно многообразны. Тем не менее они строго закономерны, и мы можем выделить несколько основных (главных) направлений (путей) эволюции, к рассмотрению которых мы и перейдем.

§ 9. Главные направления (пути) эволюционного процесса. Эта проблема была разработана Северцовым и его филогенетической школой, в особенности Шмальгаузеном. Мы рассмотрим ее лишь в самых общих чертах.

Напомним, прежде всего, что направления эволюционного процесса зависят от естественного отбора, под влиянием которого эволюция осуществляется через приспособление организмов к изменяющимся условиям среды. Поэтому направления эволюционного процесса идут по линиям преобразования приспособлений, и, следовательно, ведущее значение в выработке путей эволюции имеют различные адаптивные направления ее. В виду этого направления (пути) эволюции в значительной степени совпадают с путями преобразования адаптаций или адаптиоморфозами (Шмальгаузен, 1939). Таким образом, исследование направлений адаптиоморфозов позволяет выяснить и направления эволюционного процесса. Такая постановка вопроса подчеркивает органические связи между направлениями эволюции и естественным отбором, как ее основным фактором.

В самом деле, организм существует в конкретной среде, причем и система организма и система среды развиваются, т. е. изменяются. При этом могут возникать самые различные соотношения между организмом и средой. Во всех случаях изменения отношений влекут за собою преобразования организма, так как новые отношения требуют выработки новых приспособлений, разумеется, — путем элиминации

(истребления, исключения) менее удовлетворительных форм и сохранения тех, которые при данных условиях оказались наиболее приспособленными.

Спрашивается, какая же именно жизненная форма окажется наиболее приспособленной? Общего ответа не может быть. В определенных условиях преимущество может быть у организмов, которые обладают признаками более высокой организации. Отбор, следовательно, происходит в этих случаях на повышение организации. Несомненно, что этот путь эволюции имеет ведущее значение. Однако, мы не можем признать его единственным направлением эволюции. В ряде случаев преимущества возникают, например, при специализации организации без признаков повышения ее. Отбор будет итти на конкретную форму специализации. Подчеркнем здесь, что любой путь эволюции всегда определяется конкретной биологической необходимостью, т. е. тем, что он становится необходимым условием, без которого данный организм не может удержаться в жизни.

Таким образом, возможны различные пути эволюции — как в сторону повышения организации, так и в сторону различных форм специализации, без ее повышения.

На основании работ Северцова и Шмальгаузена можно различать целый ряд направлений эволюционного процесса, составляющих, вместе с тем, и основные направления адаптиоморфозов.

§ 10. Ароморфозы. Ароморфозы характеризуются: I. Общим повышением организации, II. развитием приспособлений широкого значения, III. расширением среды обитания.

1. Повышение организации. Под повышением организации понимаются морфо-физиологические изменения ее, которые: а) вызывают усиление жизнедеятельности организма, б) связаны с более глубокой функциональной диференцировкой частей, в) ведут к развитию более активных способов борьбы за существование.

У высших позвоночных, например, наблюдается следующая цепь ароморфозов:

1) Разделение сердца на правую и левую половины и диференцировка двух кругов кровообращения. Одновременно: увеличение рабочей ёмкости легких.

Следствия: более совершенное окисление крови и обильное снабжение органов кислородом, интенсификация функций органов.

2) Диференцировка и специализация органов пищеварения. Следствия: более полное использование пищевых веществ, интенсификация обменных процессов, общее улучшение питания. Общее повышение активности жизнедеятельности (1, 2). Возникновение теплокровности. Усиление активности двигательных (локомоторных) органов. Усовершенствование конструкции локомоторных органов, соответствующее усилению их активности.

3) Усложнение головного мозга и обострение органов чувств, развитие реакций поведения, в особенности — разумного типа, как ответов на быструю смену обстановки.

Все эти ароморфозы взаимно связаны. Конструктивно совершенные органы движения не имели бы значения без общего повышения активности; высокое развитие мозга и органов чувств было бы биологической нелепостью без высокой активности и совершенных органов движения и т. п. Теплокровность также связана с рядом особенностей — развитием пера или волоса, препятствующих отдаче тепла, с другой стороны, приспособлениями к саморегуляции тепла и т.

С точки зрения дарвиниста все эти гармонически сочетающиеся ароморфозы возникли не вдруг, а накапливались в результате выживания миксобиотипов с наиболее удачной комбинацией ароморфных признаков.

Перейдем теперь к оценке приспособительного значения ароморфозов.

2. Приспособления широкого значения. Описанные выше особенности высокой организации оказываются выгодными и полезными в весьма различных условиях среды и при относительно быстрых изменениях ее, почему при наличии указанных особенностей организм оказывается приспособленным не к каким-либо специальным (отдельным) условиям среды, а к многообразной жизненной обстановке. В этом смысле и говорится о приспособлениях «широкого значения». Например, обладание подвижными конечностями полезно (в особенности в виду их мультифункциональности) и в воде, и на горах, и в долине, и в лесу, и в пустыне и т. п. Высокое развитие головного мозга и органов чувств позволяет приспособляться к самой различной биотической обстановке и т. д.

3. Расширение среды обитания. Приспособления «широкого значения» позволяют выйти за пределы первоначальной среды и занять новую среду с новыми свойствами. Выгода такого активного проникновения в новую среду самоочевидна, в особенности если последняя не включает равноценных конкурентов и освобождает организмы от конкурентов в прежней среде.

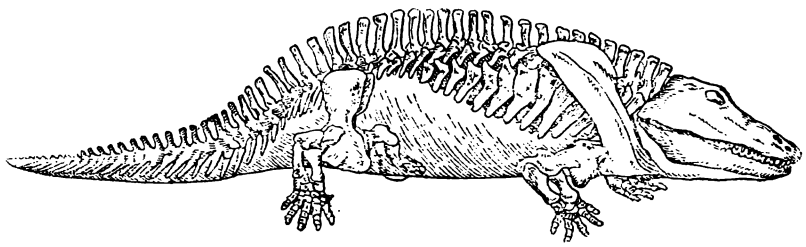


Рис. 136. Эриопс — нижнепермское земноводное (Из Ромера)

То, что было сказано по поводу приспособлений «широкого значения» и расширения среды обитания, показывает, что понятие ароморфоза включает не только морфо-физиологическую, но и экологическую характеристику.

Перейдем теперь к примерам ароморфозов.

4. Примеры ароморфозов. Перечисленные выше признаки ароморфной организации возникли, как указывалось, не вдруг. Однако появление ароморфной организации способствовало освобождению обладателей ее от тесных и зависимых связей с частными условиями среды. Вследствие этого ароморфозы открыли возможность проникновения в новую среду. Фактор среды, в свою очередь, создал отношения, при которых дальнейшее повышение организации стало одной из форм жизненной (биологической) необходимости.

Так, выход древних кистеперых рыб на сушу стал возможным благодаря приобретению плавниками новой функции — ползания по дну водоема. Парный плавательный пузырь приобрел функцию примитивного легкого. Эти особенности послужили предпосылками к переходу (на протяжении рядов поколений) к наземному существованию. Существенным моментом, стимулировавшим этот процесс, было использование прибрежной полосы суши в качестве кормовой базы (питание насекомыми).

Таким образом, расширение функций плавников и плавательных пузырей и наземное питание были важными факторами, содействовавшими эволюции первых наземных позвоночных примитивных амфибий — стегоцефалов (рис. 136). Стегоцефалы появляются в девоне (табл. I). Они были весьма далеки от понятия «высокой организации». В отношении органов чувств и развития головного мозга они, несомненно, уступали рыбам, в особенности хищным. Однако, обладание примитивными конечностями наземного типа и не менее примитивными легочными мешками позволили удлинять пребывание на суше и медленно ползать в поисках пищи — насекомых. Береговая водная и наземная зона, на протяжении рядов поколений, стала нишей стегоцефалов, перешедших, таким образом, к жизни амфибионтов.

В девонских условиях жизнь позвоночного — амфибионта была своеобразной. Выход в новую среду снижал конкуренцию (наиболее сильные конкуренты и хищники остались в воде). На земле конкурентов — позвоночных еще не было. Поэтому

первоначально выход на сушу не стимулировал появления более высоко организованных форм. Однако, эта благоприятная обстановка (а только в ее условиях могли выжить малоподвижные, примитивные стегоцефалы) содействовала быстрому росту численности древнейших земноводных и возрастанию конкуренции между ними. Не трудно понять, что в популяции стегоцефалов возникали новые миксобиотипы. Какие же из их числа могли получить преимущества?

Мы сейчас проследим только один путь достижения такой преимущественности — путь накопления дальнейших ароморфозов. В условиях наземного существования преимущества доставляет интенсификация жизненный функций. Это мы наблюдаем у потомков стегоцефалов — примитивных рептилий с их новыми ароморфозами. В чем же выражается ароморфная организация примитивных рептилий, весьма близких, по своей организации, к стегоцефалам?

Сеймурия (примитивная рептилия, рис. 137) во многом сходна с эриопсом (стегоцефал, амфибия). Однако, у первобытных рептилий, подобных сеймурии, имелись важные отличительные признаки. У них наблюдается явственное развитие грудных ребер, отличных от брюшных ребер. Этот факт указывает на большее развитие легких, т. е.— интенсификацию дыхательного процесса. Это, в свою очередь, свидетельствует об усилении окислительных и обменных процессов, а следовательно, о повышении функциональной активности органов.

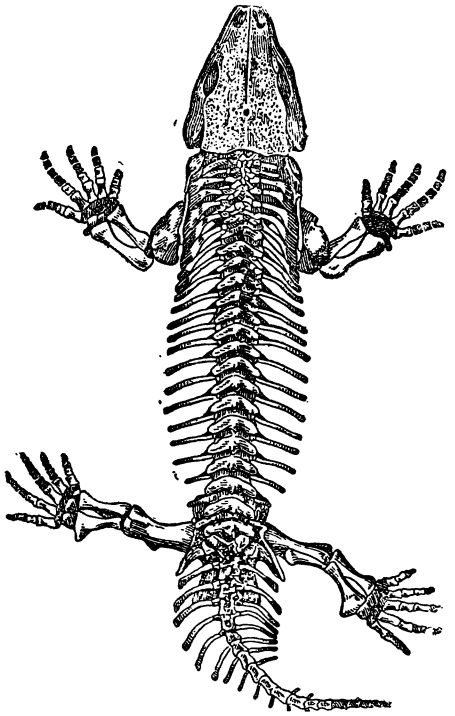


Рис. 137. Сеймурия — примитивное пресмыкающееся (пермь) из группы котилозавров (Из Ромера)

В полном соответствии со сказанным выше, у древних примитивных рептилий (судя по скелетам) была несколько сильнее развита мускулатура, связанная с органами передвижения по земле. Этот признак указывает на усиление способности к передвижениям (Ромер, 1939). Едва ли можно сомневаться в том, что эта черта улучшала возможности питания. Интенсификация функции передвижения косвенно указывает на повышение других сторон организации и в частности — сердца. Сердце рептилий имеет разобщенные предсердия, а в желудочке намечается неполная перегородка, признаки, несомненно, связанные с повышением окислительных процессов. Таким образом, у примитивных рептилий имелись следующие ароморфозы: 1) прогрессивные изменения в строении сердца, 2) увеличение легких (усиление окислительной функции), 3) интенсификация локомоторных органов. К этим основным ароморфозам у рептилий позднее присоединяются еще следующие: 4) развитие роговой чешуи (защита против высыхания), 5) развитие плотной яйцевой скорлупы (защита от высыхания в условиях наземной среды), 6) развитие зародышевых оболочек и 7) большие запасы желтка в яйце. Все эти особенности позволили рептилиям укрепиться в новой среде, освободиться от обязательных связей с водной средой, проникнуть в сухие местообитания. Мы видим, таким образом, что отмеченные приспособления «широкого значения» расширили ареал рептилий, сделали их менее зависимыми от частных условий и более конкурентноспособными. В результате в мезозое рептилии вытесняют амфибий. Работа отбора, протекая в описанном направлении, вела к переходу на более высокую ступень организации. Процесс этот вполне наметился примерно к перми. Следовательно, стегоцефалы, продолжая существовать, уже в этот период дают начало более высокой организации, развивающейся по пути описанных ароморфозов.

В следующем периоде — триасе (табл. 1) — наблюдается аналогичная картина. Пресмыкающиеся претерпевают внутреннюю диференцировку на различные жизненные формы. Однако, в пределах примитивной группы звероящеров наблюдается развитие новых ароморфных особенностей, вызревание которых, под творческим контролем отбора, приводит к накоплению признаков нового класса — млекопитающих. Подъем на новую ступень и в этом случае связан с ароморфными признаками, на первых шагах едва позволяющими отличить рептилию от млекопитающего. Примером может служить нижнетриасовый циногнатус (Cynognathus, рис. 41), обладавший целым рядом ароморфных черт.

Можно утверждать, что дыхание у циногнатуса было интенсивнее, а легкие обладали большей рабочей поверхностью. На это указывает явственное обособлен-

хорошо развитой грудной клетки (рис. 41). Окислительные и обменные процессы подвергались дальнейшему усилению, и мы имеем право утверждать, что у циногнатуса развивается теплокровность. Это доказывается следующими данными. Хоаны у типичных рептилий расположены в передней части нёба, у млекопитающих — в задней его части. Эта особенность связана со способом дыхания. Пресмыкающееся, захватив добычу, может без вреда для себя задержать дыхание. Млекопитающее (наземное) нуждается в более или менее ритмичном, непрерывном дыхании во время жевания пищи. У рептилий возможность относительно длительной задержки дыхания связана с менее интенсивными окислительными и обменными процессами и холоднокровностью. У наземных млекопитающих неспособность к длительной задержке дыхания связана с более интенсивными окислительными и обменными процессами и теплокровностью. Таким образом, переднее положение хоан указывает на холоднокровность, а заднее — на теплокровность. У циногнатуса имелось заднее положение хоан, и можно думать, что подобные ему формы уже обладали некоторой собственной температурой тела. Эти отношения также свидетельствуют о повышении энергии жизнедеятельности.

Млекопитающие и происходят от зверощеров из группы териодонт (Theriodontia), к которым принадлежит и циногнатус.

Теплокровность — в высокой степени важный ароморфоз, делающий животное значительно менее зависимым от температурных колебаний. Она имела огромное значение. Во-первых, расширялись рамки суточной деятельности животного: в холодную ночь активность пресмыкающегося снижается. Для млекопитающих ночной холод не играет подобной роли. Во-вторых, теплокровность, в областях с сезонными колебаниями температуры, расширяет рамки годовой деятельности: зимой рептилии, как правило, не активны, млекопитающие, как правило, активны (зимняя спячка ряда млекопитающих имеет иное происхождение, чем неактивность рептилий). В-третьих, теплокровность позволила млекопитающим проникнуть в области с любым климатом и фактически завоевать всю поверхность земли.

Развитие теплокровности связано у млекопитающих с рядом других особенностей. Прежде всего — с важными ароморфными изменениями сердца. Полное разделение сердца (правое и левое), обособление артериальной крови от венозной — привели к дальнейшему усовершенствованию окислительных процессов. Уже у циногнатуса и других териодонтов происходит явственная диференцировка зубов на клыки и коренные. С этим признаком связана жевательная функция, отсутствующая у рептилий и улучшающая усвоение питательных веществ. Обменные процессы стали, следовательно, интенсивнее. Энергия жизнедеятельности резко поднялась. Органы чувств и головной мозг достигли высокой степени развития. Реакции на воздействия среды усовершенствовались, развивается поведение разумного типа, приобретающее огромное значение при быстрых изменениях среды. Возникло живорождение и забота о потомстве, поднявшая биотический потенциал класса.

В результате, если в мезозое амфибии уступили господство рептилиям, то к концу мезозоя последние уступили его млекопитающим. Мы видим, таким образом, типичные проявления конкуренции, в результате которой происходил очевидный отбор на повышение организации и накопление ароморфозов все более высокого жизненного значения.

§ 11. Идиоадаптации, как указывалось, не связаны с повышением организации и носят характер приспособлений к частным условиям среды. Идиоадаптации так же, как и ароморфозы, являются путем эволюции, который обеспечивает процветание группы, однако характер идиоадаптаций совершенно иной. Общего повышения организации здесь нет, хотя отдельные органы могут достичь высокого совершенства в смысле их приспособительных функций. Однако, при идиоадаптивной эволюции приспособления, как правило, не имеют характера приспособлений универсального значения, а напротив, соответствуют определенным частным экологическим условиям.

Таким образом, различные приспособления, которые были рассмотрены в этом учебнике (как у животных, так и у растений), являются идиоадаптациями. Сюда принадлежат, например, приспособления и особенности строения различных жизненных форм — гидробионтов, амфибионтов, хтонобионтов, явления криптической, апосематической окраски, мимикрии, приспособления энтомофильных, орнитофильных и териофильных цветов и т. п.

Идиоадаптивная эволюция наиболее характерна. Это и понятно, так как именно через ее посредство достигается экологическая дивергенция или иначе — адаптивная радиация (термин Осборна), а следовательно, и конечное осуществление закона Дарвина о наибольшей сумме жизни при наибольшем многообразии.

А. Н. Северцов указывал на то, что идиоадаптации могут иметь разный характер, по степени их специализации. Шмальгаузен (1939—1940) ввиду этого диференцировал более широкое понятие идиоадаптаций на два типа: алломорфозы и теломорфозы.

Алломорфозами следует называть адаптации, не имеющие характера узкой специализации, или упрощения. Сюда относятся вышеприведенные примеры идиоадаптаций.

Алломорфозы имеют огромное значение в эволюции, так как они не закрывают возможностей к широким адаптивным преобразованиям. В условиях алломорфной организации органы сохраняют эластичную мультифункциональность и позволяют организмам эволюировать и

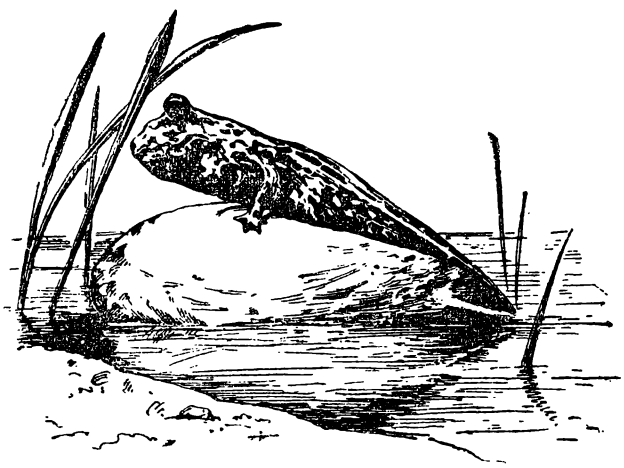


Рис. 138. Илистый прыгун Periophthalmus koelreuteri

Пример алломорфной организации. По фотографии

в направлении частичного завоевания новой среды, чему можно привести большое количество примеров. Маленькая тропическая рыба Periophthalmus koelreuteri (рис. 138) способна выпрыгивать из воды и ловить мелких насекомых на берегу, оставаясь часами вне воды. Глаза ее приподняты над лбом на подобие перископа, а грудные плавники мускулисты, и используются на суше, как органы прыгания. Кожа структурно напоминает кожу амфибий и служит дополнительным органом дыхания. Внешне облик этой рыбки напоминает амфибию. Такие примеры широкой алломорфной эвриадаптивности — обычнейшее явление. В условиях алломорфной организации органы сохраняют, как сказано, эластичную мультифункциональность, и следовательно, выходы к многообразным филогенетическим преобразованиям органов вплоть до возникновения новых ароморфных признаков. Так, класс птиц, несомненно, возник из группы рептилий — псевдозухий, обладавших алломорфной организацией. Они лазали и прыгали по ветвям деревьев. От прыганья легко представить себе переход к планированию, а от последнего — к полету, сперва несовершенному, как у археоптерикса и археорниса, в конечном счете — к полету, связанному с организацией настоящих авиабионтов — современных птиц.

Органы предков птиц, в условиях не слишком специальной организации, сохранили значительную мультифункциональность, гибкость функций. В этих условиях ароморфозы, свойственные птицам — четырехкамерное сердце, теплокровность и связанный с ней перьевой покров, высокое развитие мозга и органов зрения, совершенное строение

крыла и т. п. имели большое экологическое значение и привели к расцвету класса.

Теломорфозы являются адаптиоморфозами, возникающими в условиях более ограниченной, более специализованной среды. Сюда относятся, например, приспособления эдафобионтов, некоторых дендробионтов, узко ограниченных древесным образом жизни (рис. 139). Сюда же нужно отнести специализованных муравьедов, ротовое отверстие которых способно пропустить только тонкий червеобразный язык, хамелеонов, приспособленных к жизни на тончайших ветках

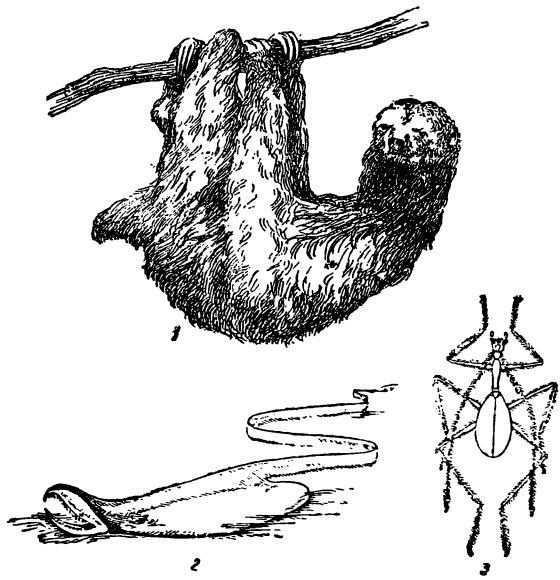


Рис. 139. Примеры теломорфозов

1 — ленивец. 2 — глубоководная рыба Saccopharinx ampullaceus. Хищник. 3 — пещерный жук Anthroerpon apfelbecki (По разным авторам)

и т. п. Теломорфозы ведут к узкой стенадаптивности. Пока существуют условия, создавшие теломорфное направление, соответственный вид может не только существовать, но и процветать. Можно, например, утверждать, что кроты — процветающая группа. Они дают много видов, много вариаций внутри них, популяции их обычно достаточно многочисленны. Эти факты говорят против предположения, что специализация, сама по себе, якобы, ведет к вымиранию. Однако, стенадаптивность всегда ограничивает возможность по сравнению с эвриадаптивностью.

Поэтому при изменениях среды теломорфоз увеличивает опасность вымирания. Отсюда понятно, что наибольшее значение в эволюции приобрели не теломорфозы, а алломорфозы.

§ 12. Общая дегенерация (катаморфоз и гипоморфоз). Это особое направление эволюции, связанное с приспособлениями к среде с упрощенными условиями существования. Типичным примером катаморфоза является организация взрослых асцидий, у которых под влиянием сидяче-прикрепленного образа жизни исчезли хвост, хорда и нервная трубка и не развиты органы чувств, тогда как у личинок имеются указанные органы, потому что они ведут свободно-плавающий образ жизни. Упрощение условий существования, связанное с переходом к сидячему образу жизни, привело, следовательно, к тому, что взрослая форма приобрела более простую организацию, чем личиночная. Подобные явления, возникающие и при других условиях жизни (например, у некоторых паразитических раков), когда в течение известной стадии

онтогенеза животное свободно передвигается, а в течение другой стадии его живет в упрощенных условиях, составляет характерную черту катаморфоза. Однако, известен ряд примеров, когда в е с ь онтогенез протекает в упрощенных условиях существования. Таковы, например, протеи (Proteida) и сирены (Sirenoidea) — амфибии, не выходящие на сушу и приобретающие упрощенную организацию (водные условия существования проще наземных) — постоянные жабры, недоразвитые глаза, конечности с редуцированным числом пальцев (протеи), или сохраняющие лишь передние конечности (сирены) и т. п. Эту форму общей дегенерации Шмальгаузен предложил называть г и п о м о р ф о з о м. Общая дегенерация (ката- и гипоморфозы) не означает регресса. В условиях упрощенной жизненной обстановки снижается конкуренция, жизненная обстановка не связана со сложными отношениями, питание (в водной среде) обильно, и таким образом общая дегенерация может привести к увеличению численности и к энергичной дивергенции.

§ 13. Гиперморфоз приводит к переразвитию отдельных органов и к непропорциональным формам организации.

Одним из наиболее характерных признаков гиперморфоза является общее увеличение размеров, в особенности у животных. Вообще говоря, увеличение размеров тела является выгодным признаком и в среднем сопровождает процесс повышения организации. Мы видим, например, что в среднем позвоночные, по размерам и объему тела, крупнее, чем беспозвоночные, и что наиболее мелкие формы в среднем свойственны низшим типам животного царства.

Среди беспозвоночных наиболее крупных размеров, как правило, достигают или водные (морские) формы, например, некоторые немертины, среди моллюсков — головоногие и т. п., или подземные (некоторые олигохеты), или паразиты кишечника (цестоды). Во всех этих случаях вопрос идет о формах, обитающих в среде с менее сложной жизненной обстановкой. Если же мы обратимся к экологическому классу хтонобионтов, т. е. форм, живущих на поверхности земли, то здесь мы увидим полное подтверждение указанного выше правила: наиболее крупные формы хтонобионтов принадлежат к представителям высшей группы — позвоночным.

Это явление вполне понятно с точки зрения дарвинизма. Хтонобионт ведет более открытый образ жизни. Крупные размеры тела увеличивают мощь животного. Крупные хтонобионты подвергаются нападениям меньшего круга хищников. Например, хищные птицы не оказывают на взрослых крупных млекопитающих элиминирующего воздействия. Крупные размеры тела существенным образом изменяют и отношения к абиотическим факторам среды. Если для жука короеда его стацией является кора дерева, то для лося — лес в целом. Поэтому эволюция крупной животной формы подвергается меньшему элиминирующему воздействию очень частных и узко специальных условий среды. Отсюда видно, что для мелких хтонобионтов должен быть гораздо типичнее путь очень частных идиоадаптаций и катаморфных преобразований, тогда как для более крупных хтонобионтов в большей мере открывается путь к развитию приспособлений широкого значения, т. е. путь к повышению организации и, с другой стороны, к не очень специальным идиоадаптациям (алломорфозы). Поэтому мы видим, что у позвоночных, начиная с амфибий и далее у рептилий, птиц и млекопитающих, на протяжении их геологической истории, приобретение крупных размеров было как бы «заключительным звеном» их расцвета.

Подчеркнем, что указанное объяснение освобождает от представлений, будто увеличение размеров есть выражение какого-то внутреннего, «имманентного принципа», не зависимого от естественного отбора.

Отбор на крупные размеры есть один из путей к повышению биотического потенциала.

Однако, именно на этом явлении хорошо выясняется относительность приспособленности и отсутствие имманентной целесообразности, как особого «извечного свойства» организмов.

Достижение очень крупных размеров, как это мы видим у гигантских мезозойских пресмыкающихся, превратило это преимущество в его противоположность — в крупный дефект организации. Шмальгаузен указывает, например, что филогенетическое увеличение размеров покоится на продлении индивидуального роста за прежние пределы и что это продление роста никогда не ведет к пропорциональному увеличению всех частей тела. Напротив, возникают диспропорции. Таковы несоразмерно маленький череп у динозавров и — образование гипертрофированных кожных окостенений у стегозавра, огромные рога торфяного оленя и т. п. (рис. 140).

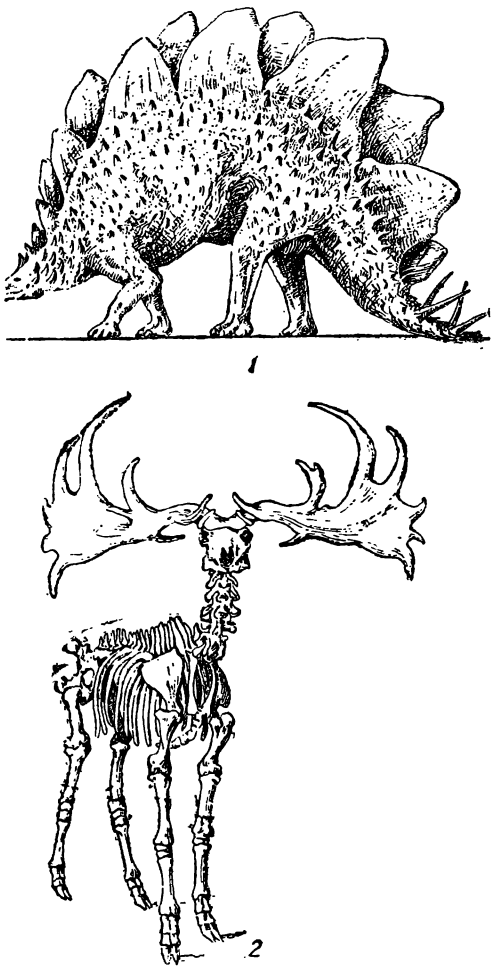


Рис. 140. Примеры гиперморфозов

1 — стегозавр, 2 — гигантский олень мегацерос (1/30 ест. величины). У стегозавра на спине несоразмерной величины большие выросты и маленький череп. У мегацероса — огромные ветвистые рога. (1 — по Абелю, 2 — из Ромера)

Развитие этих диспропорций легко объясняется на почве теории дарвинизма. Крупные размеры, о которых говорилось выше, повышали биотический потенциал гигантских форм. (Что это так, видно из большой численности их, которая бросается в глаза, несмотря на всю неполноту палеонтологических материалов). Поэтому описанные диспропорции не затрагивались естественным отбором, который всегда идет по линии выживания, или элиминации целостных организмов, а не их отдельных частей. Целое, т. е. гигантская форма, как таковая, была благоприятной, и она продолжала существовать, пока не возникали факторы, становившиеся неблагоприятными для целого.

Почти все гигантские хтонобионты (и амфибионты) вымерли. Этот процесс охватывал всякий раз все классы наземных позвоночных,— вымерли гигантские амфибии палеозоя, мезозойские гигантские рептилии, гигантские птицы и млекопитающие третичного времени. Однако, во всех этих группах, они все же были. Этот факт показывает, что до известных пределов гигантизм давал упомянутые выше преимущества, но по достижении этого предела преимущества превращались в свою противоположность, очевидно связанную с диспропорциями частей. Факты показывают, что результатом этих отношений было вымирание. Тем не менее свести причину вымирания гигантов животного царства только к этому нельзя. Среди млекопитающих мы видим гигантские формы и в геологической современности. Однако, в основном, все это гидробионты (китообразные). Вымирание гигантов хтоно- и амфибионтов более характерно. Таким образом, основную причину вымирания нужно искать не в огромных размерах и не в гиперморфозе, т. е. не во внутренних свойствах гигантских форм, а в их отношениях со средой.

Итак, мы видим, что ароморфозы, расширяя среду обитания фор открывают возможности к развитию других направлений эволюции — идиоадаптаций более широкого и узкого значения, к катаморфоза и т. д.

14. Отношения между различными формами адаптиоморфозов. А. Н. Северцов предложил очень наглядную схему отношений между ароморфозами и другими типами адаптиоморфозов (рис. 141). Схема показывает, что в пределах каждой естественной группы за периодом ароморфозов наступает период частных адаптиоморфозов, в ходе которых осуществляется дивергенция (адаптивная радиация) и эволюция. Эти отношения между ароморфозами и другими адаптиоморфозами имеют всеобщее значение и по

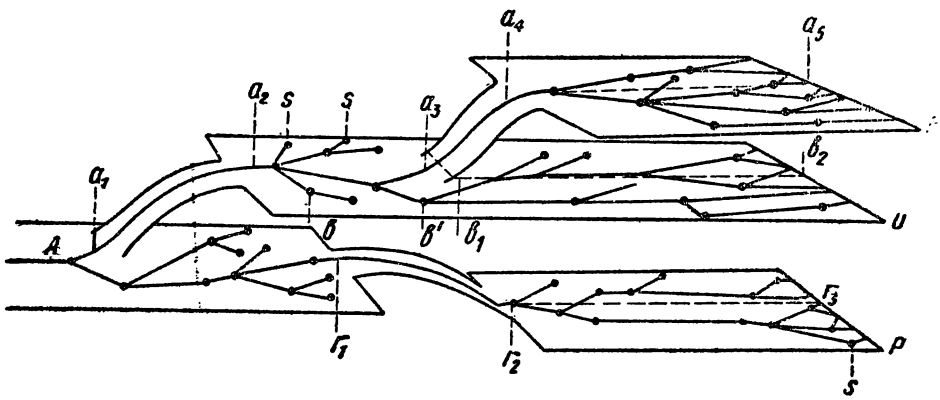


Рис. 141. Соотношения между ароморфозами, алломорфозами и катаморфозами. a, a^1, a^2, a^3, a^4 — ароморфозы, b, b^1, b^2, b^3, b^4 — алломорфозы (а также и теломорфозы), r, r^1, r^2, r^3, r^4 — катаморфозы. (По Северцову)

своей приложимости ко всем группам заслуживают наименования закона А. Н. Северцова. Закон этот может быть выведен из теории естественного отбора, на чем мы должны остановиться, так как вне теории отбора явление адаптиоморфозов остается непонятным. В самом деле — почему в одних случаях наблюдаются ароморфозы, а в других идиоадаптации? Почему за ароморфозами следует период частных приспособлений? Какой фактор управляет этими закономерностями эволюции?

А. Причины и условия возникновения ароморфных преобразований. Легко понять, что ароморфозы, в их морфо-физиологическом выражении, являются результатом наследственных изменений. На почве последних у зародышей возникают новые формообразовательные процессы, приводящие, в их фенотипическом выражении, к возникновению филэмбриогенезов. Достигнув взрослой фазы существования данного животного, филэмбриогенетические изменения развиваются в признаки взрослой формы. Таким образом, ароморфные признаки возникают, как любой другой признак. Однако, качество ароморфных признаков — специфично. Мы видели, что к ним относятся «приспособления широкого значения», не приуроченные к узким частным условиям среды, усиливающие функции органов и позволяющие даже занять новую среду. Таким образом, новые преобразования становятся ароморфозами, если они приобретают роль «приспособлений широкого значения», и если они ведут к интенсификации жизненных процессов, в том числе — к усовершенствованию нервной деятельности, локомоторной функции, функции питания, окислительных процессов и т. п. Эта интенсификация физиологических функций сопряжена с соответственными морфологическими преобразованиями. Однако, мы не можем думать, что все эти ароморфные ссо-

бенности возникли у данного организма одновременно. Различные ароморфные преобразования возникали путем наследственных изменений, влиявших на фенотипические преобразования в отдельных органах. Следовательно, отдельные ароморфные признаки еще не составляют целостной ароморфной организации. Только через комбинирование, и следовательно, через образование новых миксобиотипов могли возникать целые группы ароморфных признаков, сосредоточенных в системе одного организма. Легко понять, что формирование таких организмов с целым «набором» ароморфных преобразований могло итти только через естественный отбор наиболее «ароморфных» миксобиотипов. Представим себе, однако, какое-либо животное, приспособленное к очень частным условиям среды, т. е. с целым «набором» специальных приспособлений. Допустим, далее, что у такого животного возникло какое-либо изменение, имеющее ароморфное значение. Легко понять, что в этом случае новое ароморфное преобразование приведет к некоторому повышению организации. Однако, оно все же останется связанным с признаками специализации в других органах. Поэтому обладатель данного ароморфоза окажется не в состоянии реализовать основную черту ароморфной организации, а именно освоить новую среду обитания и выйти на новый путь эволюции. Для пояснения приведем пример. У орангутана мы видим проявление относительно высоко развитого поведения «разумного типа» (термин А. Н. Северцова). Однако, в условиях высокой специализации к древесному образу жизни (см. гл. XII), этот несомненный ароморфоз не обеспечивает выходов к дальнейшему повышению организации — конкретно в направлении к человеку. В этом смысле можно утверждать, что «удельный вес» данного ароморфоза не велик. Оранги остаются замкнутыми в питекоидной (обезьяньей) организации и, конечно, филогенетически навсегда останутся в ее пределах. Эта закономерность справедлива для большинства наблюдаемых нами форм. Поэтому число ароморфных этапов, известных нам в истории животного мира, относительно невелико, и они соответствуют узловым этапам эволюционных преобразований, появлению новых типов, классов, определенных отрядов (например, приматы) и т. п. Таким образом, в условиях более или менее специализованной организации «удельный вес» отдельных ароморфозов не велик, так как они входят в систему прочих алломорфных, а тем более тело- и катаморфных преобразований.

Представим себе теперь примитивный организм. Примитивность может иметь разное происхождение. Иногда она— результат вторичных упрощений, например, в условиях теломорфной организации. Такая вторичная примитивность как правило не имеет выходов к целостной ароморфной организации. Основным признаком вторичной примитивности будет узкая специализация (стенадаптивность) соответственных форм и притом форм, как правило, прошедших длинную филогенетическую историю.

Другими чертами отличается первичная примитивность. Последняя, как правило, связана с ясно выраженной мультифункциональностью органов и с филогенетической молодостью группы, следовательно, с отсутствием специализации. Уже самый факт мультифункциональности (пусть, примитивной) органов благоприятен для развития ароморфных преобразований. Если у таких форм возникают ароморфные особенности, то последние сразу приобретают большой «удельный вес», так как не затушёвываются узкой специализацией. Следовательно, экологический эффект (значимость приспособлений в повышении биотического потенциала) ароморфозов полностью проявляется. Поэтому можно утверждать, что примитивная

(не специализованная) организация наиболее благоприятна для проявления экологического эффекта ароморфозов. Как правило, каждый новый ароморфный этап в развитии новых групп и начинается с примитивной, менее специализованной организации.

Ветвь рептилий, например, возникла от примитивных амфибий (стегоцефалов), а ветвь млекопитающих от примитивных рептилий (териодонтов). При этом бросается в глаза, что у млекопитающих сохранились некоторые признаки сходства с амфибиями (кожа их богата железами, что свойственно и амфибиям, в черепе имеется два затылочных сочленовных бугра, как у амфибий, число фаланг в пальцах, как у последних, невелико и т. п.). Таким образом, возникнув от рептилий, млекопитающие сохраняют некоторые черты сходства и с амфибиями. Этот факт свидетельствует о филогенетической близости корней всех трех классов, и следовательно, о том, что примитивность первобытных стегоцефалов была условием возникновения первобытных рептилий, а примитивность последних создавала благоприятные условия для проявления экологического эффекта ароморфозов, послуживших источником возникновения класса млекопитающих. Эти отношения подтверждают значение примитивной организации в развитии ароморфных признаков. Поэтому, при построении филогенетических деревьев, как правило, каждая последующая группа форм естественнее выводится не от «вершины» предшествующей группы, а от ее основания (рис. 141).

Б. Отношения ароморфозов к другим типам адаптиоморфозов. Легко понять, что если бы ароморфозы были единственным путем эволюции, то в каждый данный момент филогенетической истории существовали бы только высшие (для данного момента) формы жизни. Элементарные наблюдения показывают, что этого нет, и что в действительности всегда сосуществуют и низшие и высшие формы.

Сосуществование низших и происшедших от них высших форм было, как мы знаем, объяснено еще Дарвином. Разберем его на примерах отношений между ароморфозами и другими формами адаптиоморфозов.

Было уже указано, что генетическая разнородность любой группы неизбежно возрастает вследствие скрещивания. В ней постоянно возникают новые миксобиотипы. Если группа испытала ароморфные преобразования, и тем самым оказалась поставленной в выгодные условия существования, то численность ее начнет возрастать, а вместе с ней возрастет и интенсивность конкуренции между особями. Выходом из этой конкуренции являются преобразования в новом ароморфном направлении. Однако эти ароморфозы приведут к образованию новой группы форм, появление которых ставит прежние формы в невыгодные условия. Последние будут испытывать давление конкуренции, с одной стороны, с обладателями новых ароморфозов, а с другой стороны, с членами их собственной популяции. Например, конкуренция между стегоцефалами, несомненно, возросла при наличии более высоко организованных котилозавров. Данные палеонтологии показывают также, что древние рептилии оказывали мощное элиминирующее воздействие на амфибий. Ароморфозы стегоцефалов были полезны и давали преимущества в условиях отсутствия других, более высоко организованных форм. Наличие последних (котилозавров) снизило эффект ароморфной организации примитивных стегоцефалов. Примитивная ароморфная организация, в свое время полезная в борьбе за существование, потеряла, в известной степени, свое значение. Мы видим, таким образом, что, с экологической точки зрения, значение ароморфозов, как и всяких вообще адаптаций, относительно. Примитивные стегоцефалы стали на путь вымирания. Однако, они вымерли не целиком. В их популяциях и после ответвления примитивных рептилий развивалась генетическая разнородность и притом, конечно, в разных направлениях. Другими словами, кроме ароморфных миксобиотипов, развившихся в первобытных рептилий, в популяции стегоцефалов развивались миксобиотипы, на основе которых возникали формы, обладавшие частными, и прежде всего, алломорфными признаками. Действительно, возникнув в девоне, стегоцефалы уже в конце его начинают диференцироваться на ряд групп алломорфной организации. Алломорфная организация имела, при наличии рептилий, то экологическое значение, которое утратили ароморфозы примитивных стегоцефалов: она создавала выходы из условий острой взаимной конкуренции между амфибиями и повышала сопротивляемость их элиминирующему воздействию рептилий. Значение алломорфной организации может быть показано на следующем примере.

Положим, что в данной области действуют ловкие и быстро передвигающиеся, хорошо вооруженные, чуткие и зоркие хищники. Допустим, далее, что жертва не обладает указанными качествами. В этом случае жертва может быть полностью истреблена. Допустим, однако, что в популяции жертвы появились формы, которые, вместо попыток к бегству, зарываются в землю, т. е. переходят от образа жизни хтонобионта к образу жизни эдафобионта. Такие формы приобретают некоторый шанс на выживание. Их биотический потенциал повышается. Допустим, далее, что среди этих зачинающихся эдафобионтов появились особи с несколько более мощными передними конечностями и немного более длинными и острыми когтями, лучше приспособленными к рытью земли. Они будут зарываться несколько быстрее, чем другие. Хотя эти незначительные изменения ускорят процесс зарывания лишь в небольшой степени, все же это может иметь решающее значение в спасении жизни.

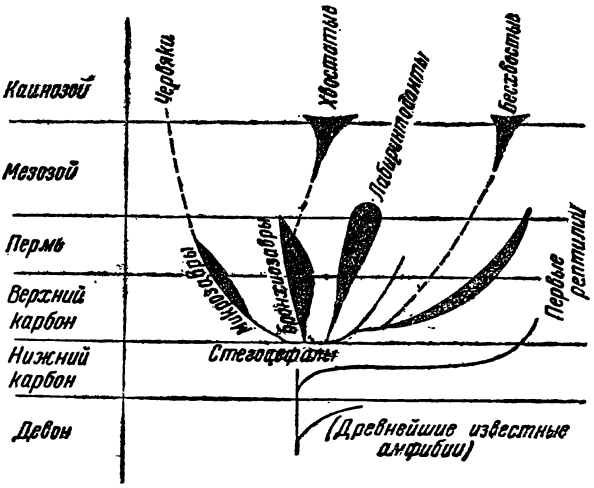


Рис. 142. Дивергентная эволюция амфибий (По Грегори из Берри)

Отбор будет идти на выработку приспособлений к быстрому зарыванию. Типичные эдафобионты среди млекопитающих, например, зарываются очень быстро. В конечном счете отбор пойдет не в сторону повышения организации, а по пути дальнейшей специализации, причем почва становится нишей эдафобионта.

Аналогичное происходило с амфибиями. Так, древние лабиринтодонты (отряд стегоцефалов) сперва развивались как наземноводные формы, а позднее, под влиянием элиминирующего давления рептилий, перешли в воду, т. е. экологически изменились. Хтонобионтность оказалась для них неблагоприятной (из-за рептилий), и они возвращаются в стихию их предков, становясь, путем развития соответственных приспособлений, гидробионтами. Как видим, алломорфозы приобрели в этом случае большое значение. Стегоцефалы — предки вымерли, а их потомки (алломорфные группы водных лабиринтодонтов) просуществовали до триаса включительно. Нечто подобное произошло и с другими группами древних амфибий. Став на путь дивергенции, они получили как бы новый импульс к жизни. При этом многие древние амфибии развивались в направлении гиперморфозов. Это давало охарактеризованные выше преимущества (§ 11). На пути гиперморфозов развился подотряд лабиринтодонтов — Stereospondyli (триас). Однако по мере развития амфибий — такую же (только более пышную) дивергенцию испытали рептилии. Проникновение их в воду положило конец развитию гиперморфных амфибий. В триасе они вымирают. Расцвет рептилий вызвал преобразования амфибий, испытавших дальнейшую дивергентную диференцировку. Часть из них живет в воде (хвостатые амфибии, Urodela), другая ветвь (бесхвостые, Anura) сохранила хвост только в личиночном состоянии, ведя образ жизни, близкий к понятию амфибионтов, третья группа (безногие амфибии, Apoda) стала вести, во взрослом состоянии, жизнь эдафобионтов. Таким образом, стегоцефалы, путем ароморфозов, дали рептилий, а путем идиоадаптаций, выразившихся в развитии частных приспособлений гидро-, амфи- и эдафобионтов—современных амфибий (дивергенция, рис. 142). Эдафобионты, представленные группой Apoda, приобрели облик роющих червеобразных форм, лишенных конечностей и хвоста. Гидробионты (хвостатые) частично сохранили пожизненные наружные жабры, мало подвижные конечности (тритоны) и хорошо приспособленный к плавательной функции хвост. Напротив, бесхвостые, развиваясь в направлении типа амфибионтов, приобрели сильные, подвижные (в особенности задние, прыгательные) ноги. Эта последняя группа пошла по пути завоевания суши, конечно, в пределах возможности, т. е. не слишком далеко от водоемов и во влажных лесах. Таким образом, некоторые бесхвостые, например, жабы (кожа их менее подвергнута высыханию) при-

близились к образу жизни хтонобионтов. Некоторые формы приобрели присасывательные диски на пальцах, или клещевидные лапы, охватывающие тонкие ветви и стали дендробионтами, как например, квакша и т. п.

При этом интересы всех этих форм разошлись, конкуренция стала слабее, а биотический потенциал поднялся. На пути идиоадаптаций класс амфибий сохранился в процветающем виде (в особенности бесхвостые) до геологической современности. Конкуренция и отбор явились двигателями этих многообразных идиоадаптивных направлений. Это видно из следующего примера.

В водоемах наша травяная лягушка Rana temporaria испытывает тяжелое давление конкуренций прудовой R. esculenta и озерной R. ridibunda. Последние — хищники и вытесняют травяную лягушку из занятых ими водоемов, поедая молодь. Развитие травяной лягушки пошло по пути размежевания интересов (дивергенция характеров). Прудовая лягушка имеет преимущественно зеленый цвет и держится на водной растительности, с которой ее окраска гармонирует. Озерная лягушка — типичный гидробионт. Травяная лягушка (по крайней мере молодые особи) обнаруживает переход к жизни лесного хтонобионта, придерживаясь лесной почвы, причем на фоне пестрого лесного настила окраска ее кожи (преобладание бурых пятен) играет роль криптической окраски. Переход к жизни лесного хтонобионта, в особенности использование леса молодыми травяными лягушками, наиболее подверженными нападениям озерной и прудовой лягушек, естественно повысили выживаемость поколения травяной лягушки, улучшили их питание за счет многочисленных лесных насекомых и, следовательно, повысили биотический потенциал вида. Этого не случилось бы, если бы травяная лягушка оставалась амфибионтом. В последнем случае она подвергалась бы значительно более интенсивному истреблению.

На примере эволюции амфибий мы разобрали экологическое значение частных приспособлений и причины сосуществования низших и высших групп организмов. Как видим, на пути развития частных приспособлений (алло- и теломорфозов) данная группа выживает и при наличии более высоко организованных форм. Сохраняя основные ароморфные признаки, она не испытывает, однако, дальнейшего повышения организации. При наличии частных приспособлений, до известной степени гарантирующих от истребления, дальнейшие преобразования необязательны, и группа, продолжая дивергировать, на долгое геологическое время сохраняет свои основные особенности. Поэтому класс амфибий, возникнув в девоне, продолжает существовать и ныне.

Мы видим, таким образом, одновременно существующими самые различные типы организации — от одноклеточных до млекопитающих.

§ 15. Биологический прогресс и биологический регресс. Описанные выше направления эволюции характеризуют явление биологического прогресса. Повышение организации (ароморфозы) и дивергенция интересов (идиоадаптации), как главные пути эволюции, выключают организмы из чрезмерной конкуренции, снижают ее и вместе с тем повышают их сопротивляемость элиминирующим факторам. Как правило, эти направления эволюции сопровождаются отбором на широкую модификационную приспособляемость, т. е. на выработку широкого «адаптивного фонда». Поэтому ароморфозы и алломорфозы (а также и другие пути эволюции) влекут за собою биологический прогресс.

Основными признаками биологического прогресса являются:

1. Возрастание численности.
2. Насыщение популяции вида многообразными миксобиотипами (контролируемыми отбором).
3. Расширение площади (ареала) распространения.
4. Диференцировка на местные расы (экологические и географические).
5. Дальнейшая дивергенция, возникновение новых видов, родов, семейств и т. п.

Конечно, если идиоадаптации носят более специальный характер, оставаясь приспособлениями очень узкого теломорфного значения, то возможности расширения ареала ограничены. Однако и в этом случае не закрывается путь экологической диференцировки, а если стация

обширна (например, большой массив леса), то и дальнейшего расширения ареала до пределов стации.

Разберем два примера биологического прогресса.

1. Галловая нематода Heterodera marioni — паразит многочисленных растений, известный: в Европе (юг), Азии (Индия), Африке, Америке и Австралии. Этот вид обладает очень большим и расширяющимся ареалом распространения. На ряду с этим — огромная эвриадаптивность в отношении используемых растений. Нематода найдена на 855 видах растений (Штейнер, 1938), принадлежащих более чем к пятидесяти семействам, с самыми различными биохимическими свойствами, условиями произрастания и т. п. Это свидетельствует о широкой модификационной приспособляемости галловой нематоды и биологическом прогрессе вида.

2. Пасюк (Rattus norvegicus) в XVIII веке проникает в Европейскую Россию. В Германии (Пруссия) он появился около 1750 г., в Англии — с 1730 г., в Париже после 1753 г., в Швейцарии после 1780 года, в Ирландии с 1837 г. В середине XIX века пасюка еще не было в Западной Сибири. В 1887 г. пасюк изредка встречался около Тюмени. В 1897 г. встречался в южной части Тобольской губернии и был обыкновенен в Оренбурге и по всему протяжению Урала, от Уральска до Орска. По Кащенко, в Оренбургском крае пасюк появился после проведения железной дороги. В 1889 году пасюка еще не было до восточных границ Томской губ. Однако, в Восточной Сибири уже давно существовала его разновидность — забайкальский пасюк. Следовательно, в конце XIX века, около времени открытия Сибирской ж. д., Западная Сибирь была свободна от пасюка. Движение по названной ж. д. открылось в 1896—97 гг., а 29 мая 1907 г. (после Японской войны) в Омске был пойман первый экземпляр пасюка. В 1908 г. Кащенко получал большое количество западносибирских пасюков, а в 1910 г. пасюки «стали уже играть роль настоящего бедствия». Двигаясь на восток, европейские пасюки, в конце концов, заняли всю Западную Сибирь (кроме крайнего севера) и встретились с забайкальской разновидностью.

«По середине наибольшего из континентов... произошло, наконец, замыкание образуемого пасюком вокруг земного шара железного кольца и мне, пишет Кащенко (1912), пришлось присутствовать при этом последнем акте его победного шествия».

Высоко активный, изменчивый и приспособляющийся в своем поведении к различным климатическим зонам, пасюк всюду, где есть вода, пища и человек, энергично расширяет свой ареал.

Примером биотически прогрессирующего растительного вида может служить канадская чума (Elodea canadensis), быстро захватывающая новые местообитания.

Таковы основные черты видов, находящихся в состоянии биологического прогресса. Расширение ареала, захват новых местообитаний — важнейший их признак, дающий выходы к внутривидовой диференцировке и к образованию за ее счет новых форм.

Превосходной иллюстрацией сказанного может служить биологически прогрессивное развитие зайца-русака (Фолитарек, 1939). Русак приспособлен к открытым местам, с менее глубоким или более плотным снеговым покровом. Поэтому он не мог распространяться на север, в лесную зону с более рыхлым, а потому и более глубоким снегом. Однако, по мере вырубки леса, условия снегового покрова изменились (он стал мельче и плотнее), и русак стал быстро распространяться на север. Интересно, что в годы численного подъема возрастали и темпы продвижения на север. Проникнув на север, русак образовал здесь новую экологическую форму — несколько более крупную, с зимней шерстью, значительно побелевшей по сравнению с зимней окраской ее на юге. Произошел отбор (а возможно и адаптивная модификация) на крупность (чем больше масса тела, тем выше продукция тепла при меньшей отдаче вследствие относительно меньшей поверхности) и отбор на побеление, в условиях которого заяц менее заметен для хищника (лисица). Таким образом новые условия среды, вызвавшие увеличение численности, открыли возможность к расширению ареала, а расширение ареала вызвало образование новой формы.

Биологический регресс характеризуется обратными признаками: 1) снижением численности, 2) сужением и раскалыванием ареала на отдельные пятна, 3) слабой или даже отсутствующей внутривидовой диференцировкой, 4) угасанием форм, видов, целых групп последних, родов, семейств, отрядов и т. п.

Как правило, «адаптивный фонд» видов, претерпевающих биологический регресс, уже, чем у форм, испытывающих биологический прогресс.

В результате этих особенностей биологически регрессирующие виды могут превратиться в эндемиков, с весьма ограниченным или даже точечным ареалом, примеры чего нами уже приводились.

К таким биологически регрессирующим видам принадлежит (отчасти под влиянием человека) европейский бобр, выхухоль, европейский зубр, новозеландская гаттерия и множество других форм. Среди растений можно указать на упомянутого уже Ginkgo biloba, сохранившегося лишь в некоторых пунктах Восточной Азии, тогда как в мезозое (особенно в юре) гинкговые были широко распространены.

Сокращение численности и сужение ареала приводит вид к состоянию биологической трагедии, так как при этих условиях воздействие неизбирательных форм элиминации ставит вид под угрозу полного истребления. Если сокращение численности и сужение ареала достигает таких размеров, что последний сосредоточивается на небольшой площади, то однократная или повторная катастрофическая элиминация оборвет его существование.

§ 16. Монофилия, дивергенция, конвергенция, параллелизм и ортогенез. Выше мы видели, что идиоадаптации и другие формы эволюции приводят к тому, что группа, возникшая на пути ароморфозов, в дальнейшем претерпевает сложное дивергентное развитие. В ходе последнего осуществляется глубокая экологическая диференцировка или «адаптивная радиация» видов. Мы знаем (гл. VI, § 4), что виды, входящие в состав естественной группы, захватывают (в пределах общего ареала группы) все те стации, которые она в состоянии захватить по условиям своей организации. Например, амфибии, в пределах доступных им местообитаний, приспособились к жизни гидробионтов, амфибионтов, хтонобионтов (однако, только во влажных местообитаниях), дендробионтов и эдафобионтов. Небольшое число амфибий, например, протей, вошли в состав экологического класса троглобионтов (пещерных форм).

Рептилии, по условиям своей ароморфной организации, смогли занять значительно бо́льшую поверхность суши. Если для амфибий все же ведущим экологическим признаком остается амфибионтность, то рептилии являются по преимуществу хтонобионтами. Хорошо защищенная ороговевшая кожа, предохраняющая их от высыхания (мумификации), подвижность и другие ароморфозы позволили рептилиям широко диференцироваться (радиировать) в пределах хтонобионтного образа жизни (рис. 31). Одновременно через дендробионтность (древесные формы) был открыт путь приспособления к полету и выработке рептилий-авиабионтов, живших в мезозое (рис. 31). Многие рептилии филогенетически вторично завоевали прибрежную полосу суши и воды, а некоторые стали обитателями открытого моря. Они образовали экологический класс в т о р и ч н ы х амфибионтов и гидробионтов (вторичными амфи- и гидробионтами их следует называть потому, что сами они — хтонобионты, но произошли от амфибионтных амфибий).

Птицы претерпели подобную же дивергентную экологическую диференцировку. Ведущей для них является авиабионтность, однако и они дали представителей классов хтонобионтов (страусы, новозеландский киви, у нас, в значительной степени, дрофа и др. формы), многочисленных дендробионтов, (дятлы, поползень, пищуха и др. формы), амфибионтов (гусиные в большинстве) и даже гидробионтов (например, пингвины).

Млекопитающие проникли во все стации и образовали многочисленные экологические классы, проявив по условиям своей ароморфной организации необычайно многообразную адаптивную радиацию (рис. 143).

Многообразие стаций в природе меньше, чем многообразие естественных групп организмов, почему в одной и той же среде и стации встречаются представители самых различных естественных групп.

Таким образом, по мере образования новых групп позвоночных и их экологической дивергенции (радиации) в самых различных напра-

влениях, каждый экологический класс пополнялся новыми представителями.

Заняв одну и ту же стацию и среду, представители различных

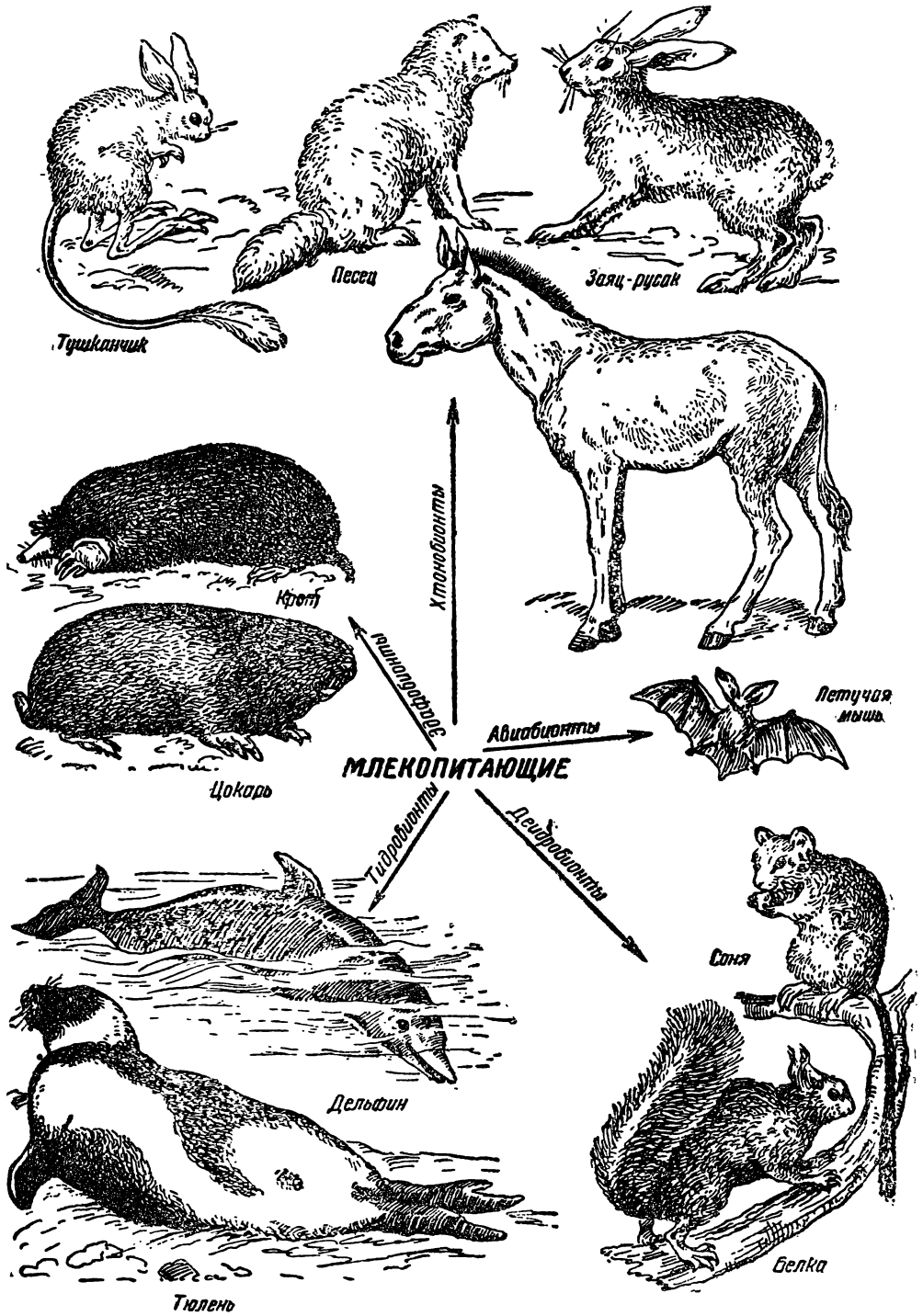


Рис. 143. Адаптивная радиация класса млекопитающих

Показаны некоторые представители жизненных форм — хтонобионты (заяц-русак, тушканчик, песец , эдафобионты (кро ", цоко ь), гидробионты (тюлень, дельфин), дендробионты белка, соня), авиабионты (летучая мышь). Сборный рисунок, по разным авторам

групп, в процессе филогенетического преобразования, приобрели сходные приспособления (стали конвергентно сходными).

Под влиянием сходного образа жизни различные виды экологически развивались в сходящихся приспособительных направлениях, т. е. конвергировали. Дендробионтность, например, привела к сходному строению конечностей у амфибий, рептилий, птиц и млекопитающих (рис. 144).

Такой путь эволюции и называется конвергентным.

Допустим теперь, что два вида или две группы видов развивались от одного корня сперва в разных направлениях, т. е. в разных условиях, но в дальнейшем, уже после расхождения, проникли в одну и ту же среду. Например, обе эти группы были хтонобионтами, а затем

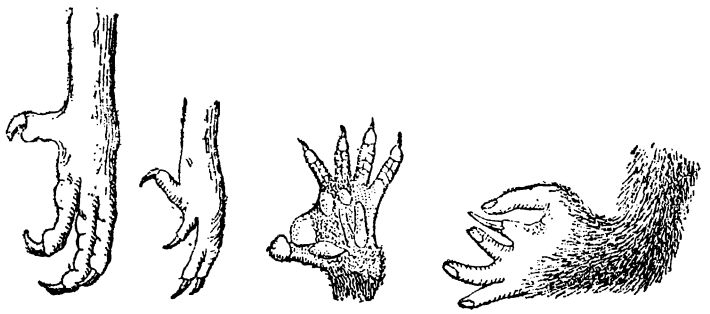


Рис. 144. Задние конечности дендробионтов

1 — лапка птицы носорога (Buceros rhinoceros), 2 — лапа момота (Momotus Lessoni), 3 — лапа опоссума (Didelphis lanigera), 4 — нога лемура (Perodicticus calaberensis). Сборный рисунок, по Абелю и Веберу

стали гидробионтами. Тогда развитие их приспособлений к жизни в воде будет итти параллельно, т. е. они будут проходить параллельные этапы в развитии приспособлений к гидробионтности. Параллельный путь развития одних и тех же приспособлений к одному и тому же образу жизни называется параллелизмом.

Параллелизмы, разумеется, особенно демонстративны, когда они могут быть прослежены во времени. Поэтому они хорошо выявляются на палентологическом материале. Примером может служить параллелизм в развитии припособлений к бегу у вымерших южноамериканских протеротерид (Protherotheridae) — семейство, входящее в состав большой группы копытных, Mesaxonia, куда относятся современные непарнокопытные.

На рис. 145 показаны конечности трех представителей протеротерид, у которых явственно выражены редукция II и IV пальцев на ряду с интенсификацией III пальца. Этот процесс связан, как и у предков лошади, с нарастающим приспособлением к бегу (этот ряд является, впрочем, ступенчатым, а не филогенетическим). Легко видеть, что развитие приспособленности к бегу шло у протеротерид параллельно такому же процессу у лошадиных предков под влиянием параллелизма в образе жизни.

Возникает вопрос, каковы отношения между дивергенцией, конвергенцией и параллелизмом? С точки зрения дарвиниста, конвергенция и параллелизм являются частными случаями дивергентного развития какой-либо естественной группы.

Прежде всего необходимо подчеркнуть, что понятие дивергенции неразрывно связано с представлением о монофилии. От одного корня на заре развития группы (если только она прогрессивна), как правило, намечаются два основных пути филогенетического развития: путь

ароморфозов и путь идиоадаптаций. Однако пути идиоадаптаций вновь расчленяются по разным средам жизни и начинается формирование разных экологических классов (гидро-, амфи-, хтоно-, дендробионтов и т. д.). Возникает специализация (теломорфозы, катаморфозы, гиперморфозы и т. д.). Представители систематически различных классов, на путях этой многогранной дивергенции («радиации») вливаются в сходные экологические классы, а это открывает пути к возникновению конвергенций и параллелизмов.

Напомним, что во всех этих случаях пути эволюции зависят от естественного отбора. Если, скажем, несколько обособившихся ветвей млекопитающих, в ходе своего эволюционного развития, проникли

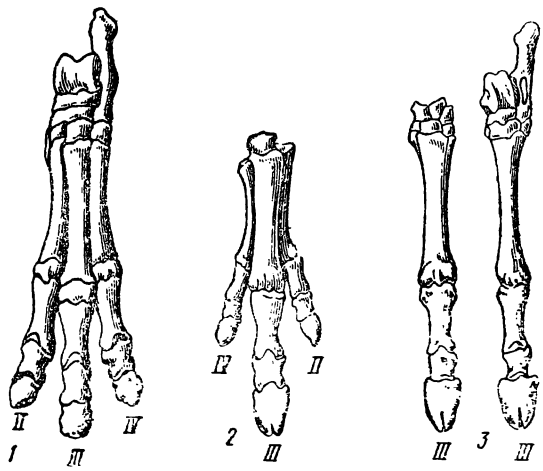


Рис. 145. Конечности протеротерид

1 — Theosodon Seydekkari, 2 — Protherotherium intermedium. Заметна редукция четвертого и пятого пальцев. 3 — Thoatherium crepidatum. Пример параллелизма. Сравни конечности лошадиных предков. (Из Абеля по Амегино)

в воду, и вода стала их нишей, то развитие приспособлений к плаванью, а следовательно, параллелизм и конвергенция превращаются в биологическую необходимость, так как без этих приспособлений становится невозможным успех в конкуренции с другими гидробионтами.

Таким образом, конвергентность и параллелизм в путях эволюции являются естественным следствием конвергентных или параллельных направлений отбора.

Прослеживание филогенетических рядов форм показывает, далее, что во всех группах можно подметить конкретные ряды форм, в которых происходит последовательное развитие определенных признаков. У позвоночных, например, эволюция сердца идет в направлении от однокамерного сердца рыб к трехкамерному сердцу амфибий. У рептилий намечается перегородка между желудочками. У млекопитающих она оказывается полной и сердце становится четырехкамерным. Развитие головного мозга у позвоночных идет в направлении увеличения полушарий переднего мозга и т. д. Подобные явления мы можем проследить по всем системам органов. Мы видели, что у лошадиных предков эволюция шла в направлении развития однокопытности, увеличения роста, моляризации ложнокоренных зубов и т. п. У хоботных наблюдается последовательное увеличение числа гребней на задних коренных зубах, от трех гребней у палеомастодонта до 27 у современных слонов.

Создается впечатление о направленности эволюционного процесса. Это явление было истолковано антидарвинистами, как дока-

зательство «автономического ортогенеза», т. е. что пути эволюции предопределены внутренними автономными факторами развития носят направленный характер.

Дарвин указывал, что вид, изменяющийся в известном направлении, как правило, будет изменяться в этом же направлении и дальше. Однако, Дарвину была чужда идея ортогенеза в указанном выше смысле. Мысль Дарвина построена на иных основаниях. Если у данного вида возникают некоторые наследственные изменения, то в силу преемственности генотипического развития, в последующих поколениях могут возникать *такие же изменения* и притом слабее или, напротив, сильнее выраженные. При скрещивании возникают миксобиотипы, у которых эти изменения комбинируются. Допустим, что изменения выражались в редукции II и IV пальцев и увеличении III пальца. Чем определяется этот ортогенез? Ответ ясен: приспособленностью к бегу. Рис. 36 показывает, что в пределах одного и того же рода различные виды (а в пределах вида — различные миксобиотипы) обладают различной степенью редукции II и IV пальцев. Например, как видно на рис. 36, у Merichippus primus боковые пальцы длиннее, чем у Merichippus pliohippus. Это значит, что последний обладал большей приспособленностью к бегу, чем первый. Отбор и пойдет по этой линии. Таким образом, ортогенез в данном примере определяется тем, что укорочение боковых пальцев связано с лучшей приспособленностью к бегу. Никакой «внутренней» автономной «тенденции», как видим, здесь нет. Развитие ноги лошади в направлении однокопытности определялось не предопределенностью внутреннего порядка, а направлением отбора. В конце концов, о каком ортогенезе внутреннего порядка и «тенденции» в развитии лошади может идти речь, если это последнее представлено, как видно на рис. 33, пучком форм? Лошадиный ряд от эогиппуса до лошади вовсе не является ортогенезом в смысле предопределенности развития. «Ряд» получается, если мы отвлечемся от всех боковых вымерших ветвей. Это — *линия победителе в борьбе за существование*, которую мы можем проследить в гуще родословного дерева лошади. Поэтому было совершенно правильно предложено говорить об *ортоселекции*, т. е. направленности отбора, а не ортогенезе. Направления же отбора зависят от отношений к среде, от того, что данное направление было полезно, было естественным результатом конкуренции. Лошадь стала однопалой, потому что в степных просторах однопалость давала преимущества. Но одновременно было полезнее развитие моляризации зубов, так как оно вело к более совершенному перетиранию жесткой злаковой растительности. Полезнее было также иметь больший рост, так как этим достигалось увеличение мощи животного и расширение горизонта. Поэтому отбирались миксобиотипы, совмещавшие все эти признаки.

§ 17. Вымирание. Из сказанного выше легко понять, что ортоселекция достигается через элиминацию неудачных ветвей, охваченных биологическим регрессом. Этот последний протекает, конечно, относительно медленно, так как филогенетическая жизнь вида, как правило, исчисляется в масштабах геологического времени.

Современные виды находятся в разных фазах биологического прогресса и регресса. С исторической точки зрения их ждет то, что испытали их геологические предшественники: или преобразование в новые виды с частичным вымиранием менее приспособленных внутривидовых форм, или вымирание общее, без оставления преобразованных потомков. Первый путь — биологический прогресс, на котором зиждется непрерывность эволюционного процесса. Вымирание в этом случае — необходимая *прогрессивная* сторона эволюционной трансформации видов, так как оно пресекает возможность скрещивания более совершенных миксобиотипов с менее совершенными, подобно тому

как и в сельском хозяйстве браковка худших форм устраняет их от скрещивания с лучшими, а следовательно, способствует дальнейшему совершенствованию последних.

Мы знаем, что вымирание есть обратная, но вместе с тем и необходимая сторона деятельности естественного отбора, так как именно через истребление осуществляется его творческая функция. Таким образом, вымирание с очевидностью вытекает из существа деятельности отбора. Ясно, что в системе дарвинизма рас-

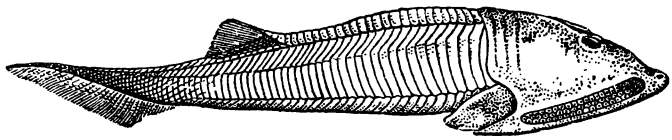


Рис. 146. Панцырник Cephalapsis, нижн. девон (Из Давиташвили)

смотрение причин вымирания представляет большой теоретический интерес. Понятно, что и Дарвин уделял большое внимание проблеме вымирания.

Дарвин решительно возражал против попыток облечь проблему вымирания в покров непознаваемой тайны. Он подчеркивал, что ее общей причиной является борьба за существование. Вымирающий вид подвергается под влиянием борьбы за существование биологическому регрессу. Дарвин указывает на признаки последнего: уменьшение численности особей, распадение и сокращение ареала, конечную гибель вида. По Дарвину, главную роль в вымирании играет конкуренция с более совершенными формами. Давление этой конкуренции, носящей часто совершенно косвенный характер, и притом — в условиях пониженной сопротивляемости факторам среды,— такова общая причина вымирания. Однако, следует помнить, что вместе с тем, каждый отдельно взятый вид вымирает по специфическим причинам.

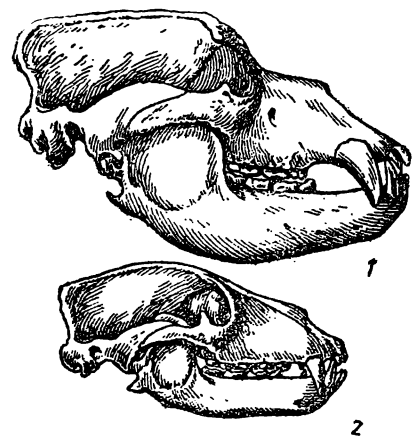


Рис. 147. Череп бурого (внизу) и пещерного медведя в одном масштабе (Из Абеля)

Можно привести ряд иллюстраций основного положения Дарвина, что самое появление более совершенных форм приводит предшественников на путь вымирания. Превосходный пример этого рода дает А. П. Павлов (1924). Рыбообразные панцырники (Ostracodermi, рис. 146) имели мощный панцырь, служивший надёжной защитой от врагов. Это защитное приспособление направило эволюцию панцырников в сторону развития панцыря. Однако, дальнейшее его разрастание привело к явственному гиперморфозу. Панцырь стал несоразмерно тяжел, сковывал и понижал ловчие движения, влияя, следовательно, на двигательные приспособления животных. Тем не менее видеть причины вымирания панцырников в самом гиперморфозе — нельзя. Последнее наступило тогда, когда появились более подвижные потребители пищевых ресурсов — костистые рыбы. С появлением последних панцырники стали на путь биологического регресса, уменьшения численности и конечного вымирания.

В других случаях вымирание, повидимому, возникает под влиянием

физико-химических факторов, т. е. пониженной способности сопротивления их элиминирующему воздействию среды.

Рассмотрим соответственный пример.

Одним из самых распространенных представителей хищных зверей европейского плейстоцена был крупный пещерный медведь — Ursus spaeleus, значительно превышавший по своим размерам, современного бурого Ursus arctos (рис. 147). Название его связано с тем, что подавляющее большинство его костных останков найдено в пещерах. Во многих пещерах были обнаружены сотни скелетов различного возраста. Пещерный медведь, как вид, просуществовал (Абель, 1931) около 1700 лет. В одной подробно изученной пещере за указанное время жило и умерло от 30 до 50 тыс. особей. Зимой медведи находились в спячке, в течение вегетационного времени они выходили из пещеры и питались растительной пищей. Общая обстановка жизни была благоприятной. Пища была изобильной, пещеры защищали от неблагоприятных условий климата, возможных врагов и т. п. В этих условиях элиминация менее жизнеспособных миксобиотипов была снижена, и, следовательно, популяция пещерного медведя насыщалась биологически слабыми миксобиотипами. Ослабление отбора в условиях благоприятной жизненной обстановки обусловило, таким образом, бесконтрольное накопление вредных особенностей организации. Действительно, были обнаружены скелеты со следами многочисленных патологических изменений, большое число скелетов детенышей, по-видимому, недоношенных и погибших от заболеваний. Результатом описанных отношений было прогрессирующее снижение численности.

Последовательное изучение пещерных напластований показало, что в средних слоях изменчивость медведей была меньше (вследствие того, что еще не было накопления неблагоприятных миксобиотипов). В верхних слоях изменчивость велика и много скелетов с патологическими изменениями. При этом здесь отношения полов = 1 ♂ : 1 ♀. В поздних горизонтах оно равно 3 ♂ : 1 ♀, причем именно к этому времени приурочивается большое число недоношенных детенышей. По С. А. Северцову, уменьшение числа самок привело к уменьшению приплода. Этот фактор, в условиях общей дезорганизации организмов с пониженной стойкостью, также привел к снижению численности. Затем, во время вюрмского оледенения, условия становятся неблагоприятными, смертность поднимается и превышает приплод. Вид вымирает.

Как видим, причины вымирания оказались весьма сложными. Они, в данном примере, очевидно, таковы:

1) Общее благоприятствование условий и как следствие — снижение элиминации и ослабление контролирующего действия отбора.

2) Накопление вредных особенностей, и, как следствие — нежизнестойких миксобиотипов, обнаруживших признаки дезорганизации, слабую сопротивляемость против болезней, большое число недоносков, снижение числа самок.

3) Общее снижение численности вследствие пониженной плодовитости.

4) Наступление неблагоприятных условий, при которых потенциал размножаемости стал ниже смертности.

5) Вымирание.

Рассмотренный пример является лишь одним конкретным случаем вымирания и не может быть распространен на все вымершие виды. Однако, повидимому, в качестве общей закономерности, можно отметить следующее. Как мы видели, биологический регресс приводит к снижению численности и сокращению ареала. Снижение численности всегда — прямое следствие превышения смертности над плодовитостью вида (С. А. Северцов, 1941). Когда численность становится относительно небольшой, а ареал — малым, то эти отношения повышают значение неизбирательной элиминации. Катастрофическая элиминация в этих условиях легко может оказаться тотальной и вид исчезает.

В этих условиях вымерли, повидимому, многие виды и группы, находившиеся в состоянии биологического регресса.

Угасли многочисленные виды и роды хвощей, папоротников, плаунов, голосеменных, нацело вымер класс семенных папоротников (птеридоспермы, Pteridospermeae), от мощного класса гинкговых в геологической современности сохранился лишь один вид Ginkgo biloba, полностью вымер класс каламитов (Calamarieae) и т. п. Та же картина — в пределах животного царства. Если сравнить фауну палеозоя и кайнозоя, придется констатировать почти полную смену форм, вымирание огромной массы видов, родов, семейств, отрядов и классов. Так, например, вымерли большие, богатые представителями классы трилобитов (Trilobita) и ракоскорпионов (Gigantostraca), полностью вымерли два класса иглокожих — шаровики (Cystoidea) и морские бутоны (Blastoidea). Среди позвоночных прекратили существование: класс примитивных водных рыбообразных щитковых — Ostracodermi, отряд

панцырных рыб (Placodermi), древние кистеперые; из земноводных целиком вымер отряд стегоцефалов (Stegocephali), среди рептилий исчезли с лица земли отряды: котилозавров (Cotylosauria), териодонтов (Theriodontia), ихтиозавров (Ichthyosauria), зауроптеригий (Sauropterygia), включающих плезиозавров, нотозавров и другие формы, птерозавров (птицеящеры — Pterosauria), птицетазых (Ornithischia), в том числе игуанодонов, стегозавров, трицератопсов, отряда ящеротазых (Saurischia), в том числе тираннозавры, мегалозавры, архизавры, цератозавры, бронтозавры, титанозавры и т. д. Нацело вымер подкласс древних птиц Palaeornithes, в частности Archaeopteryx и Archaeornis; исчезло большое число видов, родов, семейств и отрядов млекопитающих. Наконец, следует напомнить, что еще в кембрийское время исчез с лица земли особый тип археоциатид, примыкавший по своей организации к кишечнополостным. За перечисленными названиями больших групп растительного и животного царства скрывается значительное число вымерших видов. С точки зрения эволюционной теории Дарвина это явление вполне объяснимо. Вымершие группы были приспособлены к тем условиям, в которых они существовали, и уступили жизненные пространства новым формам, лучше их приспособленным к новым условиям среды. Разумеется, в каждом отдельном случае это общее объяснение имеет свои специфические особенности. Однако оно применимо во всех случаях.

Из сказанного выше видно, что вымирание протекает под непосредственным воздействием естественного отбора. Самый факт вымирания является, хотя и негативным, но все же явственным доказательством значения отбора, как движущей силы эволюции. Факты вымирания недвусмысленно подчеркивают, что только в непрерывном обновлении организации заключаются возможности приспособления к меняющимся условиям среды. Изменяемость живых форм становится, как это уже указывалось, биологической необходимостью, основным условием дальнейшего существования.

§ 18. Неограниченность и необратимость эволюционного процесса. Из сказанного видно, что самое существование органических форм необходимо предполагает их непрерывное историческое развитие. В этом смысле можно было бы, на основании теории естественного отбора, говорить, о законе неограниченности и неизбежности эволюционного процесса. Покуда органический мир существует, он неизбежно исторически развивается, а самое развитие обеспечивает дальнейшее существование его. При этом само собою понятно, что развитие это неизбежно происходит на фоне изменяющихся условий среды. Следовательно, на протяжении геологической истории земной коры организмы сталкивались и будут (в геологическом будущем) сталкиваться с новыми условиями. Поэтому всегда возникали (табл. 1) и будут возникать новые органические формы. В этом смысле нужно решительно предостеречь против так называемых предельческих теорий, пытающихся утверждать, что органическая эволюция ограничена. Разумеется, возможности изменяемости каждой отдельной формы ограничены. Однако вид, как целое, обладает широкими возможностями изменяемости, превращаясь в другие виды. Образованием новых родов, семейств, отрядов, классов и типов границы изменяемости все более расширяются. Нельзя при этом забывать важнейший факт, доказывающий несостоятельность предельческих теорий. Он состоит в недостижимости абсолютной целесообразности. В самом деле ведь лик земли непрерывно изменяется и притом не только в силу космических и земных физико-химических воздействий на него, но и под влиянием самих организмов, составляющих биосферу нашей планеты.

Органический мир, уже самым фактом своего существования, меняет среду своего обитания. Он воздействует на строение и состав почвы, на режим водных бассейнов, на состав атмосферы, на ландшафты в целом, на их фауну и флору. Любой организм, используя среду обитания, обусловливает своею деятельностью ее изменение, как неизбежное следствие существования его. Достаточно вспомнить роль бактерий в жизни почвы и растительности, роль корневой системы

в изменении структуры почвы, значение насекомых, дождевых червей и роющихся грызунов в аэрации почв, в изменении ее качественного состава, ее растительности и т. п. Но изменяя среду обитания, организмы, тем самым, создают новую среду и новые отношения с ней, которые требуют и новых форм или новых оттенков приспособлений, т. е. новых эволюционных преобразований.

Из сказанного выше понятно, что абсолютная приспособленность *недостижима* и что любое приспособление всегда относительно, и всегда в новых условиях другая организация, возникшая за счет неисчерпаемого резерва мутантов, биотипов и миксобиотипов, вытесняет предшествующую. Легко понять, что остановка эволюции не возможна.

Из сказанного вытекает и постановка вопроса о *необратимости эволюционного процесса*.

Вымершие виды и их группы никогда не появляются вновь. В этом смысле эволюция полностью необратима. *Закон необратимости эволюции* был впервые ясно сформулирован Дарвином. «Если вид однажды исчезает с лица земли, мы не имеем оснований думать, что та же самая, тождественная форма когда-нибудь появится вновь». «Группа, однажды исчезнувшая, никогда не появляется вновь...» (Происхождение видов, гл. XI).

Необратимость эволюции (закон Дарвина) является естественным следствием следующих причин. Если вид вымер повсеместно, то тем самым нарушена непрерывность его развития. Следовательно, с вымершим видом исчезает, прежде всего, та генетическая линия развития, которую он представлял.

Однако, причина неповторимости вымершего вида имеет и другое основание. Вид вымирает, как мы видели, в результате биологического регресса, т. е. потери приспособленности в новых условиях. Условия существования полностью неповторимы (изменилась абиотическая среда, возникли новые виды и т. д.). Поэтому полностью неповторим и вымерший вид, хотя бы даже его потомки и продолжали существовать. Таким образом, неповторимость отношений делает каждый вид также неповторимым. Эволюция никогда не имеет и не может иметь обратного движения.

Долло (1893) предложил следующее положение: «организм не может вернуться, даже частично, к предыдущему состоянию, которое уже было осуществлено в ряду его предков».

Это означает, что орган, подвергшийся в филогенетическом ряду рудиментации, никогда не появляется у потомков в прежней силе; если орган исчез, он никогда не возобновляется. Если потомки проникли в ту же среду, в которой жили предки, то исчезнувший орган, нужный в этой среде, все же не возвращается, а функционально заменяется другим (Абель, 1912). Значительное количество фактов подтверждает эти положения. Так, наземное позвоночное, вторично ставшее водным, вновь приобретает хвостовой и спинной плавники (киты). Однако, эти плавники не гомологичны соответствующим плавникам рыб, представляя собою лишь конвергентные образования. «Повторение» достигается на совершенно новой основе, т. е. не есть повторение.

Однако особенно убедительны случаи, когда мы имеем дело с рядом форм одной естественной группы.

Жившая в триасе (рис. 148) черепаха Proganochelis была первично наземной формой (хтонобионт) и имела сплошной панцырь. В юре и мелу существовали потомки триасовых форм черепахи Protosphargis, Archelon и др., впервые перешедшие к жизни гидробионтов. Панцырь оказался у них редуцированным, с широкими отверстиями (фонтанелями). В олигоцене и миоцене потомки этих черепах (род Psephophorus) вторично возвращаются к прибрежной жизни. Их нишей становится зона прибоя. И вот у них снова появляется панцырь. При этом однако не произошло разрастания старого панцыря, а образовался *совершенно новый вторичный панцырь* (поверх филогенетически утраченного).

Итак, в подобных случаях закон необратимости эволюции подтверждается. Однако, в той форме, в какой этот закон был сформулирован Долло и Абелем, он не может быть абсолютизирован. Известны и противоположные случаи, когда можно говорить о возникновении древних или анцестральных признаков. Так, Сушкиным (1915) было указано, что у человека, например, в качестве анцестрального признака, появляется двойная лобная кость. У пингвинов задняя конечность отличается некоторыми примитивными чертами в строении цевки, — даже более примитивными, чем у археоптерикса. Если закон Долло всегда верен, то, как указывает Сушкин, следовало бы допустить, что пингвины обособились от общего ствола птиц еще до появления археоптерикса, что, очевидно, не верно. Таким образом, закон Долло о необратимости эволюции не имеет абсолютного значения. Уязвимость закона Долло объясняется тем, что он построен на неправильной посылке: он пытается обосновать необратимость эволюции отдельных органов. В таком виде он не может иметь абсолютного значения, так как (и это необходимо твердо помнить) эволюируют не отдельные органы, а целостные организмы. Поэтому действительно абсолютное значение имеет не закон Долло, а упомянутый закон Дарвина.

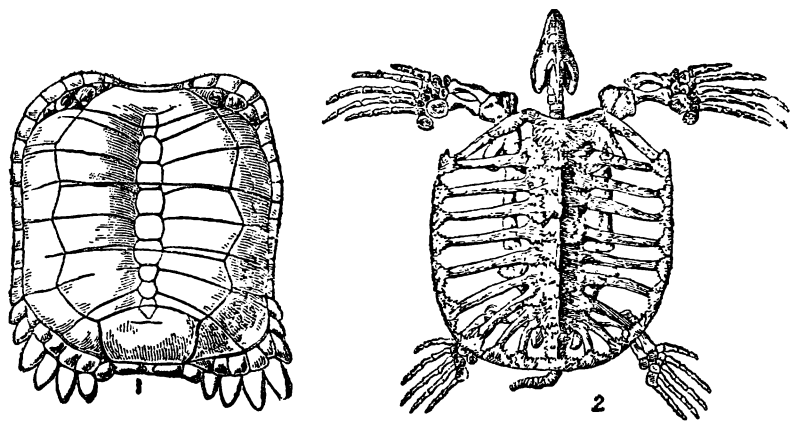


Рис. 148. Иллюстрация необратимости эволюционного процесса

1 — черепаха Proganochelis, триас, хтонобионт. Панцырь сплошной. Из Циттеля.
2 — Archelon isiihras, мел, гидробионт, в панцыре большие фонтанелли. (Из Абеля)

§ 19. Некоторые вопросы частной филогенетики. В предшествующих параграфах обсуждались важнейшие общие закономерности эволюции. Следует, однако, иметь ввиду, что в пределах каждой естественной группы эти общие закономерности эволюции имеют специфическую окраску. Формы борьбы за существование и отбора не одинаковы в различных группах. Если мы проследим их в восходящих рядах, то мы должны будем признать, что законы эволюции и в частности — факторы ее, обусловливая возникновение новых групп, сами подвергались эволюции. Проблема эволюции закономерностей эволюции составляет одну из интереснейших, но и наименее разработанных проблем системы дарвинизма. Она имеет между тем очень большое методологическое значение, так как опровергает униформистскую точку зрения, согласно которой эволюция возникала всегда под влиянием одних и тех же отношений. Это можно показать на ряде примеров частной филогенетики.

Частная филогенетика исследует: 1) филогенетическое происхождение отдельных естественных групп, 2) эволюцию форм отбора и форм адаптиоморфозов в отдельных группах. Первый вопрос излагается в курсах зоологии и ботаники, мы же сосредоточим свое внимание на остальных вопросах.

Мы здесь разберем с указанной точки зрения эволюцию лишь некоторых естественных групп организмов, чтобы показать самый факт эволюции законов эволюции.

§ 20. Происхождение жизни. В первую очередь остановимся на проблеме происхождения жизни. В системе дарвинизма нас интересует здесь роль естественного отбора в становлении жизни и, следовательно, становление самого отбора, как фактора новой формы движения, развития органического мира. Среди многочисленных теорий происхождения жизни к такой постановке вопроса ближе всего стоит теория Опарина (1941), почему мы и остановимся именно на ней.

Следует принять, что элементарным источником жизни являются, с одной стороны, соединения углерода с азотом (циан), а с другой стороны, карбиды — устойчивые соединения металлов, в частности кальция с углеродом. Указанные соединения требуют для своего образования высоких температур, почему следует считать, что биохимические предпосылки развития жизни создались в тот период, когда на поверхности Земли газовые массы были раскалены до очень высокой температуры.

Последующее остывание поверхности Земли привело к образованию ее коры, и таким образом карбиды, образовавшиеся в ней, оказались изолированными от первичной земной атмосферы, не содержавшей еще кислорода, но богатой водяными парами. Земная кора была относительно тонкой. Она часто разрывалась под давлением приливов внутренней огненно-жидкой массы, которая изливалась на поверхность земли. За счет карбидов, вступавших в соединение с перегретыми парами воды, возникли первые органические вещества — углеводороды. Последние окислялись за счет кислорода воды и давали различные органические соединения (в том числе спирты, альдегиды, кетоны и органические кислоты). С другой стороны, карбиды взаимодействовали с аммиаком, давая различные азотистые соединения.

Когда земная кора остыла настолько, что вода образовала на ее поверхности горячие первобытные моря и океаны, то в воде уже оказались растворенными указанные органические соединения, содержавшие C, H, O и N. Органические вещества эти вступали в разнообразные взаимодействия. Так образовались высокомолекулярные соединения, в том числе — белковоподобные вещества. Образование последних, по Опарину, связано с особыми свойствами органических соединений, для которых характерны интенсивно протекающие процессы окисления, гидролиза и образования более сложных атомных группировок в результате восстановления, разрыва или удлинения цепей, состоящих из атомов углерода. Возникновение белковоподобных тел происходило, таким образом, в результате смешения водных растворов органических веществ. Белковоподобные вещества сперва были диффузно распределены в водной массе в виде коллоидальных растворов. В дальнейшем образовались коллоидальные структуры, или коацерваты, существовавшие в виде отдельных систем (капель), уже обладавших некоторой внутренней физико-химической структурой. Такие капли коацерватов были еще неживыми системами, но они, несомненно, адсорбировали органические вещества из водных растворов, вследствие чего возникла их способность к росту. Естественно, что всякая адсорбция («усвоение») приводила к изменениям физико-химических свойств коацерватов. В результате возник своеобразный процесс. Одни коацерваты, путем этих изменений, приобретали более совершенную структурную организацию, другие подвергались разрушению. Сохранялись, повидимому, коацерваты, обладавшие наибольшей способностью к адсорбированию веществ и, как следствие, — к более быстрому росту. Таким путем на протяжении огромных промежутков времени возникли белковые системы высокой физико-химической организации. Эти белковые системы нужно рассматривать, как источник первых живых организмов, так как «жизнь есть форма существования белковых тел» (Энгельс). Основным признаком первобытных белковых систем был обмен веществ. Способность к адсорбции качественно перерастает в процессы ассимиляции и, разрушение — в физиологические процессы диссимиляции. Превращение этих белковых систем в живые системы означало также их обособление от внешней среды — развитие своей собственной «внутренней» среды.

Можно рассматривать этот процесс становления элементарной жизни, как первый этап естественного отбора, протекавшего, однако, в весьма элементарных «механических» формах. Это был «механический» отбор на становление живого. К первым «живым системам» нельзя применять то представление о клетке, которое основано на современном нам строении последней. У первобытных «доклеточных» организмов, несомненно, не было обособленного ядра. Сложная ядерная структура клеток современных организмов есть исторический приобретение

Жизненные процессы первобытных «одноклеточных» первоначально сводились к простейшим реакциям и процессам ассимиляции, диссимиляции, роста и размножения. С эволюционной точки зрения наиболее важно установить момент, когда начинается целостное воздействие на первобытные живые системы всех трех основных факторов эволюции — изменчивости, наследственности и отбора. С исторической точки зрения нужно допустить, что в жизни первобытных «одноклеточных» ведущую роль первоначально играла модификационная изменчивость, которая, как свойство живых систем, возникла под непосредственным воздействием факторов среды и элементарных процессов обмена. Что касается качества наследственности, то этот фактор эволюции мог получить большое значение только с приобретением стойкой биохимической структуры. По этому, пока такой стойкости не было, первобытные «одноклеточные» должны были отличаться генетической неустойчивостью и, быть может, обратимостью достигнутых степеней развития. Генетическая устойчивость могла возникнуть лишь на известном этапе развития, когда внутренняя структура («внутренняя среда») первобытных организмов достигла известной дифференцировки, и когда, в частности, началось образование специализованного генетического аппарата — элементов ядерной структуры.

Морфологическое обособление ядра явилось тем путем, на котором была достигнута относительная прочность биохимической структуры и более совершенная передача ее дочерним клеткам. Поэтому обособление ядра нужно считать ароморфозом огромного исторического значения.

Однако, выдифференцировка ядра должна была иметь свои побудительные причины. С биохимической стороны вопрос стоит довольно ясно, так как обособление ядра является одним из следствий биохимических процессов клетки, на чем мы останавливаться не можем. Дарвиниста значительно больше интересуют исторические причины обособления ядра, т. е. вопрос, какие именно преимущества в борьбе за существование получили «ядерные» организмы по сравнению с «безъядерными». Мы можем представить себе возникновение следующих отношений. Вероятно, одним из факторов была диференцировка среды, а также возрастание численности первобытных организмов. Последний фактор привел к возрастанию конкуренции и возникновению полезности расхождения потребностей, т. е. дивергенции, тогда как первый фактор (диференцировка среды) способствовал развитию процессов дивергенции. В этих условиях более прочнсе, наследственное закрепление различий и стало полезным (необходимым). Эта возможность и имелась у «ядерных организмов», с их более прочной генетической структурой. Поэтому отбор пошел в направлении развития аппарата, обеспечивающего меньшую зависимость физико-химической структуры от внешней среды. Другими словами, через элиминацию безъядерных форм был достигнут отбор ядерных организмов. Итак, в борьбе за существование ядерная организация, закрепляя различия, становилась более прочной базой дивергенции, а следовательно, выключения из условий острой конкуренции. По этим причинам ядерные организмы вытесняют безъядерные. Темпы эволюции возрастают — оформляется дивергирующий в самых различных направлениях тип одноклеточных — простейших.

§ 21. Простейшие и низшие многоклеточные. У современных простейших мы видим большое многообразие организации, несмотря на одноклеточное состояние. Исходной группой животных (как и растений) следует считать жгутиконосцев. Принимается, далее, что от них берут начало корненожки, споровики и инфузории, в качестве трех самостоятельных ветвей.

Жгутиконосцы характеризуются примитивной организацией. Часть из них — автотрофы, другие — гетеротрофы, тогда как третьи способны как к автотрофному, так и гетеротрофному питанию, образуя группу миксотрофов. В пределах этого класса наблюдается широкая физиологическая диференцировка и многообразная эволюция в различных алломорфных направлениях. Широкая адаптивная радиация привела к завоеванию различных сред обитания. Часть жгутиконосцев сохраняет свободный образ жизни. Именно в пределах этой экологической группы развиваются алломорфные преобразования, и несомненно, что свободные жгутиконосцы оказались источником развития корненожек и инфузорий. Однако, другие жгутиконосцы эволюировали в направлении тело- и катаморфозов. Теломорфное направление преимущественно выразилось в развитии паразитизма, на путях которого сформировалась филогенетически сложная группа споровиков, отличающихся глубоко специализованной и упрощенной организацией.

Напротив, как было сказано выше, алломорфное направление привело к значительному усовершенствованию организации. Именно в пределах алломорфной организации открывается путь к повышению ее в двух важных направлениях. Одно из них приводит к инфузориям, другое — к многоклеточности. Класс инфузорий характеризуется важным ароморфозом — ресничным покровом. Реснички оказались значительно более совершенными органеллами движения, чем жгуты. Они способствовали значительному повышению энергии движений. Последние у инфузорий неизмеримо совершеннее, чем у жгутиконосцев. Быстрота движений обусловила необходимость развития нервных органелл, обеспечивающих огромную реактивную способность инфузорий на внешние раздражения. Их двигательные реакции на последние быстры и точны. На ряду со сказанным ресничный аппарат оказался

хорошо приспособленным для восприятия пищи. Гетеротрофное питание инфузорий значительно интенсивнее, чем у жгутиконосцев. Таким образом, энергия жизнедеятельности их сильно возросла. Оставаясь типичными гетеротрофами, инфузории претерпевают диференцировку на хищника и жертву. Отсюда развитие различных защитных приспособлений и орудий нападения. Возникает настолько сложная организация, что некоторые исследователи склонялись к предложению рассматривать инфузорий, как «надклеточные» организмы. В действительности, инфузории выражают своей одноклеточной организацией бесперспективность дальнейшего повышения ее на этом пути. Прогресс оказался достижимым не на пути загрузки одной клетки многими функциями, а напротив, — на пути распределения функций между многими клетками. Таким образом эволюция инфузорий оказалась замкнутой в одноклеточности, которая явилась препятствием к дальнейшему повышению организации, так как ограничивала возможности глубокой диференцировки и разделения функций. Однако, в пределах данной организации достигается огромное многообразие форм. На примере инфузорий можно видеть, что алломорфное направление эволюции обеспечивает широкую дивергенцию. Эти сложно устроенные простейшие дают огромное число видов, в их пределах вырабатываются многообразные жизненные формы.

С другой стороны, у примитивных жгутиконосцев возникает важный ароморфоз — колониальность, с подчинением одноклеточных членов целому, т. е. колонии и вследствие этого к преобразованию колонии в новый индивидуум — многоклеточный. Многоклеточность была существенным ароморфозом, так как она открыла путь к широкому разделению функций. Однако, здесь возникло, конечно, несколько ароморфных направлений, в связи с чем произошло несколько групп примитивных многоклеточных организмов. Организация некоторых из них, например, Orthonectidae, Dicyemida, Catenata и др. оказалась филогенетически неудачной. Эти группы не выдержали конкуренции с другими группами. Поэтому они представлены небольшим числом видов и не удержали свободного образа жизни, целиком перейдя к паразитизму. Губки, повидимому, очень быстро перешли к катаморфному существованию, связанному с происхождением от специализованных воротничковых жгутиконосцев и сидячим образом жизни. Несомненно, что простота их организации связана не только с их филогенетической примитивностью, но также и с сидячим образом жизни. В условиях последнего энергия жизнедеятельности резко снизилась. Одноклеточные инфузории в этом отношении неизмеримо выше губок. Возникли черты глубокой специализации к сидячему образу жизни. Путь к дальнейшим ароморфозам оказался закрытым.

Более удачным оказалось ароморфное направление, приведшее к развитию кишечнополостных, также берущих свое начало от жгутиконосцев, но независимо от губок. Важную роль сыграло обособление большой энтодермической полости, принявшей на себя функцию пищеварения (например, у гидры). Этот ароморфоз увеличил возможности питания. Отсюда возникновение специальных ловчих аппаратов — щупальцев, стрекательных клеток и т. п. Двигательные функции стали активнее, а в связи с этим у кишечнополостных начинается обособление нервной системы. Плавание стимулирует развитие специальных органов равновесия — статоцистов. Однако, большинство кишечнополостных удерживает признак, не способствующий дальнейшему повышению организации и препятствующий переходу к наземному образу жизни, а именно — лучистое строение тела. Оно препятствует выработке быстрого передвижения, сказывая большое сопротивление водной массе, закрывает путь к ползанию, ограничивает возможности внутренней диференцировки.

Поэтому переход некоторых гребневиков к ползанию явился ароморфозом решающего значения. Начиная с гребневиков, через ползание по дну, неизбежно открывается путь к диференцировке тела на передний и задний конец, на правый и левый бок, на спинную и брюшную сторону тела, т. е. путь к развитию билатеральной симметрии. Другим крупным ароморфозом было приобретение мезодермы. Развитие этого зародышевого листка разгрузило энто- и эктодерму от некоторых функций, увеличило возможности диференцировки и вместе с тем открыло путь к накоплению запасных питательных материалов.

Однако, главное значение имела, конечно, билатеральная симметрия. Она вызвала, прежде всего, концентрацию главных органов чувств на головном конце. Уже у турбеллярий обособляется «головной мозг», на переднем конце располагаются осязательные приспособления, органы химического чувства, примитивные глаза и т. п. Спинная сторона принимает на себя защитную функцию, брюшная — функцию передвижения и питания (рот у турбеллярий находится на брюхе). Значительная диференцировка нервной системы и органов чувств связывается со значительно большей, чем у кишечнополостных, подвижностью. Общая жизненная энергия поднялась. У турбеллярий мы видим проявления поисковой деятельности, активное нападение на жертву, быстрые и точные реакции на внешние раздражения. В общем — это прогрессивная группа, с гораздо более ярко, чем у кишечнополостных, проявляющейся адаптивной радиацией. Так, кишечнополостные лишь в весьма ограниченном числе видов приспособляются к пресным водам, тогда как турбеллярии дают большое число морских, солоноватоводных и пресноводных жизненных форм. Кишечнополостные почти не дали паразитов, от турбеллярий же ответвляется два класса их —

сосальщики и ленточцы. Однако, наиболее важно отметить, что уже у турбеллярий наблюдаются попытки выхода к наземному существованию, а именно в почву, правда, только влажную.

§ 22. Нематоды, кольчецы и членистоногие. Принимается, что от турбеллярий происходят, с одной стороны, нематоды, а с другой, — кольчецы. Эволюция нематод отличается рядом своеобразных особенностей. Необычайно многообразные в частных признаках (строение ротовой полости, головных щетинок, половых аппаратов, хвоста и т. п.), нематоды однообразны по внешнему строению тела. Последнее обычно имеет удлиненно-веретеновидную форму и одето плотной и толстой кутикулой. Нематоды ведут, как правило, водный и притом донный образ жизни. Они ползают при помощи однообразных змеевидных движений. Нервная система их примитивна. Чего-либо аналогичного «головному мозгу» турбеллярий у них нет. Поведение их поражает автоматизмом, столь же быстрых реакций на внешние раздражения, как у турбеллярий, у них нет. Объясняется это тем, что толстая кутикула препятствует развитию периферических органов чувств. Последние ограничены немногочисленными свободными нервными окончаниями в кутикуле, сосредоточенными преимущественно на переднем и заднем концах тела. Примитивность нервной системы является причиной известного автоматизма отношений у нематод между хищником и жертвой. Хищная нематода не ищет жертву, а «натыкается» на нее, рефлекторно заглатывает или высасывает. Хорошим примером могут служить следующие наблюдения (Парамонов, 1937).

Хищная нематода Mononchus tridentatus (рис. 149) была помещена на предметное стекло с выемкой, куда было посажено некоторое количество других нематод (Plectus). Нематоды плавали около хищника, прикасались и толкали его, однако, никаких попыток схватить жертву хищник не делал. Как только одна из нематод прикоснулась к чувствительным папиллам головного конца, последовал резкий сдвиг мускулатуры пищевода и жертва была всосана в ротовую полость. Автоматизм поведения хищника нематод виден также из следующего факта. У другой хищной нематоды от рода Diplogaster, высасывающей свои жертвы, характер поведения такой же. Всасывание начинается лишь тогда, когда нематода прикоснется папиллами к кутикуле жертвы. В одном случае хищник прикоснулся папиллами к поверхности пузырька воздуха. Последовал сдвиг мускулатуры пищевода и пузырек был проглочен. Таким образом, в данных случаях хищник не проявляет какой-либо специальной поисковой деятельности и его поведение носит чисто рефлекторный характер. Понятно, что и воздействие хищника на популяцию жертвы не может быть столь глубоким, как это имеет место при активной поисковой деятельности. Судьба хищника и жертвы определяется в разобранных примерах частотой случайных встреч и непосредственных рефлексов на прикосновение к специальным ротовым органам, а не какими-либо охотничьими поисковыми повадками. Такой же автоматизм наблюдается и у нехищных нематод. Поэтому формы отношений между ними, а равно их отношения с другими микроскопическими организмами упрощены. Борьба за существование в условиях упрощенной нервной системы не может носить активного характера. Организация нематод не открывает возможностей к дальнейшему повышению организации, к новым ароморфозам. Напротив, ряд признаков, в частности форма тела, толстая и полупроницаемая кутикула — создают предпосылки к переходу к паразитическому существованию, в качестве эндопаразитов, чему в значительной степени благоприятствует способность многих видов к анаэробному дыханию. Поэтому для нематод весьма характерны теломорфные преобразования. Организация многих из них настолько близка к теломорфному типу, что между свободными и паразитическими нематодами имеются лишь незначительные и второстепенные различия.

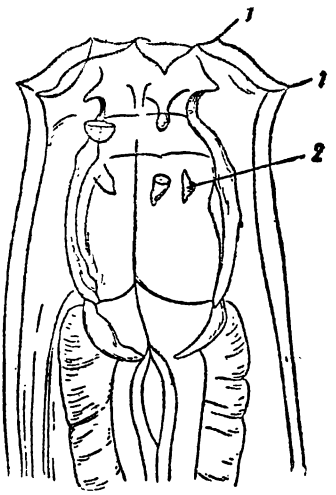


Рис. 149. Хищная нематода Mononhus (Anatonchus) tridentatus

1 — головные папиллы, 2 — зубы в ротовой полости. (По Парамонову).

Совершенно иные отношения характеризуют другую группу червей, также берущую свое начало от турбеллярий, а именно, кольчецов. В эволюции последних большую роль сыграли следующие ароморфозы: 1) выработка вторичной полости тела (целома), 2) образование настоящего анального отверстия, 3) развитие параподий, 4) метамерно-расчлененное тело.

Развитие целома привело к обособлению кровеносной системы, способствовало выработке самостоятельной мускулатуры кишечника и его перистальтики. Несомненно, что последнему способствовало также и образование анального отверстия. Последнее привело к тому, что пищевые массы стали передвигаться главным образом назад, а это стимулировало диференцировку кишечника на после-

довательные отделы с разными функциями. Начало этого процесса мы видим у нематод и немертин. Усвояемые вещества стали многообразнее, питание улучшилось. Достигается усвоение всех трех основных питательных веществ: жиров, углеводов и белков. Кровеносная система интенсифицировала окислительные и обменные процессы. Движения стали значительно интенсивнее и многообразнее. Метамерное расчленение тела создало предпосылки к дифференцировке его на головной, туловищный и хвостовой отделы. Параподии усовершенствовали как ползанье по дну, так и плавание. Они приняли на себя также функцию жабер. Активация жизненных процессов, благодаря этим преобразованиям, достигла высокой степени. Среди кольчецов мы видим ловких, подвижных хищников, быстрых пловцов. Интенсификация движений стимулировала высокое развитие нервной системы, органов чувств, в особенности глаз. У кольчецов появляется даже хрусталик, способный у некоторых видов к аккомодации. Все это поднимает активность в борьбе за существование на новую ступень и открывает путь к эволюции членистоногих.

Из числа последних остановимся на насекомых. Основными ароморфозами у них являются: 1) развитие хорошо расчлененных конечностей, 2) трахейной системы, 3) усовершенствование ротового аппарата универсального жующего типа, 4) мощное развитие твердого хитинового панцыря, 5) концентрация нервной системы, 6) развитие жирового тела.

Все эти ароморфозы обеспечили выход на сушу и значительно подняли энергию жизнедеятельности насекомых. В подъеме последней особенно большую роль сыграла трахейная система, обеспечивающая огромную активность окислительных процессов. С другой стороны, огромную роль сыграло совершенство жующего ротового аппарата, способствовавшее усилению питания. Жующий аппарат насекомых оказался приспособлением широкого значения, обогатившим дифференцировку источников пищи, начиная от мягкой ткани растительного листа и кончая плотными тканями древесины. Он дал возможность насекомым осуществить также плотоядность и удовлетворял строительные инстинкты (мандибулы пчел, например, имеют большое значение при постройке восковых ячей). С момента, когда человек стал окультуривать растения, он сразу столкнулся с интенсивностью питания насекомых. Поэтому класс насекомых оказался одним из наиболее опасных «конкурентов» его в потреблении растений и их продуктов.

Активация окислительных и обменных процессов, повышение питания и высокая способность накапливать запасные питательные вещества (жировое тело), наряду с совершенством органов движения и общей активностью, дали возможность насекомым, в условиях наземного существования, необычайно полно овладеть сушей, и, проникая в разнообразнейшие среды, эволюировать в самых различных направлениях. Нет другой группы, которая могла бы сравниваться с насекомыми по многообразию идиоадаптаций и богатству экологических жизненных форм.

Энергичная дивергенция в значительной степени объясняется необычайно острой конкуренцией и сложностью жизненной обстановки насекомых и их отношений с другими животными. Насекомые составляют основную, а часто — единственную кормовую базу огромного числа видов амфибий, рептилий, птиц и млекопитающих. Поэтому мы видим у насекомых развитие весьма действенных защитных приспособлений, как пассивных (мимикрия, криптическая окраска, ядовитость и т. п.), так и активных (жалящие, кусающие и др. аппараты).

Активность, плодовитость, большая численность, обильное потребление пищи, большое число врагов, — все это придает конкуренции и борьбе за существование необычайную остроту. В этих условиях эволюция насекомых протекала быстрыми темпами, и они дали огромное число видов, далеко опередив, в этом отношении, все другие группы.

Существенным отличием насекомых от предшествующих групп является развитие сложных инстинктов. Отбором были выработаны целесообразные инстинкты, поражающие наблюдателя многосторонностью и гармоничностью. Эволюция инстинктов насекомых поставила их высоко над остальными наземными беспозвоночными и придала процессам борьбы за существование активный характер, выходящий за пределы простых реакций на внешние раздражения. Кроме того, у насекомых, повидимому, имеются и элементы высшей нервной деятельности. У пчел мы видим явления ассоциативной памяти и научаемости. Насекомые ориентируются в пространстве, фиксируют органами чувств поисковые пути, безошибочно возвращаясь в свое гнездо (пчелы, осы, шмели и т. п.). Они различают окраску предметов жизненной обстановки, активно реагируют на движущиеся предметы (разумеется, на близком расстоянии), обладают высоко развитым обонянием и осязанием. Наряду с этим, у насекомых проявляется высоко развитый инстинкт заботы о потомстве. Все эти особенности поднимают процессы борьбы за существование и отбора на значительно бо́льшую, чем у предшествующих групп, ступень активности. Однако, дальнейшее повышение организации в пределах прослеженных групп не достигается. Инстинкт при изменении условий сразу теряет свою целесообразность. Поэтому приспособление к новой обстановке достигается не поведением «разумного типа», а протекающими в сериях поколений генотипическими преобразованиями и естественным отбором наиболее соответствующих данным условиям миксобиотипов. Этот путь, в условиях сложной обстановки жизни насекомых, привел к огромному числу видов.

§ 23. Отбор у позвоночных. Формы борьбы за существование и отбора у позвоночных существенно иные, чем у беспозвоночных. Разумеется, в борьбе с физико-химическими условиями среды и здесь большую роль играет «адаптивный фонд» и степень эвриадаптивности к ведущим факторам среды. Темпы изменений среды могут быть весьма значительными. Выживание организма будет в значительной степени определяться скоростью физиологических реакций и функциональных изменений органов, т. е. скоростью возникновения адаптивных физиологических модификаций. Этот способ борьбы с быстрыми изменениями среды имеет огромное эволюционное значение. Однако, все же в условиях сложной, прочно скореллированной и координированной организации, возможность быстрых изменений относительно ограничена. Изменения морфо-физиологического характера не могут поспевать за быстрыми изменениями среды. Естественно, что более эффективными были бы не изменения организации, а изменение поведения. Однако это возможно лишь при соответствующем развитии нервной системы, в частности—головного мозга. Этот признак именно и характерен для позвоночных, в последовательных классах которых мы наблюдаем прогрессивное повышение и усложнение головного мозга. У высших позвоночных, как указывает Северцов, приспособляемость к быстрым изменениям среды достигается более совершенным способом, а именно — «способом приспособления посредством изменения поведения без изменения их организации». Этот способ, несомненно, повышает эффект сопротивления среде, в особенности, если вопрос идет о «поведении разумного типа» (Северцов, 1922), так как высшее животное координирует свое поведение с изменениями среды путем личного опыта. Мы видели, например, что птицы научаются не трогать насекомых с псевдоапосематической окраской. В районах, где развита охота на птиц, они становятся сторожкими. Сушкин наблюдал, что старые соколы, заметив охотника вблизи гнезда, не подлетают к гнезду, а пролетая над ним на сравнительно большой высоте, сбрасывают добычу над гнездом, хотя, конечно, она далеко не всегда достается птенцам. Те же явления у млекопитающих. Замечено, например, что скот, пригнанный с Алтая в Абаканскую степь, летом отравлялся местным ирисом, тогда как местные животные летом никогда не трогают ириса и едят его только осенью, после заморозков, когда ирисы теряют свои ядовитые свойства (Ларин, 1937). В Африке, на пастбищах, около высоких жирафф, пасутся другие травоядные. Если жирафы побегут, то в бегство обращаются и остальные травоядные. Объясняется это тем, что горизонт жирафф широк и они раньше замечают врага. Их бегство стало «сигналом» опасности для остальных. Подобных примеров известно огромное число. Они показывают, что высшие животные быстро реагируют поведением «разумного типа» на изменения среды, и это справедливо и для их отношений с хищниками, которые, в свою очередь, личным опытом совершенствуют и изменяют методы нападения. В помещение, в котором находилась кобра, была впущена китайская домашняя кошка. Атакованная коброй, она ловко уклонилась, и прежде чем змея успела отбросить голову назад, кошка перекусила ей затылок (Мель, 1928). С другой стороны, белая крыса, впущенная в помещение гюрзы, безбоязненно приблизилась к ней и была укушена. Эти различия в поведении объясняются тем, что китайская кошка живет в области распространения кобры и ее поведение активно приспособилось к поведению последней. У культивируемой человеком белой крысы такое поведение отсутствует, так как в практике ее жизни подобных встреч, как правило, не бывает. Описанные примеры показывают, что высшим животным в значительной степени свойственна активная борьба за существование. Таким образом, мы может констатировать, что естественный отбор, создавая новые, более высоко организованные типы, являясь движущим фактором эволюции, в свою очередь эволюирует в формах своего проявления.

Разберем этот вопрос на более специальном примере. Изучая экологию полёвок и курганчиковых мышей, Н. П. Наумов (1939) констатировал следующие различия между ними. Полёвки, поедая семена, в основном, однако, питаются зелеными частями растения. Так как зеленый покров относительно густ, то у полёвок не имеется стимулов к поискам пищи, как правило, находимой в изобилии вблизи норы. Поэтому нора стала постоянным убежищем полёвки. Эти отношения привели к совершенствованию повадок в рытье норы, тогда как приспособления к бегу не подверглись развитию.

Мыши, напротив, питаются преимущественно семенами, т. е. кормом, рассеянным в пространстве (созревание семян у разных растений протекает в разные сроки). Отсюда развитие поисковой деятельности и уход на относительно большие расстояния от своих нор, которые в меньшей мере используются, как убежище. Зато у мышей наблюдается развитие приспособлений к бегу.

В соответствии с этим обе группы различаются и по формам борьбы за существование. У курганчиковых мышей имеют место следующие зависимости: а) неурожай семян и, следовательно, недостаток корма увеличивает поисковую деятельность зверка; б) усиление поисковой деятельности увеличивает истребление мышей хищниками; в) в результате численность мышей снижается.

Если эта депрессия (по несколько иным причинам, см. ниже) схватила и полёвок, то уменьшается и число хищников. Если при этом под влиянием урожая семян число мышей возрастает в большой прогрессии, то хищники оказываются не в

состоянии уменьшить численность мышей и элиминирующее значение приобретает эпизоотия. Таким образом, первичное значение у мышей имеет борьба с голодом, т. е. фактор пищи.

Для полёвок, имеющих более обеспеченную кормовую базу, основное элиминирующее значение имеют эпизоотии и хищники, а не недостаток кормов. Наумов указывает, что описанные различия в формах борьбы за существование вскрывают конкретный механизм дивергентной эволюции упомянутых грызунов. По Наумову, отдаленный предок мышевидных грызунов был менее специализован и употреблял в пищу как семена, так и зеленые корма. Отсюда два направления эволюции: 1) к более полному использованию уже употреблявшихся кормов путем расширения площади кормовой базы и приобретения способности к дальнейшим перемещениям или 2) к расширению кормовой базы путем введения в рацион растений и их частей, более обильных, чем семена. Последний путь не требовал расширения поисковой площади, а потому и большой подвижности, приведя к развитию «норного» образа жизни. В этих условиях основной элиминирующий фактор — голод, как указывалось, не играл роли, тогда как хищники и эпизоотии имели меньшее элиминирующее значение, чем голод. Поэтому численность полёвок возросла (по сравнению с мышами), их эволюция оказалась прогрессивной, они расширили ареал и дали большее число форм в нашей фауне.

Первый путь, напротив, связан с количеством корма (семян). Этот путь привел к сильной зависимости мышей от урожая семян, и в частности стал тормозом к распространению на север, где урожай семян меньше. Наумов рисует такую смену форм борьбы за существование у млекопитающих. Примитивной формой является борьба с недостатком корма. При расширении кормового рациона эта форма борьбы потеряла ведущее значение и последнее приобрели хищники и болезни. С повышением жизнестойкости (а возможно и увеличением размеров, орудий активной защиты и т. п.) указанные элиминирующие факторы, в свою очередь, потеряли ведущее значение, численность вида возросла, и тогда ведущим фактором стала внутривидовая конкуренция. Схема эта, конечно, не имеет всеобщего приложения, однако, она интересна, так как конкретно указывает на один из путей эволюции самой борьбы за существование и отбора.

Как видим, формы борьбы за существование и отбора явственно эволюируют. Эволюируют также и типы адаптиоморфозов. Прослеженные нами примеры свидетельствуют об эволюции форм эволюции. На заре жизни отбор стоял на низком уровне развития и может быть охарактеризован, как «механический» отбор. Затем формы его изменяются. При этом, примитивные организмы всецело остаются во власти элиминирующего действия борьбы за существование. Об организме низшей организации можно сказать, что он не ведет борьбы за существование, а лишь подчиняется ее процессам. Борьба за существование носит здесь, следовательно, пассивный характер. Однако, по мере того, как отбор повышал организацию, он сам принимал новые формы, причем у более высоко организованных животных нарастают элементы активной борьбы за существование. Более высоко организованное животное ведет борьбу за существование в прямом смысле. Меняются при этом и типы адаптиоморфозов. Если, например, для низших билатеральных животных (плоские черви, нематоды) характерен частый переход к теломорфозам, имеющим в пределах плоских и круглых червей большой удельный вес, то с дальнейшим повышением организации заметно повышается удельный вес широких идиоадаптаций (алломорфозов) и возникновение сложного поведения, достигающего наибольшего развития у птиц и млекопитающих.

Возникновение поведения разумного типа совершенно изменяет формы борьбы за существование и естественного отбора. У млекопитающих огромное значение, как выше указывалось, приобретает личный опыт, научаемость. Высшего выражения этот процесс достигает у человекообразных обезьян. В результате у них намечается ослабление действия естественного отбора. Этот процесс ведет к снижению темпов эволюционных преобразований и, следовательно, — к уменьшению численности видов и родов. Действительно, численность родов и видов человекообразных обезьян весьма ограничена (глава XII). Видообразование, как биологическая необходимость, в условиях развития поведения

разумного типа, теряет в своей интенсивности, так как видовая приспособительная изменчивость дополняется изменяемостью поведения «разумного типа». Этот процесс освобождения от действия естественного отбора особенно заметен у человека, который полностью освободился от его воздействия, вследствие чего и процесс видообразования у человека окончательно прекратился. Таким образом, прослеживая эволюцию от низших к высшим формам жизни, мы можем констатировать, что она шла в общем направлении нарастающего ослабления действия естественного отбора. Естественный отбор, создавая высокую организацию, приводит к снятию естественного отбора, а в конечном счете — к полной эмансипации от его действия у человека. Освобождение последнего от действия естественного отбора означает снятие (по отношению к человеку) процессов органической эволюции и переход этой формы движения в новую — развитие общества, движущими факторами которого являются уже не отбор, а труд и орудия производства. Эта проблема не относится уже к компетенции дарвинизма — биологической науки. Тем не менее мы коротко остановимся на человеке, чтобы конкретнее разобрать вопрос о процессах, которые привели к переходу одной формы развития (органической эволюции) в другую (развитие человека, как социального индивидуума).

ГЛАВА XII

ПРОИСХОЖДЕНИЕ ЧЕЛОВЕКА И ХАРАКТЕРНЫЕ ЧЕРТЫ ЕГО ЭВОЛЮЦИИ

§ 1. Введение. Дарвин с полным основанием назвал человека «чудом и славой мира». Истинное значение этой оценки бытия человека станет ясным, если мы учтем, что по своим морфо-физиологическим признакам человек неотделим от плацентарных млекопитающих и принадлежит к ним (рис. 150 и рис. 151). Эта общеизвестная истина не только не принижает человека, но напротив — возвеличивает его. Человек стал человеком, социальным индивидуумом, в буквальном смысле слова своим собственным трудом. В свете этого факта принадлежность человека к миру животных ярко иллюстрирует грандиозность одержанной им победы и дает представление о масштабах пройденного им творческого пути. Тело человека во всех своих деталях — тело плацентарного млекопитающего, а мысль и труд его возвысили человека над всем миром. Человек, — как сказал один из персонажей Максима Горького, — это звучит гордо...

Человек преодолел влияние естественного отбора, он создал своею деятельностью совершенно новую среду — социальную, он обусловил своим существованием качественно новую форму движения — развитие общества, факторами которого являются не естественный отбор, а труд и орудия производства.

Полное и всестороннее рассмотрение эволюции человека выходит, следовательно, за пределы системы дарвинизма, как биологической науки. Тем не менее мы коротко рассмотрим эту проблему. Дарвинист с полным правом может решать вопрос о происхождении человека от конкретных предков. Он законно интересуется также и самими процессами антропогенеза, т. е. филогенетического развития человека, как такового, так как антропогенез служит яркой иллюстрацией явлений эволюции самих законов эволюции. Наконец, тема о происхождении и развитии человека служит естественным выходом к рассмотрению синтетической проблемы дарвинизма — управления эволюционным процессом, на который человек наложил глубокую печать своих социальных интересов и социальной структуры общества, определяющей, как увидим ниже (глава XIII), и самые формы и методы управления органической эволюцией.

§ 2. Положение человека в зоологической системе. Принадлежность человека к млекопитающим была, в сущности, известна задолго до Дарвина. Линней (1735) поместил человека в отряд приматов, хотя тут же добавил: Memento Creatoris Tui — помни о твоем создателе. Ламарк (1809) совершенно ясно высказывался в пользу представления об обезьяньем генезисе человека, не решаясь развивать эту тему. После работ Дарвина (1859, 1871), Гексли (1863), Геккеля (1866, 1874) и последующих исследователей было выяснено положение человека в зоологической системе, которое определяется следующей классификационной схемой:

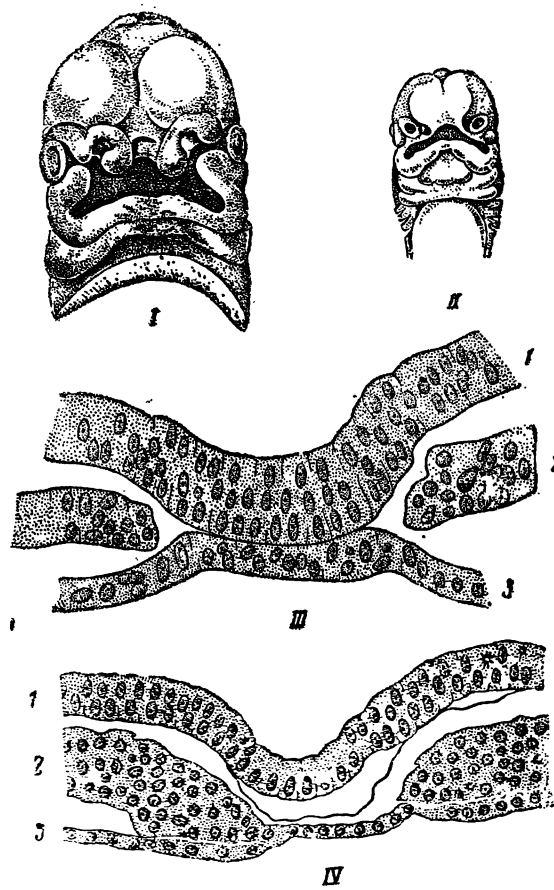


Рис. 150. Черты животной организации в строении человека

I — лицо зародыша человека, II — лицо зародыша червяги, III — разрез через зародыш человека, IV — разрез через зародыш собаки: На всех рисунках видно, что закономерности формообразования у человека и животных — сходны. 1 — эктодерма, 2 — мезодерма, 3 — энтодерма. (По разным авторам)

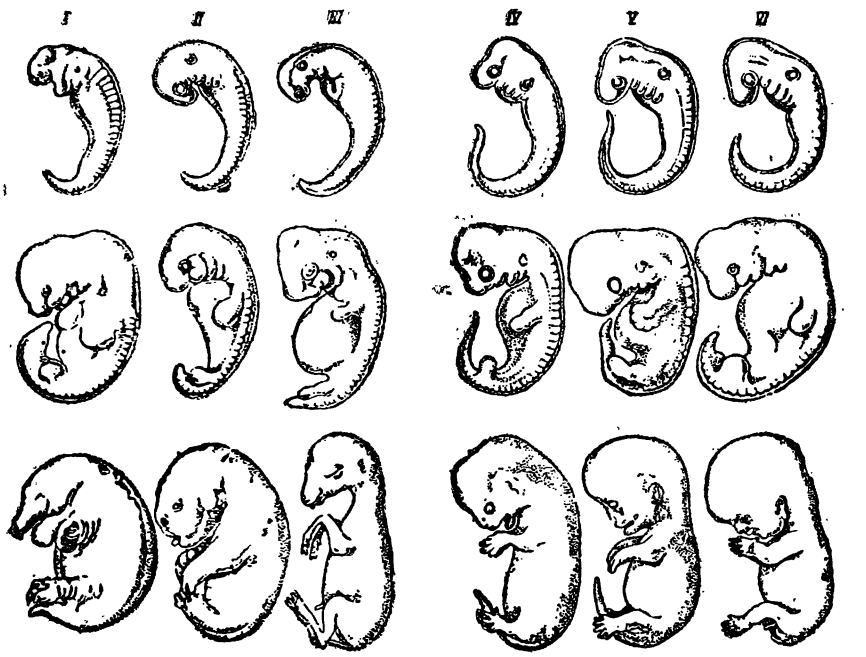


Рис. 151. Эмбрионы млекопитающих

1 — ехидна, 2 — сумчатое (Phascolarctos), 3 — олень, 4 — кошка, 5 — обезьяна (макак), 6 — человек (По Геккелю)

Отряд приматов (Primates):
1. Подотряд: Лемуры (Lemuroidea).
2. Подотряд: Долгопяты (Tarsioidea).
3. Подотряд: Обезьяны и люди (Pithecoidea).

Ниже дается краткая характеристика отряда приматов и входящих в его состав подчиненных таксономических групп.

Отряд приматов (Primates). Большей частью типичные дендробионты, с пятью пальцами на передних и задних ногах. Пальцы вооружены плоскими или сводчатыми ногтями, у лемуров и долгопятов на втором пальце стопы — коготь. У большинства кисть и стопа хватательного типа с противопоставленным большим пальцем. У большинства (кроме человекообразных обезьян) хорошо развитый хвост. Присутствуют, как правило, все четыре типа зубов. Типичная зубная формула: $i\frac{2}{2}\ c\frac{1}{1}\ pm\frac{2}{2}\left(\frac{3}{3}\right)\ m\frac{3}{3}\left(\frac{2}{2}\right)$. Характерны значительные размеры мозговой коробки, прогрессивное развитие головного мозга. Глазница полностью отделена костной перегородкой от височной ямки. У большинства форм мозжечок прикрыт полушариями большого мозга. Следует отметить также перемещение глазных орбит более или менее вперед, наличие, в связи с этим, стереоскопического зрения, относительно слабое развитие органов обоняния. Для высших приматов характерно полувертикальное или даже вертикальное положение тела. Желудок простой, матка двурогая (лемуры, долгопяты) или простая (у остальных), плацента диффузная (лемуры) или дискоидальная (долгопяты, обезьяны, люди).



Рис. 152. Гиббон

В состав приматов входят три подотряда.

Подотряд 1. Лемуры (Lemuroidea) сумеречные, ночные или дневные формы маленьких или средних размеров. Второй палец задней конечности с когтем. Кисть и стопа — хватательные (дендробионтность). Хвост у большинства длинный. Мозжечок не полностью прикрыт передним мозгом, имеющим у более крупных форм борозды. Обоняние развито хорошо. Леса Мадагаскара, тропическая Африка, Индостан, Индокитай, о-ва: Цейлон, Ява, Суматра и некоторые другие.

Подотряд 2. Долгопяты (Tarsioidea). Ночные формы, с крысу величиной и меньше. Короткие лицевые части, округлая голова, большие голые уши. Второй и третий пальцы с когтями, подушечки пальцев функционируют, как присоски. Длинный хвост с явственным хвостовым знаменем. Передний мозг без борозд, не закрывает мозжечка. Обоняние слабое, огромные глаза, приспособлены к ночному видению. Деидробионты. В современности лишь один род — Tarsius (Суматра, Ява, Борнео, Целебес, Филиппины и другие о-ва).

Подотряд 3. Обезьяны, или питекоиды (Pithecoidea). У большинства форм голова округлая, хотя известны формы с удлиненными лицевыми частями. Большой палец, на всех четырех конечностях, большей частью противопоставлен остальным. Когтей нет, все пальцы вооружены плоскими или сводчатыми ногтями. Хвост у многих форм длинный, у части видов короткий, или отсутствует. Голые части у многих форм ярко окрашены. Одна пара млечных грудных желез. Передний мозг частично прикрывает мозжечок и у большинства видов имеет извилины. Обоняние слабое, глаза приспособлены, как правило, к дневному видению. У части форм — защечные и горловые мешки и червеобразный отросток слепой кишки. Как правило — дендробионты.

Надсемейство 1. Широконосые обезьяны (Platyrrhina). Носовая перегородка широкая, ноздри широко расставлены, обращены в стороны. Большой палец у части форм (игрунков) не противопоставлен остальным. Защечных и горловых мешков, а также седалищных мозолей — нет. У части форм — цепкий хватательный хвост. Три ложнокоренных зуба, всего 36 зубов. Сюда относятся, обезьяны Нового Света — южноамериканские игрунки и цебусы.

Надсемейство 2. Узконосые обезьяны (Catarrhina). Носовая перегородка узкая, ноздри обращены вперед. Большой палец противопоставлен остальным. Большею частью с седалищными мозолями и защечными мешками. Хвост никогда не бывает хватательным, у некоторых форм — отсутствует. Два ложнокоренных зуба (отсутствует второй ложнокоренной), всех зубов — 32. Сюда относятся семейства: мартышки (Cercopithecidae), гиббоны (Hylobatidae), человекообразные, или антропоморфные обезьяны (Anthropomorphidae) и люди (Hominidae).

Мартышки имеют седалищные мозоли, защечные мешки и, как правило, длинный хвост. Все они (мартышки, макаки, мандриллы, павианы и др.) живут в Африке и в Ю. Азии. Большей частью — дендробионты.

Гиббоны, близкие к человекообразным (антропоморфам), отличаются необычайно длинными руками, отсутствием защечных мешков (кроме одного вида) и хвоста, слабым развитием седалищных мозолей. Способны ходить на двух ногих. Живут в лесах Индокитая и Малайских о-в (рис. 152).



Рис. 153. Орангутан

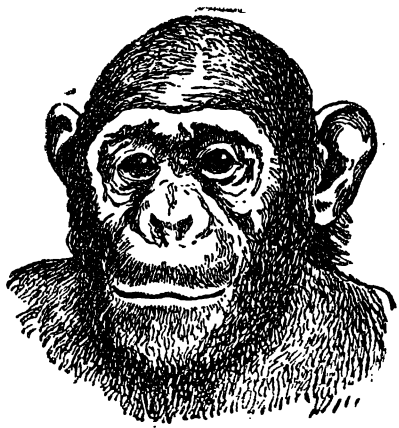


Рис. 154. Шимпанзе.

Антропоморфные обезьяны представляют наибольший интерес, так как они ближе других форм к человеку, отличаясь от других обезьян крупными размерами, отсутствием защечных мешков, хвоста и седалищных мозолей, высоким развитием мозга, рядом черт сходства с человеком. Сюда принадлежат орангутаны (Борнео и Суматра), шимпанзе и гориллы (леса тропической Африки).

Орангутан (Simia, рис. 153). Крупная человекообразная обезьяна, достигающая 1,5 *м* (самцы). Покрыт длинной шерстью рыже-красного цвета; лицо, уши голые, части рук и ног в молодости темножелтоватые, позднее коричневые или почти черные. Оранги живут одиночно, за исключением времени спаривания, и ведут исключительно древесный образ жизни.

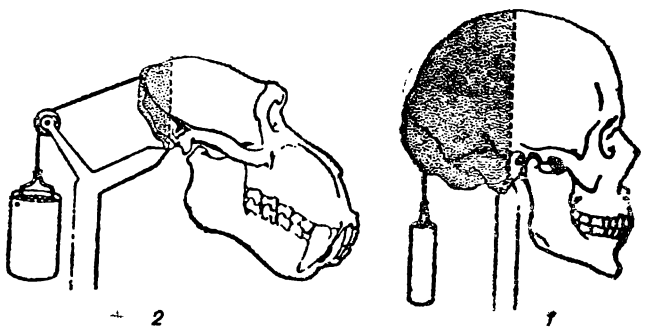


Рис. 155. Положение черепа на шейных позвонках у павиана (2) и человека (1)

Бросается в глаза, что череп человека заметно более уравновешен на шейных позвонках, чем у обезьяны (По Моллисону, из Нестурха)

Различают обыкновенного оранга — S. satyrus и S. Abeli. Последний оранг живет на о. Суматре, тогда как S. satyrus обитает на Борнео, распадаясь на ряд экологических рас (рис. 153).

Шимпанзе (Anthropopithecus, рис. 154). Известно несколько видов этого рода. Наиболее обычный — A. troglodytes. Рост шимпанзе достигает 1, 5 *м* (самцы). Лицо у шимпанзе коричневое, глаза изумительно выразительные, мимика открытого, лишенного шерсти лица необычайно богата, хорошо выражая чувства и настроение животного. Ушная раковина большая, по форме сходна с человеческой. Шерсть чер-

ная. Шимпанзе живут в тропических лесах Африки, от западных побережий этого материка и вглубь до озера Танганьики. Шимпанзе растительноядны, ведут древесный образ жизни, хотя постоянно встречаются и на земле. Живут семьями, собираются в небольшие стада.

Горилла (Gorilla, рис. 156), — крупнейшая человекообразная обезьяна. Самцы достигают до 2 *м*. Череп взрослых самцов характеризуется мощным развитием гребней, в особенности — сагиттального и затылочного. Горилла ходит согнувшись, опираясь, как и шимпанзе, на все четыре конечности. Животные ведут лесной, но не типично древесный образ жизни. Дерево — убежище, но не исключительный источник корма. Гориллы обычно держатся на земле, питаются плодами, орехами, а равно различными корнеплодами. Крупный G. gorilla, береговой горилла — имеет черные кожу и волосы. Этот вид обитает в западной экваториальной Африке. В районе озера Танганьики обитает горный горилла — G. beringei, который отличается длинной шерстью, явственно выделяющейся бородкой и желтоватой спинной полосой (у старых самцов).

Таким образом, ближайшие к человеку обезьяны распределяются следующим образом: оранги живут в Азии, шимпанзе и гориллы — в Африке.

Человекообразные обезьяны отличаются высоким развитием мозга. Опыты Келера (1930), Ладыгиной-Котс (1923) и других авторов показали, что особенно высоким интеллектом отличаются шимпанзе и горилла, безусловно способные к проявлению деятельности «разумного типа» и примитивным умозаключениям. В одном из опытов Келера, высоко над землей подвешивался банан. На земле были разбросаны ящики. Шимпанзе, после нескольких попыток дотянуться до плода, достигал этого, придвигая ящик под висящий плод. Влезая на ящик, шимпанзе сбивал плод палкой. Пользование этой последней обычно наблюдалось в тех случаях, когда шимпанзе не могли достать плод руками. Большой интерес представляют опыты с составными палками. Шимпанзе были предложены две бамбуковые палки, из которых одну можно было вставить в другую. Каждая из них в отдельности была коротка для того, чтобы достать лежащий за пределами клетки банан. Шимпанзе после ряда попыток, всунул конец тонкой палки в толстую и достал банан. Опыт был видоизменен следующим образом. В клетках была положена толстая щепка и бамбуковая палочка. Щепка не входила в отверстие бамбуковой палочки. «Убедившись» в этом, шимпанзе надгрызает конец щепки, утончает его и добивается поставленной цели: щепка вставлена в бамбук, орудие удлинено, плод пододвинут при его помощи к клетке и взят. Хотя это поведение имело своей предпосылкой многочисленные пробы и ошибки, тем не менее опыты показывают, что шимпанзе все же обладает высоко развитым мозгом. Иеркс (1928) пришел к тем же выводам в отношении гориллы, тогда как оранг, несомненно, несколько уступает африканским антропоморфным в развитии мозга.

Сем. люди (Hominidae). Сюда принадлежит один род и единственный вид — Homo sapiens, населяющий всю землю.

§ 3. Черты различия и сходства между человеком и антропоморфными обезьянами. Выводы систематики о близости человека к этим обезьянам основаны на солидном сравнительноморфологическом и сравнительнофизиологическом материале. Последний служит основанием теории питекоидного (обезьяньего) происхождения человека, в виду чего мы на нем кратко остановимся. Сравнительный морфо-физиологический анализ признаков человека и антропоморфных обезьян дает возможность, в частности, наметить постановку вопроса о филогенетических отношениях между ними. В самом деле, представляется важным выяснить, какая из трех человекообразных обезьян ближе к человеку.

В табл. 17 сопоставлены, прежде всего, основные мерные признаки всех четырех форм.

Табл. 17 показывает, что по большинству перечисленных мерных признаков ближе всего к человеку шимпанзе и горилла. Бросается при этом в глаза, что по весу мозга ближе всего к человеку шимпанзе.

Волосяной покров. Тело антропоморфных обезьян покрыто жесткими волосами. Сильнее обволошены спина и плечи (особенно у оранга). Грудь обволошена слабо. Лицо, часть лба, подошвы ног, ладони рук — лишены волос. Тыльные стороны кисти обволошены слабо. Подшерсток отсутствует. Следовательно, волосяной покров обнаруживает черты рудиментации, однако, далеко не столь выраженной, как у человека. У шимпанзе иногда подмышечные впадины

покрыты волосами, (сходство с человеком). У орангов наблюдается сильное развитие бороды и усов (сходство с человеком). Как у человека, волосы плеча и предплечья всех антропоморфных направлены к локтю. У шимпанзе и орангов, как у человека, наблюдается облысение, в особенности у лысого шимпанзе — A. calvus.

ТАБЛИЦА 17

Мерные признаки	Оранг	Шимпанзе	Горилла	Человек	Наибольшая близость к человеку в данном признаке
1. Вес тела — *кг*	70—100	40—50	100—200	40—84	Шимпанзе
2. Рост — *м*	до 1,5	до 1,5	до 2	1,40—1,80	Горилла
3. Длина рук к длине туловища (100%) . . .	223,6%	180,1%	188,5%	152,7%	Шимпанзе
4. Длина ног к длине туловища (100%) . . .	111,2%	113,2%	113,0%	158,5%	Горилла и шимпанзе
5. Длина кисти в процентах к длине туловища (100%) . .	63,4%	57,5%	55,0%	36,8%	Горилла
6. Длина стопы (см. 5) .	62,87%	52—62%	58—59%	46—60%	Горилла
7. Вес головного мозга к весу тела	1 : 200	1 : 90	1 : 220	1 : 45	Шимпанзе

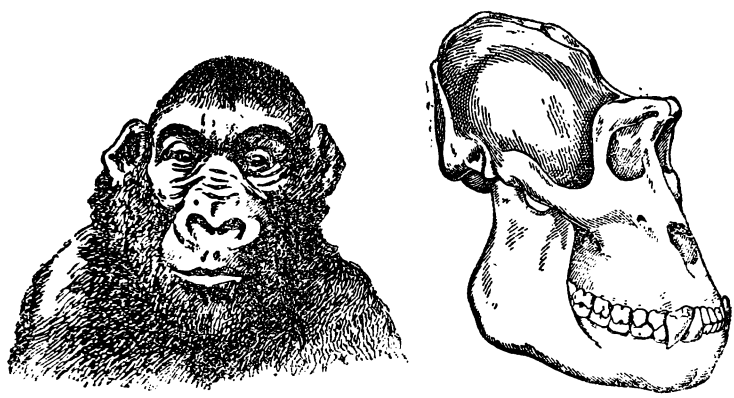


Рис. 156. Горилла.
слева — молодой самец, справа череп старого самца.

Цвет кожи. У шимпанзе светлая кожа, кроме лица. Пигмент образуется в эпидермисе кожи, как у человека.

Череп и челюстной аппарат. Череп взрослого человека по ряду признаков резко отличен от черепа человекообразных обезьян. Однако и здесь имеются некоторые черты сходства: в табл. 18 сопоставлены некоторые элементы характеристики черепов человека и человекообразных обезьян.

Избранные элементы характеристики, как и данные табл. 17, показывают, что африканские антропоморфные обезьяны ближе к чело-

ТАБЛИЦА 18

Элементы характеристики черепа и челюстного аппарата	Орангутан	Шимпанзе	Горилла	Человек
1. Объем мозговой коробки в $см^3$	♂ 370—480 ♀ 300—390	350—450 350—440	420—680 370—555	1200—1800 1000—1550
2. Затылочное отверстие	Отнесено далеко назад			Расположено близко к центру основания черепа (рис. 155).
3. Свод черепа	Низкий			Высокий
4. Лоб и затылок	Низкие, покатые, лоб относительно слабо выражен			Лоб и затылок почти отвесные
5. Сагиттальный гребень	У самцов мощно развит	Отсутствует	Очень мощный	Отсутствует
6. Затылочный гребень	Сильно развит	Слабый	Сильно развит	Отсутствует или рудиментарен
7. Надглазничный валик	Развит очень сильно, за исключением самок орангутана			Отсутствует, наблюдаются лишь надбровные дуги
8. Межглазничная перегородка	Узкая, 10—12 *мм*	Широкая, 23—35 *мм* в самом узком месте		Широкая
9. Лобные пазухи	Слабые или отсутствуют	Всегда имеется		Имеются
10. Носовые кости	Узкие	Широкие	Широкие	Широкие
11. Челюсти	Массивные, без подбородочного выступа, с мощным зубным аппаратом.			Относительно слабые, с подбородочным выступом, с редуцированным зубным аппаратом.
12. Длина клыка верхней челюсти — *мм*	27—28	16,5—20,5	31,0—33,0	6,0—13,5
13. Диастема между верхним клыком и 1-м ложнокоренным.	Имеется			Отсутствует
14. Отношение длины челюстной дуги к ее ширине (нёбный индекс) и форме	34,5—62,5 узкая, в форме латинского V.			63,6—91,6, в форме параболической дуги.

веку, чем орангутан. Если исчислить объем мозговой коробки шимпанзе в ее отношении к весу тела, то эта обезьяна окажется ближайшей к человеку. Тот же вывод вытекает из сравнения 5-го, 6-го, 10-го и 12-го показателей, приведенных в табл. 18.

Позвоночный столб. У человека он образует *S*-образную профильную линию, т. е. функционирует, как пружина, гарантирующая мозг от сотрясения. Шейные позвонки со слабыми остистыми отростками. У антропоморфных обезьян *S*-образной изогнутости нет, остистые отростки длинные, в особенности у гориллы. Наиболее сходны они с человеческими у шимпанзе, равномерно удлиняясь от первого к последнему шейному позвонку, как у человека.

Грудная клетка. Общая форма ее у человека и антропоморфных — бочкообразная, несколько сдавленная в спинно-брюшном направлении. Эта конфигурация грудной клетки свойственна только человеку и антропоморфным. По числу ребер оранг — наближайший к человеку, имея как и последний, 12 пар рёбер. Однако, и у гориллы наблюдается это же число, хотя бывает, как и у шимпанзе, 13 пар. У человеческого эмбриона нормально имеется это же число рёбер, которое иногда встречается у взрослого. Таким образом, антропоморфные весьма близки в данном признаке к человеку, в особенности орангутан. Однако, шимпанзе и горилла ближе к человеку по форме грудины, которая состоит у них из небольшого числа элементов, более многочисленных у оранга.

Скелет конечностей. Для антропоморфных, как и для всех обезьян, характерно известное сходство функций передней и задней конечностей, так как и руки и ноги участвуют в лазании по дереву, причем ведущее значение имеют передние конечности, обладающие значительно большей, чем у *Homo,* подъемной силой. Обе конечности антропоморфных мультифункциональны, причем функции руки шире и многообразнее, чем функции ноги. У человека рука полностью освобождена от функции передвижения, за то необычайно обогатились другие функции, связанные с его трудовой деятельностью. Нога же человека, сделавшись единственной опорой тела, напротив, испытала процесс сужения функций и в частности — почти полное выпадение хватательной функции. Эти отношения вызвали развитие значительных различий в строении скелета конечностей антропоморфных и человека, особенно ног. Нога человека — бедро и голень — значительно превышают эти же элементы антропоморфных в длине (табл. 17).

Мощное развитие мышц в ноге человека обусловило ряд особенностей в строении костей ее. Бедро характеризуется сильным развитием шероховатой линии (linea aspera), длинной шейкой и тупым углом, под которым она отклоняется от тела самой кости. В стопе человека — ряд отличительных особенностей. Тогда, как у антропоморфных, как правило, большой палец ноги отклонен под углом к остальным, у человека он расположен примерно параллельно остальным пальцам. Это увеличивает опорную силу ноги, т. е. является признаком, связанным с прямохождением. Это подтверждается и тем, что у горной гориллы, часто принимающей вертикальное положение, большой палец задней ноги, по положению, сходен с человеческим. Другая особенность человека — куполообразная, вогнутая нижняя поверхность подошвы, пружинящая при ходьбе. Этот признак отсутствует в плоской стопе обезьян. У последних кисть и стопа очень длинные (табл. 17). Кисть и стопа гориллы, в общем, ближе к человеческой, что связано с более развитой хтонобионтностью этой обезьяны.

Таз. Таз человека больше в ширину, чем в длину. В состав сросшегося с ним крестца входит 5 крестцовых позвонков, что увеличивает опорную силу таза. Таз гориллы наиболее сходен с человеческим, за-

тем следуют шимпанзе и орангутан. И в этом признаке близость гориллы к человеку — следствие хтонобионтности.

Мышцы. У человека сильно развиты мышцы ноги (прямохождение), а именно: ягодичная, четырехглавая, икроножная, камбалообразная, третья малоберцовая, квадратная мышца стопы. Как и у человека, у антропоморфных ушные мышцы рудиментарны, в особенности у оранга, тогда как шимпанзе способен двигать ушами. Тем не менее, в целом мышечная система африканских антропоморфных ближе к человеческой, чем к системе орангутана.

Мозг, органы чувств. Объем черепной коробки и вес мозга были уже указаны (табл. 17 и 18). Дальше всего от человека по весу мозга оранги и гориллы, ближе — шимпанзе. Мозг человека разительно превосходит по объему и весу мозг антропоморфных (табл. 17). Еще важнее тот факт, что он богаче извилинами, хотя и похож в этом отношении на мозг антропоморфов. Однако, решающее значение имеет функциональная характеристика мозга, связанная с его тонкой (цито-

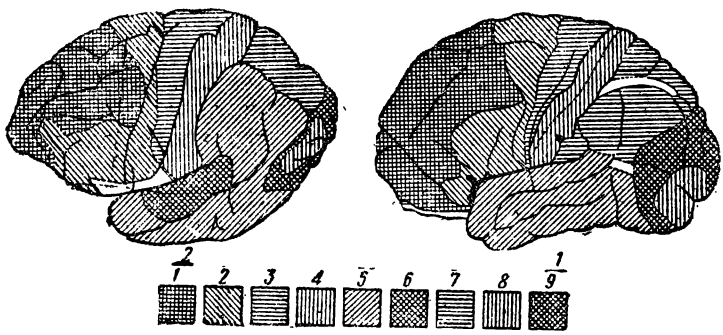


Рис. 157. Мозг человека и шимпанзе

(1, 2). Оба мозга показаны равными по величине для удобства сравнения (в действительности мозг шимпанзе (2) много меньше). Области мозга: 1 — лобная, 2 — лобная гранулярная, 3 — моторная, 4 — теменная, 5 — полосатая, 6 — височная, 7 — предзатылочная, 8 — островковая, 9 — постцентральная. (Из Нестурха)

логической) архитектоникой. Рис. 157 показывает, что эта последняя весьма сходна у человека и шимпанзе. Однако, у антропоморфных не развиты двигательный и чувствительный «центры речи», из коих первый ответственен за двигательную работу артикуляционного аппарата человека, а второй — за смысловое восприятие услышанных слов. Цитологическая архитектоника мозга человека значительно сложнее и развита сильнее, в особенности в пределах лобной доли, составляющей у человека 47% боковой поверхности мозга, у шимпанзе 33%, у гориллы 32%, у оранга еще меньше.

Органы чувств человека и антропоморфных во многом сходны. У всех этих форм наблюдается некоторая редукция обонятельных органов. Слух человека близок по своим воспринимающим особенностям к слуху гориллы, шимпанзе обладает большей способностью воспринимать высокие тона. Сходство ушной раковины у африканских антропоморфных и человека весьма велико. Замечательно, что ушная раковина дает вариации, необычайно сходные с ушной раковиной шимпанзе и других обезьян. И человеку и антропоморфным свойственна большая острота зрения и притом как объемного (стереометрического), так и цветного.

Физиологические признаки. Что касается физиологической близости человека и человекообразных обезьян, то наиболее убедительны данные о сравнительных свойствах их крови. Человеку свойственны четыре группы крови, распознавание которых основано на агглютинирующих свойствах ее. Последние выражены в существовании в сыворотке крови специфических веществ — агглютининов, которые при смешивании вызывают выпадение эритроцитов в виде осадка. У человека уста-

новлено четыре группы крови (I—IV). Не входя в описание некоторых других недавно вскрытых и осложняющих эти отношения факторов крови, подчеркнем лишь, что у шимпанзе имеются те же группы, что и у человека и, что, например, смешение сыворотки крови шимпанзе I группы с кровью человека той же группы не дает агглютинации, в то время как смешение кровей I и II группы от двух людей приводит к агглютинации эритроцитов. Эти факты убедительно доказывают ближайшее родство между человеком и шимпанзе. Была показана возможность удачных переливаний крови от человека к шимпанзе и от шимпанзе к человеку. Преципитиновые реакции (глава VII) показали, что кровь человека и шимпанзе дает примерно одинаковый осадок (рис. 158), что также демонстрирует их родство. Наконец, укажем, что и гистологические картины крови человека и шимпанзе весьма сходны. Отметим также, что человекообразные обезьяны болеют теми же инфекционными и глистными болезнями и кожными паразитами, что и человек. Много общего у них и в различных физиологических отправлениях. Так, для шимпанзе характерны те же, что у человека, сроки беременности и менструальные периоды. Плацента и сперматозоиды весьма сходны с человеческими.

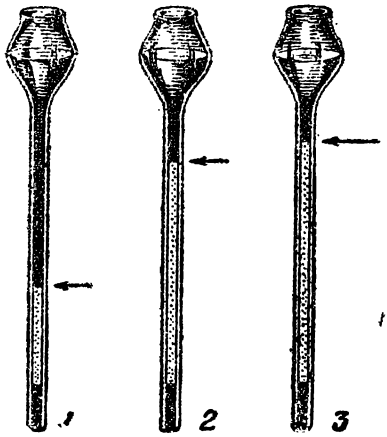


Рис. 158. Преципитиновые реакции крови у человека (3), 2— у шимпанзе, 3 — у оранга

Стрелки показывают высоту осадка. Из Нестурха

Онтогенез. Эмбриогенез антропоморфных необычайно сходен с эмбриогенезом человека. Ранние стадии развития вообще мало различимы у всех обезьян. Диференцировка по видовым (и родовым) признакам начинается на позднейших стадиях. Рис. 159 показывает, что головы зародышей человека, шимпанзе и гориллы накануне рождения, а равно черепа новорожденных антропоморфных и человека (рис. 160) обладают многими чертами сходства — округлостью черепного свода, большими, направленными вперед округлыми орбитами, доминированием черепной коробки над челюстным аппаратом. В мягких частях лица также много сходства. У зародышей шимпанзе и гориллы глазное яблоко заметно выпячено из глазной орбиты, вследствие начального преобладания роста глазного яблока над ростом



Рис. 159. Головы зародышей человека (1), гориллы (2), шимпанзе (3). Из Иванова

орбиты. У зародыша человека — это несоответствие также имеет место, но меньше. На веках зародышей человека и указанных обезьян видны характерные ограничительные бороздки, более слабые у человека. Ухо зародыша гориллы имеет свободную мочку, как у многих людей и т. п. Общее сходство упомянутых зародышей, следовательно, очень велико. У зародышей гориллы и шимпанзе видны явственные «усы» и «бородка». У человеческого зародыша они развиты слабее, однако Дарвин указывал («Происхождение человека и половой отбор»), что у человеческого эмбриона на пятом месяце вокруг рта зародышевый пух заметно удлинен, так что и в этом признаке имеется явственное сходство.

Однако, в течение постэмбрионального развития признаки сходства уступают нарастающим признакам различий, т. е. происходит онтогенетическая дивергенция. В черепе она выражается в прогрессивном развитии у антропоморфных обезьян зубного ряда, челюстей, жевательной мускулатуры и сагиттального гребня (у гориллы и оранга) и отставании, по сравнению с человеком, в развитии черепной коробки.

Общее заключение. Сделанный выше сравнительный обзор приводит к следующим общим выводам:

а. Человек и антропоморфные обезьяны обладают многими чертами сходства в морфо-физиологической организации и в закономерностях эмбриогенеза.

б. Африканские формы (горилла, шимпанзе) ближе к человеку

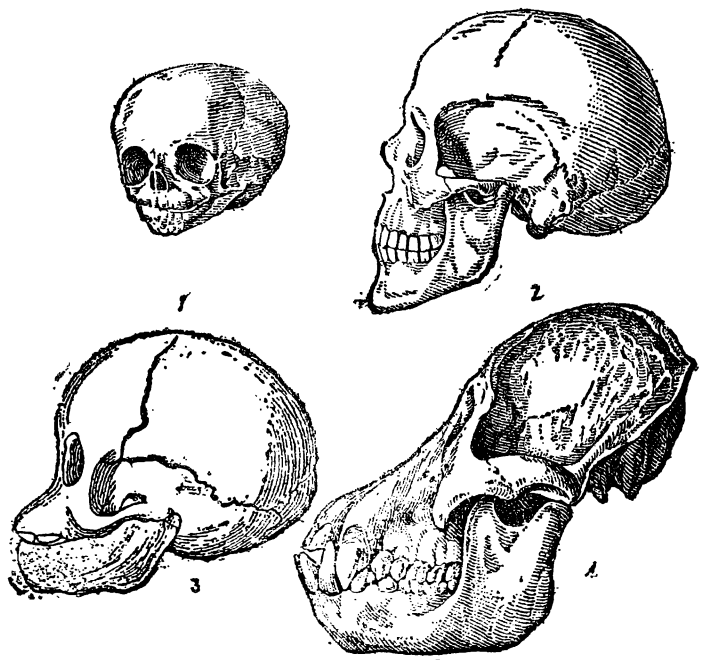


Рис. 160. Строение черепов человека и оранга

Вверху череп взрослого человека и ребенка, внизу взрослого оранга и его детеныша. Бросается в глаза значительно большее сходство молодых черепов, чем взрослых. (Онтогенетическая дивергенция). Частично по Бронну

чем орангутан. Наиболее близка человеку шимпанзе, но в ряде признаков — горилла, в немногих — орангутан.

в. Если учесть явления отмеченной выше онтогенетической дивергенции и тот факт, что признаки сходства с человеком рассеяны в пределах всех трех родов человекообразных обезьян, то конечный вывод из сделанного обзора будет следующий: человек и антропоморфные обезьяны происходят от общего корня, а в дальнейшем исторически развивались в дивергентных направлениях.

Мы видим, таким образом, что теория питекоидного (обезьяньего) происхождения человека соответствует сравнительноморфологическим и сравнительнофизиологическим данным. Рассмотрим теперь в сжатых чертах палеонтологические свидетельства, подтверждающие наши выводы.

§ 4. Общий очерк эволюции антропоморфных обезьян по данным палеонтологии. Принимается, что ствол приматов, в трактуемом нами объеме, берет свое начало от верхнемеловых насекомоядных, относящихся к группе тупай (Tupaioidea), современные представители которых обитают на Яве, Борнео, Суматре, на южной оконечности Малай-

ского полуострова и Филиппинах. От древних тупай происходят современные тупаи, лемуры, долгопяты и широконосые (американские) обезьяны. Эти группы и их эволюцию мы оставим в стороне. Корнем обезьян старого света считаются эоценовые некролемуры — вымершая группа своеобразных долгопятов, имеющих ряд черт сходства в зубной системе с настоящими обезьянами. Таким образом, древнетретичные долгопяты, повидимому, играли роль корня обезьян старого света.

Древнейшей антропоморфной обезьяной считается фраасов парапитек (Parapithecus fraasi), найденный в нижнеолигоценовых слоях Фаюма (Египет). Зубная

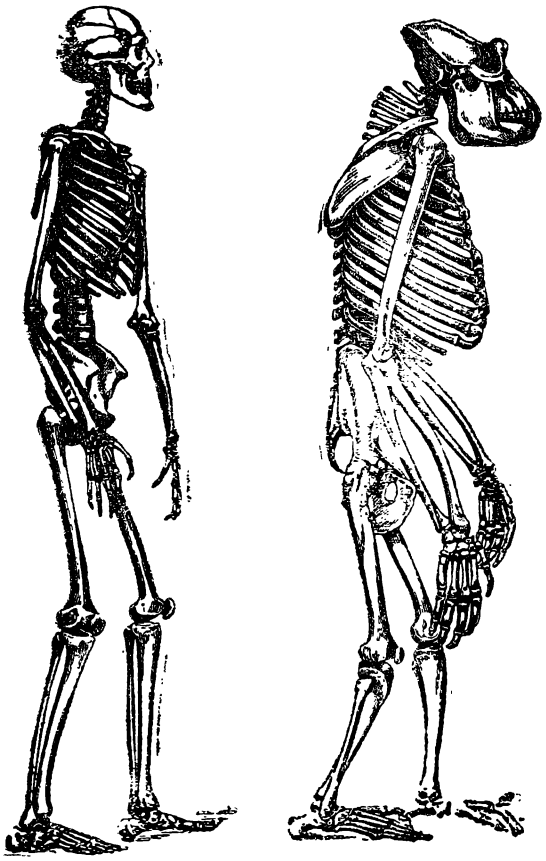


Рис. 161. Скелеты человека и гориллы

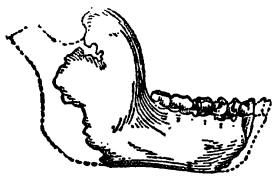


Рис. 162. Нижняя челюсть проплиопитека

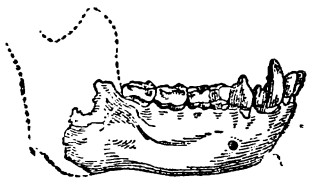


Рис. 163. Нижняя челюсть плиопитека

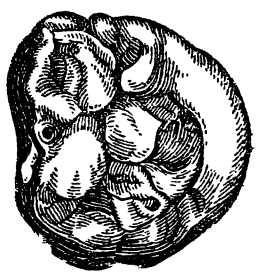


Рис. 164. Зуб палеосимии

формула его (*i* 2 *c* 1 *pm* 2 *m* 3) соответствует формуле современных антропоморфных обезьян. Клык маленький и, судя по размерам челюсти (36 *мм*), это была маленькая обезьяна. Ближайшим потомком парапитека считается проплиопитек Геккеля (Propliopithecus Haeckeli), описанный по нижней челюсти из тех же олигоценовых фаюмских слоев. Челюсть этой обезьяны значительно больше, чем у парапитека, причем клык еще невелик и едва выступает над зубным рядом (рис. 162). Челюстная рама, кроме того, значительно массивнее, чем у предыдущей формы. Весь зубной ряд относительно низкий, как и у парапитека.

С последним проплиопитек сближается по форме ложнокоренных зубов и общей примитивности, в частности — относительно слабой дифференцировке зубного ряда.

От проплиопитека можно наметить два направления эволюции: одно ведет к плиопитекам, другое к палеосимиям и дриопитекам.

Плиопитек (Pliopithecus, рис. 163) известен по останкам верхних и нижних челюстей. Последние значительно превосходят по размерам челюсти предшествующей обезьяны. Клык возвышается над зубным рядом. Верхние и нижние коренные сходны с коренными современных гиббонов. Плиопитеки, повидимому, достигали их

рога и населяли в миоцене леса Средней Европы. Принимается, что плиопитек является предком современных гиббонов.

Проследим теперь второе направление, ведущее к современному орангутану. За основание ветви орангов принимается палеосимия (Palaeosimia), известная по одному коренному зубу (рис. 164). Зуб был найден в Индии, в слоях Сивалика, относящихся к верхнему миоцену. В тех же сиваликских горизонтах были обнаружены фрагменты челюстей сивапитеков (Sivapithecus). Допускается, что сивапитеки (S. sivalensis и S. indicus) были непосредственными предшественниками орангутана, останки которого впервые появляются в плиоцене Восточной Индии, в верхнем сиваликском горизонте.

Эволюция ветви гиббонов и орангутанов пошла по пути специализации к древесному образу жизни, особенно явственно и типично выраженному у гиббонов. Основной признак гиббонов заключается в относительно небольшой величине тела и его легкости, а с другой стороны, — в интенсификации лазательных функций. Лазательная функция у обезьян приняла особый характер б р а х и а ц и и, при которой передние конечности используются как подвески при перебрасывании по воздуху с одной ветви на другую (рис. 152). Брахиация несомненно давала дендробионту большие преимущества, обеспечивая быстроту перемещения с дерева на дерево и повышая способность к конкуренции в использовании дерева, как кормовой базы. К этому преимуществу у предков гиббона и антропоморфных обезьян прибавилась еще одна черта, состоящая в том, что у всех этих форм постепенно выработалось отвесное положение тела с перенесением центра тяжести на таз и нижние конечности. Это имело своим последствием дифференцировку функций передних и задних конечностей. Функции последних подверглись сужению и ослаблению. Напротив, для передних конечностей можно констатировать интенсификацию функции брахиации, при сохранении других функций (хватание предметов, срывание плодов, очистка кожуры с них, постройка гнезда, оборона и т. п.), свойственных передним конечностям обезьян. У гиббонов эти преобразования связаны с другими чертами организации: относительно высоким развитием мозга, обостренностью зрения, необычайно развитым глазомером, с небольшим весом тела. Совокупность всех этих моментов привела к выработке поразительно совершенного типа брахиатора, обладающего невероятной ловкостью, точностью и легкостью движений, что позволило гиббонам успешно конкурировать с другими дендробионтами.

Однако, при небольшом весе тела гиббонов, брахиация привела к признакам узкой специализации, близкой к типу теломорфозов. Это выражается, в частности в образе жизни гиббонов, типичных, довольно узко специализованных дендробионтов, совершенно чуждых хтонобионтности. Поэтому эволюция гиббонов, в конечном счете, не дает выходов к более высокой организации и представляет собою замкнутую, специализованную ветвь, хотя и близкую к антропоморфным.

Выход из условий этой специализации возник на пути увеличения размеров и веса тела. Последствия этого приобретения сказались даже на таком относительно специализованном дендробионте-брахиаторе, каким является орангутан. Быстрота движений, при большом весе тела, снизилась, мощь животного возросла. Вес самцов орангутана, как мы видим, достигает 70—100, а иногда 200 *кг*. При таком весе понятна осторожность и медлительность движений, которые характерны для оранга.

Брахиация в этом случае не может вести к такой степени специализации, как у гиббонов и приближается к понятию идиоадаптаций в широком смысле слова (алломорфоз Шмальгаузена). Менее узкая специализация в направлении брахиации привела к более высокому развитию. Так, мозг гиббонов примитивнее, чем мозг оранга, похожий на человеческий. Рука оранга менее специализована. Это отражено в ее строении. У гиббонов, например, у яванского, первый палец значительно короче остальных, чем у оранга (рис. 165). Тем не менее и ветвь орангутанов остается боковой по отношению к человеку. Его нишей является дерево. Орангутан — типичный дендробионт, тогда как предки человека развивались, как хтонобионты.

Обратимся теперь к третьему направлению — ветви, ведущей к шимпанзе, горилле и человеку.

Исходной формой для них являются потомки проплиопитека — дриопитеки (Driopithecus, рис. 166).

Все они были крупными обезьянами, достигавшими размеров шимпанзе. Они жили в количестве целого ряда видов в миоцене Европы, Египта, а также известны из нижне-плиоценовых слоев Ю. Азии и Европы.

Большое число видов указывает на биологический прогресс этой группы, а их местонахождения — на широкий родовой ареал. Зубы дриопитеков были примитивнее, менее специализованы, чем у современных африканских человекообразных. Во многих отношениях это — сборная группа, в пределах которой наблюдаются отдельные черты организации современных африканских человекообразных. Так, строе-

ние нижнего третьего коренного ($м_3$) у Dr. chiniensis и современного гориллы очень сходны. С другой стороны, зубная система последней сходна с таковой фонтанова дриопитека (Dr. fontani и penjabicus), и возможно, что последний (пенджабский дриопитек) является предком гориллы. Dr. germanicus близок к шимпанзе. Повидимому, Dr. germanicus является все же боковой ветвью и непосредственным предком рода шимпанзе нужно считать миоценового проконсула (Proconsul africanus).

Таковы предки обеих современных африканских человекообразных обезьян. В построении этой схемы филогенетических отношений ведущее значение имеет строение зубов перечисленных видов, их форма, количество бугорков, структура корней и т. д., на чем мы здесь останавливаться не можем.

Что характеризует эволюцию перечисленных форм? Несомненно, что ведущим их признаком являются крупные размеры и переход от чисто древесного к частично наземному существованию.

Способ лазания по деревьям изменяется. Наблюдая за движениями шимпанзе, можно видеть, что он сохранил способность к брахиации.

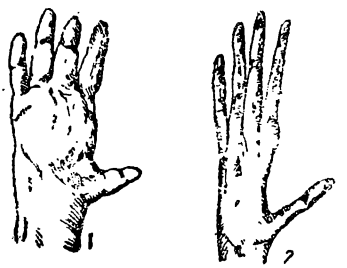


Рис. 165. Рука яванского гиббона (2) в сравнении с рукой оранга

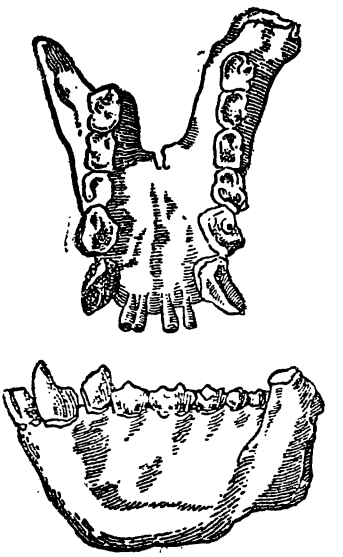


Рис. 166. Зубной аппарат фонтанова дриопитека

Однако, во-первых, и здесь крупные размеры и вес препятствуют узкой специализации. Во-вторых, эта ветвь человекообразных приобрела, в ходе эволюции крупных дриопитеков, другой способ движения, опять-таки связанный с отвесным положением тела. Этот способ называется к р у р и а ц и е й (crus — нога). При круриации в восхождении на дерево важную роль играют задние конечности, на которые опирается выпрямленное, отвесно ориентированное тело, тогда как руки становятся не подвесками, а органами придерживания за ветви. Движение по способу круриации, в условиях приближенно-вертикального положения тела, получило большое значение. Дерево перестает быть единственной кормовой базой. Таковой становится отчасти почвенный, т. е. нижний ярус лесной растительности (в частности корнеплоды). Таким образом, ниша крупных дриопитеков, несомненно, эволюировала в сторону хтонобионтности. Поэтому уже шимпанзе очень часто встречается на земле, тогда как более тяжелый горилла становится хтонобионтом. Фактически, однако, и на земле обе эти обезьяны передвигаются по способу круриации. Выпрямившись, шимпанзе и горилла всей своей тяжестью опираются на задние конечности, придерживаясь за ветви или землю передними конечностями. Рука не стала свободной. В развитии их ниши ведущую роль все же играет лес. Все антропоморфные по преимуществу — растительноядные, тогда как в эволюции к человеку, как увидим ниже, большую

роль сыграла плотоядность (хищничество). Массивные челюсти и зубы связаны с мощным развитием жевательной мускулатуры и — коррелятивно — с мощным развитием гребней, — обстоятельство, сказавшееся на пределах развития черепной коробки. С другой стороны, у антропоморфных нет посылок к развитию речи, их челюстная дуга и язык узкие, ротовая полость не приспособлена к артикуляционной функции, в мозгу не развиты речевые центры, череп не сбалансирован, способность к вертикальному хождению ограничена, конечности специализованы, как конечности дендробионтов. Организация человекообразных обезьян — алломорфного типа, без выходов к адаптациям широкого значения, к ароморфным преобразованиям. Гоминизация (очеловечение) могла быть достигнута на путях менее специализованной и, следовательно, более примитивной организации.

Перейдем теперь к ветви людей (Hominidae). Основным признаком ее является переход к прямостоянию при полном освобождении рук от функции опоры тела. Что же явилось посылкой к этим важным преобразованиям? Мы видели, что отвесное положение тела возникло уже и при брахиации, тем более при круриации. Как указывалось, это привело к перенесению центра тяжести на таз и задние конечности, что связано с рядом изменений в строении этих частей тела. Таз стал шире, крестцово-подвздошные сочленения прочнее. Произошли также изменения в строении задних конечностей, в особенности, развитие куполообразной стопы и параллельное остальным положение большого пальца.

Таким образом, прямохождение имеет некоторые анатомические предпосылки. Однако, ими одними проблема не решается. Вторым условием был переход к полной хтонобионтности. Посылкой к развитию последней был экологический фактор — эволюции ниши, завоевание новой стации — безлесных пространств с большим кругозором и широким горизонтом. Только в этих условиях прямостояние развивается, как биологическая необходимость. Вопрос идет о расширении местообитаний за счет открытых, возможно скалистых пространств.

Ветвь гоминид имеет своим источником тех же дриопитеков, возможно — Dr. Darwini. Она начинается рамапитеком — обезьяной, от которой сохранились фрагменты верхней и нижней челюстей нижнеплиоценового геологического возраста. Характерно, что рама челюсти относительно тонкая и высокая. Ее реконструкция позволяет считать, что челюсть имела форму параболической дуги, приближающейся к сравнительно короткой челюсти последующих гоминид. Рамапитеков, по современным данным, можно считать предками замечательной плейстоценовой африканской обезьяны — австралопитека (Australopithecus), возбуждающего живейший интерес. Это была человекообразная обезьяна, населявшая в указанное выше время открытые пространства и, несомненно, уже владевшая походкой на двух задних ногах. Был найден почти целый череп австралопитека. Этот последний значительно более «человечен», чем у гориллы и шимпанзе. Надглазничный валик выступает слабо, челюсти не столь сильно выдаются вперед, клыки значительно короче, диастема отсутствует, структура жевательной поверхности зубов приближается к человеческой, вся челюсть в целом относительно короткая, образует округлую дугу. Указанный череп относился к молодой особи, что умаляло значение описанных признаков. Но в 1936 году, снова в Ю. Африке, был найден череп взрослого австралопитека, который позволил реконструировать облик этой обезьяны и установить, что она образует переходную форму от рамапитека к гоминидам (рис. 167). Кроме австралопитека были обнаружены и другие прямостоящие обезьяны (плезиантроп, парантроп). Повидимому, в верхнем плиоцене существовало несколько видов

прямостоящих антропоморфных обезьян, близких семейству людей (гоминидам).

Судя по костным останкам, обнаруженным в местонахождении австралопитека, можно думать, что в отличие от других, в том числе и современных человекообразных обезьян, австралопитек питался не только растительной, но и животной пищей — явление, имеющее, как увидим дальше, большой теоретический интерес. Австралопитеки и другие прямостоящие обезьяны вымерли в плейстоцене, т. е. на заре четвертичного периода. Однако, за время своего существования они успели широко распространиться в пределах Старого Света, проникнув также в Ю. Азию.

Четвертичный период начинается плейстоценом, характеризующимся значительно более суровым климатом, чем конец третичного времени (плиоцен), и неоднократной сменой холодных ледниковых и теплых межледниковых эпох. Насчитывается четыре ледниковых периода и три межледниковых. В течение плейстоцена происходят существенные изменения в климате, фауне и флоре земли. Нельзя, конечно, рисовать себе ледниковый период, как какую-то катастрофу. Однако, периоды наступления ледников все же существенно отражались на ландшафтах, на флоре и фауне и вызывали глубокие сукцессии в биоценозах. Третичная фауна частью отступает на юг, а в значительной степени вымирает под влиянием новых форм конкуренции в условиях более острой борьбы за существование. Вымерли и все третичные обезьяны, в том числе и дриопитеки, австралопитек и его боковые ветви. Однако, прямостоящие обезьяны вымерли не бесследно, и это новое направление эволюции приматов сохранилось. Объясняется этот факт тем, что у прямостоящих обезьян мы видим возникновение ряда ароморфозов и, с другой стороны, — отсутствие признаков узкой специализации. В пользу последнего предположения говорит, в частности, строение челюстного аппарата, свойственное, например, австралопитеку. Мы видели, что его челюсть относительно короткая, клыки не выступают, диастемы нет, сагиттальный гребень отсутствует, надглазничный валик относительно слабо выражен. Эти черты — примитивнее, свидетельствуют о меньшей специализации, чем у современных человекообразных обезьян. С другой стороны, прямостоящие обезьяны обладали рядом важных ароморфозов. Огромную роль в их развитии сыграло прямохождение. Последнее создавало ряд существенных преимуществ экологического характера. Сюда относится расширение горизонта, значительно более дальнее и широкое обозрение местности, а следовательно, гораздо бо́льшая возможность своевременной регистрации опасности или, напротив, подготовки к нападению на других животных, наконец, — общей ориентировки в окружающей местности. Однако, еще более важно было освобождение передней конечности от ее примитивной функции, как органа передвижения. Свободная рука, уже на заре эволюции прямостоящих обезьян, приобрела огромное значение, как орган защиты и нападения. Редукция зубного аппарата у австралопитека показывает, что зубы, как орган защиты, теряют ведущую роль. С другой стороны, тот факт, что австралопитек употреблял в пищу мясо, позволяет думать, что ему было свойственно хищничество. Констатация последнего делает весьма вероятным предположение, что уже у австралопитека рука стала совершенно особым

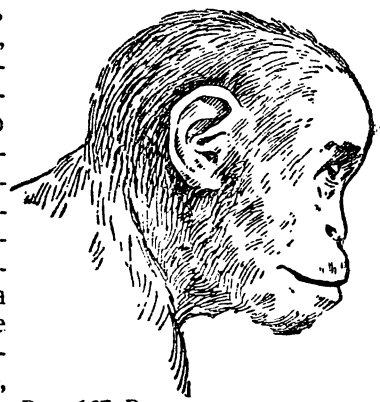


Рис. 167. Реконструкция головы молодого австралопитека

органом защиты и нападения, заменившим редуцирующийся зубной аппарат, — а именно, органом дальнего действия, усиленным при помощи соответствующего вооружения. Удар обломком ветви, а тем более метание камней на расстояние приобрели большое значение, как орган защиты и агрессии. В отношениях прямостоящих обезьян с остальным животным миром, прямостояние, вероятно, имело также известное значение, как постоянно действующая «поза угрозы». Мы знаем, что многие животные, в момент раздражения, поднимаются на задние ноги и что эта поза имеет значение позы угрозы. Напомним, что она очень характерна для приведенного в состояние ярости самца гориллы и что, с другой стороны, вертикальная фигура человека вызывает у многих животных реакцию в форме бегства. Едва ли можно сомневаться в том, что прямостоящие обезьяны сохранили свойственную многим питекоидам черту, а именно — стадность, в условиях которой сообща действовали несколько индивидуумов, что, конечно, делало прямостоящих обезьян опасным соперником. Их защитные и агрессивные реакции становились особенно действенными вследствие другого, важнейшего, фактора — высокого развития головного мозга. По всем этим соображениям можно принять, что хотя австралопитек и другие прямостоящие обезьяны плейстоцена и вымерли, но это вымирание было лишь следствием конкуренции с другими, более высоко организованными прямостоящими приматами, продвинувшимися в своем филогенетическом развитии еще дальше по пути гоминизации.

§ 5. Общие предпосылки и факторы гоминизации (очеловечения). Подведем теперь общие итоги изложенного материала, чтобы выяснить предпосылки гоминизации обезьяньего предка человека.

Основное значение имело, конечно, завоевание новых стаций, безлесных, возможно, скалистых пространств, в условиях которых вертикальное положение тела приобретало большой экологический эффект. Вертикальное положение тела требовало, однако, ряда анатомо-физиологических преобразований. Главнейшие из них следующие: 1) Перемещение большого затылочного отверстия ближе к центру основания черепа и, как следствие, относительное сбалансирование черепа на шейных позвонках. 2) Относительная редукция челюстного аппарата и жевательной мускулатуры, меньшее развитие гребней, более свободные возможности к увеличению мозговой коробки в коррелятивной зависимости от развития головного мозга. 3) Укрупнение размеров тела и его веса, увеличение мощности задних конечностей, с перенесением центра тяжести тела на крестец. 4) *S*-образная профильная форма позвоночного столба, обеспечивающая эластичность осевого скелета при вертикальном положении. 5) Расширение таза и упрочнение крестца. 6) Выпрямленность задних конечностей в коленном суставе. 7) Мощное развитие всей мускулатуры, поддерживающей тело в прямом положении, в особенности бедренных и голенных мышц. 8) Развитие куполообразной, пружинящей стопы. 9) Усиление первого пальца ноги, утрата его противопоставленности остальным пальцам и развитие общей метатарзальной связки, охватывающей все пять пальцев ноги. 10) Сужение функций задней конечности с утратой хватательной функции. 11) Освобождение передней конечности от ходильных функций и расширение ее трудовых функций. 12) Мощное развитие мозга, повышение деятельности «разумного типа».

Все эти преобразования поставили нашего предка в исключительное положение и создали предпосылки для дальнейшего движения по пути развития человеческих качеств.

Легко понять, что «набор» перечисленных выше признаков не был достигнут внезапно и что на заре гоминизации они были выражены в зачаточном состоянии. Мы должны здесь отметить, что прогрес-

сивное развитие перечисленных признаков, рассматриваемых в чисто биологическом аспекте, не поддается полному объяснению на почве теории естественного отбора. Хождение на двух ногах, рассматриваемое в чисто биологическом аспекте, повлекло за собою ряд отрицательных моментов. Человек сохранил систему корреляций и координаций, свойственных высшим приматам. Хождение на двух ногах, в некоторых отношениях, оказалось в известном противоречии с типичной системой координаций и корреляций, свойственных млекопитающим. Так, в условиях вертикального положения тела, внутренние органы оказывают большое давление на стенку брюшной полости, и хотя эта последняя приспособлена к нему (мышцы брюшного

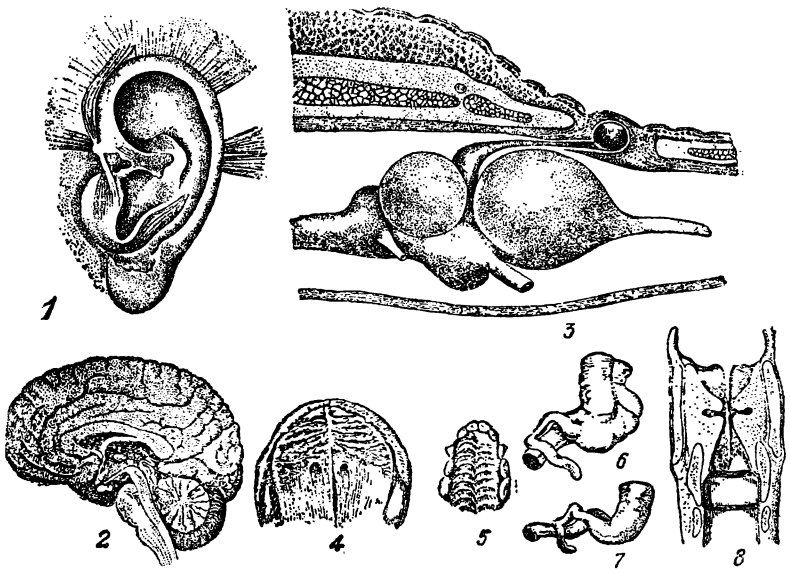


Рис. 168. Некоторые рудименты человека

1 — рудиментарные мышцы уха, 2 — эпифиз, 3 — теменной глаз у ящерицы (сравни 2), 4 — нёбные валики у человека (ребенка), 5 — они же у хищника, 6 — червеобразный отросток (аппендикс) у человека, 7 — у оранга; 8 — моргиньевы желудочки в гортани человека (Из Анучина)

пресса), тем не менее человеку свойственны частые грыжи. При долгом стоянии на ногах, возникают застойные явления в венах, их расширение, деформация куполообразной стопы, возникновение плоскостопия с его болезненными последствиями, наблюдаются переломы костей ног, вывихи в области пояса передних и задних конечностей и т. п. Несомненно, далее, что прямое хождение человека связано с известной дезинтеграцией установившихся координаций и корреляций. Это доказывается обилием рудиментов в организме человека. Рудиментация возникает вследствие разрыва, на тех или иных стадиях онтогенеза, установившихся корреляционных зависимостей и связей. Если вновь возникшие мутации привели к нарушению этих зависимостей, то орган, на той или иной стадии, выключается из формообразующего влияния на него тех частей тела, с которыми он был первоначально коррелятивно связан. Развиваются, конечно, другие связи, но при этом прежний ход онтогенетического развития органа прекращается. Возникает, следовательно, редукция и рудиментация органа. Если эта редукция возникла на ранних стадиях то, как правило, редуцированный орган упрощается и уменьшается (по сравнению с его состоянием у предков) и, достигнув взрослой фазы онтогенеза, становится рудиментом. Таковы многочисленные рудименты человека, частью представленные на рис. 168. Таким образом, руди-

ментация есть одно из проявлений дезинтеграции, т. е. распада определенных корреляционных зависимостей. Во многих отношениях процесс рудиментации в организме человека охватил экологически ответственные функции. Ослабело обоняние. Слух стал менее тонким. Биологические защитные приспособления, особенно в связи с ослаблением зубного аппарата, подверглись известной деградации. Все эти особенности, в известной мере, снизили биотический потенциал прямостоящих форм в их дочеловеческой стадии, по сравнению с хищниками и травоядными — источником опасности и пищи. Поэтому, если рассматривать признаки человека в биологическом аспекте, то их прогрессивное развитие совершенно необъяснимо с точки зрения естественного отбора, и последний, в его чисто «зоологической» форме, не ответственен за их выработку. И действительно, мы видим, что эволюция прямостоящих обезьян, *как таковых*, т. е. *как обезьян*, все же не привела к успеху. Все они, как мы видели, вымерли, и в геологической современности сохранились не прямостоящие формы обезьян, а дендробионты и вообще виды с признаками алломорфной, а не ароморфной организации. Таким образом, ароморфозы прямостоящих обезьян (австралопитек и другие формы см. § 4) *сами по себе* еще не объясняют процесса становления человека. Развитие человека, *как социального индивидуума*, имело своей посылкой перерастание ароморфозов прямостоящих обезьян в качественно своеобразные морфо-физиологические преобразования, не имеющие прецендента в животном мире и развивавшиеся под влиянием особых, качественно новых факторов. Каковы же эти факторы? Они были разъяснены Энгельсом в его замечательной работе «Роль труда в процессе превращения обезьяны в человека». Энгельс указал, что факторами эволюции человека были и являются ныне важнейшие черты бытия человека, свойственные только ему, а именно — развитие элементов *общественности*, превращение рук в *трудовой орган*, *производящий орудия труда*, возникновение *членораздельной речи*. Выше уже бегло отмечалось, что в эволюции прямостоящих приматов огромную роль сыграла *стадность*. Как отмечает Энгельс, вполне очевидно, что нельзя выводить происхождение человека, этого наиболее общественного из всех животных, от необщественных ближайших предков. Однако, чтобы *стадность* обезьяньих предков человека могла развиться в *общественность*, необходимо было действие особого фактора. Последним и является *труд*, связанный с преобразованием руки в орган труда. Рука стала не только органом труда, но и продуктом последнего, а развитие труда по необходимости способствовало более тесному сплочению членов общества. Ведь благодаря труду стала более частой и необходимой взаимная поддержка, совместная деятельность, и как пишет Энгельс, стало ясней сознание пользы этой совместной деятельности для пользы отдельного члена. Таким образом, труд стимулировал развитие общества, а общество развивало труд. В этих условиях общественного труда речь стала также жизненной *социальной* необходимостью, и именно *в этом смысле*, как правильно отмечает Энгельс, *потребность создала новый орган* — орган речи. Следовательно, труд, общественность и речь суть ведущие факторы эволюции человека. В связи с этими факторами указанные выше признаки организации человека не могут быть сведены к какой-либо чисто биологической форме адаптиоморфозов. Это, конечно, не адаптиоморфозы и не ароморфозы в частности, а качественно особые преобразования, которые в нашем курсе мы назовем *антропоморфозами*.

Влияние труда, общественности и речи, — этих мощных и ведущих факторов эволюции человека, определилось уже на заре его бытия. Человек, в своем эволюционном развитии, прошел ряд стадий. Обычно различают следующие стадии. Пер-

вая стадия — Pithecanthropus, или стадия обезьяно-людей. Вторая стадия: Homo primigenius, или первобытный человек, третья стадия: Homo sapiens — современный человек. К первой стадии принадлежат питекантроп — Homo (Pithecanthropus) erectus, синантроп — Homo (Pithecanthropus) pekinensis и гейдельбергский человек — Homo (Pithecanthropus) heidelbergensis. Первая стадия морфологически характеризуется следующими признаками. Рост около 170 *см*. Объем мозговой коробки от 900 (питекантроп) до 1200 см³ (синантроп). Свод черепа низкий, лоб покатый, затылок пологий, над глазами — надглазничный валик. Костные останки питекантропа относятся к плейстоценовым слоям о. Явы (фрагменты черепа, зубы, бедренные кости и т. п., рис. 169. Находки Дюбуа 1891—94, 1937). Костные останки синантропа относятся к плейстоценовым слоям Китая (в районе Бейпина). Уже синантроп употреблял специально изготовленные орудия (рис. 169), факт, в свете которого интересно подчеркнуть увеличение объема черепной коробки по сравнению с питекантропом (см. выше). Гейдельбергский человек известен по знаменитой гейдельбергской челюсти (берег р. Неккар, Германия, Шетензак, 1907, рис. 170). Челюсть массивная, без подбородочного выступа, с человеческими зубами (следует отметить элементы

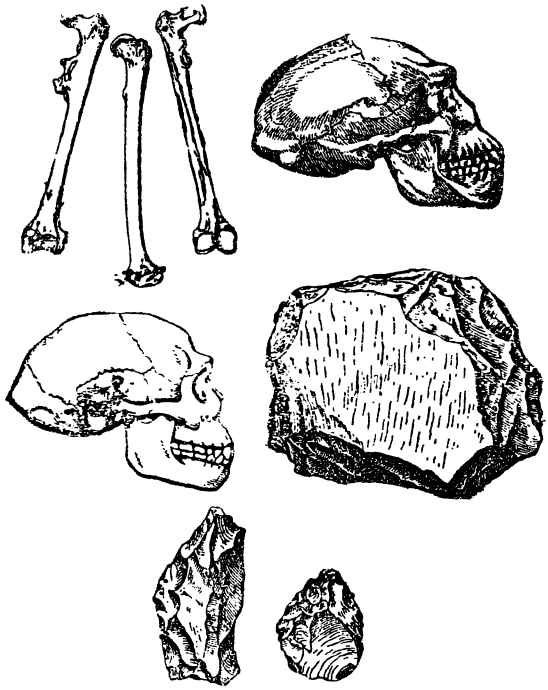


Рис. 169. Питекантроп

Реконструкция черепа и бедро, под ним — реконструкция черепа синантропа и его орудия

сходства с зубами дриопитеков). Во времени гейдельбержец соответствует шелльской культурной ступени древнекаменного века (древнего палеолита) и относится ко 2-й межледниковой эпохе. Человек этого времени выработал типичное каменное орудие — «ручной топор» (рис. 171).

Вторая стадия представлена первобытным человеком, известным под названием неандертальца. Неандертальцы жили в течение 3-го ледникового периода и им соответствуют две культурные ступени (следующие за шелльской), а именно: ашельская и мустьерская. Морфологический тип неандертальцев характеризуется следующими показателями. Объем мозговой коробки 1200—1620 *см*³, т. е. не уступает современному человеку. Лоб, однако, покатый, свод черепа низкий, над глазами — большие надбровные дуги, подбородочный выступ на нижней челюсти отсутствовал. Неандертальцы были широко распространены по лицу земли — в Зап. Европе, в Азии, в Африке. Морфологические типы неандертальцев диференцированы, разнятся по объему мозговой коробки, форме черепа, по росту, степени развития надбровных дуг и т. п. Интересно отметить, что гейдельбергская челюсть подходит к некоторым неандертальским черепам (указание Буля). Этот факт показывает, что вторая стадия развития человека преемственно связана с первой (рис. 172).

Третья стадия — современный человек — относится к концу 3-й ледниковой эпохи. Характерен высокий, полуотвесный лоб, относительно высокий свод черепа, отвесно падающий затылок, развитие подбородочного выступа на нижней челюсти в связи с редукцией зубного ряда (рис. 173). Этот новый тип человека относится к новопа-

леолитическим (новый древнекаменный век) культурным ступеням — ориньякской, солютрейской и мадленской. Человек этого времени диференцируется на несколько отличающихся друг от друга расовых типов. Так, выделяют кроманьонскую группу (рост около 180 *см*, широкое лицо, длинный череп, объем мозга около 1590 *см*^{3}, прямой лоб, массивный подбородочный выступ), расу Гримальди (ранний ориньяк, рост 155—157 *см*, зубной прогнатизм, слабое развитие подбородочного выступа), Брюннскую расу (солютрейская ступень, с некоторыми неандерталоидными чертами (свойственными, однако, и людям ориньяка) и т. д. Общие представления о филогении человека показаны на рис. 174.

Каменные орудия второй и третьей стадии развития человека. «Ручной топор» гейдельбержца шелльской ступени, уже в течение неандертальской стадии развития человека подвергается известной диференцировке и усовершенствованию. Неандертальские орудия относятся к ашельской (ей предшествовала упомянутая шелльская) и мустьерской культурным ступеням. Шелль, ашель и мустье соответствуют древнепалеолитическому веку, тогда как ориньякская, солютрейская и мадленская культурные ступени — новопалеолитическому веку. На протяжении древнего и нового палеолита постепенно достигается все большее усовершенствование орудий. Не вдаваясь в курсе дарвинизма в подробности (так как данный вопрос не имеет, по существу, прямого отношения к его компетенции отметим, прежде всего, возрастающую диференцировку типов орудий, их специализацию, что, в свою очередь, указывает на возрастание культурно-бытовых потребностей человека первобытного общества. Во-вторых, подчеркнем совершенствование техники обработки каменных орудий. Уже для ашельских орудий характерен (по сравнению с шелльскими) более прямой, а не зигзагообразный режущий край орудия. Совершенствуется техника ретуши, что заметно, в частности на мустьерских и ориньякских

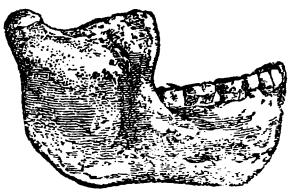


Рис. 170. Нижняя челюсть гейдельбергского человека

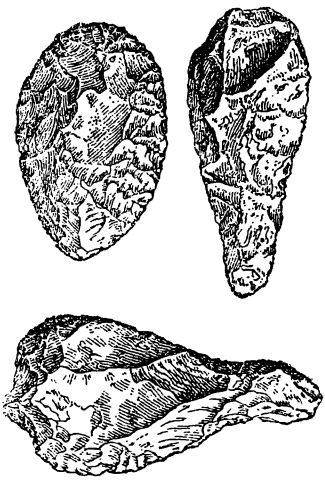


Рис. 171. Орудия шелльской эпохи

орудиях. Солютрейские орудия отличаются тем, что ретушь распространяется не только на режущие края орудий но и на их боковины (например, солютрейский наконечник формы «лаврового листа»). Мадленские орудия отличаются не только высокой техникой ретуши, но и изяществом формы, что, впрочем, свойственно уже и солютрейским орудиям. Далее, подчеркнем возрастающее расширение технической базы примитивной индустрии, и в частности, использование, в качестве материала, рога и кости (солютрейские и мадленские костяные иголки с ушком, шила, иглы и т. п.). Нужно отметить также появление метательного оружия (наконечников для стрел, копий и гарпунов, широко применявшихся охотником нового палеолита). Наконец, напомним, что в течение мадленской эпохи достигает подлинного расцвета первобытное искусство (гравюры на камне, картины на стенах пещер, украшения в виде ожерелий и т. п.). Если каменные орудия неандертальцев преемственно развились из гейдельбергских, то, в свою очередь, первые связаны рядом переходных типов с орудиями ориньякской эпохи, а эти последние с каменной индустрией солютрейской и мадленской культурных ступеней. Таким образом, развитие материальной культуры человека образует прямую восходящую линию. Если судить об эволюции человека только по черепам, то и в этом случае нет никакой возможности рассматривать гейдельбержцев и неандертальцев, как самостоятельную ветвь филогенетического развития человека. Неандерталоидные черты нередки у людей нового палеолита, а неандертальские черепа связаны переходами с черепами последних. Но, если принять во внимание каменные орудия, то тотчас бросится в глаза последовательная преемственность ступеней культурного развития и — параллельно им — столь же последовательное развитие морфологических типов. Мы не имеем, следовательно, оснований предполагать, что новопалеолитический человек возник независимо от неандертальца и пришел откуда-либо на смену ему. Орудия новопалеолитического человека не привнесены в культуру каменного века, а напротив, явственно развивались из орудий неандертальца. Совокупность этих данных

показывает, что эволюция основных стадий человека может быть представлена в форме прямой линии филогенетического развития. Попытки изобразить описанные выше (§ 6) стадии эволюции человека в виде древа,

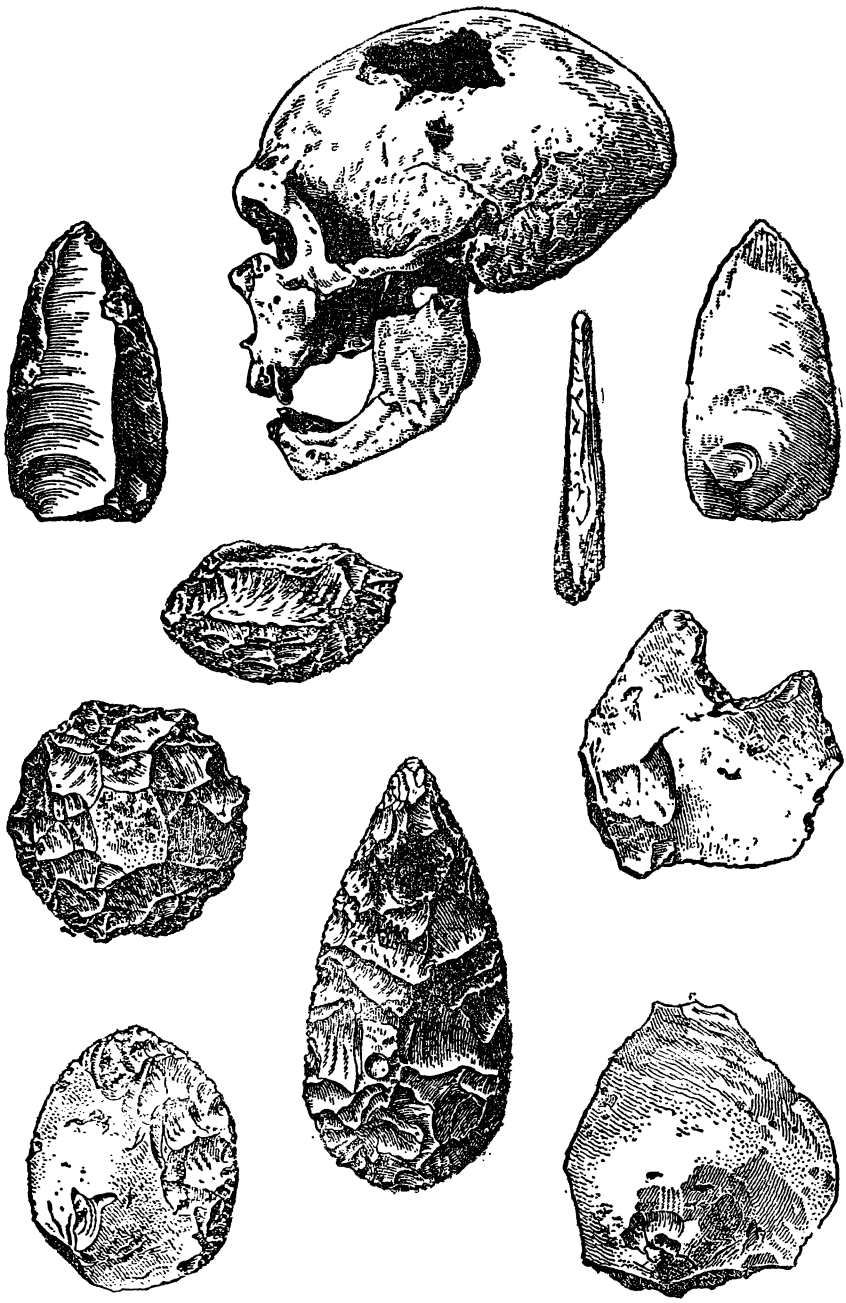


Рис. 172. Неандертальский череп и орудия неандертальца. Орудия по Сальмону

т. е. по типу эволюции остальных организмов, не оправдали себя. Таким образом, в эволюции основных стадий человека мы не видим одного из ведущих признаков органической эволюции — дивергенции. Этот факт позволяет признать, что естественный отбор, который, как мы уже знаем, неразрывно связан с процессом дивергенции, утратил в эволюции человека ведущую роль. Более

того, начиная с ориньякской культурной ступени, его влияние на морфологический облик человека становится, строго говоря, неощутимым, тогда как материальная культура человека претерпевала и претерпевает ныне непрерывную эволюцию. Если мы попытаемся охарактеризовать этот факт при помощи биологических понятий, то мы должны будем признать, что Homo sapiens эмансипировался от влияния естественного отбора и что процесс видообразования, в пределах человеческого рода, прекратился и притом навсегда.

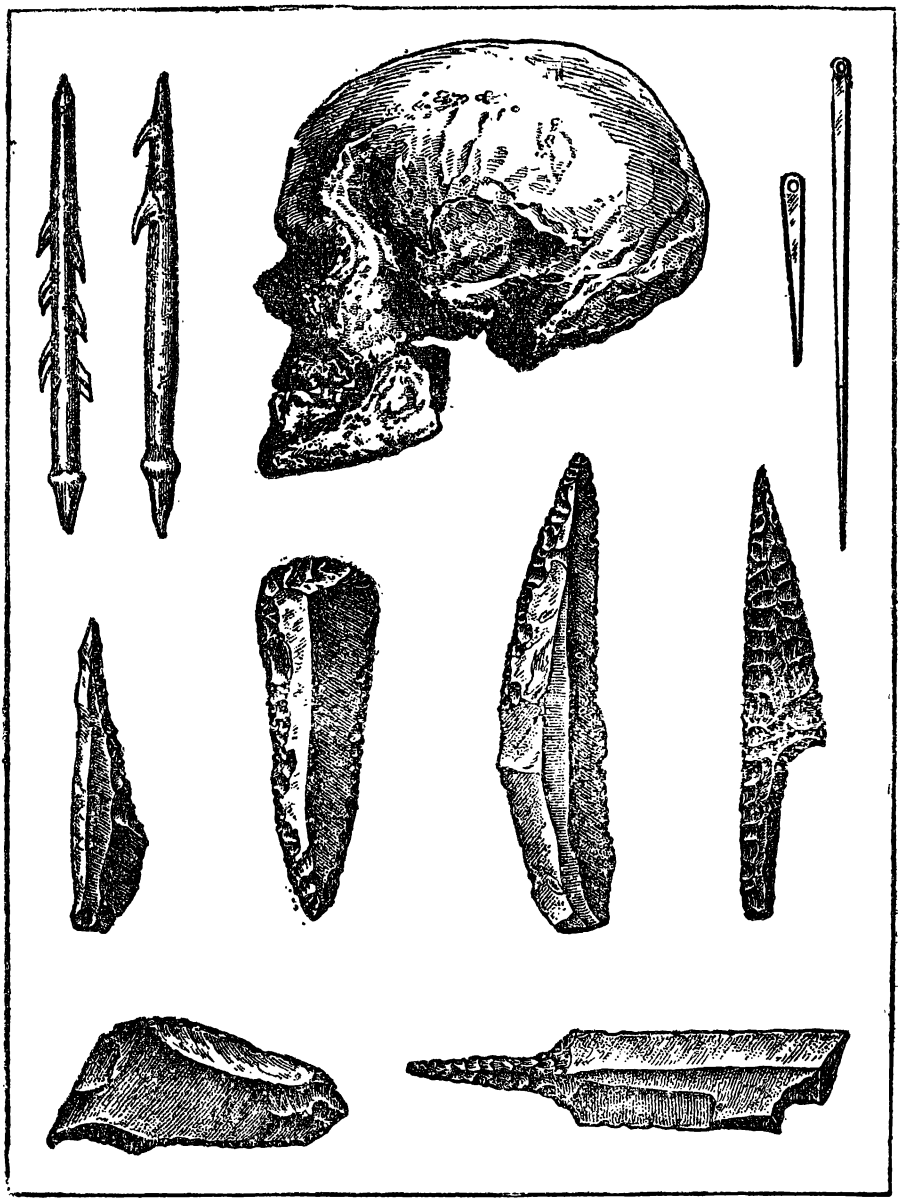


Рис. 173. Кроманьонский череп и орудия кроманьонца

По сравнению с предшествующими орудиями заметна значительно более высокая техника обработки и дифференцировка типов орудий. Рис. орудий по Сальмону

Следует, конечно, отметить, что биологическая природа человека не должна быть упущена из виду. Морфология и физиология человека поддаются изучению теми же методами, что и животных. В человеческом организме проявляются конкретные биологические закономерности, свойственные любому организму. Закономерности модификационной и наследственной изменчивости и процессов наследования, констатированные для любого организма, присущи и человеку. Более того, известно, что человечество имеет в своем составе несколько «больших» и подчиненных

ним «малых» рас. Мы не можем отрицать того факта, что в истоках расовой дифференцировки человека действовали биологические закономерности и в частности — наследственная изменчивость. Самый факт наличия рас, различающихся по конкретным морфо-физиологическим показателям (см. курсы антропологии), показывает, что в природе человека, как биологического индивидуума, имеются те предпосылки, которые могли бы быть источником его дальнейшей видовой эволюции. Все эти бесспорные истины нельзя, конечно, забывать. Тем не менее, остается столь же бесспорным факт, что охарактеризованные выше специфические факторы человеческой эволюции — общественность, труд, речь — получили ведущее значение и устранили или довели до минимума влияние биологических факторов. Мы видим, что человек, как социальный индивидуум, во всей своей трудовой общественной деятельности развивается независимо от них, в том смысле, что не они определяют направления его развития и его бытия. Физически слабый или больной человек не становится объектом экологической элиминации. Его личная судьба определяется не последней, а социальным строем общества, которому он принадлежит. В условиях социалистического строя нашей великой Родины он остается полезным, необходимым, ценным членом общества. Достаточно вспомнить писателя Ни-

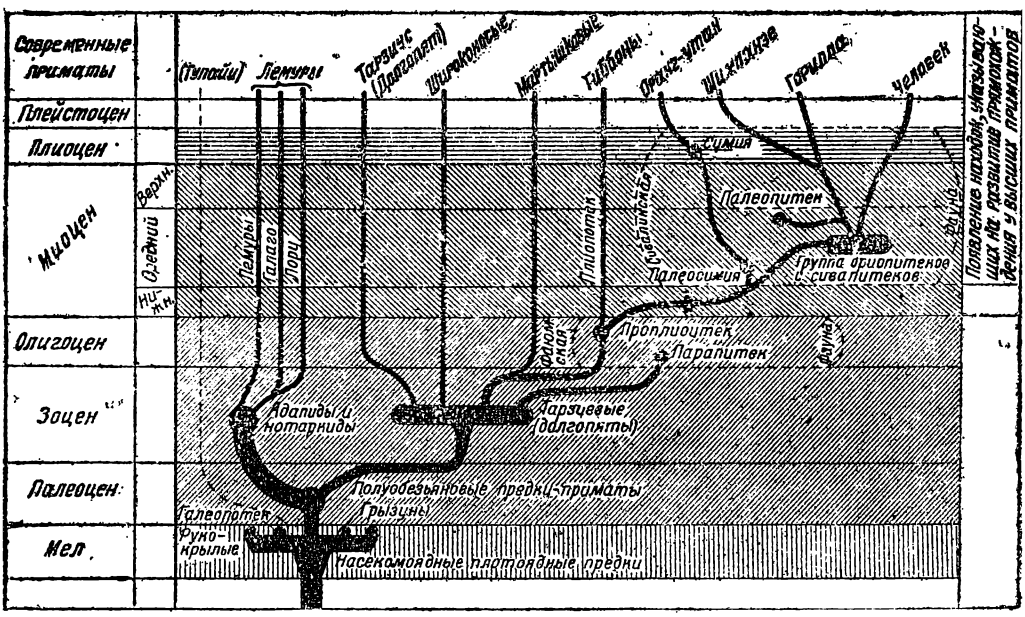


Рис. 174. Филогения приматов

колая Островского, героический дух которого был сильнее немощи его тела и смерти. И разве он, прикованный к постели, побежден в борьбе за существование? Физическое здоровье и физическая сила — ценные качества. Но ведь они не определяют социальных достижений, а напротив, последние — залог первых. Наша сильная и бодрая молодежь, наши героические воины Красной Армии — плоть от плоти, кровь от крови социалистического строя, а не биологических закономерностей. Социальные факторы играли уже на заре человечества огромную роль. Если выше было сказано, что в истоках расовой дифференцировки человека действовали биологические закономерности, то следует подчеркнуть, что самое формирование расовых признаков человека, их генетической основы, не несет в себе явственной печати естественного отбора. Это связано с тем, что уже пользование огнем, шкурами зверей, примитивным оружием, и притом в условиях и под влиянием общественного бытия, совершенно изменило взаимоотношения человека с внешней средой. Она влияет на человека не непосредственно, но сквозь призму его общественного и культурного бытия. И самые расовые признаки так называемых «больших» рас (европеоидная, монголоидная, негроидная, австралоидная) консолидировались, как таковые, повидимому, не под влиянием отбора, а социальных факторов, действовавших в первобытном обществе. Так, например, Рогинский (1941) указывает, что первобытное общество «прошло через очень длинную стадию существования изолированных производственных коллективов, связанных и ограниченных рамками эндогамии». В этих условиях брачные отношения ограничивались такой изолированной группой, что, несомненно, способствовало концентрации, в ее пределах, определенных наследственных качеств и соответственных морфо-физиологических особенностей, отличных от таковых других производственных коллективов. Таким образом, сам первобытный социальный строй, а не естественный отбор создал расовую ди-

ференцировку. Возникнув, следовательно, на почве биологических закономерностей (изменчивости и изоляции), расовые признаки сложились в условиях особой формы последней, — не биологической, а социальной. Однако и дальнейшая судьба человеческих рас совершенно иная, чем рас животных. Расы животных, как мы видели, — это зачинающиеся новые виды. Расы человека, вследствие отсутствия естественного отбора и под влиянием социальных факторов, испытывают обратный процесс. Различия между ними не углубляются и расы не обособляются, а напротив, — подвергаются заметной нивеллировке под влиянием межрасовых браков, в особенности в СССР, где нет расовых предрассудков. Поэтому расовые признаки человека исторической современности не легко выделить и определить в их типичных чертах. Таким образом, процесс дальнейшего дивергентного видообразования у человека прекратился под влиянием социальных факторов, и все современные расы остаются в пределах одного и того же вида — Человек Разумный. Подчеркнем, что человеческие расы связаны во всех своих морфо-физиологических признаках и во всех своих интеллектуальных особенностях общим единством, оставаясь интеллектуально равноценными. Этот факт получил свое блестящее подтверждение в условиях СССР, многочисленные народы и расы которого с равным успехом участвуют в социалистическом строительстве, опровергая этим фактом человеконенавистнические фашистские «теории» о неравенстве рас.

§ 6. Заключение. Мы видим, что проблема антропогенеза, в целом, прекрасно иллюстрирует то, что было сказано в конце XI главы этой книги: по мере повышения организации, роль естественного отбора в известной мере снижается, формы его эволюируют, а в пределах человеческого общества он теряет свое значение, как фактор эволюции. Органическая эволюция переходит в новую форму движения — развитие общества, и этим фактом естественно кладется предел компетенции дарвинизма, как биологической науки.

Овладев природой, человек стал ее хозяином и подчинил ее своим интересам. Этот факт нашел свое отражение в том, что человек овладевает самими законами органической эволюции, превращая ее движущие силы в рычаги хозяйственно-целенаправленного управления эволюции живых форм. Эта синтетическая проблема составляет заключительную проблему дарвинизма, почему мы к ней и обратимся.

ГЛАВА XIII

УПРАВЛЕНИЕ ЭВОЛЮЦИОННЫМ ПРОЦЕССОМ

§ 1. Введение. Человек оказывает многообразное воздействие на природу самым фактом своего существования и своей деятельностью. Примитивной формой его воздействия на природу, на заре человеческой культуры, было простое потребление естественных продуктов природы — растительного и животного происхождения. Однако, по мере развития общества, воздействие человека на природу стало расширяться и углубляться, и в настоящее время человек наложил на нее глубокую печать своей деятельности. Влияние человека на органический мир носит двойственный характер. С одной стороны, человек оказывает на животный и растительный мир косвенное, с другой стороны, непосредственное влияние. Хотя разграничение этих форм воздействия условно, тем не менее рассмотрим их раздельно. Косвенное влияние на живую природу не ставит своей непосредственной целью преобразование животных и растений и является следствием тех изменений, которые человек вносит в географический ландшафт. Эксплоатируя леса, осушая болота, проводя оросительные системы, разрабатывая недра, подвергая почву агрокультурному воздействию, строя дороги, покрывая большие площади своими постройками и т. п., человек вызывает глубокие изменения в стациях обитания и в географическом ландшафте в целом. Животный и растительный мир остро реагируют на эту преобразующую деятельность человека. Большое число видов реагирует на нее отрицательно, отступая под натиском культуры. Другие виды, напротив, приспособляются к человеку и следуют за ним, за его поселениями, используют пути и средства сообщения, как русла своего распространения, находят на окультуренных площадях условия, благоприятные для размножения и т. п. Изменяя ландшафты, человек производит подлинные перевороты в фауне и флоре, способствуя биологическому прогрессу одних форм и сокращению ареалов других. При этом между самими видами, под косвенным влиянием человека, устанавливаются новые отношения; тогда как одни виды оказываются в преимущественном положении, другие испытывают депрессию и становятся неспособными выдержать конкуренцию с первыми.

Прямое воздействие человека на фауну и флору наблюдается в двух формах. Издавна животные и растения потреблялись человеком, использовавшим их без какого-либо целенаправленного, преобразующего воздействия. В этом случае деятельность человека оказывает очень часто отрицательное воздействие на фауну и флору.

Многие виды не выдерживали такой формы эксплоатации и либо вымерли, либо стали на путь резкого сокращения численности. Правда, такой результат далеко необязателен. Напротив, описываемая форма эксплоатации, сокращая численность биологически прогрессивного вида в условиях, например, узаконенного отстрела, может иметь даже положительное значение, способствуя поднятию жизненного уровня популяции.

Нас здесь будет интересовать другая форма воздействия человека, сопряженная с плановым хозяйственно-преобразующим его влиянием на животные и растительные формы, вовлекаемые в своеобразный круг культурных пород и сортов. Этого рода деятельность человека связана с проблемами животноводства и растениеводства, составляющими содержание настоящей главы.

§ 2. Управление эволюционным процессом. Хозяйственная деятельность человека теснейшим образом связана и обусловлена производственными отношениями и развитием производительных сил. Вовлекая животный и растительный мир в орбиту эволюирующих производственных отношений, человек влияет на него так же, как на орудия производства: он его изменяет. Конечно, изменения, претерпеваемые животными и растениями, качественно иные. Однако, сказанным выше

мы хотим подчеркнуть, что изменения производственных отношений и форм общественного бытия предъявляют к животноводству и растениеводству новые социальные требования. Приспособляя животные и растительные формы к новым и часто диференцированным, по различным экономическим районам, социальным требованиям, человек соответственно изменяет породы и сорта, создавая и накопляя у животных и растений новые свойства и новые признаки. Легко понять, что эти изменения становятся экономической необходимостью, а управление эволюцией пород и сортов — задачей огромного экономического, народнохозяйственного значения.

Что же следует понимать под управлением эволюционным процессом и как оно может быть осуществлено?

Начиная с античного периода и до наших дней путь был один — искусственный отбор, теория которого и была разработана Дарвином. Такой ответ, однако, не совсем точен. При феодализме, например, искусственный отбор не дал каких-либо эффективных результатов. Его результаты были весьма скромными, благодаря примитивным методам и низким темпам. Так, Кисловский (1937) упоминает о том, что в эпоху феодализма на пространстве всей Европы возникали едва одна — две породы крупного рогатого скота в столетие. При капитализме в конце XVIII и в XIX веке в одной Англии были созданы десятки пород и сортов различных культурных животных и растений. Таким образом, темпы эволюции резко возросли. Причины этому — в новых производственных отношениях и социальных требованиях, вызвавших к жизни новые методы отбора и управления эволюционным процессом.

Социалистическая культура, как мы знаем, отличается еще более высокими темпами развития производительных сил. Поэтому она предъявляет к методам управления эволюционным процессом еще более высокие требования как в отношении их качества, так и темпов. Эти отношения привели к тому, что в СССР проблема управления эволюционным процессом была поставлена на новую плоскость. Если раньше постановка этой проблемы была практически ограничена превращением в рычаг хозяйственно-направленного преобразования живых форм только одного фактора эволюции — отбора, то в СССР, на почве новых производственных отношений, был заострен вопрос о превращении в рычаги хозяйственно-направленного преобразования живых форм всех трех факторов эволюции — изменчивости, наследственности и отбора в их взаимных связях.

Под управлением эволюционным процессом мы и будем понимать превращение всех факторов эволюции (изменчивости, наследственности и отбора) в рычаги плановой и хозяйственно-целенаправленной трансформации живых форм, отвечающей текущим потребностям и производственным отношениям социалистической общественной формации.

Легко понять, что при такой постановке проблемы, на очередь ставится вопрос о глубоком воздействии на онтогенез. Созданием генетически новых направлений онтогенеза могло бы быть ускорено и создание новых направлений филогенеза пород и сортов культурных форм. Такова общая постановка проблемы управления эволюционным процессом.

Было бы, конечно, неправильно утверждать, что до сего времени не было направленного вмешательства в онтогенез. Напротив, оно было и есть. Однако, вопрос был поставлен преимущественно в плоскости модификационных изменений. Проблема ставилась так, что, например, рациональным кормлением и содержанием животных, совершенствованием агротехники растительных культур достигается более полное выявление уже заложенной наследственной основы. Сама же наследственная основа была объявлена «святая святых», в которой можно, конечно, вызвать вспышку случайных, хозяйственно ненапра-

вленных мутаций, но которой нельзя управлять, т. е. направлять ее развитие.

Вопрос о направленном управлении развитием наследственного основания мог быть поставлен только с развитием экспериментальных методов исследования.

Только немногие ученые конца XIX и начала XX века указывали на то, что понимание причин наследственной изменчивости связано с физиологией наследственного вещества и, что вскрытие этих причин открывает пути к управлению наследственностью. В самом деле, если наследственная изменчивость есть процесс, то он имеет свои причины, а если нам известны эти последние, то законно ставить вопрос об управлении им.

Наиболее ярким представителем этой идеи был К. А. Тимирязев, которого следует считать одним из основоположников учения об управлении эволюционным процессом, почему мы сперва и ознакомимся с его воззрениями на этот вопрос.

§ 3. Взгляды К. А. Тимирязева на проблему управления эволюционным процессом. Тимирязев был выдающимся физиологом. Как физиолог, он мог оценить значение экспериментального метода исследования, свидетелем и участником успехов которого он был. Физиологический аспект распространялся им на процессы наследования — отсюда его идея о том, что «физиолог доберётся когда-нибудь и до наследственности». По Тимирязеву, «в зародыше даны только условия развития в том или другом направлении», а не «готовые материальные зачатки». Конкретное же направление этого развития связано с воздействием физиологических и внешних факторов. Изучение механизма воздействия этих факторов на наследственное основание должно, по Тимирязеву, вскрыть причины процесса наследственных изменений, а знание этих последних открывает путь к управлению ими.

Тимирязев высказал мысль, что наследственно изменяющее влияние внешних факторов достигается лишь при определенных условиях. Генетическая система организма, по Тимирязеву, изменчива в определенные моменты развития ее. Он полагал, в частности, что единичные наследственные изменения «зависят, вероятно, от обыкновенно неуловимых воздействий на более ранние стадии эмбрионального развития — воздействий, очевидно, несравненно более глубоких».

Таким образом, Тимирязев развивал идею, которая характеризует общую постановку проблемы управления эволюционным процессом и которая включает две руководящие мысли: 1) мысль об изменении наследственной основы организмов путем воздействия внешними факторами и 2) мысль о необходимости учета таких стадий развития, на протяжении которых генетическая система организма способна изменяться под влиянием внешних воздействий.

Далее, Тимирязев с величайшим интересом следил за успехами науки в области управления онтогенетическим формообразованием (морфогенезом) растений под воздействием различных внешних факторов. Он указывал, что наука овладевает методами, которые позволяют буквально «лепить» растительные формы по усмотрению экспериментатора. Но Тимирязев указывал и на то, что экспериментальное вмешательство не снимает с исследователя обязанности учитывать в работе по превращению живых форм «действия причин исторических», т. е. преемственных филогенетических связей любого организма (его наследственного основания, его реакций) с предшествующими формами. Очевидно, что этот исторический фактор накладывает свою печать и на генотипические особенности организма, и на ход его онтогенеза, а следовательно всякое экспериментальное вмешательство сталкивается с явлениями и процессами, обусловленными историческим прошлым данной живой формы. В конечном счете,

каждая из них есть продукт прямого воздействия внешних факторов и вместе с тем продукт отбора, т. е. — истории.

Таким образом, управление развитием организма и должно строиться на основе синтетического экспериментально-исторического метода, слагающегося, очевидно, из следующих элементов:

а) управления процессами наследования;

б) управления онтогенетическим формообразованием (морфогенезом) и физиологией развития;

в) управления филогенезом.

Первые две проблемы являются, по преимуществу, генетико-физиологическими и связаны, в основном, с применением методов физиологического воздействия на организм. Последняя проблема, в основном, связана с методами селекции. Однако, следует помнить, что эти методы комбинируются и применяются одновременно, а не порознь и, что в ходе физиологических воздействий на разные стадии онтогенеза применяется и отбор (селекция), который не должен быть, следовательно, отбором только взрослых форм.

Тем не менее, расчленим наш вопрос и рассмотрим перечисленные выше элементы управления эволюционным процессом раздельно.

§ 4. Управление наследственными изменениями. Теория вопроса. Нужно с первых же шагов обсуждения этой проблемы подчеркнуть, что наука далеко еще не овладела методами управления наследственной изменчивостью. В то же время следует подчеркнуть, что это — актуальнейшая задача генетики современности. Надо признать, что в данной области сделано еще очень мало, главным образом потому, что самая постановка вопроса о направленных наследственных изменениях обычно рассматривается, как методологически неправильная. Обратимся к методологии вопроса. Напомним, что факторы среды вызывают лишь ненаправленные наследственные изменения. Под последними следует понимать естественные, т. е. стихийно возникающие наследственные изменения, фенотипическое проявление которых безотносительно к их адаптивному значению. Естественные наследственные изменения могут быть индиферентными, полезными, но очень часто и вредными, если они приводят к нарушениям установившегося, т. е. зафиксированного отбором процесса онтогенетического развития. Поэтому, как правило, только через скрещивание, образование миксобиотипов и естественный отбор последних, новые наследственные изменения могут приобрести значение приспособлений. Таким образом, направленные наследственные изменения в естественной обстановке не наблюдаются. Это и понятно, так как живые организмы не обладают способностью изменяться непременно в «нужном», т. е. приспособительном направлении. Приписывание им такой «изначально-целесообразной» реакции и есть основная ошибка Ламарка и ламаркизма вообще (глава III).

Сказанное относится, прежде всего, к мутациям: они объективно случайны, неопределенны, ненаправлены, безотносительны к их адаптивному значению. Из этого видно, что термин «мутация» лучше не применять к проблеме направленных наследственных изменений, так как выражение: «направленная мутация» (иногда применяющееся) — внутренне противоречиво и неверно.

Однако, всё это вовсе не означает, что не может быть направленных наследственных изменений. В условиях эксперимента, которым управляет человек, безусловно можно себе представить возникновение направленных наследственных изменений. Эта мысль — не ламаркизм (как это иногда заявляют ее противники), а прогрессивная социальная идея, тогда как эксперимент, т. е. труд человека — орудие осуществления ее.

Проблема управления наследственной изменчивостью, в этом аспекте, наиболее остро была поставлена акад. Т. Д. Лысенко, и независимо от того, насколько она решена, нужно подчеркнуть, что самая постановка этой проблемы остается прогрессивной научной идеей. В самом деле, труд и опыт человека позволяют ему строить свою преобразующую деятельность на основании ожидаемых, т. е. предвиденных изменений, возникающих под влиянием конкретных воздействий и хозяйственных мероприятий. Положим, нам известно, что определенное воздействие (например, химическое) на данный организм вызывает конкретные наследственные изменения. Знание это определяется трудом и опытом человека. Поэтому становится известным, что такое-то воздействие вызывает у данного организма определенные следствия. Последние становятся тогда ожидаемыми, а воздействие направленным. В этом случае труд человека остается независимым от случайного, ненаправленного характера мутаций. Под влиянием труда и опыта человека, т. е. социальных факторов, случайный характер наследственных изменений снимается, и они становятся направленными наследственными изменениями. Легко понять, что такие, определяемые трудом, опытом и социальными потребностями человека наследственные изменения уже не могут быть названы мутациями. Мы их назовем ортогеномными изменениями, понимая, следовательно, под последними наследственные изменения, направления которых определяются социальными интересами, трудом и опытом человека.

§ 5. Формы ортогеномных изменений. Обратимся теперь к формам ортогеномных изменений.

а. Ортогеномные изменения, возникшие под влиянием скрещивания. В отношении организмов, размножающихся со скрещиванием, весьма обычной формой ортогеномогенеза является получение генетически новой формы путем скрещивания двух специально отобранных родительских форм. В этих случаях задача состоит в том, чтобы в организме гибридного потомка оказались совмещенными (скомбинированными) хозяйственно ценные признаки родителей, и притом, хотя бы частично, без последующего расщепления. Очевидно, что потомок в таких случаях будет не простой комбинацией, а качественно новой формой — продуктом предварительной дезинтеграции родительских геномов и возникновения (в результате геномогенеза) новых геномов. Возникновение таких новых геномов доказано практикой (гл. IX). Через скрещивание современные селекционеры добились получения большого числа новых форм. Огромное значение в их образовании играет специально подбор (выбор) производителей, произведенный на основании соответствующего анализа. Накопившийся опыт позволяет при этом учитывать ряд показателей к скрещиванию. Так, во многих случаях возможно предвидеть, какие именно признаки, и при каких экологических и физиологических условиях, окажутся доминантными. Выработаны методы, повышающие вероятность возникновения нерасщепляющихся форм. Дальнейшие примеры даются ниже (§ 6 и § 9, работы Мичурина и Иванова).

б. Ортогеномные изменения, полученные воздействием специфических факторов. Огромная литература, накопившаяся по вопросу о влиянии слабых растворов колхицина, совершенно определенно указывает на то, что колхицинизация становится способом получения ортогеномных изменений. Мы видим, например, что некоторые работы так и озаглавливаются: «Применение колхицина с целью вызвать амфидиплоидию». Колхицинизация приводит к совершенно конкретным следствиям: в ряде случаев — к возникновению плодовитости (фертильности) у гибридных форм, к увеличению ее, к более пышному развитию растения, укрупнению семян и колоса и другим хозяйственно-ценным признакам. Применяя колхицин, экспериментатор ожидает и получает соответствующие новые и притом часто не расщепляющиеся формы. Поэтому колхицин, безусловно, может рассматриваться, как, в значительной степени, специфический фактор, вызывающий определенные следствия. Мы имеем право рассматривать метод колхицинизации, как метод направленного геномогенеза, что все больше подтверждается новыми исследованиями. Помимо колхицина известны и несомненно будут еще найдены другие специфические факторы, вызывающие ортогеномные изменения (направленный геномогенез).

в. Источник ортогеномных изменений. Источником направленных генотипических преобразований является предварительное разрушение или дезинтеграция («расшатывание») родительских геномоз. Дезинтеграция есть одна

из необходимых сторон развития генотипических структур, противоположностью которой является последующая интеграция новых целостных генотипических структур (новых геномов). Основным источником дезинтеграции родительских геномов и является скрещивание, которое влечет за собою интеграцию новых геномов (геномогенез). Особенно велико значение применявшихся Мичуриным (§ 8) отдаленных скрещиваний и в частности — межвидовой гибридизации, в условиях которой геномогенез (интеграция новых геномов) протекает более интенсивно. Вторым источником дезинтеграции и последующего геномогенеза является воздействие специфических веществ, вызывающих наследственные изменения (нужно помнить, что всякое новое наследственное изменение есть выражение дезинтеграции прежних геномов). Сюда относятся многочисленные «мутагенные факторы» (глава VIII) и в особенности колхицин, поскольку действие последнего, как мы видели, связано с возникновением ортогеномных изменений. В ходе воздействия колхицина, несомненно, возникает известная дезинтеграция старых геномов и образование новых.

Т. Д. Лысенко указывает также на вегетативную гибридизацию, как на метод дезинтеграции родительских геномов.

Если привить на данное растение (подвой), например, на красноплодный помидор, черенок другого растения (привой), например, черенок белоплодного помидора, то оба компонента, при известных условиях, сращиваются. Возникает растение, разные ветви которого обладают различными признаками (подвоя и привоя). Т. Д. Лысенко считает, что в ряде случаев мы имеем дело с настоящими вегетативными гибридами.

Понятие о вегетативном гибриде должно означать, что вопрос идет о комбинативной форме, адекватной половому гибриду, но полученному не путем соединения половых клеток, а соматических элементов. Доказательством образования истинных вегетативных гибридов Лысенко считает, что в их семенном потомстве наблюдаются картины, напоминающие расщепление. Так, на ветвях привоя (генетически белоплодного помидора) развились не только белые плоды, но и в различной степени окрашенные. Следовательно подвой (красноплодный помидор) повлиял на привой (белоплодный помидор). Из семян этих плодов в F^2 были получены растения с красными плодами, а меньшая часть растений дала белые и слегка красноватые плоды. Таким образом, возникает картина, напоминающая расщепление. Лысенко указывает, что вегетативная гибридизация ведет к «расшатыванию» наследственной основы «сращиваемых» форм — очевидно, под взаимным физиологическим влиянием подвоя и привоя. Эта дезинтеграция геномов одного или обоих компонентов вегетативного гибрида весьма вероятна, так как «пластические вещества» каждого из них, при известных условиях, могут воздействовать на их генетическую природу. Однако, получение многообразного семенного потомства не есть доказательство расщепления, а следовательно и истинной гибридизации. Возникновение многообразия в семенном потомстве есть прямое следствие дезинтеграции и последующей интеграции новых геномов, геномогенеза, идущего при этом в разных направлениях и лишь внешне сходного с расщеплением. Во всяком случае Лысенко справедливо защищает мысль, что сращивание разнородных растений есть один из способов разрушения или ломки старых геномов и, следовательно, путь к созданию новых геномов.

Итак мы видим, что труд и опыт человека позволили ему найти пути а) к разрушению (дезинтеграции) геномов и б) к созданию новых геномов. В результате целенаправленного скрещивания, воздействия специфических веществ и других методов человек синтезирует хозяйственно-ценные новые миксобиотипы, т. е. ускоряет создание новых форм и, следовательно, повышает темпы их эволюции.

§ 6. Управление онтогенетическим формообразованием и физиологией индивидуального развития. Работы Т. Д. Лысенко. Как уже указывалось, геномогенез переходит в онтогенетическое формообразование или морфогенез (глава IX). Проблема управления морфогенезом получила значительно более интенсивное развитие, чем проблема управления наследственной изменчивостью. Объясняется это ненаследственностью признаков. В разных условиях признаки изменяются или меняется степень их выраженности. Этот факт имеет огромное хозяйственное значение, так как непосредственно влечет за собой возможность управлять их развитием методами содержания (воспитания).

Задача эта, однако, была решена лишь постепенно и не сразу дала соответствующий эффект. Последний зависел от целевой устремленности исследований и экспериментов. Свое подлинное научное значение проблема управления морфогенезом и физиологией развития получила лишь тогда, когда она была связана с установкой на получение хозяйственных признаков. Именно под влиянием практики управление морфогенезом и физиологией развития стало не только увлекательной теоретической, но и хозяйственно важной задачей.

В СССР такая постановка проблемы управления морфогенезом и физиологией развития была ярко выражена в работах И. В. Мичурина, который органически

связывал ее с искусственным отбором, что будет изложено ниже. Здесь же мы условно выделим вопрос об управлении онтогенетическим формообразованием в качестве самостоятельной проблемы.

В области животноводства и растениеводства эта проблема разрабатывалась издавна. Это всегда было и есть главная задача учения о содержании (и в частности кормления) животных, а равно учения об агротехнике (в частности агрохимии) культурных растений. Действительно, рациональным содержанием животных и соответствующей агротехникой растений достигается более полное осуществление их хозяйственно ценных породных и сортовых признаков и физиологических качеств. В этом смысле сельскохозяйственный специалист давно проникся мыслью о возможности управлять онтогенетическим развитием. С другой стороны, успехи теоретической экспериментальной морфогенетики («динамики развития») также показали возможность направленно воздействовать на онтогенез (морфогенез) по руслу управления морфогенетическими и эргонтическими корреляциями (глава VIII). Успехи экспериментальной морфогенетики позволяют подтвердить идею Тимирязева о возможности «лепить» органические формы. Об этом же свидетельствуют успехи эндокринологии. Мы знаем в настоящее время, какое огромное влияние оказывают железы внутренней секреции на формообразование и физиологию организма. Иссле-



Рис. 175. Рост и развитие хлопчатника

Слева — растение энергично растет, но не развивается (не дает цветов и семян), справа — растение медленно растет, но развивается (дает цветы и коробочки). По Лысенко и Презенту

дователи, работающие в указанных выше областях, прониклись мыслью, что они становятся инженерами и притом — в самой трудной области — строительстве живых форм. Не вдаваясь в эти вопросы, напомним только, что проблема управления онтогенетическим формообразованием и физиологией развития, в условиях социалистической культуры, стала необычайно популярной и проникла в широкие массы колхозного крестьянства. Из гущи народных масс выдвинулись исследователи новаторы — творцы высоких урожаев пшеницы, ржи, овса, кукурузы, льна, хлопка, свеклы и т. п., энтузиасты животноводства, создающие новые методы, с помощью которых в ходе онтогенеза развиваются замечательные растительные и животные формы, широко известные всем нам по экспонатам Всесоюзной с.-х. выставки в Москве (См. Всесоюзная с.-х. выставка, изд. Сельхозгиз, 1939).

Большое значение в разработке методов управления онтогенезом и физиологией развития приобрели, в частности, работы акад. Т. Д. Лысенко. Основной интерес его работ в том, что он экспериментирует в поле, в гуще производства, во имя основной практической задачи — поднятия социалистического урожая. Задача Т. Д. Лысенко — хозяйственно направленное преобразование растения и его онтогенетического развития под влиянием природных факторов. Им было показано, что при соответствующем воспитании можно изменять физиологию растения, направляя некоторые стороны его онтогенеза по желательному руслу. Это практически важная задача связана с разработанной им теорией стадийного развития растений, которую мы здесь кратко рассмотрим.

Теоретические воззрения Лысенко по этому вопросу могут быть кратко сведены к следующим положениям.

1. Каждое растение, возникшее из семени, претерпевает двойной процесс изменений: рост и развитие. Под развитием понимаются необходимые качественные изменения, которые растение претерпевает на пути от прорастания семян и до репродукции новых семян. Растение может быстро расти, а развиваться медленно, или напротив — медленно расти и быстро развиваться. Следовательно, быстрота развития и быстрота роста не обязательно совпадают (рис. 175).

2. Развитие растения носит стадийный характер. Оно не является плавным процессом, напротив, каждая стадия есть качественно-переломный этап в развитии растения, необходимый для возникновения последующих стадий, ведущих, в конечном счете, к плодоношению.

3. Качественное своеобразие каждой стадии заключается в том, что любая из них требует определенных условий существования, т. е. выборочных факторов среды, необходимых, в определенных дозах, для прохождения данной стадии.

4. Были установлены две основных стадии: яровая и световая. Основными условиями существования для данного растения, необходимыми на яровой стадии, являются определенные количества температуры и влажности, на световой стадии — количество света.

Каждое растение нуждается, на данной стадии, в совершенно определенных лимитах конкретных факторов. Эти «требования» каждого растения исторически и наследственно обусловлены и характеризуют его наследственную норму требований.

Остановимся здесь для пояснения сказанного выше на стадии яровизации.

Яровизация протекает в самом начале развития семени. Без яровизации растение увеличивается в росте, но не развивается (рис. 175), т. е. не дает цветов и семян. Для прохождения стадии яровизации растения нуждаются, как сказано выше, в двух основных факторах: определенном количестве тепла и влаги. Если разделить, например, пшеницы на озимые, полуозимые и яровые, то окажется, что первые требуют для прохождения стадии яровизации температуры от — 2 до + 10°, вторые от + 3 до + 15° и третьи от + 5 до + 20° и выше. Таким образом, различия в норме требований выражают собою качественные различия между этими физиологическими типами растений. Следует при этом учесть, что приведенные данные являются средними, и что в действительности каждый сорт обладает своей нормой требований и в частности конкретными пределами температурных требований.

В пределах этих требований темпы яровизации будут зависеть от данной температуры. Например, для яровизации озимой пшеницы «Кооператорка» требуется температура от 0° до 15—20°. Однако, при t° = 15—20° яровизация идет очень медленно, примерно 100—150 дней. Напротив, при t° = 0—2° тепла яровизация заканчивается в 40 дней. Из этого видно, что темпы яровизации зависят от температурных условий, и что растение очень чувствительно к их воздействию. Если, например, зародыш «Кооператорки» будет находиться в условиях t = 10°, то он не сможет достаточно быстро развиваться, так как эта температура не соответствует оптимуму его требований. В самом деле, более высокие значения t° свойственны уже другим пшеницам, а именно, полуозимым (при t° до + 15°) или яровым (при t° до + 20°). И действительно, при воздействии высоких t° яровизация у озимых прекращается. Семена озимой пшеницы, высеянные весной в условиях относительно высокой t°, прорастают, растут, но не развиваются, т. е. не заканчивают стадии яровизации, не дают половых

органов и семян. Только осенью, под воздействием низких t°, они проходят стадию яровизации, а позднее (следующим летом) колосятся и дают семена. Если здесь же, рядом с зерном озимой пшеницы и в то же время (весной) заложить в землю зерно яровой пшеницы, то оно поведет себя существенно иначе, т. е. пройдет в условиях высокой t° яровизацию и к концу лета даст семена. Эти факты убедительно показывают, что озимая и яровая пшеницы обладают разными нормами требований. Если бы это было не так, то поведение растений оказалось бы одинаковым.

С точки зрения теории Дарвина, специфичность нормы требований данного растения выработана отбором, т. е. является исторически выработанным приспособлением данного растения к господствующим в данном географическом пункте температурным условиям.

Совершенно ясно, что именно эти условия (мы здесь для простоты отвлекаемся от другого условия — определенной влажности) и были тем фактором, который имел ведущее значение в выработке специфичных, для данного растения, пределов нормы требований. Отсюда следует, что если мы хотим изменить направление развития растения, то вполне естественно ожидать, что тот фактор, который играл ведущую роль в преобразовании нормы требования растения (т. е. температура), а следовательно, и его развития, может быть использован и для дальнейших преобразований в ходе онтогенеза.

Установление этого положения, как увидим ниже, представляет значительный интерес. Возникает вопрос: как будет вести себя растение, если семя поставлено в условия, выходящие за пределы его требований? Развитие, очевидно, не наступит и растение может погибнуть. Однако, опыт можно видоизменить. Развивающееся семя ставится в условия, соответствующие его нормам требования. Оно проходит яровизацию и претерпевает конкретные физиологические процессы развития. При этом из сказанного выше ясно, что экспериментатор знает время, потребное для прохождения этого процесса, например, он знает, что при $t° = 0—2°$ яровизация идет 40 дней. Перед концом процесса яровизации экспериментатор меняет температурные условия, например, в сторону повышения t°, доводя последнюю до верхнего предела температурных лимитов данного растения. С развивающимся зародышем в этих условиях происходит следующее. Процесс яровизации зашел далеко, и, поставленное в новые условия, растение подвергается глубокому воздействию новой температуры. Система его подвергается известной дезинтеграции. Создаются кризисные отношения (как образно выражается Лысенко, растение «мучается»), которые и ведут к перестройке онтогенеза. В опытах Лысенко повышение температуры, в конце процесса яровизации озимой пшеницы «Кооператорка», приводило к тому, что яровизация заканчивалась при новых условиях, т. е. практически озимая пшеница превращалась в форму с яровыми свойствами. Потомство этой пшеницы характеризовалось «яровой» нормой требований. Следовательно, произошло изменение нормы требований.

Необходимо при этом подчеркнуть, что эти изменения направленны. Повышение температуры до пределов нормы требований «Кооператорки» приводит к появлению новых свойств. Таким образом, температурный фактор становится рычагом направленных изменений нормы требований.

Была также поставлена и решена и противоположная задача: превращение яровых форм в озимые. Лысенко указывает в частности, что его сотрудникам (Котову и Шиманскому) удалось добиться превращения неморозостойкой яровой пшеницы эритроспермум 1160 в морозостойкую пшеницу озимого типа. Метод работы в данном случае противоположен способу получения яровых форм из озимых. Получение

озимых форм из яровых достигается не повышением, а понижением температуры при прохождении стадии яровизации. Лысенко правильно видит в подобного рода работах практически важное приобретение, так как описанным путем достигается быстрое приспособление культурного растения к местным условиям.

Было также выяснено, что стадия яровизации может быть пройдена растением еще до посева семян в землю. Для этого нужно только создать для посевного материала определенные условия температуры и влажности. При наличии этих условий семена проходят стадию яровизации еще до посева. Если такие яровизированные семена высеять в почву, то, следовательно, времени, потребного для прохождения стадии яровизации, уже не понадобится. Тем самым сроки наступления колошения и созревания высеянных семян сокращаются. Это позволяет продвинуть данный сорт на север. Действительно, из посеянных на Кольском полуострове 1464 сортов ячменя при применении предварительной яровизации созрело 610 сортов, а без применения ее — только 40 сортов. По тем же причинам посев яровизированных семян, сокращая сроки развития, позволяет использовать для посева засушливые районы СССР, так как растения успевают дать семена еще до наступления летнего суховея. Надо также подчеркнуть, что предварительная яровизация посевного материала, несомненно, повышает урожай. Однако, едва ли не крупнейшим завоеванием теории стадийного развития является возникновение возможности значительно более точного подбора родительских пар при гибридизации. Исследования Лысенко показали, что, например, у различных сортов пшеницы имеются разные комбинации скоростей прохождения яровой и световой стадии. У ряда сортов, например, длительная яровая и короткая световая стадии, тогда как у других сортов имеются обратные отношения. Экспериментальное выявление этих различий уточняет подбор производителей. В селекции существует характерное выражение «процента удачи» в скрещиваниях. Это выражение возникло потому, что не всегда гибридогенная форма приобретает нужные свойства. Этот момент в селекционной работе замедляет темпы ее, так как «процент удачи» колеблется. Если же исследованы сроки прохождения стадий развития и, например, желательно вывести сорт с коротким сроком развития, то всегда возможно подобрать две родительских формы, из которых одна обладает короткой яровой стадией, а другая — короткой световой. Скрещивание этих форм и последующий отбор позволяет найти в поколении формы с короткой яровой и короткой световой стадией, т. е. вывести скороспелый сорт.

Мы видим, что вскрытие явлений стадийного развития и выработка методов управления им имеет большое практическое значение. Заслуги Т. Д. Лысенко, далеко не ограничивающиеся изложенным выше, были высоко оценены Партией и Правительством, наградившим Лысенко высоким званием Героя социалистического труда.

Подчеркивая сказанное выше по поводу переделки природы растений, мы должны, однако, признать, что ни управление наследственными изменениями, ни управление онтогенезом, не решают проблемы управления эволюционным процессом в целом. Каковы бы ни были успехи в рассмотренных выше областях исследования, прочными они становятся только при непрерывном участии отбора, так как только через отбор достигается шлифовка хозяйственных признаков сорта и породы.

§ 7. Искусственный отбор. В хозяйстве применяются весьма дифференцированные схемы искусственного отбора, которые мы здесь кратко рассмотрим.

а. Общая классификация форм искусственного отбора. Обыкновенно различают три формы отбора: массовый, индивидуальный и линейный.

Массовый отбор применяется как в животноводстве так и в растениеводстве. Определенная площадь, с примерно однородными почвенными условиями и высокой агротехникой, засевается семенами испытуемой культуры, а к моменту созревания ее, под руководством селекционера, производится отбор всех растений, удовлетворяющих поставленной селекционной задаче, например, раннему созреванию, отсутствию болезней, удельному весу зерна, его крупности и т. д. Урожай этой группы растений и подвергается отбору, т. е. идет в урожай следующего года. Подобный отбор часто называют отбором по фенотипу. В действительности, при этом отбираются, конечно, и определенные геномы, и выражение «отбор по фенотипу» — не точно. Однако, дело в том, что руководством при массовом отборе служат только видимые (фенотипические) признаки данного поколения, по которым растения и отбираются. При этом генотипический состав популяции не подвергается специальному исследованию и не применяется отбор отдельных индивидуумов. В условиях однородной почвы и агротехники фенотипы конвергируют, но их геномы остаются неизвестными. Следовательно, отбор геномов производится, в известной мере, случайно. Поэтому в следующем году может оказаться, что фенотипически однородные показатели прошлого года дадут разный результат, а общая урожайность может снизиться.

Массовый отбор применяется и в животноводстве. Например, стадо овец разделяется по фенотипическим признакам на несколько классов. Хотя эти классы строятся по фенотипическим различиям, но все же они, конечно, отражают и генотипические разности между ними. Каждому классу придается племенной баран, который покрывает маток. Таким путем достигается улучшение так называемого пользовательного (а не племенного) поголовья, непосредственно идущего в эксплоатацию. И в этом случае не производится специального отбора отдельных индивидуумов, но достигается общее повышение качества всего поголовья. Массовый отбор находит широкое применение на начальной стадии племенной работы и служит как бы общей основой, на которой строятся в дальнейшем более точные методы индивидуального и линейного отбора.

Индивидуальный отбор основан на подборе конкретных, всесторонне оцениваемых индивидуумов, качества которых определяются не только по их индивидуальным свойствам, но и по их потомству (испытание на потомство). При таком методе достигается усовершенствование конкретной породы, или даже создается новая порода или ее отродье. Существует большое число вариантов индивидуального отбора, излагаемых в специальных курсах растениеводства и животноводства.

Линейный отбор производится путем выделения конкретной группы животных, потомков одного общего родоначальника, обладавшего высокими хозяйственными показателями и передающего их последующим поколениям. В случае линейного отбора такой основной производитель всесторонне оценивается не только по его личным качествам, но и по данным племенной книги, из которой известна вся его генеалогия, т. е. его происхождение.

б. Отношения между перечисленными формами искусственного отбора. Легко видеть, что линейный отбор является, строго говоря, усовершенствованной формой индивидуального отбора. Поэтому какой-либо резкой грани между ними положить нельзя. Однако, сказанное остается справедливым и для отношений между индивидуальными формами отбора и массовым.

В чем сущность различий между индивидуальным и массовым отбором? Ведь в случае массового отбора, также происходит отбор конкретных индивидуумов, однако, как принято говорить, — «по фенотипу» т. е. без испытания потомства. При индивидуальном отборе конкретные индивидуумы отбираются «по генотипу», т. е. — с испытанием потомства (определение наследования по конкретным качествам отобранных индивидуумов). В этом именно суть различий между «массовым» и «индивидуальным» отбором. Возникает, однако, вопрос, правильно ли абсолютное разграничение отбора, «по фенотипу» и «по генотипу» в практике? На этот вопрос безусловно нужно ответить отрицательно. Различение форм отбора «по фенотипу» и «по генотипу» построено на предположении, что фенотипы могут быть различными, а геномы одинаковыми и, что, следовательно, фенотипические различия являются лишь индивидуальными модификациями. А ведь еще Иогансен указывал, что отбор по индивидуальным модификациям не действителен. Поэтому-то часто и принимается, что «массовый отбор» (по фенотипу) не эффективен, а индивидуальный отбор (по генотипу) эффективен. Однако, в практике животноводства это поло-

жение многими исследователями оспаривается, и в нем не без основания видят влияние учения Иогансена о «чистых линиях», в которых, по трафаретным генетическим представлениям, «отбор не действует». Отбор «по фенотипу», якобы, бесцелен, и, следовательно, возможен отбор только с испытанием потомства. В условиях медленного размножения сельскохозяйственных животных испытание потомства — длительный процесс. Поэтому обязательная «ставка на генотип», т. е. испытание потомства, замедляет (по техническим причинам) процесс породообразования. Конечно, сказанное выше не следует понимать так, что можно пренебречь генотипами, испытанием потомства, племенными книгами и т. п. Однако (главы VIII и IX), каждая особь индивидуальна не только фенотипически, но и генотипически. Поэтому «отбор по фенотипу» есть одновременно и «отбор по генотипу». Нужно решительно возражать против утверждения, будто отбор по фенотипу не эффективен. Такое воззрение порождает представление, что высокие хозяйственные показатели в условиях хорошего содержания — только модификационные ненаследственные изменения и не имеют значения для качества потомства. Если мы учтем, что все особи генотипически индивидуальны, то каждая фенотипически лучшая особь может стать объектом индивидуального и линейного отбора, и именно на этом принципе зиждется неуклонное, шаг за шагом идущее улучшение культурных животных и растений.

Таким образом, в практике разведения строгое различение отбора «по фенотипу» и «по генотипу» — безусловно вредный принцип. Совершенствование культурных животных и растений зиждется на принципе единства «фенотипа» и «генотипа», на устранении метафизического разрыва между ними, на защите положения, что хорошее содержание, выявляя «хороший фенотип», в то же время выявляет и «хороший генотип».

в. Отбор и скрещивание. Мы видели, что в естественной обстановке, как правило, происходит отбор определенных миксобиотипов (через элиминацию менее приспособленных миксобиотипов). В условиях искусственного отбора скрещивание играет аналогичную роль. Однако, в руках человека диапазон скрещивания неизмеримо шире, так как он применяет не только внутривидовые, но и межвидовые скрещивания. Селекционер может применить скрещивание и к самоопылителям и т. д. В учении о селекции с-х животных и растений существует сложная классификация различных схем скрещивания и разведения, с которыми можно ознакомиться в специальной литературе (см. литературу в конце книги). Мы эти схемы оставим в нашем курсе в стороне и ограничимся следующей классификацией:

1. Чистое разведение (внутрипородное):
а) Инбридинг (родственное скрещивание и разведение).
б) Аутбридинг (неродственное скрещивание и разведение).
2. Межпородное скрещивание, или метизация.
3. Межвидовое скрещивание, или гибридизация.

В указанной классификации типы скрещивания расположены в порядке возрастания генетико-физиологических различий между скрещиваемыми формами. Теоретически для нас важно установить влияние этих типов скрещивания на эволюцию культурных форм. Чтобы осветить этот вопрос, мы коснемся здесь инбридинга и аутбридинга.

Инбридинг, или родственное разведение. Путем строгого подбора производителей выбирается пара животных, обладающих качествами, которые желательно видеть совмещенными в потомстве. Эта пара скрещивается, а полученное поколение размножается в дальнейшем только в пределах входящих в его состав особей, причем родоначальник этого поколения часто используется, как

производитель, в скрещиваниях с его потомством (дочь, внучка и т. п.). В этих условиях возникает определенная инбредная (т. е. полученная путем инбридинга) линия. Разведение такой инбредной линии ведет в образованию нерасщепляющегося потомства с совмещенными свойствами первоначальной родительской пары.

Таким образом, в условиях инбридинга, прежде всего, происходит явственный геномогенез. Скрещивание двух генетически разнородных форм приводит в инбредной линии к разрушению (дезинтеграции, «расшатыванию») геномов родителей и к образованию (интеграции) новых целостных геномов.

Характер инбредных геномов. Согласно генетическим представлениям, в инбредной линии происходит возрастание гомозиготности. Объясняется это тем, что из поколения в поколение подбираются родственные особи, и, следовательно, каждая новая зигота формируется за счет гамет, содержащих некоторое число гомологичных генов. На протяжении ряда инбредных поколений количество гомологичных генов увеличивается, и, следовательно, повышается гомозиготность. В соответствии с этим представлением, принимается, что инбридинг ведет к закреплению известного типа организации.

Эта концепция построена по идее перекомбинации и накопления константных гомологичных генов. Кисловский (1935) пришел к выводам, которые трудно согласовать с изложенной точкой зрения. Он пишет, что инбридинг в зоотехнии нужен главным образом не для пресловутого «закрепления», «фиксирования» типа, а наоборот, для ломки старого, для перестройки неудовлетворяющего новым требованиям типа». Это воззрение целиком соответствует развиваемой в нашем курсе гипотезе геномогенеза. Выше было сказано, что инбридинг приводит к дезинтеграции родительских геномов и интенграции новых геномов. Однако, и в инбредной линии протекает дальнейший геномогенез. Поэтому вновь возникшие геномы будут претерпевать дальнейшее развитие. Непрерывный геномогенез будет постоянно разрушать созданный тип организации. Именно поэтому инбридинг дает хозяйственный эффект только в условиях жесткой браковки, значение которой состоит в том, что созданный инбредный геном непрерывно развивается, а труд человека непрерывно выбирает определенную линию, а именно инбредную. Когда же жесткой браковки в инбредной линии нет, то последняя, как и следовало ожидать, быстро дезинтегрируется и подвергается распаду, с неизбежным следствием его — потерей хозяйственных признаков. Потеря последних идет так быстро, что роль геномогенеза в ней совершенно очевидна.

Таким образом, инбредная линия не может вести к автоматическому возрастанию гомозиготности. Труд человека создает приближенную гомозиготность, как бы преодолевая естественный геномогенез, который ее всегда разрушает. Именно поэтому, как только прекращается браковка, созданный тип организации разрушается.

Роль инбридинга и отрицательные стороны его. Из сказанного выше вытекает, что основная задача инбридинга — дезинтеграция родительских геномов и интеграция нового генома. Однако, если с помощью жесткой браковки долгое время поддерживается вновь созданный инбредный геном, то, как правило, у инбредных форм наблюдается снижение жизнеспособности и ухудшение хозяйственных показателей. С генетической точки зрения причина этому — накопление в гомозиготном состоянии летальных генов. Но можно поставить этот вопрос иначе — в дарвинистском аспекте. Генетическое основание инбредной формы искусственно сужено, что отражается и на размахе адаптивных модификаций. Экологическая валентность (гл. X) снижается, биотический потенциал падает. Все это отрицательно влияет на плодовитость и продуктивность породы.

Однако, отрицательные стороны инбридинга не только в сказанном выше. Жесткая браковка в условиях инбридинга ведет к тому, что созданный тип организации неизбежно покоится на одном и том же или, вернее, на идентичных геномах. Поэтому зависимость корреляций и координаций организмов инбредного типа от конкретного генома очень велика. Геномные же корреляции не прочны, а следовательно, непрочным оказывается и созданный инбридингом тип организации, так как он покоится на относительно узкой генетической базе, а потому и сильно зависим от нее.

Из всего сказанного вытекает, что инбридинг — хорошее средство для разрушения старых геномов и интеграции новых, но что он не может рекомендоваться для закрепления полученных новых геномов и типов организации.

Аутбридинг или неродственное скрещивание. Созданный инбридингом новый тип организации становится прочным при применении аутбридинга, в условиях которого скрещиваются формы, полученные от нескольких инбредных линий. Ближайшим эффектом аутбридинга будет расширение генетической основы аутбредных форм, увеличение размаха модификационной приспособляемости, повышение экологической валентности и биотического потенциала.

Поэтому непосредственным и часто наблюдаемым результатом аутбридинга является своеобразная реакция гетерозиготного генома, которую мы назвали законом Дарвина (общая интенсификация жизненных функций у помесей). Эта реакция в генетике известна под названием гетерозиса. Благотворное влияние неродственного скрещивания впервые было точно доказано Дарвином в его работе «Действие перекрестного опыления и самоопыления в растительном мире» (1876). Дарвин указывал, что благотворное действие скрещивания основано на том, что либо скрещиваемые формы жили в разных условиях среды, либо они стали генотипически разными в результате самопроизвольных изменений (мутаций). И в том и в другом случае скрещиваемые формы генотипически различны — отсюда указанное выше благотворное воздействие скрещивания. Далее, Дарвин указывал на то, что даже у самоопылителей от времени до времени наблюдается скрещивание и, что однократное скрещивание у форм, до того самоопылявшихся, дает, как правило, положительный эффект.

Т. Д. Лысенко (1935, 1936) вполне последовательно предположил, что внутрисортовые скрещивания должны дать некоторый эффект, приближенно соответствующий эффекту аутбридинга. Теоретические воззрения Лысенко на этот вопрос соответствуют примерно изложенным выше. При непрерывном самоопылении у естественных самоопылителей, а тем более в условиях искусственного инцухта (термин, соответствующий инбридингу, но применяемый по отношению к растениям) наследственная основа сужается, экологическая валентность падает, сорт становится на путь вырождения. Поэтому перекрестное опыление, обогащающее наследственную основу, должно быть средством, повышающим биотический потенциал, а следовательно, и хозяйственные показатели полученного типа организации. Этот эффект теоретически можно ожидать и для растений-перекрестников в пределах одного и того же сорта. Геномогенез в условиях внутрисортового скрещивания должен итти интенсивнее, чем при инцухте, наследственная основа растений должна становиться богаче. В самом деле, растения одного сорта вовсе не являются генетически однородными. Геномогенез каждого растения, в известной мере, индивидуализирован. Гамета типа А никогда полностью не тождественна такой же гамете типа А другого растения. Поэтому внутрисортовое скрещивание теоретически нужно рассматривать, как приближенно-неродственное скрещивание.

Если это верно, то и в условиях внутрисортового скрещивания должны иметь место явления гетерозиса. Лысенко показал это, применив внутрисортовые скрещивания к некоторым сортам пшеницы. Результаты показаны в табл. 19.

Таким образом, внутрисортовое скрещивание несколько повысило урожай.

Роль аутбридинга в константности координаций породы. Особенное значение имеет то, что аутбридинг в гораздо большей мере, чем инбридинг, обеспечивает стабилизацию координированных признаков породы. При аутбридинге также имеет место браковка и отбор. Однако, здесь они приобретают иное значение. При инбридинге отбор и браковка ведут к сужению генетического основания инбредных форм. При аутбридинге труд человека ведет к тому,

ТАБЛИЦА 19

Сорт пшеницы	Урожай в условиях самоопыления на гектар	Урожай при искусственном внутрисортовом скрещивании на гектар (всюду в 3-м поколении)
Лютесценс 062	20,1 цент.	21,5 ц
	19,1	21,5
	17,3	20,6
Гирка 0274	11,7	15,1
Мелянопус 0122	15,8	19,9
	14,2	17,9

что один и тот же тип организации строится на относительно разной генетической основе и не находится поэтому в столь близкой зависимости от каждого отдельного и всегда непрочного генома. Поэтому координированные признаки породы, как целого, становятся прочнее, порода — константнее, а входящие в ее состав геномы — все более многообразными. Возникают условия стабилизирующего отбора, аккумулирующего генетическое многообразие.

Мы видим, что степень константности породы прямо пропорциональна возрастанию многообразия геномов. Отсюда и возникает явление, указанное Кисловским — порода константна, а составляющие ее особи не константны. Здесь нужно напомнить, что совершенно те же причины обусловливают константность признаков больших систематических групп — типов, классов и т. п. Координированные признаки класса млекопитающих, например, остаются константными, а особи, входящие в состав его отрядов, семейств, родов, видов, подвидов, миксобиотипов, биотипов, претерпевают непрерывный геномогенез и генетически — разнокачественны, не константны. Так и порода характеризуется координированной системой постоянно сосуществующих признаков, которые сосуществуют потому, что они, как целое, хозяйственно полезны и всегда координируются искусственным отбором. Однако это координирование признаков не может удержать идущего под покровом константных координаций непрерывного геномогенеза. Благодаря этому в породе накапливается огромный резерв миксобиотипов — залог беспредельных возможностей человека, в смысле изменения породы в целом. Комплекс породных признаков обусловлен координациями (и, конечно, морфогенетическими и эргонтическими корреляциями), а не каким-либо, общим для всех особей, геномом.

Таким образом, инбридинг и аутбридинг являются взаимно связанными звеньями процесса создания новой породы.

г. Направления (пути) искусственного отбора. Искусственный отбор так же, как мы это видели для естественного отбора диких видов, является движущей силой эволюции культурных форм. Он является и направляющей силой их эволюции. Однако, в условиях искусственного отбора наблюдается весьма своеобразное развитие адаптиоморфозов. Культурные животные и растения являются формами, происшедшими от предков, эволюировавших по путям многообразных идиоадаптаций, и они сохранили соответствующие признаки последних (например, лошадь сохранила свои основные приспособления к жизни в открытых пространствах). Однако, деятельность человека обусловила развитие ряда признаков хозяйственного значения, своего рода надстроек над первоначальной организацией.

Направления этих надстроек непосредственно не связаны с приспособлениями к среде. Человек, при помощи отбора, приспособлял животных и растения к собственным интересам, сплошь и рядом независимо от того, являются ли хозяйственные признаки культурных форм адаптивными по отношению к факторам внешней среды.

Это обстоятельство имеет, конечно, огромное хозяйственное значение: человек получает возможность широкого подбора носителей многообразных изменений, создания практически самых различных признаков хозяйственного значения. С развитием капитализма, отмеченная возможность была широко использована и привела к огромным успехам в создании различных типов организации культурных животных и растений. Однако, интересы капиталистического хозяйства часто стимулировали одностороннее развитие каких-либо определенных признаков, например, рысистости у лошадей, молочности или мясности у крупного рогатого скота, сальности

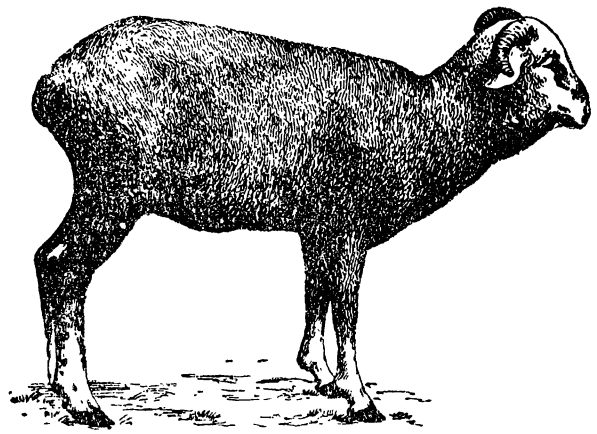


Рис. 176. Электоральный меринос. (Из Богданова)

у свиней и т. п. Такое одностороннее развитие определенных признаков, как правило, приводило к дезинтеграции, к разрушению исторически установившихся координаций, к разрушениям и разрывам корреляций в системе развивающегося организма, к возникновению ряда черт дистелеологической организации (глава VI), к гиперморфозам, к явлениям редукции.

Приведем пример. В начале XIX века в Германии высоко поднялись цены на тонкую суконную шерсть. В связи с этим возникло особое, так называемое электоральное направление овцеводства. Оно выражалось в тенденции получить возможно более тонкую шерсть. Отсюда возникновение особой породы электорального мериноса. У этой овцы (рис. 176) шерсть действительно отличалась необычайной тониной, но этот признак оказался связанным с рядом конституциональных особенностей, делавших эту породу нежизнеспособной. Тонкая шерсть была, в сущности, проявлением редукции волосяного покрова. Действительно, возрастание тонины шерсти (путем подбора соответствующих мутантов и миксобиотипов) оказалось связанным с разреженностью волосяного покрова и с рядом других признаков. Костяк стал слабым, со вздутыми сочленениями, кожа — тонкой. Живой вес упал. Понизилась сопротивляемость болезням, в особенности сухотке спинного мозга и т. п. Мы видим, что одностороннее развитие привело к возникновению ряда признаков дезорганизации, к разрушению тех корреляций и координаций, которые свойственны овцам (Ovidae), группе в естественных условиях, несомненно, биологически прогрессивной. В истории селекции домашних животных мы знаем большое число подобных примеров (см. гл. VI).

Таким образом, становится совершенно очевидным, что одностороннее развитие каких-либо определенных признаков ведет к разрушению и дезинтеграции жизненной формы вида или породы. Поэтому в зоотехнии в настоящее время это направление не имеет успеха и вопрос ставится в плоскости гармоничного всестороннего развития организма.

С экономической точки зрения вопрос должен быть поставлен так, чтобы при выработке хозяйственно ценных признаков культурное животное или растение сохраняло вместе с тем свои основные признаки естественной приспособленности к местным экологическим условиям, т. е. оставалось бы экологической жизненной формой, способной противостоять местным элиминирующим факторам.

Гармоническое сочетание искусственного и естественного отбора нужно поэтому считать наиболее прогрессивной формой хозяйственного преобразования живых форм. Эта гармония достигается в том случае, если генетические показатели селекции увязываются с экологическими, т. е. учитывается степень приспособленности создаваемых форм к конкретным внешним факторам. Такой метод работы можно назвать эколого-селекционным.

Классическими примерами его служат работы И. В. Мичурина и М. Ф. Иванова.

§ 8. Теоретические воззрения И. В. Мичурина на проблему управления эволюционным процессом. Основания теории Мичурина изложены в его «Принципах и методах работы», которые мы здесь кратко охарактеризуем.

1. Каждое растение является продуктом той экологической обстановки, в которой оно исторически слагалось и к которой приспособлено. Поэтому простой перенос растения или его семян в новую среду, с исторически иными экологическими условиями, не может привести к гармоническому изменению организма в соответствии с новыми условиями. Этот метод акклиматизации не дает хозяйственного эффекта. Растение, не приспособленное к жизни в данных условиях, не приспособляется к ним, а гибнет. Таким образом, Мичурин, на основании обширной практики, опровергает ламаркистскую теорию прямого приспособления. Этим путем создать новую форму нельзя. Даже, если растение выжило, оно в новой обстановке не дает хозяйственно ценных признаков, напротив, оно находится в угнетении. А между тем введение в нашу культуру южных иностранных высококачественных сортов весьма желательно.

2. Очевидно, эта задача может быть решена, если скрещивать иностранные сорта с нашими, так как этим путем вносятся элементы приспособленности к нашим условиям. При этом целью этих скрещиваний должно быть: а) сохранение высокого качества плодов южных иностранных сортов, б) сохранение хозяйственно ценных качеств наших сортов и в частности морозостойкости. Метод гибридизации всегда дает более успешные результаты, чем акклиматизация. Однако и он обладает крупными недостатками. Мичурин указывает, что при такой форме гибридизации «нельзя использовать все возможности воли человека в изменении строения сеянцев гибридов». Причины этому — различны. Во-первых, результаты скрещивания от одной и той же пары производителей никогда не повторяются. Даже семена из одного плода, полученного от скрещивания, дают сеянцы совершенно различные. Простого менделевского расщепления здесь не происходит, так как оба производителя — сами сложные, гибридогенные формы. Если вдобавок, садовод-оригинатор (автор новых сортов) не учитывает экологических факторов, не владеет всеми деталями воспитательной работы, то он остается во власти многообразных комбинаций и не может создать постоянного сорта. Во-вторых, при такого рода гибридизации местного сорта с иностранным южным, наблюдается еще одно важное отрицательное явление: как правило, доминируют признаки местного сорта. Происходит это потому, что именно местный сорт исторически приспособился к местным условиям. Его признаки развиваются, как доминантные. Таким образом, высокие качества иностранных плодов не выявляются в полной мере.

3. Ввиду этого Мичурин применяет географически отдаленную гибридизацию. Основания этого метода выражены Мичуриным в следующих двух положениях:

а. Качества каждого гибрида, выращиваемого из гибридного семени, состоят из комбинации лишь той части наследственно переданных ему свойств растений-производителей (отцовского и материн-

ского), развитию которых, в самой ранней стадии роста гибрида, благоприятствовали внешние условия. Внешние условия будут благоприятствовать свойствам местной формы.

б. Чем дальше отстоят между собою пары скрещиваемых растений-производителей по месту их родины и условиям их среды, тем легче приспособляются к условиям среды в новой местности гибридные сеянцы.

Мичурин указывает на следующие примеры. Если скрестить иностранную зимнюю грушу с одним из наших сортов, например, с «Тонковеткой», с «Лимонкой» и т. п., то получаются гибриды несколько улучшенные, но все с летним созреванием и мелкой величиной плодов. Доминировали, следовательно, признаки местных форм. Напротив, если скрестить, например, в Мичуринске, уссурийскую грушу с иностранной зимней грушей, а гибридные семена выращивать здесь же, в Мичуринске, то среди этого гибридного потомства появятся формы с плодами того же высокого качества, что у иностранной груши и, вместе с тем, — вполне морозостойкие. Почему это произошло? Потому, отвечает Мичурин, что гибридное семя развивалось, так сказать, на нейтральной почве, ни материнской, ни отцовской. Поэтому не наблюдается одностороннего доминирования отцовских или материнских свойств.

Гибрид заново приспособился к новым условиям, выявляя те комбинированные наследственные возможности свои, которым благоприятствуют внешние условия его новой родины.

Вскрытие этих закономерностей географически отдаленной гибридизации показывает, таким образом, что доминантностью можно управлять, и что расчетливо подбирая соответствующие, географически отдаленные, пары производителей, возможно, в известной мере, предвидеть, какие именно признаки будут доминантными. Последними, очевидно, окажутся те признаки, которым благоприятствуют местные условия.

Классическим примером этого рода являются наблюдения Мичурина над скрещиванием самарской вишни с родительевой владимирской вишней. Оказалось, что если гибридные сеянцы высаживались в почву, привезенную из-под Владимира, то уже этого было достаточно для более полного доминирования признаков именно владимирской вишни (Мичурин, 1915). Напомним, что в генетике в период этих наблюдений Мичурина доминантность трактовалась, как некоторое постоянное свойство, представление, которое не вполне изжито и ныне.

4. Установив зависимость доминантности от экологических факторов (главным образом, климата, почвы), Мичурин подчеркивает ряд других показателей, которые нужно учитывать при скрещивании. Так, он указывает, что признаки диких форм, в ряде случаев, обладают бóльшей способностью к доминированию, и что чем моложе сорт филогенетически, тем слабее способность к доминантному проявлению его признаков. Таким образом, наряду с экологическими показателями к скрещиванию, Мичурин учитывает генетические показатели. Он указывает также на значение индивидуального возраста. Молодые формы, ослабленные засушливой и слишком холодной весной «имеют более слабую индивидуальную силу наследственной передачи своих свойств». Мичурин предупреждает также, что воспитывание гибридных сеянцев в тучной почве приводит к доминированию свойств сортов, взятых из южных стран. Тучная почва дается только к моменту закладки плодовых почек, но не раньше.

Мы видим целый ассортимент показателей, ведущих к одной цели: направленному созданию доминантных хозяйственных признаков.

5. Изложенный выше материал показывает, что Мичурин стремился выработать методы проспективного подбора производителей,

т. е. подбора, основанного на ожидании определенных хозяйственных результатов.

В общем этот подбор основан на следующих показателях:

1) Генетический показатель — ожидается, что признаки диких форм, как филогенетически более давних, доминируют над признаками филогенетически более молодых, и что признаки недавно образованного гибрида будут рецессивны.

2) Экологический показатель — ожидается, что признаки местной формы, исторически приспособленной к местным условиям, доминируют над соответствующими (аллеломорфными) признаками неместной формы и, что в нейтральном пункте, удаленном от места родины и отца и матери, возможна удачная комбинация нужных хозяйственных признаков.

3) Физиологический показатель — ожидается, что признаки физиологически ослабленной формы будут рецессивны, и что воспитание гибридного сеянца в тучной почве приведет к доминантному состоянию признаки южных форм и т. п.

Таковы основные показатели выбора производителей для скрещивания. Правила эти не могут быть абсолютизированы, и для разных форм ведущими являются разные показатели.

Эти и некоторые другие закономерности позволили Мичурину наметить наиболее благоприятные районы для выращивания отдаленных гибридов и составить примерный план подбора важнейших производителей и их наиболее целесообразных комбинаций. Плановый список форм подразделяется на три группы. В первую группу входят сорта, которые дают высококачественные гибриды только при скрещивании их с дикорастущими формами. Ко второй группе относятся формы, мало способные передавать свои признаки в качестве доминантных. Для этих случаев Мичурин указывает, что хорошие гибридные семена получаются только от корнесобственных растений, а не привитых на дички. К третьей группе относятся формы, которые независимо от того, с какой другой формой они скрещиваются, дают, на месте своего произрастания, большой процент сеянцев с культурными признаками. Во всех этих случаях экологические условия имеют, однако, решающее значение и покрывают собою генетические. Отсюда при любых условиях остаются целесообразными учет экологических показателей и географически отдаленная гибридизация.

Из сказанного выше ясно, что подбор производителей в работах Мичурина далеко не случаен. Можно утверждать, что Мичурин превратил задачу выбора производителей в научную проблему, органически связанную с идеей направленного развития живых форм с целью доминантности хозяйственно важных признаков.

6. В сказанном — основное значение экологически и генетически отдаленной гибридизации. Поставив себе задачей добиваться подобной гибридизации, Мичурин столкнулся с нескрещиваемостью многих форм, которые, однако, желательно было скрестить. Мичурин не остановился перед этим препятствием. Рассматривая проблему наследственности, как проблему физиологическую (гл. IX), Мичурин предложил ряд оригинальных методов преодоления нескрещиваемости.

1) Метод посредника. Если генетически отдаленные формы не скрещиваются (например, персик × культурный миндаль,) то Мичурин сперва получает промежуточную форму, например, за счет гибридизации персика и дикого миндаля. Так, он скрестил дикий миндаль (бобовник) с персиком Давида и получил персик «Посредник», который в свою очередь скрещивается с культурным миндалем. Метод посредника был применен также для сливо-абрикосовых, вишне-черемуховых и др. гибридов.

2) Метод предварительного вегетативного сближения. Черенок однолетнего сеянца прививается на подвой, с которым в дальнейшем привитой сеянец должен быть скрещен. В течение 5—6 лет такие черенки развиваются на подвое, а в дальнейшем достигается скрещивание обеих форм. Так были получены гибриды: рябина × груша, груша × айва, яблоня × груша и т. д.

7. Другая важная сторона отдаленной гибридизации — неродственность производителей. Гибридная зигота, полученная от таких скрещиваний, генотипически «расшатана». Отдаленная гибридизация, несомненно, вызывает дезинтеграцию родительских геномов и возникновение новых геномов с новыми, еще не устоявшимися коррелятивными связями. Это влияет и на морфогенетические корреляции гибридного сеянца. Они устанавливаются здесь заново. Понятно, что в этих условиях организм становится весьма пластичным и значительно легче поддается воспитательному воздействию в ходе онтогенеза.

Таковы общие основания мичуринских методов выбора производителей.

Вслед за подбором производителей и получением гибридных сеянцев начинается второй этап работы — методический отбор сеянцев. Гибридные сеянцы, как это уже отмечалось, не адекватны друг другу генетически. Применяя отбор, Мичурин тонко изучил проспективное значение некоторых фенотипических свойств молодых сеянцев. Первый отбор он производил еще в семянодольном состоянии. Ряд морфологических признаков семянодолей дают проспективные указания на возможное появление культурных признаков. Второй отбор — в последнем месяце вегетации первого года — учитывает ряд признаков листьев и побегов. Наконец, после опадения листьев происходит третий отбор. Мичурин указывает, что крупные округлые почки на концах побегов, пушистость оконечности его, круто-винтообразное расположение боковых почек, темная или светлая окраска коры побегов, и т. д. дают возможность предвидеть определенные качества плодов. Четвертый отбор, доступный, разумеется, каждому, производится уже по плодам. Первые три фазы отбора, как видим, позволяют контролировать растущую группу сеянцев задолго до развития плодов, путем учета признаков, которые указывают на вероятное проспективное развитие последующих признаков. Мичурин установил таким образом коррелятивные связи предшествующих признаков с последующими. Такая форма отбора усиливает его эффективность.

Третьим этапом работы является применение специальных методов воспитания гибридных сеянцев. Воспитание (агротехнические мероприятия) велось Мичуриным параллельно указанным фазам отбора, т. е. в процессе онтогенеза. Оно, следовательно, контролирует онтогенез.

В этой особенности сказывается методология Мичурина: управлять, а не созерцать. При отборе Мичурин в то же время вмешивается в ход онтогенеза, применяя специальные методы воспитания гибридных сеянцев. Таким образом, учет проспективного значения соответствующих коррелятивных связей остается только общим фоном дальнейшей целенаправленной работы, а не конечным результатом ее.

В этой связи обращает на себя внимание указание Мичурина на необходимость начинать работу по воспитанию гибридного сеянца на ранних стадиях онтогенеза. В этом можно видеть попытку оказать направленное воздействие на завязывающиеся коррелятивные зависимости. Именно поэтому Мичурин указывает, что воспитывающее воздействие на поздних стадиях не достигает цели. Воздействие может запоздать, если оно применяется тогда, когда корреляционные цепи и организм, как целое, уже сложились.

Кроме того, Мичурин применял специальные методы воспитания. Так, он применял метод ментора (воспитателя). Если гибридный сеянец недостаточно зимостоек, то его черенок прививается в крону одного из родителей гибрида, обладавшего зимостойкостью. Таким путем была усилена зимостойкость яблони кандиль-китайки и т. п.

Итак, в работах Мичурина явственно вырисовываются следующие проблемы:

а) Воздействие на развитие генома (гибридного сеянца) в период его становления. Это воздействие на геном достигается следующей последовательной цепью мероприятий: 1) выбором производителей, отдаленных по эколого-географическому и систематическим (генотипическим) признакам; 2) выращиванием родителей и гибридных сеянцев в эколого-географических условиях, отличных от таковых обоих родителей; 3) расшатыванием геномов под влиянием отдаленной гибридизации; 4) развитием в новых эколого-географических условиях новых геномов путем использования генотипической лабильности.

б) Отбор гибридных сеянцев на основе учета проспективного значения конкретных корреляционных зависимостей по фазам онтогенеза.

в) Управление онтогенезом гибридного сеянца путем направленного воздействия на слагающуюся корреляционную систему его (воспитание гибридных сеянцев).

Диференцируя методы Мичурина по указанным рубрикам, нельзя, однако, забывать об их внутреннем единстве. Изменение генотипа, отбор и воспитание гибридных сеянцев мыслятся в теории Мичурина не как сменяющие друг друга, независимые фазы работы, а как комбинированное, внутренне связанное, направленное воздействие. Так, отбор сеянцев, проводимый неоднократно в ходе онтогенеза, сочетается с направленным воздействием на него соответствующим воспитанием. Преобразование генотипов также связано с определенными экологическими воздействиями и отбором. Таковы самые общие теоретические основания работ Мичурина.

Рядом с Мичуриным следует поставить американского селекционера Л. Бербанка (1847—1926). В основе работы Бербанка лежат методы, сходные с мичуринскими: скрещивание, воспитание и отбор. Как указывает Тимирязев, скрещивание Бербанк применял в качестве средства получения комбинаций, «а еще более, как средство расшатать организацию и вызвать усиленную изменчивость». В этом нельзя не видеть попытки воздействовать на геном, так как гибридизация, как было ранее указано, является источником более интенсивного геномогенеза и, следовательно, влечет за собой более интенсивное проявление мутаций. Бербанк придавал большое значение воспитательному воздействию на растение. Геном он совершенно правильно рассматривал, как фактор, определяющий «общий характер фундамента и некоторые основные черты и принципы постройки», тогда как все «здание» развивающегося организма зависит от факторов среды. «Среда — писал Бербанк, — является великой формирующей силой при постоянном развитии природных форм». Учитывая этот фактор формообразования и широко используя его для максимального развития хозяйственно ценных признаков, Бербанк одновременно применял отбор — «со строгостью, почти приближавшейся к естественному отбору» (Тимирязев). Сотни и тысячи растений уничтожались, избранные единицы с едва заметными новыми качествами сохранялись. Поразительная наблюдательность, обостренное уменье видеть мельчайшие различия, позволяли Бербанку отбирать формы, ничем, казалось бы, не выделявшиеся среди других.

Свое научное credo Бербанк выразил в следующих положениях.

а) Каждая существующая на нашей планете форма растений, в большей или меньшей степени, изменяется под влиянием окружающей среды, причем часто эти изменения происходят так быстро и оказываются настолько прочными, что прежняя форма никогда больше не возвращается.

б) Если человек пользуется этим фактом и сам изменяет условия существования растений, дает им достаточно места для распространения и роста, обильно удобряет почву и одновременно с обилием света и тепла доставляет им различные химические элементы в пригодном для ассимиляции виде, то рано или поздно должны наступить большие изменения. Если, в заключение, мы выберем из всех возможных комбинаций самые лучшие, «то возможности для улучшения наших полезных и декоративных растений станут почти безграничными». (Бербанк).

Работы Мичурина и Бербанка всецело построены на идеях Дарвина. Оба исследователя вполне целенаправленно исходили из его теории и неоднократно подчеркивали это в своих работах. Результаты последних воистину поразительны. Бербанк и в особенности Мичурин создали

сотни новых сортов растений. Сады Мичурина — подлинный земной рай, созданный человеком, свидетельство мощи преобразующей деятельности его. Мичуринские плодовые деревья поражают своей приспособленностью к местным экологическим условиям, высокими товарными и вкусовыми качествами и вместе с тем пышностью развития. Такова, например, «антоновка полуторафунтовая», плоды которой имеют вес до 600 граммов (и больше), причем урожай с одного дерева достигает 350 кг. Не менее замечательна «шафранная антоновка», полученная от скрещивания крымского шафрана с антоновкой. Новый сорт всю зиму сохраняет вкусовые качества, в то время как антоновка от зимней лёжки портится, делается мучнистой и безвкусной. Интересны сорта мичуринских виноградов, — южных растений, которые даже в Крыму на зиму пригибают и засыпают землей. Мичурин получил сорт, выдерживающий зиму без этих мероприятий. Стойкость против морозов при хранении, незагниваемость при поранениях, при транспортировке, освежающий приятный вкус, пышное развитие, урожайность, доминирование хозяйственно ценных качеств и т. п. — таковы цели и результаты мичуринской работы и его методов. Мичурин показал неограниченность творческих возможностей человека. Он писал, что в сортообразовательной работе «можно смело надеяться достичь почти безграничных улучшений». Враг шаблона в науке, он оставил следующий интересный завет своим последователям: «Мои последователи должны опережать меня, противоречить мне, даже разрушать мой труд, в то же время продолжая его».

В СССР работа на основе мичуринских методов получила грандиозный размах. Десятки тысяч ценных яблоневых, черешне-абрикосовых, миндале-персиковых и других гибридов получили мичуринскими методами, например, экспериментаторы Уманского с.-х. института. В питомнике Мичурина его учениками созданы сотни тысяч новых гибридных форм. Многие садоводы достигли, на основе методики Мичурина, поразительных результатов, продвинув, например, некоторые сорта яблонь и крыжовника к полярному кругу или в холодную область Красноярска (яблоня). Мичуринские сорта проникли во многие суровые климатические зоны СССР.

Вовлечение в геномные системы культурных форм генетических свойств новых, в частности, диких видов, расширяет размах генетической изменчивости, повышает экологическую валентность и биотический потенциал культурных сортов. В этой связи остановимся на работах Н. В. Цицина (1933, 1937) по скрещиванию пшениц с диким пыреем, приведшему к созданию пшенично-пырейных гибридов. Пыреи отличаются широкой экологической валентностью, жизнестойкостью (злостный сорняк), высокой способностью к размножению. Некоторые из видов пырея обладают большой стойкостью против грибных заболеваний и солевыносливостью, произрастая на солончаковых почвах. Отдельные виды пырея были скрещены с различными сортами пшеницы. Были получены гибриды, в первом поколении которых часть оказалась плодовитой. Гибридные растения были опылены пыльцой пшеницы, в других случаях — собственной пыльцой. Во втором поколении были получены формы, значительно окультуренные. Как и следовало ожидать, гибридные формы отличались интенсивным геномогенезом и дали большое число новых форм. Самым интересным свойством гибридных форм является, конечно, тот факт, что некоторые из них многолетни. Приобретение этого свойства пшеницами имеет, разумеется, большой практический интерес, тем более, что соответствующие гибриды имеют крупное культурное зерно. Были также получены гибриды, стойкие против грибных болезней, весьма урожайные, кустистые, богатые клейковиной и т. п. А. И. Державин (1937) поставил перед собою задачу создания многолетних культурных растений

путем гибридизации различных сортов с дикорастущими формами. Особенно интересны его исследования по скрещиванию культурных пшениц с многолетней дикорастущей рожью. Часть подобных гибридов оказалась бесплодной. Однако одна из комбинаций (пшеница Leucurum 1364 × дикая рожь Secale montanum) дала многолетний плодовитый гибрид. В условиях редкого стояния гибриды принесли от 500 до 1000 зерен на одно растение. Были запланированы многочисленные исследования по выведению путем гибридизации различных других многолетних культур. Позднейшее сообщение Державина (1938) показывает, что путем гибридизации и отбора, а равно путем воздействия эфиром и температурой на первое деление зиготы, были получены амфидиплоидные формы с очень высокой продуктивностью зерна и большой стойкостью против грибных болезней. Удалось (путем отбора) вывести ржано-пшеничные гибриды, у которых была устранена ломкость колоса. Интересно, что многолетние гибридные растения на 2—3 году вегетации резко увеличили урожай по сравнению с первым годом, причем отросшие после уборки побеги снова дали добавочный урожай зерна и сена.

Мировая наука знает огромное число случаев возникновения гибридогенных форм, полученных путем сложных скрещиваний. Во всех случаях гибридизация применяется с учетом экологических условий географического пункта, для которого предназначается гибридогенная форма, а равно — тех наиболее ценных свойств, которые желательно видеть совмещенными. При этом гибридизация всегда комбинируется с отбором наиболее подходящих к намеченной цели форм. На этой общей основе в различных странах были выведены многочисленные сорта культурных растений, в особенности пшеницы, ржи, ячменя, овса и других культур.

В СССР одним из актуальнейших вопросов является расширение посевной площади за счет продвижения ряда культурных растений на север. Путем комбинирования соответствующих форм удалось, например, получить гибридогенные сорта злаковых культур с более короткими сроками развития и с большей морозостойкостью, т. е. создать формы, способные выдерживать климатические условия северных районов. Широкие просторы СССР, включающие самые различные климатические зоны, потребовали, конечно, и других сортов, например, засухоустойчивых, стойких против различных заболеваний и т. п. В сравнительно короткие сроки в СССР были созданы многочисленные сорта культурных растений, приспособленных к условиям различных районов.

Мы видим, что гибридизация и отбор дают в руки исследователя мощное оружие направленного преобразования форм. Аналогичная работа ведется и в отношении с.-х. животных. Познакомимся с ней на примере работ М. Ф. Иванова.

§ 9. Методы управления эволюционным процессом в работах М. Ф. Иванова. М. Ф. Иванов (1871 — 1935) широко применял линейный отбор, комбинированный с эколого-селекционным методом. Остановимся, в качестве примера, на работе Иванова по выведению породы украинской степной белой свиньи.

На Украине (до нашествия фашистских орд) была широко распространена английская белая крупная свинья. Несмотря на ее широкую модификационную приспособляемость, эта порода, экологически более приспособленная к влажному климату Англии, оказалась менее приспособленной к степной Украине с ее жарким и сухим летом, резкими переменами весенней, осенней и зимней погоды. Эти экологические условия влияли на развитие животных и снижали хозяйственные показатели породы.

Учет этих чисто экологических отношений привел Иванова к идее скрещивания английской свиньи с местной примитивной породой украинской свиньи, малопродуктивной, но физиологически приспособленной к степным условиям в качестве местной жизненной формы.

Работа по выведению новой местной породы протекала следующим образом:

1. Были выбраны шесть простых маток (украинская степная), имевших живой вес 100—115 *кг*, которые были покрыты племенным хряком английской породы (Керзон).

2. Полученное F^1 не удовлетворяло по своим хозяйственным показателям. Ввиду этого местные матки первого поколения были снова покрыты английским хряком, однако другим, чем в первый раз (Барнон).

3. Полученный приплод (F^2) удовлетворял по своим показателям и было приступлено к закреплению достигнутой комбинации.

4. С этой целью был применен инбридинг. Однако, мы уже видели, что инбридинг имеет своим конечным результатом неблагоприятные последствия и, следовательно, требует большой осторожности.

Его положительная сторона, как указывалось, в ломке старого, в том, что он ведет к перестройке неудовлетворяющего новым требованиям типа (Кисловский, 1935, 1937) — в данном случае английской белой в условиях степной Украины, а отрицательная в том, что при долгом применении он вызывает снижение жизнеспособности, вырождение, одностороннее генетическое развитие.

5. Следовательно, если инбридинг ограничен во времени, то его вредные последствия не проявляются. Вторым фактором, нивеллирующим вредные последствия инбридинга, является жесткая браковка форм и умелый их подбор.

6. Иванов, применяя инбридинг, пошел описанным путем. Среди особей второго поколения ($F_в^2$, см. п. 3), представленного 3/4-кровными животными (так как это были метисы F_a^1, вновь скрещенные с английским хряком), был выбран хряк Асканий № 1 (№ 46), который и покрыл своих сестер этого же $F_в^2$. В следующем поколении (F^3) тот же хряк покрыл своих дочерей, а в четвертом — внучек.

7. Представление об этой работе дает табл. 20.

Уже в третьем поколении расщепления не было, причем в ходе работы применялась жесткая браковка (например, от F^1 было сохранено 16% от $F_в^2$ — 18,8% и т. д.). В виду достигнутой стабилизации (нерасщепляемости), полученные формы данной линии, ведущей свое происхождение от хряка Аскания № 1 (рис. 13,2), инбридинг был прекращен, новая форма оказалась закрепленной и образовала новую породу — украинскую степную белую.

8. Что же было достигнуто? Метисная порода получила недоставшую ей приспособленность к экологическим условиям степной Украины, в связи с чем она приобрела и полноценные хозяйственные показатели по качеству сала, по общей продуктивности, по плодовитости и т. п.

Как видим, применение эколого-селекционного метода привело к выдающимся результатам и притом не только в силу действия генетических факторов (удачной схемы скрещиваний), но и в силу того, что была создана жизненная форма, приспособленная к местным абиотическим факторам.

Изложенные данные показывают сущность эколого-селекционного метода. Он, очевидно, состоит в гармоническом сочетании хозяйственных задач с экологическими факторами.

§ 10. Взаимопроникновение искусственного и естественного отбора. Работы И. В. Мичурина и М. Ф. Иванова со всей очевидностью ставят перед наукой проблему развития эколого-селекционного метода. Верно,

конечно, что культурный сорт и порода созданы трудом человека, и что их признаки развиваются по линии социальных требований. Верно также, что породы животных и сорта растений в значительной мере защищены от действия естественного отбора. Однако, они ни в коем случае не освобождены от него полностью. Мало того, как для растениеводства, так и животноводства это было бы большим несчастьем. Каждая порода, каждый сорт только тогда могут полностью выявить свои хозяйственные качества, когда они приспособлены к местным условиям. Было бы неправильно полагать, что эту экологическую

ТАБЛИЦА 20

Схема метода спаривания, примененного для выведения украинской степной белой породы

Порядковый № генерации	Генетическое обозначение генерации	матери	отцы
исходные породы	P	♀♀♀ ♀♀♀ простые	× ♂ родоначальник-англ. чистокровн. крупн. белый
I	F_1	♀♀♀♀ полусестры по отцу	× ♂ Барнон №191-англ. чист. крупн. белый
II	$F_{2б}$ (на обратн. скрещ.)	♀♀♀♀ полусестры по отцу	× ♂ Асканий 1 №46 $F_{2б}$ полубрат и брат маткам
III	$(F_2)_1$	♀♀♀♀ дочери в тоже время племянницы и полуплемянн. хряка №46	× ♂ Асканий 1 №46 $F_{2б}$ отец и дядя маткам хряк №1 (F_2), брат маткам сын Аск 1
IV	$(F_3)_1$	♀♀♀♀ дочи одновр. внучки хряка Аск. №1 46 и дочки и одновр. племхр. №1	× ♂ Асканий 1 №46 (отец и одновр. дед маткам)
V	$(F_4)_1$	♀♀♀♀ ..... ♂♂♂♂ дочки и сыновья и одновр. правн. и правнуки хр. №46	

приспособленность создает только сам человек. Тонкие физиологические адаптации могут и ускользнуть от его внимания. Культурное растение, в конце концов, живет в поле и подвергается тем же физико-химическим и климатическим воздействиям, что и дикие формы. Поэтому оно неизбежно подвергается действию естественного отбора. И несомненно, что значение его только положительное, так как именно через естественный отбор достигается тонкая адаптивная шлифовка культурной формы, которая, будучи культурной, в то же время становится жизненной формой, полноценным экотипом. Именно на основе тонкой адаптивной шлифовки и приспособленности к экологическим условиям создаются и условия для полноценного развития хозяйственных признаков.

Таким образом, воздействие естественного отбора включается в селекционные мероприятия, как хозяйственно важный процесс. В практике сельского хозяйства теория искусственного и естественного отбора выявляется, как целостная концепция, поставленная на службу интересов человека.

В этом — ценность и сила дарвинизма.

ГЛАВА XIV

КРИТИКА АНТИДАРВИНИЗМА

§ 1. Введение. Мы пришли к концу нашего курса. Рассмотрение системы дарвинизма воочию убеждает в том, что вся проблематика науки об органической эволюции свободно укладывается в его систему, и что эта последняя и есть содержание изложенной нами науки. Поэтому наша вводная глава с еще большим основанием могла бы служить заключением к курсу. Однако развитое на протяжении последнего представление о дарвинизме далеко еще не общепринято. Многие исследователи рассматривают дарвинизм не как науку, а только как одну из возможных, но необязательных теорий эволюции. Этот взгляд разделяли и разделяют даже многие дарвинисты, хотя их представления едва ли могут быть названы последовательными. Им может быть противопоставлено протестующее против соглашательства указание К. А. Тимирязева, избранное нами в качестве эпиграфа к этому курсу. Позиция, выраженная в словах Тимирязева, есть единственное, действительное оружие борьбы с различными антидарвинистскими течениями мысли, к краткому рассмотрению и критике которых мы и перейдем. Возникает, естественно, вопрос: каковы причины, по которым мы считаем необходимым ознакомиться с антидарвинизмом? На это мы ответим следующее. Марксизм-ленинизм рассматривает любую из наук в ее развитии, следовательно, в ее изменении, отбрасывая то, что неверно, и воспринимая то, что верно для определенных общественных и производственных отношений и конкретного состояния наших знаний. Под антидарвинизмом понимается конгломерат теорий, которые ставят своей целью опровергнуть учение об естественном отборе, как творческом факторе органической эволюции, а вместе с этой теорией и материализм в биологии. Знакомство с основными положениями антидарвинизма является косвенным доказательством правильности теории Дарвина, формой ее критической проверки.

§ 2. Главные разветвления антидарвинизма. Обычно различают два основных направления антидарвинизма — автогенетические теории или автогенез и неоламаркизм. В новейшее время к ним присоединились различные другие теории, которые, независимо от их наименований, укладываются все же в указанные концепции, а последние, в свою очередь, не могут быть четко отделены одна от другой, о чем — ниже.

а) Автогенез. Под автогенезом понимаются теории, которые принимают, что органическая эволюция протекает под влиянием присущих самому организму, имманентных или внутренних сил, придающих ей заранее определенный, направленный характер. В этом смысле автогенетики, в различных выражениях, но равнозначно по существу, принимают, что органическая эволюция целенаправлена, что она есть устремленное к цели прямое развитие или телеологический ортогенез.

Факторы телеологического ортогенеза. В различных автогенетических теориях значение движущей силы эволюции приписывается различным факторам. Первые автогенетики последарвиновского периода довольно неопределенно

писали об особой внутренней тенденции организмов к совершенствованию, повторяя мысли Ламарка о градации (Келликер 1864, Оуэн 1868, Майварт 1870, Негели и др.). По Карлу Бэру (1876), в природе действует принцип целестремительности (Zielstrebigkeit), выраженный в том, что каждый организм неизбежно приходит к некоему конечному результату развития. Это и есть цель (Ziel) организма. Бэр принимал, что природа разумна, что она направленно идет в сторону высшей организации и что вся история ее есть «история нарастающей победы духа над материей», тогда как законы природы «являются постоянным волеизъявлением творческого принципа». Поэтому, как писал Бэр, «постепенные преобразования организмов в высшие формы и, в конце концов, — в человека были развитием или движением к цели».

В воззрениях Бэра автогенез выражен в его типичных формах, почему он и рассматривается, как один из основоположников этого направления. Последарвиновский период (уже в начале 60-х годов) ознаменовался в области эволюционной проблематики усиленным изучением изменчивости (под влиянием работ Дарвина). Для автогенетиков характерно, что, отрицая естественный отбор, как творческий видообразующий фактор, они рассматривают в качестве последнего самую изменчивость, сводя к ней движущие силы эволюции. Автогенетики указывают, что изменчивость возникает по внутренним, коренящимся в природе самого организма причинам, что она протекает в определенном направлении, а отсюда и направленность эволюционного процесса.

Каковы же эти внутренние причины изменчивости? Многие автогенетики рисуют их, как особые нематериальные силы. Эта точка зрения получила значительное распространение уже к началу XX века, и в данном вопросе воззрения автогенетиков, по существу, вплотную сомкнулись с концепцией витализма, наиболее типичный представитель которого — Ганс Дриш — возродил аристотелевскую энтелехию, придавая последней роль ведущего фактора исторической трансформации живых существ. Учение о нематериальных факторах эволюции, под различными наименованиями, проводилось и проводится многочисленными западноевропейскими и американскими авторами. Таковы учения об особой жизненной силе или «жизненном порыве» (Бергсон, Г. Т. Патрик), о «законе всеобщей целесообразности» (Шифнер, 1926), «сверхмеханике жизни» (Клейншрод, 1928), «основной жизненной субстанции» (Вольтерек, 1934) и т. п. Крупный американский палеонтолог Осборн (1934) предложил теорию аристогенеза, согласно которой последний есть особый нематериальный творческий принцип (creative principle) видообразования, осуществляемый заложенными в генной плазме генами — улучшателями, или аристогенами, обусловливающими изменяемость организмов в определенном направлении. По Осборну, энергия аристогенов, понимаемая как аристотелевская энтелехия, придает эволюции целесообразный характер, причем под их творческим влиянием организация, сама собой, становится приспособленной, и организму остается только найти ту среду, которая наилучшим образом соответствует его морфо-физиологической структуре. Несомненный автогенетический характер носят также идеи Ллойда Моргана (1923), выдвинувшего теорию эмергентной эволюции, согласно которой историческое развитие движется особым эмергентным фактором нематериальной природы. Согласно теории холизма (Смэтс, 1927), организмам свойственна «динамическая энергия», которая предшествует развитию, как нечто заранее данное, причем эта энергия определяет собой, в качестве автономного фактора, процесс преобразования организмов. Под многочисленными звучными наименованиями, вроде перечисленных выше, развивается мысль о предопределенности путей эволюционного развития под влиянием нематериальных сил. Фашиствующий немецкий палеонтолог Бойерлен (1937) проводит мысль об особой «идее», направляющей и определяющей судьбу филогенетического развития. Бойерлен, становясь на почву средневекового мистицизма, возрождает тезис Бэра о победе духа над материей и развивает мысль, что «измена» «идее» путем «низменного» приспособления карается вымиранием соответствующих филогенетических ветвей(!).

Другие автогенетики используют в своих построениях материалистическую фразеологию. Так, по Л. С. Бергу (1922) направленность эволюции обеспечивается и «предопределена химическим строением белков данного вида». Однако, и в этом случае сама изменчивость приравнивается, как движущий фактор, к направляющему фактору исторического развития.

Автогенетические представления о закономерностях органической эволюции вытекают из описанных выше воззрений на движущие силы ее. Отказ от теории естественного отбора связан с описанными выше представлениями, которые сопряжены с рядом других, также направленных против основных положений дарвинизма.

Тезис о предустановленной направленности эволюции несовместим с дарвинистской трактовкой адаптаций. По Дарвину, приспособления и определяемые ими, под контролем отбора, филогенетические преобразования становятся и развиваются под его творческим влиянием, как результат борьбы за существование организма в определенной среде. Следовательно, развитие приспособлений (адаптиогенез) есть не только форма, но и основное содержание эволюционного процесса, который осуществляется именно через адаптиогенез. Согласно же автогенетическим представле-

ниям, адаптация не вырабатывается отбором, но есть некоторое изначальное, заранее данное свойство организма всегда изменяться так, как нужно («непосредственная целесообразность»).

Таким образом, процесс приспособления становится не следствием эволюционного процесса, а свойством, не зависимым от него. Поэтому автогенетики утверждают, что филогенез протекает автогенетически, независимо от среды, а адаптиогенез независимо от филогенеза (Парр, 1926). Организм, якобы, обладает изначальным свойством всегда реагировать целесообразно и проникает в соответствующую среду, уже заранее обладая нужными приспособлениями.

Отсюда представления о предварительных приспособлениях или преадаптациях, развитые Кено (1925) и другими авторами. Если это так, то естественный отбор не ответственен ни за филогенез, ни за адаптиогенез. Отбору, поскольку приспособление и эволюция протекают без него, «нечего делать», ему не из чего «выбирать», и без него получается то, что нужно (Берг 1922). Отбор только истребляет хуже приспособившиеся организмы, или сохраняет норму.

Описанные выше воззрения на адаптацию и эволюционный процесс логически связываются с антидарвинистскими представлениями о путях филогенеза. Если последний направлен и предопределен, то он не может быть представлен, как дивергентный процесс. Автогенетики принимают, что в основе филогенеза лежит прямое предустановленное развитие — ортогенез. Если это так, то возникает вопрос о причинах многообразия живых форм. По Дарвину, последнее возникает в результате разнонаправленности изменений и дивергенции от одного или немногих корней. Дарвин связывает в единое целое закон монофилии и закон последующей дивергенции. Автогенез объясняет многообразие иначе, — допуская, что оно определяется не дивергенцией, а происхождением различных групп от многих корней, т. е. противопоставляет закону монофилии принцип полифилии (происхождение от многих корней). Таким образом, если Дарвин представляет себе эволюцию в форме целостного филогенетического древа (коралла) со многими боковыми ветвями, то автогенетики рисуют ее в образе «ржаного поля» со многими независимыми стволами. Но чем же объясняются тогда элементы сходства между соседними ветвями? По Дарвину, — общностью происхождения (от одного корня). Согласно же автогенетикам — конвергенцией. Таким образом, сходство между родственными группами, согласно автогенетикам, не есть следствие общности происхождения. Но и учение о конвергенции приобретает не дарвиновский характер. По Дарвину, оно есть результат возникновения сходства под влиянием отбора в одинаковой жизненной обстановке. По смыслу же автогенетических теорий конвергентное сходство имелось уже заранее, до проникновения в данную среду. Организмы не стали сходными в силу сходных условий жизни, а заселили одну и ту же стацию потому, что обладали сходной морфофизиологической структурой.

Отрицая творческую работу отбора, автогенетики не признают и его творческого эффекта, его шлифующей роли, его исторически совершенствующего действия. Напротив, ими принимается, что гармоничная форма возникает автогенетически, в силу внутренней «непосредственной» целесообразности, внезапно, скачком и что отбор, в лучшем случае сохраняет норму, стабилизирует, а не изменяет, имея дело с готовыми, независимо от него сложившимися и ортогенетически эволюирующими видами. Весь процесс эволюции представляется автогенетикам, как некая фаталистическая обреченность (характерно, что Л. С. Берг любит говорить о «фатальных» законах). Поэтому и вымирание рассматривается автогенетиками, как предрешенная фатальная судьба, столь же, якобы, неизбежная, как индивидуальная смерть.

б) Неоламаркизм. Под последним понимается конгломерат эклектических концепций, представляющих из себя комбинацию автогенетических и механистических положений, воспроизводящих элементы теории Ламарка. Обычно различают психоламаркизм и механоламаркизм.

Одним из самых ярких представителей психоламаркизма считается американский палеонтолог Коп (1887,1896 и др. работы). Коп полагал, что у организмов возникают два типа эволюционных преобразований — кинетогенезы и физиогенезы. Факторами кинетогенезов являются упражнения органов. Например рога образовались, по Копу, вследствие постоянного сопротивления и давления, испытываемого костной массой при борьбе и столкновениях с другими животными. Так создался стимул к развитию рогов в форме отложения костной массы в точках сопротивления. В этих построениях мы узнаем Ламарка. Сходство с учением последнего тем полнее, что по Копу, приобретенные путем кинетогенеза признаки со временем закрепляются наследственно, и что организм через упражнение приобретает нужную организацию, т. е. реагирует целесообразно. Способность к целесообразным реакциям Коп выставляет, как основное свойство живого. Руководящим фактором этой изначальной целесообразной реакции Коп считал сознание, т. е. психический фактор и принимал, что результаты кинетогенеза вполне равнозначно (адекватно) фиксируются в половых клетках.

Физиогенезами Коп называл изменения приспособительного физиологического порядка. Ставя вопрос о механизме закрепления кинето- и физиогенезов, он видел его в особой форме энергии — батмизме, который проникает в половые

клетки. Способность же наследственно фиксировать батмитические влияния Коп объяснял особым фактором — памятью, к которой и сводил наследственность. Таким образом, половые клетки, по Копу, обладают способностью к памяти, а отсюда и свойство наследственности. Как видим, для Копа, как и для автогенетиков, характерна спекуляция с нематериальными понятиями, и потому далеко не случайно, что психоламаркизм в дальнейшем принял форму учения о душе, управляющей эволюцией. Так, например, Франсэ (1905, 1907) принимает существование целой системы душ — «клеточной», «телесной» и «мозговой», причем последняя, якобы, ответственна за эволюционный процесс.

Механоламаркизм внешне отличен от психоламаркизма. Некоторые механоламаркисты официально открещиваются от каких-либо нематериальных факторов эволюции и рассматривают себя, как материалистов. В качестве отправного момента своей теории они выдвигают принцип эктогенеза — развития под влиянием внешних факторов. Но на этом и заканчивается их материализм, так как эктогенез толкуется в достаточном соответствии с наименованием всей теории, — чисто механистически. Механоламаркисты принимают, что вся эволюция может быть сведена к влиянию внешних химико-физических факторов и упражнения, причем, подобно автогенетикам они, стремятся к сведению эволюционного процесса к изменчивости. Различия между этими кажущимися антиподами лишь в том, что автогенетики видят причины изменчивости в автономных силах (тенденциях) организма, а механо-ламаркисты во внешних силах — в химико-физических агентах внешней среды. Если они и учитывают систему самого организма, то только в плане ламарковского учения об упражнении и неупражнении.

Схема теории механоламаркизма столь же наивна, как и соответствующая сторона учения Ламарка, и может быть представлена следующими примитивными положениями: 1) организмы изменяются только под влиянием физико-химических факторов среды и упражнения; 2) если эти влияния протекают на протяжении достаточно долгого времени, то возникшие под их воздействием изменения становятся наследственными; 3) суммирование таких наследственных изменений изменяет организацию во времени, т. е. обусловливает эволюционный процесс.

Эта простая схема кажется убедительной и естественной, но ее методологическая порочность становится тотчас ясной, если мы вспомним, что эволюция носит приспособительный характер. Возникает вопрос, каким же образом под прямым влиянием физико-химических факторов среды, упражнения и неупражнения изменения становятся приспособлениями? Механоламаркисты отвечают на этот вопрос следующим образом: изменения протекают адекватно воздействиям среды, т. е. организм, якобы, изменяется приспособительно (целесообразно), почему механоламаркизм и может быть назван теорией прямого приспособления (Веттштейн, 1902; см. Детто, 1904). Однако, это означает, что приспособление возникает вследствие способности организмов изменяться приспособительно — так, как надо. Ясно, что механоламаркизм рассматривает органическую целесообразность, как изначальное свойство организмов, т. е. в том же аспекте, что и автогенетики, почему оба лагеря и могут быть названы, как сказано выше, кажущимися антиподами. Это тем более верно, что механоламаркизму не чужда идея ортогенеза. К соответствующей разновидности механоламаркизма принадлежит, например, учение Эймера (1898). По Эймеру, эволюция есть физиологический процесс, возникающий под влиянием внешних факторов. Любая форма изменяется под их воздействием в определенном направлении, в соответствии со специфическим материальным составом тела, его вещества, которое делает невозможным изменение в любую сторону. Отсюда и возникает ортогенез. В теории Эймера проблема приспособлений, в ее дарвинистском понимании, отбрасывается, как, якобы, не существующая и принимается ламаркистско-автогенетическое представление о прямом приспособлении. Духовное родство автогенеза и механоламаркизма ярко проявляется в воззрениях одного из новейших представителей последнего — Вейденрейха (1921). В качестве фактора эволюции он выдвигает упражнение органов, под влиянием которого и возникают, всегда адекватные среде, изменения, закрепляющиеся по наследству. Однако, для всех тех многочисленных случаев, когда такое объяснение эволюции не приложимо, Вейденрейх принимает автогенетический фактор, т. е. развитие под влиянием внутренних, имманентных сил. Новейшие механоламаркистские теории повторяют эту же схему и ничего не прибавили к ней, кроме пышных названий (вроде «аллелогенеза» Лаббэ 1925, «пластовариаций» Гармса 1934 и т. п.), почему мы не будем на них и останавливаться.

§ 3. Неодарвинизм (вейсманизм). Совершенно своеобразное положение занимает учение А. Вейсмана, изложенное в главе IX. Вейсман горячо отстаивал теорию Дарвина и боролся против грубого, механистического ламаркизма, много сделал для успеха дарвинистского понимания органической эволюции и развивал идею «всемогущества естественного отбора». Однако именно в этой идее, в ее связях с учением Вейсмана о детерминантах (глава IX) таилась методологическая ошибка, приведшая этого крупного теоретика к автогенетическим представлениям. Мы имеем все основания говорить о всемогуществе естественного отбора в преобразовании целостных организмов и исторических этапов эволюции — видов. Вейсман понимал, однако, организм, как мозаику частей и генотипы, как мозаику

самостоятельных детерминантов. Идее «всемогущества отбора» он придал механистический характер, связав ее со своей теорией о мозаике частей тела и детерминантов. По Вейсману, между последними идет борьба за существование, следствием которой и является зачатковый или герминативный отбор (глава IX).

Таким образом, Вейсман перенес закон естественного отбора на процессы, происходящие в наследственном основании. Подобная экстраполяция закона отбора *незаконна*, так как в природе происходит отбор *целостных организмов*, в их связях с внешней средой, а не отбор отдельных признаков или тем более — «детерминантов». Становясь же на последнюю точку зрения, Вейсман естественно пришел к выводу, что зачатковый отбор, сам по себе, определяет процессы наследственной изменчивости и направления изменений вида. Так как герминативный отбор происходит на протяжении непрерывного зародышевого пути (гл. IX) и сохраненные отбором комплексы детерминантов будут передаваться последующим поколениям, то и изменения наследственного основания будут протекать в определенном направлении. Следовательно, зачатковый отбор становится источником «определенно-направленной изменчивости» (Вейсман, 1896), которая сама по себе обеспечивает направленность эволюции. Это положение превращает естественный отбор в имманентно действующий «внутренний» фактор, определяющий направление эволюции вида вне зависимости от отношений его со средой. *Отбору целостных организмов* — «нечего делать». Он имеет дело с готовыми формами, развитыми под влиянием автогенетического фактора — зачаткового отбора. Творческая роль отбора исчезает, он сводится к простому «ситу», лишь уничтожающему неприспособленные формы. Таким образом, вся теория Дарвина оказывается искаженной, а учение о зачатковом отборе получает явственную автогенетическую окраску.

§ 4. Мутационизм и формально-генетические представления. Другим антидарвинистским течением является *мутационизм*. Как мы видели, де Фриз, введший термин «мутация» в практику науки, весьма сдержанно относился к теории отбора, осторожно именуя ее «прежней», т. е. устаревшей. Он противопоставил ей свою теорию мутаций. По де Фризу «премутационный период» (глава IX) является автогенетическим процессом, который как бы подготовляет взрыв системы вида и рождение нового вида в форме мутации. Таким образом, виды сразу появляются готовыми, вполне сложившимися. Роль же отбора заключается лишь в том, что одни виды он сохраняет, а другие уничтожает.

Таким образом, мутационная теория была совершенно определенно направлена против дарвинизма. В таком виде, т. е. в дефризовском понимании ее, она вошла в генетику, и сама генетика, в начале ее развития, приобрела отчасти по этому антидарвинистский характер. Мутационизм был широко использован в целях идеологической борьбы с дарвинизмом, что было в свое время отмечено Тимирязевым.

Так, известный нам генетик Пеннет (глава IX) прямо писал, что «нам теперь ясно, что функция естественного отбора — выбор, а не создание». «Нет причин, говорит он, не допускать, что даже наиболее замечательные случаи мимикрии.... могли возникнуть путем мутации». Таким образом и здесь эволюция *приравнивается к изменчивости*, т. е. делается ошибка, свойственная, как мы видели, всем антидарвинистам. Элементы мутационизма в том же стиле имеются также в работах некоторых современных генетиков, склонных рассматривать естественный отбор только «как сито» или как «могильщика».

В чем же заключается ошибка мутационистов? Чтобы разобраться в ней, рассмотрим соответствующий пример.

Известно, что у дрозофилы наблюдаются бескрылые мутанты. С другой стороны, на обдуваемых ветрами океанических островах многие мухи также бескрылы. Можно, следовательно, сказать, что бескрылые островные виды — продукт мутации и что эти виды образовались без всякого отбора. Отбор только сохранил уже готовые виды. Но именно в этом простом случае хорошо выявлена ошибочность подобной точки зрения. Как уже указывалось в главе X, кергеленские бескрылые мухи вовсе не отличаются от крылатых мух только бескрылостью. Было указано (глава X), что они обладают целым набором «островных» признаков и соответствующих «островных» инстинктов. Таким образом, дело идет не об одной мутации, а о сложных островных *жизненных формах*, которые сформировались исторически, причем в ходе их истории происходило комбинирование в системах миксобиотипов самых различных мутаций. Только выживание наиболее гармоничных, наиболее полно соответствующих островным условиям миксобиотипов привело к становлению островных видов насекомых. Из сказанного выше ошибка мутационистов становится совершенно очевидной.

Однако, нужно подчеркнуть еще одну очень крупную ошибку мутационизма. Виды, по де Фризу, возникают сразу, скачком. После периода покоя наступает *пароксизм* изменчивости и внезапно возникает новый вид. Это представление получило широкое распространение во многих эволюционных концепциях, в том числе, как мы видели, у автогенетиков. Представление об эволюции видов, идущей пароксизмами (не смешивать с действительным, диалектическим скачком), является, по своему существу, антиисторическим и совершенно не отвечает фактам.

Тем не менее мутационная теория, в ее дефризовском аспекте, получила широкое распространение в генетике второго и третьего десятилетий нашего века, и

многие генетики видели в ней концепцию, которая пришла на смену дарвинизму. В качестве основного фактора эволюции многие генетики готовы видеть число хромосом и их генный состав. Изменение кариотипа и генного состава толкуется мутационистами, как основной фактор видообразования. Некоторые исследователи, защищая идею абсолютной константности генов, свели эволюционный процесс к их перекомбинации, а эволюцию опять-таки к изменчивости. Этот путь привел их к воззрениям, весьма мало похожим на эволюционные.

Так, Бэтсон в ряде работ развил идею, что эволюция осуществляется через развертывание, новое распределение и частичную утрату первичного комплекса генов, почему древнейшие организмы, по Бэтсону, были генетически сложнее, чем современные. Если эволюция сводима к перекомбинациям и развертыванию вечного «генного фонда», то отсюда нетрудно притти к отрицанию эволюции. Становясь на почву идеи константных генов, Бэтсон действительно выразил сомнение в реальности эволюционного процесса (1922). Метафизическое толкование генов, как постоянных единиц наследственности, привело к развитию другой своеобразной «эволюционной теории», известной под названием лотсианства.

Лотси (1913, 1914, 1916 и т. д.) полагал, что гены не изменяются. Далее он указывал, что мы знаем в природе два типа организмов: гомозиготные и гетерозиготные. Первые он рассматривает, как настоящие виды, которые могут бесконечно размножаться. Так как гены неизменяемы, то такие гомозиготные виды существуют как постоянные, сколь угодно долго. Таким образом, виды практически постоянны. Придя к этой идее, Лотси естественно поставил перед собой вопрос, происходит ли вообще эволюция. Лотси полагал, что она может происходить. Этот как бы необязательный и случайный процесс, возникает таким образом. Вид (гомозигот) может существовать «до бесконечности», пока он не скрестится с какой-либо другой гомозиготной или гетерозиготной формой. В процессе этого скрещивания могут встретиться какие-либо новые комбинации гомологичных генов, и тогда возникнет новая гомозиготная комбинация, т. е. новый вид, который тоже будет постоянным. Процесс этот может сопровождаться частичным выпадением генов. Таким образом, через скрещивание и потерю части генов, от времени до времени образуются новые виды.

Так образовались различные «вторичные», «третичные», «четвертичные» и т. д. виды. Так как все они возникли через скрещивания и потерю генов, то общая картина эволюции столь запутана, что восстановить историю (филогению) видов — задача невозможная. Лотси указывал, что его «теория» основана на опытных данных. Лотсианство только и могло возникнуть на почве теории гена, и хотя оно никоим образом не является обязательным выводом из нее, тем не менее, как и бетсонианство, концепция Лотси есть один из возможных логических выводов из корпускулярной теории наследственности.

Спекуляции с учением о постоянстве генов завели их защитников так далеко, что некоторые из них открыто стали на путь антиэволюционизма. В качестве примера рассмотрим воззрения Гериберт-Нильсона (1936). Открещиваясь от теории Дарвина, он указывает, что изменения генов никогда не бывают новыми, — все они стары, как сам вид. Используя данные фитопалеонтологии, Гериберт-Нильсон пытается показать, что современные группы растений одновременно появились уже в палеозое. Он не смущается тем, что такое ложное впечатление создается только при умалчивании факта неполноты палеонтологического материала ранних периодов, в особенности ботанического, что ему хорошо известно. Установив этот ложный тезис, Гериберт Нильсон пишет, что по отношению к группам, «которые возникли одновременно, бессмысленно говорить об эволюции» и высказывает мнение, что нет никаких доказательств, будто высшие группы растений произошли от низших. Происходит только смена (Sukzession) форм, а не эволюция. Таким образом Гериберт Нильсон отбрасывает науку назад, к временам Кювье. Линнеевское воззрение о константности видов представляется, по мнению Г. Нильсона, «не догмой, а фактом». «Через Менделя, пишет Г. Нильсон, мы получили совершенно новое (?) представление о видообразовании», которое сводится к расщеплению и соединению постоянных генов. С этими постоянными генами биолог может, по Нильсону, работать также точно, как физик и химик с атомами. Линней, Кювье и Мендель обозначают тот путь идей, который, по Нильсону, следует принять, чтобы освободиться от эволюционной «романтики». Воззрения Г. Нильсона, разумеется, не новы и соответствуют возникшим на почве раннего менделизма представлениям Бэтсона и Лотси, смыкаясь с высказываемыми и ныне креационистскими идеями, которые развивают некоторые современные авторы.

На примере работ Бэтсона, Лотси, Гериберт-Нильсона и их сторонников с предельной четкостью появляются недостатки современной корпускулярной теории наследственности, оставляющей, как видим, лазейки к развитию метафизических антиисторических концепций, о чем уже было сказано в главе IX этого курса.

§ 5. Критика антидарвинистских теорий эволюции. Как мы видели, антидарвинизм направлен против теории естественного отбора, как творческого фактора видообразования. Этим определяется методоло-

гическая сущность антидарвинизма, и отсюда же необходимо исходить в критике антидарвинистских концепций.

а) Генезис антидарвинизма. Все антидарвинистские теории объективно являются оружием реакции и используются, а в очень многих случаях создаются в ее интересах и ставятся на службу ей. Это можно показать многочисленными фактами. Например, в Германии, в особенности во время первой мировой войны, в послевоенный период, а также на протяжении всего периода фашизма, количество антидарвинистской литературы резко возросло и многочисленные авторы откровенно стали на путь использования биологической проблематики в целях реакции и «обоснования» дикой фашистской социальной демагогии и мракобесия.

Антидарвинизм, несомненно, возник, как общественное явление, как одно из выражений борьбы реакции с прогрессом, идеализма и механицизма — с диалектическим материализмом.

б) Общая оценка антидарвинистских теорий эволюции в свете фактических данных. Все антидарвинистские теории построены по некоторой общей схеме: 1) на попытках опровержения и дискредитации теории Дарвина и 2) стремлении заменить ее антиматериалистическими представлениями об органической эволюции. Как уже указывалось, основной критике подвергается теория естественного отбора. Эта критика состоит в следующем.

1. Прежде всего, атаке подвергается представление Дарвина, что материалом для эволюции служат объективно случайные, ненаправленные, неопределенные наследственные изменения. Строится, примерно, следующая схема рассуждений. Эволюционный процесс закономерен, а если это так, то он не может строиться на случайных изменениях. Изменения, говорят антидарвинисты, не случайны, а определенно направлены, а следовательно и эволюция есть, пользуясь термином Берга, номогенез, т. е. эволюция на основе закономерности, а не тихогенез, или эволюция на основе случайностей. Другими словами, принимаемая антидарвинистами направленность эволюции есть прямое следствие направленности изменений.

Этому рассуждению может быть противопоставлен соответствующий материал главы VI нашего курса, где указано, что необходимость осуществляется через случайности и что случайность исторически развивается в необходимость (приспособление). Верно, конечно, что всякое наследственное изменение само по себе закономерно, ибо оно имеет определенные причины и является их конкретным следствием. Однако, любое изменение объективно случайно с точки зрения его экологического значения в данной среде, так как оно может быть полезным, вредным или индиферентным, и только через естественный отбор биотипов и миксобиотипов, оказавшихся наиболее приспособленными к данным условиям, изменение становится приспособлением, а следовательно, случайное становится необходимостью. Антидарвинисты не понимают того факта, что случайность есть форма проявления необходимости, а между тем огромное число данных (часть которых приводилась в этом курсе) показывает, что, например, мутации действительно объективно случайны в указанном выше смысле, и что нередко они, сами по себе, вредны, так как нарушают установившиеся полезные корреляционные зависимости, а следовательно и онтогенетическое формообразование. Очевидно, что должен существовать фактор, преобразующий нередко вредные мутации в качества адаптивного значения. Этот фактор и есть отбор. Антидарвинистская путаница в этом вопросе связана с тем, что антидарвинисты, как ранее указывалось, занимаются сведением эволюции к изменчивости и не видят коренных различий между изменением, как

физиологическим процессом, и приспособлением, как явлением исторического порядка.

2. Нападениям подвергается также положение Дарвина о том, что наследственные изменения имеют различное направление. Согласно антидарвинистам, они идут в определенном направлении, вследствие чего и эволюция есть ортогенез. Факты говорят совершенно противоположное. В пределах любого вида изменения затрагивают разные органы, изменения их имеют разные степени, они проявляются в различных комбинациях и приобретают разное жизненное значение. Поэтому для естественного отбора возникает широкое поле к элиминирующей, а тем самым и к творческой деятельности.

Антидарвинисты этого-то и не понимают, путая и в данном вопросе две различные категории явлений — изменчивость и эволюцию. Так, Берг доказывает, что изменения ограничены и идут только в определенных направлениях, на примере эволюции лошадиных предков. Достаточно, якобы, обратиться к ним, и мы тотчас убедимся, «что о бесконечном числе вариаций, из которых можно было бы выбирать, как пишет Берг, не приходится говорить». В этом положении все не верно. Во-первых, как мы уже знаем, естественный отбор основан не на выборе, а на элиминации. Во-вторых, не верно, что многообразие предков лошади не велико. В главе VII указывалось число видов в отдельных родах лошадиного древа. Оно очень велико, исчисляясь сотнями. В третьих, и в этом главное, вообще нельзя доказывать ограниченность изменений — ограниченностью числа видов. Здесь опять сказывается всегдашняя коренная ошибка антидарвинистов — сведение эволюции к изменчивости. В нашем курсе было с достаточной полнотой выяснено различие между этими категориями явлений.

3. Антидарвинистской атаке подвергается также самый механизм творческой деятельности отбора. Во-первых, неверно формулируется его роль, как выбирающего фактора (Берг и другие авторы). Об этой стороне вопроса было указано в своем месте. Во-вторых, антидарвинисты указывают, что мелкие индивидуальные наследственные изменения, которым Дарвин справедливо придавал столь большую роль и на которых строится тонкая шлифующая роль отбора, якобы, не могут давать каких-либо преимуществ и иметь полезного значения. Возражение это совершенно не состоятельно. Прежде всего, отметим, что оно построено на чисто субъективистской, антропоморфической оценке роли изменений. Последние могут иметь весьма мелкое фенотипическое выражение и кажутся нам «мелкими», но часто мы ничего не знаем о том, какое влияние они оказали на систему самого развивающегося организма. Далее — и в этом главное — мелкие наследственные изменения, несомненно, имеют селекционное значение, на что указывают многочисленные факты. Часть из них была приведена в главе X. Напомним, что даже приближенное сходство крыльев бабочки с листом дает криптический эффект; что в рядах форм наблюдается постепенное нарастание криптических эффектов (сравни главу X, бабочки из рода Zaretes); что уже зачатки специальных фоторецепторов у аннелид — полезны; что в рядах аннелид мы наблюдаем последовательные стадии усложнений, превращающих фоторецепторы в глаз, и что каждая из этих стадий — полезна. На примере крыльев бабочек Zaretes мы видели, что смещение срединной жилки заднего крыла (гл. X) на ничтожное расстояние (мелкое изменение) до совпадения со срединной жилкой переднего крыла сразу повышает криптический эффект; что ничтожные мелкие изменения в строении мандибул личинок жуков из сем. Silphidae

связаны с иным образом жизни; что ничтожные изменения в ширине крыльев у семян бескрылого погремка определяют коэфициент лётности семян, а следовательно, и их судьбу; что мелкие, улавливаемые только вариационной статистикой различия определяют глубоко различные адаптации у рачков (гл. X) и т. д. Ряд данных, приведенных в нашем курсе, показывает, что именно мелкие наследственные изменения, не вызывающие серьезных нарушений в онтогенезе, — основа эволюции путем естественного отбора. Творческая роль последнего четко доказана и есть предмет точной науки, доступный экспериментальному обоснованию и полевому наблюдению, чего нельзя сказать об «эмергентных факторах», «аристогенезе», «аллелогенезе», «ологенезе», «номогенезе», «энтелехии», «душах», «идеях» и прочих атрибутах антидарвинизма.

Антидарвинисты особенно яростно нападают на дарвинистское толкование криптических сходств и мимикрии. Так, Гейкертингер и другие авторы в ряде работ пытались опровергнуть селекционное значение этих явлений. Однако, попытки эти оказались несостоятельными. Прием, употреблявшийся антидарвинистами, таков. При помощи соответствующих экспериментов они показывали, например, что птицы поедают и «приспособленных» и «неприспособленных» насекомых (например, криптически и некриптически окрашенных, несъедобных и съедобных и т. п.). Если это так, то, следовательно, естественного отбора нет. Рассуждение это основано на неверном, идеалистическом понимании приспособления, как абсолютного свойства организмов. Если, мол, птицы поедают криптически окрашенных насекомых, то следовательно, вся теория отбора не верна. И действительно, факты собранные антидарвинистами, только подтверждают основной тезис дарвинизма, что приспособленность (органическая целесообразность) есть не «изначальное» свойство организмов, а только явление относительного соответствия факторам среды, почему при изменении последних приспособление теряет свое адаптивное значение, т. е. перестает быть им. Так, мы видели, что криптическая окраска богомолов (в опытах Беляева) была действительна против нападений чекана-каменки, тогда как вороны съели и «приспособленных» и «неприспособленных». Факты, доказывающие относительность приспособленности, т. е. отсутствие «изначальной целесообразности», были приведены в достаточном количестве в IV главе, и они иллюстрируют элементы положительной характеристики взглядов Дарвина на адаптации и подтверждают всю теорию отбора. Антидарвинисты, проводящие ложную идею об абсолютной, изначальной целесообразности, не замечают того, что их экспериментальные потуги показать указанными выше опытами ошибочность дарвинизма, в действительности доказывают правильность дарвинистского понимания адаптаций, как явления отношений организма к среде, а не абсолютного и изначального свойства.

4. Отвергая творческую роль отбора, антидарвинисты отвергают и его следствия, в частности дивергенцию, как ведущую закономерность филогенетического развития. Отвергается ими и монофилетическое происхождение органического мира. Отрицание этих основных признаков и закономерностей органической эволюции — совершенно голословно. В главе XI были приведены многочисленные факты, показывающие, что учение о монофилии есть основа, разрушение которой приводит к отрицанию идеи единства органического мира, подтверждаемого, однако, множеством фактов, тогда как учение о дивергенции, столь же конкретно обоснованное научными данными (сравни эволюцию лошади, слонов, материал главы XI), является не только твердо доказанным, но и служит (в свете фактов

единства органического мира) единственным материалистическим объяснением явления многообразия. Впрочем, и сами антидарвинисты не едины в своем отношении к данному вопросу, и никто другой, как Осборн, в ряде блестящих работ, показал многочисленные факты адаптивной радиации, т. е. дивергенции. Однако, характерно, что вне теории отбора он не смог объяснить ее причины, и ссылаясь, в качестве последней, на выдуманный им аристогенез, сам признает в одной из своих работ его... непостижимость!

В целом нападки антидарвинистов на теорию Дарвина не являются серьезными, и характерно, что все они были изобретены еще в XIX веке, а с тех пор только повторялись в новых выражениях и новой форме.

Выше мы видели, что́ предлагают антидарвинисты взамен дарвинизма: учение о нематериальных факторах эволюции, сведение последней к изменчивости, защиту принципа ортогенеза, признание изначальной целесообразности, принципа полифилии и конвергенции, идею возникновения новых видов путем пароксизма.

Критиковать эти положения означало бы повторять все содержание нашего курса, почему мы остановимся на них весьма сжато. С нематериальными факторами науке вообще нечего делать. О неправомерности сведения эволюции к изменчивости достаточно сказано на протяжении курса, в особенности в главе X. Принцип телеологического ортогенеза, предопределенности эволюции не только голословен, но и глубоко реакционен. Он заменяет настоящее причинное объяснение произвольными допущениями, означает признание фатальной обреченности эволюции, и следовательно, бессилие человека управлять ею. Не случайно поэтому при помощи теорий аллело-, аристо-, номо- и других «генезов» не было создано ни одной породы животных или сорта растений. Они были созданы и создаются только на основе теории отбора.

Прекрасно сознавая это, автогенетики и ламаркисты пытаются вбить клин между учением об искусственном и естественном отборе, утверждая, что творческое значение первого не служит доводом для обоснования теории второго. Против этого тезиса можно выставить ряд возражений. Во-первых, механизмы действия естественного и искусственного отбора безусловно аналогичны (табл. III). Во-вторых, негативные формы искусственного отбора (т. е. через истребление, выбраковку) идут по той же схеме, что и естественный отбор. В третьих, границы между искусственным и естественным отбором условны (см. глава V о бессознательном отборе). Наконец, в условиях эколого-селекционного метода обе формы отбора взаимодействуют. Указывалось (гл. III), что совокупное действие естественного и искусственного отбора — наиболее прогрессивный метод хозяйственной работы. Практик непрерывно сталкивается в своей работе с положительным значением естественного отбора. А разве не естественный отбор создал форму бескрылого погремка, приспособившегося к установленному человеком порядку хозяйственной обработки ржи? Обе формы отбора так переплетаются, что границы между ними становятся относительными, а их механизм (как это видно на примере с погремком) — аналогичным.

Принцип изначальной целесообразности не выдерживает никакой критики, доказательства чего приводились в главе VI. С этой же точки зрения ценны указания Шмальгаузена о частой вредности мутаций. Этот факт с предельной четкостью показывает, что 1) наследственные изменения не адекватны эволюционному процессу и 2) что в системе самого организма нет факторов изначальной целесообразности.

О полифилии уже было сказано, что же касается конвергенции, то не выдерживает никакой критики самое противоположение ее дивергенции, так как она есть прямое следствие дивергентного развития представителей различных групп, которые проникли в одну и ту же среду и конвергировали. Проникнув в одну и ту же экологическую среду, они по необходимости, т. е. в силу конкуренции, становятся конвергентно сходными, так как иначе нельзя удержаться в жизни.

Дельфин по необходимости, т. е. в силу борьбы за существование, должен быть конвергентно сходным с рыбой, так как иначе он не сможет быстро и ловко плавать и конкурировать с другими дельфинами или хищными рыбами. Таким образом, шаг за шагом, в ходе конкуренции, вырабатывалось все большее конвергентное сходство с рыбами. Исторически конвергенция возникла, как неизбежное следствие дивергенции, и не может толковаться, как особый «принцип», якобы, противоположный последней.

Антидарвинистский «скачкизм», представление о пароксизмах эволюционного процесса — признак антиисторичности антидарвинистских концепций. Кювье также говорил о революциях земного шара, но, как метко сказал Энгельс, эта идея революционна на словах и реакционна на деле. Она, как и все прочие антидарвинистские построения, основана на смещении внезапных, скачкообразных наследственных изменений (мутаций) и эволюционного процесса, который идет согласно диалектическому закону развития — через мелкие скрытые количественные изменения — к изменениям качественным, коренным. Мутация, по отношению к системе вида, — только количественное изменение, и только через процесс непрерывного отбора, путем накопляющего и перестраивающего его действия достигается развитие новых миксобиотипов, новых подвидов и, в конечном счете, новых видов.

Данные науки из года в год делают теорию Дарвина все более прочной, а антидарвинизм — все более беспочвенным.

ЗАКЛЮЧЕНИЕ

Исчерпав намеченную проблематику, мы можем теперь подвести некоторые итоги. Мы можем, прежде всего, установить, что дарвинизм безусловно обладает всеми теми признаками, которые позволяют понимать его, как самостоятельную науку. Во-первых, дарвинизм есть систематизированное знание об органической эволюции. Во-вторых, он, безусловно, имеет свой специфический объект изучения — процесс органической эволюции. В-третьих, сам объект свидетельствует о том, что вопрос идет об особой, специфической форме движения — историческом развитии органических форм. Наконец, дарвинизм имеет и свой, возникший именно на почве учения Дарвина, исторический метод исследования. Мы видели также, что вопросы дарвинизма могут быть расположены в пределах определенной, фактически и логически обоснованной системы. Напомним ее общие основания.

1. Прежде всего, необходимо было выяснить объект нашей науки — процесс органической эволюции и установить основную характеристику эволюционного процесса. Тот факт, что эволюция ведет к повышению организации, что она носит дивергентный и приспособительный характер — эти основы ее характеристики тотчас ставят перед нами вопрос о причинном объяснении эволюционного процесса.

2. Отсюда естественный переход ко второй проблеме дарвинизма — факторов или движущих сил эволюции, к разбору изменчивости, наследственности и отбора, как процессов, обеспечивающих, в их качественном единстве, эволюционное преобразование органических форм. В состав этой центральной проблемы дарвинизма входит: а) обсуждение эволюционного значения различных форм изменчивости, б) анализ процессов наследования, в) анализ творческого действия отбора.

3. Установление творческого действия отбора, как движущей силы эволюции, ведет к элементарно-ясному положению, что движущая сила эволюции должна быть и ее направляющей силой, определяющей пути (направления) и закономерности эволюции. Отсюда неизбежно возникает третья большая проблема дарвинизма: пути и закономерности органической эволюции. Проблема эта соответствует особому разделу, который называется филогенетикой. Последняя, естественно, распадается на общую и частную филогенетику. Общая филогенетика рассматривает: а) методы изучения эволюционного процесса; б) анализ отношений между онтогенезом и филогенезом — вопрос, который ведет нас, через критику биогенетического закона, к установлению теории филэмбриогенезов; в) обсуждение этой теории непосредственно связывает ее с проблемой способов филогенетических изменений органов; г) анализ этой проблемы открывает путь к обсуждению проблемы путей и закономерностей эволюции,

к учению об адаптиоморфозах. Установление всех этих проблем общей филогенетики позволяет перейти к вопросам частной филогенетики, к прослеживанию эволюции форм эволюции в различных группах повышающейся организации, к установлению факта эволюции форм отбора, элементов его ослабления у высоко организованных форм и его снятия в пределах своеобразной эволюции человека.

4. Рассмотрев эволюцию человека, установив, что человек достиг господства над природой, мы, естественно, переходим к обсуждению завершающей синтетической проблемы дарвинизма — проблемы управления эволюционным процессом.

Таков тот логически связанный круг проблем, которые, в их взаимных и естественных связях, и составляют систему дарвинизма.

Выяснив эти вопросы, нельзя не вспомнить о людях — мыслителях, поднявших теорию эволюции на высоту ведущей биологической науки. Во главе этой плеяды нужно поставить великого Дарвина. Вокруг него группируется ряд других ученых, его современников и его последователей, вплоть до наших дней.

Из современников Дарвина, его сподвижников и друзей необходимо указать на ботаника Джозефа Гукера и зоологов Альфреда Уоллеса и Томаса Гексли.

Альфред Уоллес (1823—1913), независимо от Дарвина, пришел к теории естественного отбора (см. глава V). Этот факт показывает нам, что в его лице мы должны видеть крупного мыслителя и ученого. И действительно, Уоллес, был им. Отличаясь необычайной наблюдательностью, он был непревзойденным полевым зоологом, черпавшим свои богатые биологические знания из их единственного подлинного источника — природы, которую Уоллес тонко понимал и глубоко любил. Наряду с неукротимой жаждой общения с природой, он обладал глубоким синтетическим умом и не только тонко наблюдал, но в то же время умел видеть факты в их взаимных связях. Эта черта, в которой среди биологов его времени Уоллес уступал только Дарвину, позволила ему так близко подойти к теории естественного отбора, что он с полным правом должен рассматриваться, как один из двух творцов научной эволюционной теории. Однако, особенно велики заслуги Уоллеса в разработке ряда кардинальных вопросов дарвинизма. Уоллесу принадлежит, в частности, большое место в создании дарвиновской теории адаптаций. Он является одним из создателей теории покровительственной и предостерегающей окраски и мимикрии. Острым взором натуралиста Уоллес вскрыл и распутал сложные закономерности мимикрии, им собраны все основные факты, касающиеся экологии знаменитой каллимы, и самое название этой бабочки неизбежно ассоциируется с его именем. Прекрасно понимая место теории изменчивости в системе дарвинизма, Уоллес посвятил изучению ее много труда и собрал огромное число фактов, показывающих, как велик размах внутривидовых вариаций. Уоллес впервые ясно показал, что изменчивость охватывает все признаки и физиологические свойства, значительно дополнив материалы Дарвина. Уоллес впервые подчеркнул и разработал понятие о резерве изменчивости, как материале для естественного отбора в самых различных направлениях, и тем самым в корне подорвал предельческие представления об органической эволюции. Уоллесу принадлежат также важные зоогеографические обобщения. Он является основоположником современного нам учения о зоогеографических областях. В этом сложном и трудном вопросе Уоллес сумел найти ведущие фаунистические черты, на основании которых достигается диференцировка многообразной фауны Земли на зоогеографические области. Работа эта требовала всеобъемлющих знаний о животном населении нашей планеты. Надо поражаться, как мог один человек построить целую науку — зоогеографию, тем более, что наряду с этими кропотливыми исследованиями Уоллес вел кипучую деятельность в области пропаганды дарвинизма и защиты его от многочисленных нападок со стороны антидарвинистов.

К сожалению, Уоллес, оставаясь материалистом в области биологии, сошел с этого пути в области проблемы антропогенеза, допуская, что становление человека не поддается естественному объяснению и связано с деятельностью особого «мирового духа». Эта идеалистическая трактовка антропогенеза звучит диссонансом в научном наследстве Уоллеса.

В этом отношении полной его противоположностью является знаменитый Томас Гексли (1825—1895) — «бульдог Дарвина», как он сам себя называл. Гексли преимущественно работал в области сравнительной анатомии, впервые на почве конкретных фактов этой науки направивший ее развитие в сторону эволюционной проблематики. В особенности важными являются работы Гексли в области проблемы происхождения человека. Смелый борец за дарвинизм, Гексли впервые в истории науки

недвусмысленно и конкретно ставит вопрос об обезьяньем происхождении человека в своем классическом труде «О положении человека в ряду органических существ». На ряду с научно-исследовательской работой, Гексли вел жесткую, непримиримую, смелую борьбу с антидарвинизмом. Пропаганду дарвинизма Гексли вел не только в научных кругах, но и в рабочих аудиториях, стремясь популяризировать идеи дарвинизма в широких массах.

В Германии популяризатором и исследователем в области дарвинизма был Эрнст Геккель (1834—1919), имя которого связано с широким распространением дарвинизма в XIX столетии. На протяжении нашего курса неоднократно упоминалось его имя. Он оставил после себя огромное количество работ и книг, в том числе широко известные «Мировые загадки» (1899 г.), «Естественная история мироздания» (1868 г.). Свое научное credo Геккель изложил в специальных теоретических работах, среди которых нужно отметить «Общую морфологию» (1866), «Антропогению» (1874), «Систематическую филогению» (1894—1896) и ряд специальных монографий.

Геккель должен расцениваться, как выдающийся исследователь в области филогенетической проблематики. Филогенетическое направление получило мощное развитие несомненно под его непосредственным влиянием.

Биологические исследования Геккеля приобретают особый интерес и значение в связи с его философскими воззрениями. Геккель во многом был материалистом. Он вел резкую борьбу с деизмом и идеализмом в науке. Едва ли найдется другой биолог (кроме Тимирязева), который нажил бы себе столько врагов из лагеря реакции, как Геккель. Особенно велико было значение его книги «Мировые загадки», в которой Геккель показывает, как под неудержимым натиском материалистической науки разрешаются «загадки» природы. «Популярная книжечка сделалась орудием классовой борьбы. Профессора философии и теологии всех стран света принялись на тысячи ладов разносить и уничтожать Геккеля... Весело смотреть, как у этих высохших на мертвой схоластике мумий — может быть, первый раз в жизни — загораются глаза и розовеют щеки от тех пощечин, которых надавал им Эрнст Геккель» (В. И. Ленин, Материализм и эмпириокритицизм, М. 1939 г., стр. 236—237).

Однако, Геккель был все же вульгарным материалистом, механистом и типичным эклектиком. Буржуазная ограниченность Геккеля сказалась в ряде его ошибочных положений. Так, он пытался обосновать особую религию, монизм, едко высмеянную В. И. Лениным в «Материализме и эмпириокритицизме» (М. 1939, стр. 237). Геккель сыграл также крупную роль в развитии социал-дарвинизма — реакционной социальной доктрины, основанной на неправильном переносе естественного отбора на общество. Социал-дарвинизм получил широкое распространение в Германии и исторически является предтечей фашистских расистских «теорий» о неравенство рас — идея поддерживавшаяся Геккелем, которого можно рассматривать, как одного из основоположников ее.

К отрицательным сторонам его работы нужно также отнести неточный стиль ее. Геккель молчаливо проводил в своей научной деятельности антинаучный принцип «цель оправдывает средства». Там, где нехватало фактов, Геккель не задумываясь ставил на их место необоснованные гипотезы. Его враги не без основания обвиняли Геккеля в подтасовках фактов и даже подделке. Стиль работы Геккеля был иной, чем у Дарвина, которому никогда не была присуща поспешность заключений. Геккель не может рассматриваться, как классик дарвинизма. Над дарвинизмом он сделал ряд надстроек, зачастую идеалистического и механистического характера. Так, он не отрицал врожденной целесообразности, ламарковских принципов и различных, чисто натурфилософских концепций.

Рядом с Геккелем следует поставить Ф. Мюллера (1822—1897), работавшего в Южной Америке, имя которого преимущественно связано с разработкой вопроса о соотношениях между онто- и филогенезом. Мы видели, что Мюллер значительно ближе подошел к правильному пониманию этих соотношений.

Кроме кратко охарактеризованных дарвинистов зарубежных стран, можно было бы указать на ряд исследователей, принадлежащих XX веку, внесших крупные вклады в сокровищницу дарвинизма. Некоторые из современных зарубежных исследователей, каковы, например, Холден, Фишер, Дж. С. Хаксли, Карпентер, Форд и другие, сделали очень много для разработки фактического основания теории естественного отбора. В главе X были указаны и другие исследователи, имена которых войдут в историю нашей науки. Однако, зарубежные исследователи все же относительно очень мало сделали в области разработки общей методологии дарвинизма. Для большинства из них характерны эклектические воззрения на органическую эволюцию и попытки совмещения теории дарвинизма с различными механистическими и даже идеалистическими концепциями. Еще более характерны для

зарубежных исследователей антидарвинистские воззрения, изложенные в главе XIV. Поэтому, при всем богатстве фактических данных, накопленных исследователями зарубежных стран, прогресс дарвинизма, как ведущей эволюционной концепции, а тем более, как самостоятельной науки, был незначительным. Антидарвинистские концепции в зарубежных странах явно господствуют, и причины этого нужно видеть прежде всего в том, что на европейском Западе и в С. Америке нет условий для свободного распространения последовательного материализма.

Совершенно иная обстановка сложилась в России, а тем более в Советской стране. «Происхождение видов» вышло в 1859 году, и идеи Дарвина нашли благоприятную почву в России 60-х годов, когда в русской интеллигенции очень широкое распространение получили революционно-демократические идеи «шестидесятников», а в связи с ними — интерес к точному, материалистическому естествознанию. Как пишет крупный русский историк дарвинизма, Антонович (1896), «...русские ученые отнеслись к новой теории весьма сочувственно и встретили ее как желанную и до некоторой степени ожидаемую ими гостью». Тимирязев указывает, что впервые он услышал о теории Дарвина в лекции профессора петербургского университета С. С. Куторги. Уже в 1861 г. в «Библиотеке для Чтения» появились сочувственные статьи об учении Дарвина, однако без имен автора их. Вероятно, это был Куторга. В 1864 году проф. С. А. Рачинский опубликовал первый русский перевод «Происхождения видов», а в 1865 году вышло второе издание. Книга была встречена русской прогрессивной печатью с восторгом. Насколько интересовались дарвинизмом в России, видно из того, что начиная с 1864 года появилось много переводов популярных зарубежных книг, излагавших теорию Дарвина, а также большое число журнальных статей на ту же тему. В 1864 году появилась большая статья Д. И. Писарева о теории Дарвина, способствовавшая популяризации эволюционной теории. Русский дарвинизм, с первых шагов своего развития приобрел особые черты. Этим он обязан великому русскому дарвинисту — Клименту Аркадьевичу Тимирязеву (1843—1920), противопоставившему эклектическим воззрениям западно-европейских ученых принципиально четкое положение, избранное в качестве эпиграфа к нашему курсу.

Еще молодым человеком он написал свою знаменитую книгу «Чарлз Дарвин и его учение», в которой теория дарвинизма излагается и разрабатывается в ее кристальной, классической чистоте. В то время, как Геккель увлекался филогенией, Тимирязев направил свои усилия на разработку главной проблемы дарвинизма — факторов эволюции, и в особенности естественного отбора. Геккель не дал целостной системы дарвинизма. Он не показал, например, глубоких органических связей между дивергенцией и отбором. Напротив, именно в работах Тимирязева эта связь устанавливается с необычайной четкостью. Глубокая разработка теории естественного отбора позволила Тимирязеву раскрыть основные особенности эволюции видов. Геккель совершенно извратил дарвиновское учение о виде. Он придерживался натурфилософского представления о виде, как абстракции. По Геккелю, виды, как реальные обособленные единицы, не существуют. Извращая теорию дарвинизма, Геккель, подобно Ламарку, противопоставлял идею эволюции и нереальности видов — идее константности форм и обособленности видов. Таким образом, он был далек от диалектического понимания развития и стоял на вульгарной позиции понимания эволюции, как плавного процесса. Тимирязев, с первых шагов своей дарвинистической деятельности, еще незнакомый с материалистической диалектикой, стал тем не менее на почву диалектического понимания единства прерывности и непрерывности эволюционного процесса, пока-

зав позднее в своей работе «Исторический метод в биологии», что обособление видов и их реальность есть проблема, которую дарвинист должен не отрицать, а объяснить. Анализируя процесс дивергенции, Тимирязев еще в 1864 году показывает, что каждый новый вид есть качественный скачок и что взаимное обособление видов есть необходимый результат их дивергенции и вымирания их общего предка. Материалы VI главы нашего курса, посвященные проблеме вида, целиком построены на теории Тимирязева и методологии материалистической диалектики.

В главе VIII и IX мы видели значение работ Тимирязева в постановке проблем изменчивости и наследственности, и едва ли нужно вновь повторять, что тот физиологический аспект на процессы наследования, который развивал Тимирязев, получил свое полное подтверждение в данных современной науки.

Тимирязев, как Гексли и Геккель, был выдающимся борцом за дарвинизм. Известна его работа «Наши антидарвинисты». Но от Геккеля его отделяют совершенно иные воззрения на социальные проблемы.

В то время, как Геккель превратил дарвинизм в орудие реакционного социал-дарвинизма, Тимирязев утверждал, что дарвинизм ставит своею целью лишь объяснить «темное прошлое» человека — его происхождение, но не касается его «светлого будущего» — царства демократического равенства людей, народов и рас. Гневно протестовал Тимирязев против войны, против немецкого милитаризма. Сын XIX века, он вошел в XX век революционером. Уже близкий к смерти, он полностью оценил значение Великой Октябрьской Социалистической Революции и отдал ей свою пламенную душу.

Несомненно, что блестящее развитие дарвинизма, которое характерно для русской и советской науки, в значительной степени связано с именем Тимирязева.

Рядом с ним следует поставить братьев А. О. и В. О. Ковалевских.

А. О. Ковалевский (1840—1901) занимался эмбриологическими исследованиями. Особенно интересны его работы по изучению развития ланцетника и асцидий. Ковалевский показал, что личинки асцидий обладают хордой, нервной трубкой и жаберными щелями — признаки, которые позволили установить ему принадлежность оболочников к хордовым. Едва ли можно сомневаться в том, что именно А. О. Ковалевскому принадлежит заслуга конкретного выяснения роли онтогенетических исследований в познании филогенеза. А. О. Ковалевский является основоположником сравнительной эмбриологии и учения о зародышевых листах.

В. О. Ковалевский (1842—1883) работал в области палеонтологии. Ему принадлежат фундаментальные исследования в области эволюции непарнокопытных. Ковалевский работал в чисто дарвинистском духе и ввел в палеонтологию экологический метод, который позволил ему представить эволюцию непарнокопытных, как живую картину преобразования предков однопалых форм под влиянием борьбы за существование и естественного отбора. Блестящий экологический анализ приспособлений предков лошади превращает мертвые палеонтологические документы в убедительную картину развития адаптаций к бегу в условиях открытых пространств. Ковалевский конкретно и в чисто дарвиновском духе показывает, как вырабатывалась, под влиянием естественного отбора, однопалая конечность.

Имена А. О. и В. О. Ковалевских вошли в мировую науку. Например, Долло указывает, что В. О. Ковалевский был его истинным учителем в области палеонтологии. Коп, Скотт, Осборн, Абель и другие палеонтологи расценивают В. О. Ковалевского, как одного из величайших, ведущих ученых в этой области знания. Крупным дарвинистом

был также И. И. Мечников, книга которого «О дарвинизме» недавно издана в СССР.

К дарвинистам XIX столетия (по стилю изложения и общему строю мыслей) нужно отнести также выдающегося русского орнитолога — М. А. Мензбира (1855—1935), ведшего многолетнюю и плодотворную борьбу за дарвинизм. Совместно с Тимирязевым, Мензбир перевел на русский язык сочинения Дарвина, оказав этим кропотливым трудом большую услугу русской науке. Мензбир был, как и Тимирязев, представителем классического дарвинизма (см. его книгу «За Дарвина») и вел резкую полемику против антидарвинистских течений в науке.

Если даже в дореволюционной России дарвинизм стоял очень высоко, то с победой социализма в советской стране дарвинизм поднялся на небывалую высоту. В СССР дарвинизм обрёл свою вторую родину. Партия и Правительство стали на путь всемерного развития этой области знания.

Прежде всего в СССР была разработана методология дарвинизма. Было показано, что теория Дарвина близка к философии материалистической диалектики и вскрывает объективную диалектику развития органической природы, входя, таким образом, в общую систему марксистско-ленинского учения о развитии. Этот факт сделал учение Дарвина особенно близким советской науке, и в нем надо искать причину того широкого и глубокого развития дарвинизма, которое мы наблюдаем в СССР.

Признание методологической ценности дарвинизма само по себе обеспечило его развитие. Однако, еще большее значение в этом смысле приобрели производственные отношения, характеризующие социалистическую культуру. Мощное развитие производительных сил нашей родины создало благоприятные условия для изучения органической природы СССР. Накопилось много фактических данных по кардинальным вопросам дарвинизма — по проблемам географической и экологической изменчивости, борьбы за существование, отбора и т. п. Вооруженные марксистско-ленинской методологией, советские биологи разрабатывают этот материал в духе дарвинизма, и вместе с тем самим материалом демонстрируют безусловную правильность дарвинистской теории.

Особенно полному изучению подверглись в СССР основные факторы органической эволюции — изменчивость, наследственность и отбор.

Материалистический аспект на органическую природу создал предпосылки к более тщательному и широкому изучению явлений естественного отбора. Большое значение приобрели не только многочисленные полевые, но и лабораторно-экспериментальные исследования. Их количество столь значительно, что мы могли построить этот курс дарвинизма в значительной мере на материале, добытом советскими исследователями, свободными от тенденциозных антидарвинистских идей и антидарвинистского освещения материала, что придает последнему и наибольшую фактическую достоверность.

На ряду с разработкой проблемы факторов эволюции в СССР значительное развитие получило изучение явлений онтогенеза и филогенетической проблематики. Основная заслуга в этом направлении принадлежит А. Н. Северцову (1866—1936), — основоположнику общей и частной филогенетики. Рядом с ним и его многочисленными учениками следует назвать И. И. Шмальгаузена, который впервые сделал во многом удачную попытку синтеза данных современной генетики, механики развития и дарвинизма, оказав этим выдающуюся услугу разработке теории и системы дарвинизма.

Крупные работы и сводки А. Н. Северцова и ряда других авторов (в том числе ряд работ Б. М. Козо-Полянского, В. Л. Комарова, Д. Н. Кашкарова и др. исследователей) сыграли большую роль, так как повлекли за собою значительное число более частных исследований в области проблемы факторов эволюции и общей и частной филогенетики.

Развитие теории дарвинизма явилось одной из посылок к введению в систему среднего и высшего образования специального курса дарвинизма (с 1937 года), разработки соответствующей программы, а, следовательно, и выработки системы дарвинизма, как самостоятельной дисциплины и науки. Однако, нельзя забывать того факта, что эти успехи оказались тесно связанными с практикой социалистической культуры. Дарвинизм занял подобающее ему место не только как орудие борьбы за материалистическое мировоззрение, но и как теоретическая основа советского сельского хозяйства. Возникла оживленная борьба за дарвинистские установки в области животноводства и растениеводства. Работы Дарвина, и в особенности его книга «Изменение животных и растений в состоянии одомашнения» привлекли к себе большое внимание советских ученых животноводов и растениеводов. К Дарвину они пришли в значительной мере под влиянием идей К. А. Тимирязева и И. В. Мичурина, и эти три имени стали знаменем передовых специалистов в области сельского хозяйства. Практика последнего, в условиях социалистической культуры, привела к пересмотру взглядов в области проблем изменчивости и наследственности. В этом направлении очень большую роль сыграли многочисленные выступления и работы Т. Д. Лысенко. Было издано полное собрание работ И. В. Мичурина, и ряд вопросов, поднятых в свое время Дарвином, Тимирязевым и Мичуриным, снова стал обсуждаться в многочисленных журналах.

Большой интерес представляют также теоретические работы, связанные с проблемами разведения и происхождения домашних животных. Среди ряда исследователей этих вопросов должны быть указаны имена А. А. Браунера, Д. А. Кисловского, С. Н. Боголюбского. Если Кисловский разрабатывает преимущественно теорию разведения с.-х. животных, и притом на почве марксистско-ленинского учения о развитии, то Браунер и Боголюбский отдали много сил изучению проблемы происхождения домашних животных. Однако и для этих ученых, а вместе с ними для многих других наиболее характерна разработка проблемы управления эволюционным процессом (М. Ф. Иванов, Д. А. Кисловский, 1937, С. Н. Боголюбский, 1940).

Работы этих и многих других ученых пронизаны духом Дарвина, однако, Дарвина, поднятого на новую ступень, соответствующую советской социалистической культуре.

Если бы мы захотели, таким образом, определить характернейшую черту советского дарвинизма, поднятого социалистической культурой на новую ступень развития, то мы должны были бы признать, что его основная задача хорошо выражается словами Карла Маркса: «Философы лишь различным образом объясняли мир, но дело заключается в том, чтобы изменить его».

ЛИТЕРАТУРА

Главы I—VI. Тимирязев К. А., Исторический метод в биологии. Соч., VI, Сельхозгиз, 1939. — Мечников, И. И., О дарвинизме (Статья: «Очерк вопроса о происхождении видов»), изд. А. Н. СССР, 1943. — Плавильщиков. Н. Н., Очерки по истории зоологии. Учпедгиз, 1941. — Поляков. И. М., Курс дарвинизма, I, Учпедгиз, 1941. — Ламарк, Философия зоологии. I, 1935, II, 1937. Биомедгиз. — Дарвин. Ч., Происхождение видов. Соч., III, изд. А. Н. СССР, 1939. — Дарвин. Ч., Изменение животных и растений в домашнем состоянии. Сельхозгиз, 1941. — Уоллес. А., Естественный отбор. СПБ, 1878. — Он же, Дарвинизм. М., 1914.

Глава VII. Роменс (в русском изд. Романес), Теория Ч. Дарвина и важнейшие из ее применений. М. 1899. — Мензбир. М. А., Введение в изучение зоологии и сравнительной анатомии. М., 1924. — Чулок. С. Д., Теория эволюции. Биомедгиз, 1937.

Глава VIII. Филипченко. Ю. А., Изменчивость и методы ее изучения (учитывая замечания, сделанные в нашем курсе, гл. VIII), 1929. — Шапиро Н. И. и Нейгауз М. Е., Экспериментальное изучение мутационного процесса «Усп. Совр. Биологии», 8, 1938. — Керкис. Ю. А., Физиологические изменения в клетке, как причина мутационного процесса. «Усп. Совр. Биол.», XII, I, 1940.

Глава IX. Дарвин. Ч., Изменение животных и растений в домашнем состоянии. См. главы XII, XXII—XXVI, XXVII. — Гайсинович. А., Грегор Мендель и его предшественники, в книге: Сажрэ. О., Ноден, Ш., Мендель. Г., Избранные работы о растительных гибридах. Биомедгиз. 1935. — Очерк хромосомной теории наследственности, см. Бельговский, М. Л., Кирпичников, В. С., и Прокофьева-Бельговская. А. А., Дифференциация клетки и хромосомная теория наследственности — Извест. Акад. наук СССР, сер. биол., 5, 1940.

К критике теории гена: Керкис (литература к главе VIII), Рыжков. В. Л., Лабильное состояние генов, генома и цитоплазмы. «Усп. Совр. Биологии», XI, 2, 1939. — Нуждин Н. И., Проблема гена в современной науке о наследственности. «Ж. Общ. Биологии», III, 1942. (хорошая критическая работа, ее недостаток — отказ от теории гена при отсутствии какой-либо другой теории взамен первой). — Эволюционное значение изменчивости: Кирпичников. В. С., Роль ненаследственной изменчивости в процессе отбора «Биолог. Ж.», 4, 1935. — Он же, Значение приспособительных модификаций в эволюции. «Ж. Общей Биологии», I, 1940. — Шмальгаузен И. И., Пути и закономерности эволюционного процесса, изд. А. Н. СССР, 1939, 40. — Шмальгаузен И. И., Значение корреляций в эволюции животных. Сборник памяти акад. А. Н. Северцова, I, 1939. — Он же, Организм, как целое, в индивидуальном и историческом развитии, изд. А. Н. СССР, 1942.

Глава X. Дарвин. Ч., Происхождение видов. — Тимирязев. К. А., Чарлз Дарвин и его учение (очерк теории Дарвина, глава V). — Шмальгаузен. И. И., Борьба за существование и расхождение признаков. «Ж. Об. Биологии», I, 1940. — Он же, Интегрирующие факторы эволюции. «Природа» 1938. — Он же, Пути и закономерности эволюционного процесса. Гл. VI. — Северцов. С. А., Динамика населения и приспособительная эволюция животных, изд. А. Н. СССР, 1941. — Холден, Факторы эволюции. Биомедгиз, 1936 (примеры действия естественного отбора). — Поляков. И. М., Мимикрия. «Усп. Совр. Биологии». — Карпентер. Г. и Форд. Э., Мимикрия. Биомедгиз. 1935. — Шванвич. Б. Н., О замечательной имитации сухого листа у бабочки из рода Zaretes «Зоолог. Ж.», XIX, 1943. — Цингер Н. В., О подвидах большого погремка Alectorolophus. Вологда, 1926. — Сукачев. В. Н., К вопросу о борьбе за существование между биотипами одного и того же вида. Юб. Сборник И. Бородина. Л., 1926.

Глава XI. Северцов. А. Н., Морфологические закономерности эволюции, изд. А. Н. СССР. 1939. — Шмальгаузен. И. И., Пути и закономерности эволюционного процесса, гл. VII. — Козо-Полянский Б. Н., Биогенетический закон в ботанике. Воронеж, 1937.

Глава XII. Бунак. Б. С., Нестурх. М. Ф., Рогинский. Я. Я., Антропология. Учпедгиз, 1940.

Глава XIII. Лысенко. Т. Д., Переделка природы растений. М., 1937. — Он же и Презент. И. И., Селекция и теория стадийного развития. М., 1935. — Лысенко. Т. Д., Статьи по селекции и генетике. Воронеж, 1939. — Лысенко. Т. Д., Теоретические основы яровизации. 1936. — Мичурин. И. В., Соч., т. III. 1939. — Иванов. М. Ф., Новая порода свиней — украинская степная белая. «Проблемы животноводства», 1, 1933. — Борисенко. Е. Я. Разведение сельскохозяйственных животных. 1939.

Глава XIV. Поляков. И. М., Современный антидарвинизм. «Успехи Современной Биологии», 1940.

ОГЛАВЛЕНИЕ

Стр.

Предисловие 3

РАЗДЕЛ ПЕРВЫЙ

ВВЕДЕНИЕ В КУРС ДАРВИНИЗМА

Глава I. Содержание и задачи дарвинизма 5

§ 1. Введение. § 2. Вид, порода и сорт как этапы исторического развития живых форм. § 3. Основные признаки органической эволюции. § 4. Основное содержание и проблематика дарвинизма. § 5. Общее значение дарвинизма.

Глава II. Краткий очерк истории эволюционных идей в древние, средние и новые века 17

§ 1. Введение. § 2. Элементы эволюционных представлений в произведениях античных философов-ученых. § 3. Аристотель. § 4. Идея лестницы живых существ. § 5. Элементы эволюционизма в произведениях ученых и философов периода упадка античной культуры. § 6. Положение науки в средние века. § 7. Эпоха возрождения. § 8. Развитие описательной зоологии и ботаники в XVI—XVII веках. § 9. Развитие систематики и сравнительного метода исследования. § 10. Элементы эволюционных представлений в работах философов и ученых XVIII века.

Глава III. Ламарк 36

§ 1. Жан Баптист Ламарк. § 2. Общий очерк эволюционной теории Ламарка. § 3. Критика теории Ламарка.

РАЗДЕЛ ВТОРОЙ

ОБЩИЕ ОСНОВЫ ДАРВИНИЗМА

Глава IV. Общие предпосылки возникновения дарвинизма. 47

§ 1. Введение. § 2. Систематика. § 3. Сравнительная анатомия. § 4. Эмбриология. § 5. Успехи физиологии, биогеографии и экологии. § 6. Геология и палеонтология. § 7. Общая оценка естествознания первой половины XIX века. § 8. Общественно-исторические предпосылки развития дарвинизма. § 9. Идея селекции в английском сельском хозяйстве первой половины XIX века.

Глава V. Чарлз Дарвин и его учение 73

§ 1. Биография Дарвина. Школьные и студенческие годы. § 2. Путешествие на „Бигле". § 3. Главные работы Дарвина. § 4. Дарвин как ученый. § 5. Эволюционная теория Дарвина. § 6. Изложение теории Дарвина. Учение об эволюции культурных форм. § 7. Изложение теории Дарвина. Эволюция видов в природной обстановке § 8. Причины эволюции видов. § 9. Схема действия естественного отбора. § 10. Творческая роль естественного отбора в образовании новых органических форм и закон дивергенции. § 11. Последствия естественного отбора. § 12. Бессознательный и методический отбор.

Глава VI. Критический анализ теории Дарвина 119

§ 1. Введение. § 2. Общие основания положительной характеристики теории Дарвина. § 3. Элементы материалистической диалектики в теории Дарвина. § 4. Проблема случайности и необходимости в теории Дарвина. § 5. Проблема органической целесообразности в теории Дарвина. § 6. Методологические ошибки в воззрениях Дарвина.

РАЗДЕЛ ТРЕТИЙ

СПЕЦИАЛЬНЫЙ КУРС ДАРВИНИЗМА

Глава VII. Органическая эволюция, как объективное явление природы. 144

§ 1. Введение. § 2. Факты, свидетельствующие об исторической целостности (монофилетическом происхождении) органического мира. § 3. Факты, свидетельствующие о преемственных исторических преобразованиях или эволюции живых форм. § 4. Факты, доказывающие дивергентный характер

эволюционного процесса. § 5. Факты, свидетельствующие о приспособительном характере эволюционного процесса. § 6. Заключение.

Глава VIII. Факторы эволюции. 1. Изменчивость 185
§ 1. Введение. § 2. Определение понятия изменчивости. § 3. Формы изменчивости. § 4. Основные терминологические понятия. § 5. Наследственные неопределенные (единичные) изменения, или мутации. § 6. Ненаследственные индивидуальные и массовые (групповые) изменения (модификации). § 7. Корреляции. § 8. Классификация корреляций. § 9. Причины изменчивости. § 10. Индукторы наследственной изменчивости.

Глава IX. Факторы эволюции. 2. Наследственность 215
§ 1. Введение. § 2. Корпускулярные теории наследственности. § 3. Развитие корпускулярной теории наследственности на почве менделизма. § 4. Развитие менделизма. § 5. Основные этапы развития морганизма. § 6. Критика теории гена. § 7. Что такое наследственность? § 8. Что такое наследственные изменения? § 9. Геномогенез. § 10. Геномогенез и онтогенетическое формообразование (морфогенез). § 11. Общие данные о значении наследственности и изменчивости в эволюционном процессе.

Глава X. Факторы эволюции. 3. Естественный отбор 253
§ 1. Введение. § 2. Борьба за существование. § 3. Основные формы борьбы за существование. § 4. Сложные отношения в борьбе за существование. § 5. Колебания численности вида, как проявление борьбы за существование. § 6. Типы элиминации. § 7. Внутривидовая и межвидовая борьба за существование. § 8. Естественный отбор. § 9. Прямые доказательства естественного отбора. § 10. Половой отбор. § 11. Целостное действие трех основных факторов эволюции — изменчивости, наследственности и отбора. § 12. Происходит ли отбор мелких наследственных изменений и различаются ли виды по приспособительным признакам?

Глава XI. Главные направления (пути) и общие закономерности эволюционного процесса 312
§ 1. Введение. § 2. Методы филогенетических исследований. § 3. Закономерности соотношений между онтогенезом и филогенезом. Биогенетический закон. § 4. Основные принципы критики биогенетического закона. Палингенезы. § 5. Ценогенезы. § 6. Гетерохронии и гетеротопии. § 7. Филэмбриогенезы. § 8. Способы филогенетических изменений органов. § 9. Главные направления (пути) эволюционного процесса. § 10. Ароморфозы. § 11. Идиоадаптации (алло-и теломорфозы). § 12. Общая дегенерация, или катаморфозы. § 13. Гиперморфозы. § 14. Отношения между различными формами адаптиоморфозов. § 15. Биологический прогресс и биологический регресс. § 16. Монофилия, дивергенция, конвергенция, параллелизм и ортогенез. § 17. Вымирание. § 18. Неограниченность и необратимость эволюционного процесса. § 19. Некоторые вопросы частной филогенетики. § 20. Происхождение жизни. § 21. Простейшие и низшие многоклеточные. § 22. Нематоды, кольчецы и членистоногие. § 23. Отбор у позвоночных.

Глава XII. Происхождение человека и характерные черты его эволюции. 362
§ 1. Введение. § 2. Положение человека в зоологической системе. § 3. Черты различий и сходства между человеком и антропоморфными обезьянами. § 4. Общий очерк эволюции антропоморфных обезьян по данным палеонтологии. § 5. Общие предпосылки и факторы гоминизации (очеловечения).

Глава XIII. Управление эволюционным процессом 387
§ 1. Введение. § 2. Управление эволюционным процессом. § 3. Взгляды К. А. Тимирязева на проблему управления эволюционным процессом. § 4. Управление наследственными изменениями. Теория вопроса. § 5. Формы ортогеномных изменений. § 6. Управление онтогенетическим формообразованием и физиологией индивидуального развития. Работы Т. Д. Лысенко. § 7. Искусственный отбор. § 8. Теоретические воззрения И. В. Мичурина на проблему управления эволюционным процессом. § 9. Методы управления эволюционным процессом в работах М. Ф. Иванова. § 10. Взаимопроникновение искусственного и естественного отбора.

Глава XIV. Критика антидарвинизма 412
§ 1. Введение. § 2. Главные разветвления антидарвинизма. § 3. Неодарвинизм (вейсманизм). § 4. Мутационизм и формально-генетические представления. § 5. Критика антидарвинистских теорий эволюции.

Заключение 423

Литература 429

ЗАМЕЧЕННЫЕ ОПЕЧАТКИ

Страница	*Строка*	*Напечатано*	*Должно быть*
225, в таблице, графа третья	3 снизу	черная	серая
Там же, графа пятая	3 снизу		белая
276	18 и 23 сверху	(красочн. табл.)	отсутствует

Зак. 243. Парамонов.