РАЗВИТИЕ ЭВОЛЮЦИОННОЙ ТЕОРИИ В СССР

АКАДЕМИЯ НАУК СССР
ИНСТИТУТ ИСТОРИИ ЕСТЕСТВОЗНАНИЯ И ТЕХНИКИ

РАЗВИТИЕ ЭВОЛЮЦИОННОЙ ТЕОРИИ В СССР

(1917—1970-е годы)

Ответственные редакторы
С. Р. МИКУЛИНСКИЙ, Ю. И. ПОЛЯНСКИЙ

ЛЕНИНГРАД
«НАУКА»
ЛЕНИНГРАДСКОЕ ОТДЕЛЕНИЕ
1983

ACADEMY OF SCIENCES OF THE USSR
INSTITUTE OF HISTORY OF SCIENCE AND TECHNOLOGY

THE DEVELOPMENT OF THEORY OF EVOLUTION IN THE USSR

(1917—1970)

В монографии анализируются основные направления развития эволюционной теории в СССР. На фоне мировой науки исследуется вклад советских ученых в разработку основных разделов эволюционной теории: факторы и причины эволюции, вид и видообразование, закономерности макроэволюции. Книга рассчитана на биологов, философов, а также студентов, аспирантов, учителей.

Редакционная коллегия:

акад. Д. К. БЕЛЯЕВ, Л. Я. БЛЯХЕР, Я. М. ГАЛЛ, А. Б. ГЕОРГИЕВСКИЙ, Э. И. КОЛЧИНСКИЙ, чл.-корр. АН СССР С. Р. МИКУЛИНСКИЙ (*отв. редактор*), чл.-корр. АН СССР Ю. И. ПОЛЯНСКИЙ (*отв. редактор*), Л. В. ЧЕСНОВА

Редактор-составитель Э. И. КОЛЧИНСКИЙ

Editorial Board:

Acad. D. K. BELYAEV, L. Ja. BLACHER, Ja. M. GALL, A. B. GEORGIEVSKY, E. I. KOLCHINSKY, Corresp. member S. R. MIKULINSKY (chief editor), Corresp. member Gi. I. POLYANSKY (chief editor), L. V. CHESNOVA

Editor-compiler E. I. KOLCHINSKY

Р $\frac{2001000000\text{-}778}{042\ (02)\text{-}83}$ 222-83 — *IV*

© Издательство «Наука», 1983 г.

ВВЕДЕНИЕ

Современная эволюционная теория — одно из наиболее хорошо обоснованных и плодотворных обобщений, созданных в биологии. Казалось бы, это должно было стимулировать многочисленные исследования ее становления и развития. Однако лишь сейчас начинается работа по систематическому изучению развития эволюционной теории в XX в. При этом возникают трудности, обусловленные особенностями формирования и развития этой общебиологической концепции.

Развитие современной эволюционной теории шло на основе вовлечения в сферу синтеза данных обширной области биологических исследований (от молекулярной биологии до учения о биосфере), охваченных единой концептуальной схемой. Разнообразие экспериментального материала и методик его получения, своеобразие теоретических обобщений данных, добытых в различных отраслях эволюционной биологии, высокий уровень эволюционных обобщений — все это предъявляет особые требования к исследователям истории эволюционной теории в нашем столетии.

Необходимо учитывать также, что в XX в. развитие эволюционной теории происходило несколько иначе, чем в предшествующее время. Если, выделяя крупнейшие вехи в истории эволюционной идеи в биологии XIX в., мы называем имена Ж.-Б. Ламарка, Ч. Дарвина, А. Вейсмана и некоторых других всемирно известных ученых, создавших оригинальные эволюционные концепции, то эволюционная теория нашего времени — продукт коллективных усилий ученых различных специальностей и разных стран. Здесь мы имеем дело как бы с «коллективным» разумом, с коллективным творчеством. Причем этот коллектив никогда не был как-то организационно оформлен, а представляет собой «невидимый» колледж, объединяющий несколько десятков крупнейших биологов нескольких стран, которые одновременно и зачастую независимо друг от друга пришли к сходным взглядам на эволюционный процесс. В признании основных факторов, движущих сил и закономерностей органической эволюции создатели современного эволюционизма были солидарны между собой, но нередко по-разному трактовали отдельные проблемы эволюционной теории. Творчество каждого из них было глубоко своеобразным и концентрировалось, как правило, на разработке отдельных разделов эволюционной теории. Поэтому лишь анализ работ всех создателей современной теории эволюции может дать верное представление о сущности современного дарвинизма. Подобный способ создания современной эволюционной теории неизбежно выдвигает свои трудности при изучении ее истории.

Развитие современной эволюционной теории в отдельных странах было отмечено рядом своих особенностей. Поэтому вполне оправдано стремление проанализировать историю эволюционных идей в отдельных странах, ученые которых внесли решающий вклад в формирование современного дарвинизма. Важно выяснить, каким образом идеи, разрабатываемые учеными одной страны, влияли на развитие эволюционной мысли в других странах. Такие исследования показывают, как общие тенденции

развития науки находят свое особенное преломление и выражение в деятельности ученых разных стран, что обусловлено многими причинами социально-экономического, общекультурного и научного характера.

Предлагаемая читателю монография представляет собой первую в мировой литературе работу, которая освещает новейшую историю эволюционной мысли в отдельной стране. Исторически получилось так, что начало развития эволюционной теории в СССР совпало с формированием предпосылок и основных направлений исследований, приведших к созданию современного синтеза в дарвинизме. Вся дальнейшая разработка эволюционных проблем в нашей стране хронологически и по содержанию отражала основные направления развития эволюционной теории в мировом масштабе. Это обстоятельство в значительной степени определило структуру монографии. В ней анализируются исследования узловых проблем, в разработке которых принимали участие советские эволюционисты. Проблемный характер структуры монографии как раз и позволяет показать общую широту и глубину этих исследований. При таком изложении материала более рельефно и объективно выявляется вклад в науку отдельных ученых, научных школ и целых направлений, взаимовлияние идей ученых разных стран. Возникает возможность объективно оценить и отдельные положительные стороны, ценные факты и обобщения в недарвиновских концепциях эволюции. Что же касается истории зарождения и распространения в нашей стране специфической формы антидарвинизма, названной К. М. Завадским и З. И. Берманом (1966) псевдодарвинизмом, то эта концепция находилась вне науки и поэтому в монографии не уделяется ей специального внимания.

Выбранная структура монографии обусловила и определенные трудности. При анализе вклада советских ученых в разработку той или иной проблемы эволюционной теории иногда приходилось обращаться к работам, которые под другим углом зрения рассматриваются и в других главах. Подобные повторы при всем стремлении свести их к минимуму оказались неизбежными. В противном случае был бы нанесен ущерб целостности отдельных глав, а ведь будут читатели, которых интересуют лишь отдельные проблемы и разделы эволюционной теории.

Для полноты и объективности исторической картины необходимо было рассмотреть мировой фон, на котором развивалась эволюционная теория в СССР, а также показать преемственность в исследовании современных эволюционных проблем с предшествующей их разработкой в России. Поэтому в монографию включены главы, посвященные этим вопросам.

Существенный вклад советских ученых в эволюционную теорию признается многими зарубежными авторами. Однако при рассмотрении истории ее формирования эти оценки не всегда носят объективный характер. Например, в создании современного дарвинизма (синтетической теории эволюции) активное участие принимали не два (С. С. Четвериков, И. И. Шмальгаузен), как отмечали Ф. Г. Добржанский и Э. Безигер (Dobzhansky, Boesiger, 1968), и не три (Н. П. Дубинин, Н. В. Тимофеев-Ресовский, С. С. Четвериков), как считает Дж. Симпсон (Simpson, 1949), а несравненно большее число советских биологов. При этом общий фронт исследований был чрезвычайно широк. Как свидетельствует содержание монографии, практически нет ни одной достаточно крупной проблемы эволюционной теории, которая не исследовалась бы советскими учеными.

Несколько слов о социально-экономических и идеологических условиях развития науки. Бесспорно, это очень важный вопрос. Крупные социальные, политические, экономические и культурные преобразования в нашей стране, явившиеся следствием Великой Октябрьской социали-

стической революции, в значительной степени способствовали успехам в разработке отечественными биологами проблем эволюционной теории. Создание мощной сети научно-исследовательских институтов биологического профиля, широкое применение методологии диалектического материализма в эволюционных исследованиях, включение дарвинизма в качестве обязательного предмета в программы биологических факультетов университетов и педагогических институтов — все это обеспечило надежный фундамент для развития эволюционной теории в Советском Союзе. Вместе с тем необходимо учитывать, что эволюционная теория, как и всякая другая наука, обладает собственными движущими силами и закономерностями развития, которые зачастую находятся в весьма сложных и опосредованных связях с общим фоном общественно-экономического развития. Главная задача данной монографии заключалась в изучении основных направлений и главных этапов развития в нашей стране эволюционной теории как науки.

Авторы не стремились исследовать все достижения отдельных отраслей эволюционной биологии (например, эволюционной морфологии, эволюционной физиологии и биохимии, палеонтологии и т. д.). Эта задача должна стать предметом специального изучения. Не имея возможности отразить все многообразие эволюционно-биологических исследований в нашей стране за последние 65 лет, авторы стремились в первую очередь выделить те проблемы, которые входят в предмет эволюционной теории как специальной науки. При этом особое внимание уделялось тем разделам эволюционной теории, в разработке которых приоритет или решающий вклад принадлежит советским ученым.

В книгу включены главы, посвященные проблемам, которые, по нашему мнению, в ближайшем будущем составят специальные разделы эволюционной теории.

История эволюционной мысли в России и в СССР изучена неравномерно. Много работ посвящено изучению развития эволюционных идей и общей биологии в XVIII—первой половине XIX в. Эти исследования носят разнообразный характер: от рассмотрения творчества отдельных ученых до обобщающих исследований. Анализу трудов почти неизвестных ранее отечественных эволюционистов додарвиновского периода посвящены четырехтомное издание Б. Е. Райкова (1951—1959), монография С. Р. Микулинского «Развитие общих проблем биологии в России» (1961), многочисленные статьи и разделы в книгах других авторов (Давиташвили, 1948; Бляхер, 1955, 1959; Соболь, 1957, и др.).

Менее обстоятельно изучено развитие эволюционной теории в России в период после проникновения идей дарвинизма и до 1917 г. Правда, имеется много монографий и статей, посвященных отдельным известным русским эволюционистам (А. О. Ковалевскому, В. О. Ковалевскому, И. И. Мечникову, К. А. Тимирязеву).

Немного работ по истории эволюционной теории в СССР. Этот этап не был предметом специального всестороннего изучения. В различные годы в связи с юбилейными датами было опубликовано несколько статей, в которых подводились основные итоги достижениям советских эволюционистов (Камшилов, 1947; Амлинский, 1967; Полянский, 1977а). Лишь в последнее время выполнены исследования по истории изучения в Советском Союзе отдельных проблем эволюционной теории, взаимосвязи ее с другими областями биологии, освещена деятельность выдающихся советских эволюционистов. В частности, опубликованы монографии, в которых дан историко-критический анализ вклада отечественных авторов в разработку проблем борьбы за существование (Галл, 1976) и симбиогенеза (Хахина, 1979). История исследований структуры вида и видо-

образования в нашей стране отражена в книге К. М. Завадского (1968). Большой материал по исследованию советскими учеными генетических основ эволюции представлен в фундаментальной сводке Н. П. Дубинина (1966). В ряде книг показано значение для познания факторов эволюции выполненных отечественными биологами работ в области эволюционной цитогенетики (Рубцова, 1975) и прикладной ботаники (Аверьянова, 1975б). Появляются работы, в которых показано, каким образом в СССР разрабатывалась проблема взаимосвязи эволюционной теории с другими отраслями биологии: эволюционной физиологии растений (Манойленко, 1974), эволюционной гистологии (Мирзоян, 1980). В последние годы вышло много книг и статей по исследованию деятельности отдельных биологов-эволюционистов: Б. Л. Астаурова (1965) и П. Ф. Рокицкого (1975) о С. С. Четверикове; Б. Л. Астаурова, П. Ф. Рокицкого (1975) о Н. К. Кольцове; Е. А. Веселова (1975) о А. Н. Северцове; Л. Н. Добринского, В. Н. Большакова, Н. Н. Данилова (1977) о С. С. Шварце; К. М. Завадского и А. Б. Георгиевского (1977) о Л. С. Берге; Н. Н. Медведева (1978) о Ю. А. Филипченко; Б. Н. Мазурмовича, Ю. И. Полянского (1980) о В. А. Догеле. В нескольких публикациях (Северцов, Смирнов, 1969; Водопьянов, 1974) анализируется творчество выдающегося эволюциониста И. И. Шмальгаузена. Эволюционным взглядам Шмальгаузена посвящен специальный сборник из серии «История и теория эволюционного учения» (Л., 1974, вып. 2).

Инициатива создания настоящей монографии принадлежит К. М. Завадскому. С этой целью уже с 1968 г. под его руководством началась подготовительная работа. Завадским была проведена большая научно-организационная работа по определению структуры монографии и подбору авторского коллектива. В составлении и обсуждении структуры монографии, помимо членов редколлегии и авторов, приняли участие Н. Н. Воронцов, М. М. Камшилов, А. И. Куприцов, А. А. Малиновский, К. Л. Паавер, В. В. Скрипчинский, С. С. Хохлов, С. С. Шварц и другие крупные биологи-эволюционисты, а также сотрудники сектора истории биологии Института истории естествознания и техники АН СССР.

Одним из начальных мероприятий по созданию монографии было проведение в 1973 г. симпозиума о состоянии эволюционной теории в СССР в 1922—1926 гг., материалы которого опубликованы в периодическом сборнике «Наука и техника. Вопросы истории и теории» (Л., 1972, вып. VII, ч. 2). Материалы по истории исследований эволюционных проблем в СССР публиковались и в последующих выпусках этого сборника, а также в серии изданий «История и теория эволюционного учения» (1973, 1974, 1975), «Из истории биологии» (1971, 1973, 1975), «Историко-биологические исследования» (1978, 1980), в сборниках «Вопросы развития эволюционной теории в XX веке» (1979) и «Проблемы новейшей истории эволюционного учения» (1981).

После безвременной кончины К. М. Завадского осуществление замысла по написанию монографии взяли на себя сотрудники руководимого им сектора истории и теории эволюционного учения Института истории естествознания и техники. При ее подготовке были использованы идеи, высказанные Завадским на предварительном этапе работы.

Научно-организационная и редакторская работа по всей монографии проведена Э. И. Колчинским и А. Б. Георгиевским, по отдельным главам — Я. М. Галлом, Э. Н. Мирзояном, З. М. Рубцовой, организационная и техническая — Л. В. Чесновой, И. Б. И, С. А. Орловым, Т. С. Товбиной, список литературы подготовлен Л. Н. Хахиной и З. М. Рубцовой, иллюстрации и именной указатель Л. Н. Хахиной.

Редакторы выражают благодарность В. В. Бабкову, Л. Я. Боркину,

А. Д. Брауну, Б. Ф. Ванюшину, Н. Н. Воронцову, А. Е. Гайсиновичу, Г. Ф. Гаузе, С. М. Гершензону, А. М. Гилярову, В. Н. Гутиной, И. С. Даревскому, А. В. Иванову, Л. З. Кайданову, Л. В. Крушинскому, А. В. Лапо, Е. И. Лукину, К. В. Манойленко, В. И. Назарову, Т. А. Работнову, Я. Я. Рогинскому, А. К. Скворцову, Я. И. Старобогатову, К. Л. Пааверу, Л. П. Татаринову, Э. С. Терехину, Г. Х. Шапошникову, принимавшим участие в рецензировании отдельных глав. Особенная благодарность Д. В. Лебедеву, М. М. Голлербаху и О. А. Скарлато, взявшим на себя труд по рецензированию всей книги.

ЧАСТЬ I. ЭВОЛЮЦИОННАЯ ТЕОРИЯ ПОСЛЕ ДАРВИНА

ГЛАВА 1. ГЛАВНЫЕ ЭТАПЫ РАЗВИТИЯ ЭВОЛЮЦИОННОЙ ТЕОРИИ [1]

ПЕРИОДИЗАЦИЯ РАЗВИТИЯ ЭВОЛЮЦИОННОЙ ТЕОРИИ

«Происхождение видов» Ч. Дарвина занимает особое место в истории биологии. Его опубликование в 1859 г. (Дарвин, 1939) означало поворотный момент в развитии всей биологии, связанный с крушением господствовавшей ранее концепции постоянства органических форм. Отныне эволюционная идея окончательно укоренилась в биологии, что привело к возникновению новых отраслей наук, основанных на применении исторического метода. Окончательно оформилась и новая особая отрасль биологии — эволюционная теория, предметом которой стало изучение факторов, движущих сил и закономерностей исторического развития живой природы. Приняв форму дарвинизма, идея эволюции стала на вполне научную почву.

Сформулированные ранее гипотезы эволюции Э. Дарвина, Ж.-Б. Ламарка, М. Чемберса и других не только не завоевали признания среди биологов, но, напротив, вызвали у них скептическое и даже отрицательное отношение к самой идее эволюции. Постепенное накопление прямых и косвенных доказательств реальности процессов органической эволюции в области систематики растений и животных, морфологии и эмбриологии животных, биогеографии и палеонтологии также не наносило существенного ущерба господствовавшим метафизическим и креационистским концепциям в додарвиновской биологии. Фундаментальные открытия в области биологии во второй половине XVIII—первой половине XIX в. лишь подготавливали почву дарвинизму, и эти годы должны рассматриваться как период создания научных предпосылок для возникновения эволюционной теории.

Проблема периодизации развития эволюционной теории как системы знаний, имеющей специфический предмет и собственные методы исследования, берет начало от времени оформления ее в самостоятельную отрасль биологии после 1859 г. Для выделения главных этапов развития науки критериями должны служить прежде всего капитальные открытия и обобщения в познании факторов, движущих сил и закономерностей органической эволюции, а также переломы, связанные с внедрением новых методик исследования. При этом необходимо учитывать определенные изменения ее проблематики, обусловленные сложными процессами дифференциации и интеграции отраслей знаний внутри биологии. Часть проблем, связанных с изучением отдельных сторон эволюционного процесса и его факторов, окончательно становилась предметом самостоя-

[1] Глава подготовлена к печати Э. И. Колчинским на основе опубликованных работ К. М. Завадского (1971, 1973, 1974), К. М. Завадского и М. Т. Ермоленко (1972), архивных материалов Завадского и личных бесед с ним. К этим материалам были сделаны дополнения.

тельных дисциплин. Наряду с этим появились такие, например, проблемы, как учение об эволюции биосферы, изменения в процессе эволюции ее факторов и движущих сил, управление эволюционным процессом в современных условиях. Доказательство же самого факта эволюции в значительной степени утратило свое значение, превратившись из научной проблемы преимущественно в учебную.

Развитие эволюционной теории в значительной степени зависело от прогресса исследований в других отраслях эволюционной биологии. Учение Дарвина послужило мощным толчком для формирования таких наук, как экология, биоценология, эволюционная морфология, а в XX в. генетика, в которых стали быстро накапливаться данные об отдельных факторах и закономерностях эволюции. Глубокое изучение каждого фактора эволюции в отдельности, достигнутое с помощью особых методик, естественно, не могло не повлиять в дальнейшем и на развитие общих представлений о каузальных основах и закономерностях эволюционного процесса в целом, на уточнение и углубление их.

Дарвин создал научную теорию эволюции благодаря грандиозному синтезу всех современных ему отраслей биологии. Тем самым он показал, что успех ее дальнейшего развития зависит от синтеза и всестороннего учета биологических знаний. Это важнейшее положение было осознано далеко не всеми биологами, занимавшимися после Дарвина разработкой теории эволюции. В условиях нараставшей специализации и дифференциации наук объять все сокровища биологических знаний одному человеку становилось затруднительным. Новые открытия в отдельных отраслях биологии нередко на первых порах противопоставлялись учению об естественном отборе и порождали ошибочные гипотезы, в которых односторонне выделялась роль какого-нибудь фактора эволюции (например, мутационная или модификационная изменчивость, миграция, изоляция и т. д.). Все это подчас порождало кризисные явления в эволюционной теории.

При периодизации истории эволюционной теории необходимо учитывать и большое разнообразие гипотез, число которых резко возрастало в отдельные периоды. Большинство из них претендовало на роль «новой теории эволюции», призванной окончательно опровергнуть дарвинизм и заменить его как якобы устаревший. Эти гипотезы различались между собой по трактовке движущих сил эволюции (автогенез, эктогенез, селектогенез); по истолкованию факта направленности эволюции (адаптациогенез, ортогенез, инерциогенез, финализм); по величине элементарного эволюционного изменения (градуализм, неокатастрофизм, мутационизм); по характеру исходных преобразований (гибридогенез, симбиогенез, сегрегациогенез, теория эмерджентной эволюции). Такое обилие различных гипотез в области эволюционной теории, противоположных друг другу в том или ином отношении, свидетельствует об объективных трудностях познания, многие из которых в дальнейшем были преодолены. Однако и сейчас встречаются попытки гальванизировать уже давно отвергнутые концепции эволюции. Все это порождает дополнительные сложности при выделении главных периодов в развитии эволюционной теории за стодвадцатилетнюю историю ее существования.

Учитывая сказанное, все развитие эволюционной теории можно подразделить на следующие семь периодов.

Первый период — вторая половина XVIII—первая половина XIX в. — характеризовался постепенным накоплением разрозненных доказательств эволюционного процесса и формированием отдельных эволюционных представлений. В середине этого периода в 1809 г. была создана первая целостная концепция эволюции Ламарка (1935, 1937).

Второй период, начавшийся с опубликования «Происхождения видов» Дарвина (1859), следует оценить как время революционного перелома, связанного с утверждением эволюционной идеи в биологии, в течение которого борьба шла между сторонниками идеи постоянства видов и еще немногочисленными эволюционистами. Это был очень короткий период, длившийся примерно 5 лет. Со второй половины 60-х годов эволюционная идея уже практически полностью господствует в биологии, а рецедивы креационизма становятся редким явлением и уже не рассматриваются в рамках науки.

Третий период — с 1865 г. до конца XIX в. — отмечен распространением дарвинизма и других эволюционных концепций и борьбой между ними. На основе эволюционной идеи и исторического метода возникает целый комплекс наук эволюционной биологии (филогенетическая систематика, эволюционная морфология и анатомия, эволюционная эмбриология, эволюционная биогеография, эволюционная палеонтология). Идея развития из общей научной абстракции становится отправным пунктом множества конкретных исследований, превратившись в новый могучий руководящий метод научной работы биологов. Вместе с тем систематическое экспериментальное исследование отдельных факторов и движущих сил органической эволюции только начиналось. Биология XIX в. обладала еще очень скудными знаниями о генетической и экологической структуре вида, о внутривидовых отношениях и видообразовании.

Четвертый период, начавшийся с переоткрытия законов Г. Менделя (1900), продолжался более двух десятилетий и отличался крайней противоречивостью тенденций. С одной стороны, началось систематическое экспериментальное изучение отдельных факторов и движущих сил эволюции, а с другой — наметился кризис эволюционизма, столкновение новых данных и обобщений генетики не только с доктринами ламаркизма, но и с учением о естественном отборе. В эти годы произошло формирование фронта генетического антидарвинизма, а также резкое усиление нападок на дарвинизм со стороны неоламаркистских, неокатастрофистских и телеологических концепций эволюции.

Пятый период охватывает 20—30-е годы XX в. В эти годы начались специфические процессы разложения генетического антидарвинизма, происходило создание новых направлений генетики и экологии, в рамках которых шел синтез этих наук с дарвинизмом. Этими направлениями стали генетика популяций, эволюционная цитогенетика, генэкология и геногеография, исследование эволюционного значения малых мутаций, отдаленной гибридизации и полиплоидии, исследование разных форм изоляции, экспериментальное изучение и математическое моделирование борьбы за существование и естественного отбора, детальное изучение генетической и экологической структуры вида и т. д. Однако все еще были широко распространены концепции, отрицавшие творческую роль естественного отбора.

Главной чертой шестого периода, продолжавшегося с конца 30-х до второй половины 50-х годов, было формирование и развитие современного дарвинизма, который часто называют «синтетической теорией эволюции» (СТЭ). Современный дарвинизм формировался трудами многих ученых из разных стран (см.: Завадский, 1971) путем интеграции знаний о факторах, движущих силах и закономерностях эволюции, добытых в разных отраслях эволюционной биологии. Учение о естественном отборе как движущей силе эволюции и популяции, как элементарной единице эволюционного процесса стало теоретическим стержнем этого синтеза. В этом отношении современный дарвинизм отличается от всех

предшествующих теорий эволюции, признававших элементарной единицей эволюции особь, индивид.

Начало седьмого, современного, периода в развитии эволюционной теории может быть датировано второй половиной 50-х годов. Он связан с фундаментальными открытиями в области изучения биохимических и молекулярно-генетических основ эволюции, широким применением математических и кибернетических методов для изучения процессов органической эволюции, разработкой учения об основных уровнях организации живых систем, их соподчинении и сопряженной эволюции. Характерной чертой этого периода является также разработка новых разделов эволюционной теории, посвященных эволюции биосферы и биогеоценозов, эволюции факторов, движущих сил и закономерностей самой эволюции и созданию частных теорий эволюций, учитывающих своеобразие эволюционного процесса у отдельных крупных таксонов. Важнейшей задачей эволюционной теории становится изучение особенностей эволюционного процесса в условиях научно-технической революции, когда деятельность человека стала главным фактором преобразования биосферы.

Естественно, что предлагаемая периодизация требует еще дальнейшего уточнения и разработки.

ФОРМИРОВАНИЕ ЭВОЛЮЦИОННОЙ ИДЕИ В БИОЛОГИИ

Отдельные элементы учения об эволюции встречаются во многих трудах естествоиспытателей и философов XVIII в. В сочинениях известных французских натуралистов Ж. Бюффона, Ш. Боннэ, Н. Маршана приводился целый ряд доводов о возможности изменения низших таксономических единиц под действием климата, условий местообитания, пищи, упражнения и неупражнения органов, одомашнивания и т. д. Даже К. Линней, сделавший столь много для утверждения в биологии идеи постоянства видов, в последних изданиях «Системы природы» и «Видов растений» допускал гибридогенное происхождение не только видов, родов, но и семейств. Первые попытки построения естественной системы организмов приводили к выводу о том, что сходство видов является показателем их родства (Ж. Бюффон, П. Паллас и др.). О закономерном усложнении организации растений и животных свидетельствовало учение о «лестнице существ» Ш. Боннэ, Ж. Робинэ, П. Палласа. Для развития представлений об изменяемости видов и их эволюции определенное значение имели работы сторонников концепции эпигенеза, и прежде всего К. Вольфа. Однако первая попытка объединить эти разрозненные элементы идеи эволюции в целостную эволюционную концепцию была предпринята в начале XIX в., в 1809 г., Ламарком.

Разрабатывая целостную систему взглядов об эволюции, Ламарк объяснял прогресс организации от простейших до высших форм существованием особой «силы», действующей автономно от среды, непрерывно и постепенно, строго равномерно (пропорционально времени). Эта сила целенаправленно управляет усложнением организации и обусловливает неизбежный переход от одной ступени организации к другой. И хотя Ламарк истолковывал эту силу как закон природы, но под природой он понимал совокупность основных законов бытия и развития, созданных творцом. Тем самым «закон градации» Ламарка явился прообразом всех идеалистических законов «целестремительности», «автономического ортогенеза» и т. д., толковавших движущие силы прогресса автогенетически и телеологически.

Разнообразие же форм в пределах одной ступени организации Ламарк объяснял приспособлением организмов к внешней среде путем наследования приобретенных признаков. Центральная проблема эволюционного учения — механизмы выработки новых приспособлений — не только не была им решена, но и была неправильно поставлена. Процесс, совершающийся внутри вида на протяжении многих поколений, рассматривался Ламарком как физиологический или волевой акт отдельно взятого организма. Он утверждал, что в пределах первой ступени организации действует прямое приспособление и среда выступает непосредственной причиной всего разнообразия форм. Более совершенные, но еще «донервные» животные изменяются уже несколько иначе, через питание. С появлением нервной системы влияние внешней среды приобретает косвенный и опосредованный характер. Изменения среды вызывают изменения потребностей животных, их привычек, что и обусловливает изменения в употреблении того или иного органа, а в результате и адекватное изменение его формы, которое наследуется. В связи с этим Ламарк придавал особое значение упражнению и неупражнению органов как главной причине адаптивных преобразований у высших животных. Иначе он объяснял эволюцию пассивных адаптаций и образование новых органов, прибегая здесь к помощи таких нематериальных факторов, как «напряжение внутреннего чувства», «волевое усилие» и т. д.

Таким образом, Ламарк не дал естественнонаучного объяснения движущих сил эволюции и ее главного результата — целесообразности в живой природе. По существу он постулировал ее изначальность и абсолютный характер. Именно «в этом суть Ламарка», писал Ф. Энгельс (Маркс К., Энгельс Ф., Соч., т. 20, с. 524), указывая на телеологическую трактовку причин эволюции в концепции Ламарка. Проблему изменяемости видов Ламарк также не решил, так как отрицал реальность видов. Можно сказать, что учение Ламарка содержало в «зародыше» все будущие антидарвиновские концепции эволюции. Его концепция не дала правильного решения ни одной из основных проблем эволюционной теории. Натурфилософский способ рассуждения, а также слабая фактическая обоснованность гипотезы Ламарка не способствовали ее популярности среди ученых первой половины XIX в. Большинство естествоиспытателей солидаризировалось с аргументированной критикой наивных натурфилософских эволюционных построений, данной в работах Ж. Кювье (Cuvier, 1812) и Ч. Лайеля (Lyell, 1832). Как подчеркивал сам Дарвин, концепция Ламарка не оказала никакого влияния на создание теории эволюции. Лишь после победы эволюционной идеи в биологии, обеспеченной учением о естественном отборе, она была извлечена из забвения и использовалась с разными целями, в том числе и для противопоставления ее дарвинизму.

Гораздо большее значение для подготовки дарвиновской теории эволюции имели фундаментальные данные и обобщения, сделанные во всех специальных отраслях биологии и смежных естественноисторических науках (систематике, сравнительной анатомии и морфологии, сравнительной эмбриологии, палеонтологии, биогеографии, исторической геологии), а также в практике животноводства и растениеводства. Трудно переоценить в этой связи учение о естественных группах животных и растений, идею единства плана строения в пределах крупных групп организмов (К. Бэр, Ж. Кювье, Ж. Сент-Илер); учение об аналогичных и гомологичных органах (Р. Оуэн); открытие законов эмбрионального развития (К. Бэр, И. Меккель, М. Ратке, Р. Ремарк, Э. Серра); установление смены форм жизни на протяжении предшествующих геологических эпох (Л. Агассис, А. Броньяр, Ж. Кювье, Д'Орбиньи); биогеографические исследования (Г. Бронн, А. Гумбольдт, А. Декандоль, К. Ф. Рулье, Н. А. Северцов, Ф. Унгер,

Э. Форбс); утверждение концепции развития в исторической геологии (К. Гофф, Ч. Лайель, Ч. Дарвин). И хотя не все авторы этих открытий придерживались эволюционных взглядов, своими работами они объективно прокладывали дорогу для победы эволюционной идеи в биологии, накапливая и систематизируя факты, которые могли получить естественнонаучное объяснение лишь с позиции эволюционизма. Широкое распространение сравнительного метода исследования в биологии, резко возросшая точность методов лабораторных и полевых исследований также способствовала сбору надежных доказательств реальности процесса эволюции.

Для успеха идеи эволюции не хватало самого главного — раскрытия способов, которыми совершается эволюция. Эти доказательства были даны Дарвином.

УЧЕНИЕ ДАРВИНА И БОРЬБА ЗА УТВЕРЖДЕНИЕ ЭВОЛЮЦИОННОЙ ИДЕИ

Эволюционные представления Дарвина сложились во время кругосветного путешествия на корабле «Бигль» (1831—1836). Однако потребовалось более двух десятилетий кропотливого труда по сбору литературных и музейных материалов, а также оригинальных экспериментальных исследований для всестороннего обоснования и развития гипотезы естественного отбора. При этом особая роль принадлежит работам Дарвина над учением об искусственном отборе как главном методе выведения новых пород домашних животных и сортов культурных растений в процессах доместикации и селекции. Используя в качестве модели механизм действия искусственного отбора и опираясь на данные самых различных отраслей биологии этого времени, Дарвин смог вскрыть подлинные причины эволюционного развития. Он убедительно показал, что оно осуществляется посредством естественного отбора, главнейшими факторами которого выступают неопределенная изменчивость, геометрическая прогрессия размножения и борьба за существование. И хотя в распоряжении Дарвина еще не было прямых доказательств существования естественного отбора в природе, он привел такое количество косвенных данных, что выдвинутая им гипотеза убедила биологов в реальности исторических изменений органических форм.

Учение о естественном отборе объяснило причины формирования видов растений и животных со всем комплексом сложных структур и функций, присущих каждому из них, а следовательно, и причины современного многообразия органического мира. В рамках этой теории проблема органической целесообразности, и прежде всего приспособленности организмов к условиям существования, получила последовательное естественнонаучное истолкование. В этом К. Маркс видел одну из главных заслуг дарвинизма, подчеркивая, что «здесь впервые не только нанесен смертельный удар „телеологии“ в естествознании, но и эмпирически объяснен ее рациональный смысл».[2] Вместе с тем был вскрыт и относительный характер органической целесообразности.

Дарвинизм прокладывал пути и для изучения основных филогенетических закономерностей эволюции, и к решению вопросов о движущих силах прогрессивной эволюции, о неравномерности темпов эволюции, ее необратимости и т. д. Особое значение имеет обоснованный Дарвином принцип расхождения признаков, согласно которому борьба за существование и естественный отбор ведут ко все нарастающей дивергенции ранее

[2] *Маркс К., Энгельс Ф.* Соч., т. 30, с. 475.

сходных форм, а следовательно, и к постепенному увеличению разнообразия органического мира. Принцип дивергенции объяснял существующую иерархию таксонов и позволял провести их естественную классификацию, построенную на филогенетических связях.

Важно отметить и громадное мировоззренческое значение дарвиновской концепции происхождения человека. И хотя сам Дарвин был далек от трудовой теории происхождения человека, предложенной впоследствии Ф. Энгельсом, в его работах отмечались специфические особенности движущих сил антропогенеза, обусловивших становление характерных человеку свойств. Тем самым были заложены предпосылки для разработки вопроса о закономерностях перехода органической эволюции в социальную. В учении Дарвина основоположники марксизма видели важнейшую естественнонаучную основу диалектико-материалистической теории развития. «Какие бы превращения ни предстояли еще этой теории в частностях, — писал Энгельс, — но в целом она уже и теперь решает проблему более чем удовлетворительным образом».[3] Оценивая значение переворота, совершенного Дарвином, Шмальгаузен писал: «...как всякое действительно крупное достижение человеческой мысли дарвинизм, с одной стороны, послужил чрезвычайно мощным толчком для развития всех биологических дисциплин, и, с другой стороны, сама эволюционная теория подлежала дальнейшей разработке и подъему на высший уровень...» (1939, с. 204). Естественно, что воздействие дарвинизма на развитие всей биологии и формирование эволюционных направлений в основных ее отраслях происходило позднее — во второй половине 60-х годов и в последующие годы. Первой же задачей, вставшей перед эволюционистами, была защита этого учения и распространение его.

После опубликования «Происхождения видов» довольно быстро сформировалась группа биологов — защитников дарвинизма. Среди них были: Г. Бейтс, Т. Гексли, Дж. Гукер, А. Уоллес (Англия), К. Гегенбаур, Э. Геккель, Ф. Мюллер (Германия), Г. Зейдлиц, А. О. и В. О. Ковалевские, И. И. Мечников, И. М. Сеченов, К. А. Тимирязев (Россия), А. Грей (США). Именно они сыграли главную роль в дискуссии с консервативно настроенными естествоиспытателями, а также представителями клерикальных кругов, выступившими против теории эволюции. Полемика еще не касалась вопроса о причинах и движущих силах эволюции и была всецело сосредоточена на вопросе о реальности эволюции.

Против идеи эволюции в разных странах выступали крупнейшие ученые разных специальностей — геологи Ч. Лайель, А. Седжвик, палеонтологи Л. Агассис, Р. Оуэн, Ф. Пикте, биологи Г. Бронн, С. Карпентер, А. Катрфаж, Г. Меррей, А. Мильн-Эдвардс, П. Флуранс и др. Их аргументация не была оригинальной и основывалась на старых доводах Ж. Кювье, Ч. Лайеля или на чисто теологических соображениях.

После бурной, но очень короткой дискуссии вся система креационистских взглядов в биологии рухнула. С тех пор антиэволюционизм из господствующей концепции превратился в очень редко встречающееся явление.

ПРОБЛЕМАТИКА ИССЛЕДОВАНИЙ ВО ВТОРОЙ ПОЛОВИНЕ XIX ВЕКА

Начало третьего периода (1864—1865) связано с выходом в свет первых работ, популяризировавших, защищавших и развивавших учение Дарвина. Примерами могут служить статьи К. А. Тимирязева (1864) и М. А. Антоновича (1864), а также работы по применению эволюционных

[3] Там же, т. 20, с. 512.

идей Дарвина к разработке проблем морфологии, эмбриологии, палеонтологии, например книга Ф. Мюллера «За Дарвина» (Müller, 1864), монография Э. Геккеля «Всеобщая морфология организмов» (Haeckel, 1866), и др. Наряду с этим появились и работы Э. Зюсса (Süess, 1863), А. Келликера (Köllicker, 1864), К. Негели (Nägeli, 1865), Р. Оуэна (Owen, 1868), С. Майварта (Mivart, 1871) и др., в которых дарвинизм впервые подвергался критике с позиций других концепций эволюции.

Для развития эволюционного учения этого периода характерно следующее.

Во-первых, широкое распространение эволюционной идеи в биологии и создание на основе исторического метода новых отраслей биологии. Основные интересы эволюционистов концентрировались на общих вопросах «большой филогении» (происхождение крупных таксонов и выяснение родственных связей между ними, поиски переходных форм, органообразование и т. п.). Доминирующее значение приобрело филогенетическое направление, конечная цель которого — построение родословного древа, а основной метод — «тройной параллелизм». В эти годы было сделано много палеонтологических открытий, явившихся важными доказательствами эволюции и стимулировавших развитие филогенетического направления (в 1861 г. — ископаемая первоптица, в 1866 г. — «филогенетический ряд» ископаемых раковин Planorbis, в 70—80-е годы — знаменитые «паллюдиновый ряд» и «ряды форм» аммонитов, реконструкции эволюционных рядов третичных лошадиных, слонов и динотериев, китов и т. д., наконец, в 1891 г. — открытие яванского питекантропа). Были сформулированы важные закономерности эволюции. К их числу относятся: закон дивергенции, или адаптивной радиации Ч. Дарвина, В. О. Ковалевского, закон адаптивных и инадаптивных путей эволюции В. О. Ковалевского, принцип сходства ранних стадий эмбриогенеза у беспозвоночных и позвоночных животных А. О. Ковалевского, И. И. Мечникова, «биогенетический закон» Ф. Мюллера—Э. Геккеля, принцип неспециализированности предковых форм Э. Копа, закон необратимости эволюции Л. Долло, принцип мультифункциональности и эволюции органов путем смены функций А. Дорна, принцип субституции органов Н. Клейненберга, закон ранней закладки прогрессивных органов Э. Менерта и некоторые другие обобщения.

Во-вторых, изучение различных сторон органической целесообразности (проблемы адаптаций), основы решения которой были заложены Дарвином. Ей были посвящены труды многих эволюционистов этого периода, например работы Г. Бейтса, А. Вейсмана, Е. Паультона и А. Уоллеса о маскирующих (покровительственных), предупреждающих (отпугивающих) и лжепредупреждающих (миметических) окрасках насекомых. Появились ботанические и зоологические работы, посвященные тем или иным сторонам проблемы происхождения и эволюции различных приспособлений.

В-третьих, начало экспериментальных исследований элементарных факторов, движущих сил и отдельных шагов эволюции. Сам Дарвин был крупнейшим представителем экспериментального эволюционизма. Он поставил эксперименты по широкому кругу вопросов: от причин изменчивости у растений до выражения эмоций у животных. Все они были направлены на разработку одной проблемы — теории естественного отбора. В центре же экспериментальных исследований других биологов оказались вопросы об адаптивных перестройках организмов в онтогенезе и о наследовании приобретенных признаков. Эти эксперименты были призваны решить разгорающийся многолетний спор сторонников объяснения эволюции путем прямого приспособления с защитниками учения об эволюции на основе отбора неопределенных изменений.

В-четвертых, выдвижение различных ограничений и дополнений к теории Дарвина, а также формирование новых гипотез эволюции, отвергающих дарвинизм. В результате складывается несколько конкурирующих концепций эволюции.

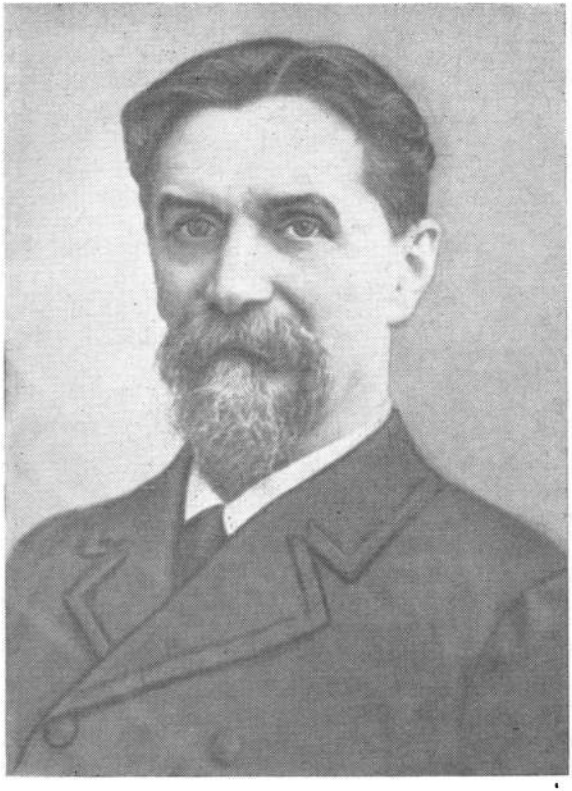
НАПРАВЛЕНИЯ ДАРВИНИЗМА В XIX ВЕКЕ

Вскоре после возникновения дарвинизма в нем начало формироваться несколько течений. Среди них можно выделить четыре основных (Завадский, Ермоленко, 1972; Завадский, 1973).

Прежде всего это классический дарвинизм, т. е. учение самого Дарвина и других биологов, признававших естественный отбор на основе неопределенной изменчивости и борьбы за существование главной причиной адаптациогенеза, видообразования и усовершенствования организации. Вместе с тем признавалось наследование приобретенных признаков в качестве подчиненного фактора эволюции. Сторонниками классического дарвинизма были Гексли, Ковалевские, Мюллер, Тимирязев, Уоллес (до середины 80-х годов) и др.

Другой разновидностью дарвинизма были воззрения, согласно которым прямое приспособление как механизм эволюции может действовать наряду с естественным отбором, а иногда по своему значению и приравниваться к нему. В результате получалось некоторое эклектическое сочетание дарвинизма с ламаркизмом, связанное с принижением, а иногда и с отрицанием творческой роли естественного отбора в эволюции. Наиболее типичными представителями этой разновидности дарвинизма были Э. Геккель и М. Неймайр. Это течение в дарвинизме было названо «геккелевским дарвинизмом» (Вагнер, 1911; Некрасов, 1926) или «ламарко-дарвинизмом» (Завадский, 1973). По своей сути оно близко к позиции Г. Спенсера.

Третье течение — неодарвинизм — возникло в середине 80-х годов. У истоков этого направления стояли А. Вейсман, Ф. Гальтон и А. Уоллес. В рамках неодарвинизма впервые была дана всесторонняя критика принципа наследования приобретенных признаков и обосновывалось положение о том, что действие этого фактора эволюции не только не доказано, но и немыслимо теоретически (Weismann, 1902). Отстаивая тезис о необходимости и достаточности принципа отбора для объяснения эволюции живого, Вейсман способствовал удалению из учения Дарвина чуждых ему принципов прямого приспособления и наследования приобретенных признаков. Тем самым неодарвинизм представляет собой определенный этап в развитии дарвинизма, связанный с окончательным размежеванием от ошибочных построений «наивного ламаркизма, который был до него общераспространенным убеждением, то есть веры в унаследование приобретенных свойств в духе соматогенных изменений» (Филипченко, 1977, с. 158). Вместе с тем в работах одного из самых ярких представителей неодарвинизма был ряд ошибочных положений, в частности полное отрицание роли ненаследственной изменчивости в эволюции и принятие концепции мозаичной эволюции. Эти недостатки эволюционной концепции Вейсмана дали некоторым авторам повод для характеристики его взглядов как антидарвинистских. Однако как Вейсман, так и другие сторонники неодарвинизма вели борьбу не против дарвинизма, а против механоламаркизма и гипотезы наследования приобретенных признаков. Как было показано в ряде работ (Лётер, 1970; Мозелов, 1971; Завадский, 1973), оценка неодарвинизма как формы антидарвинизма является ошибочной. Неодарвинизм сыграл важную роль в защите дарвинизма и в доказательстве творческой функции естественного отбора.



КЛИМЕНТ АРКАДЬЕВИЧ ТИМИРЯЗЕВ
(1843—1920)

В качестве четвертого направления выделяется совокупность взглядов, согласно которым теорию естественного отбора необходимо дополнить учением об изоляции. К их числу относятся миграционная гипотеза эволюции М. Вагнера (Wagner, 1868), гипотезы о роли, так называемых «физиологической изоляции» и «физиологического отбора» Дж. Роменса (Romanes, 1886) и др. Эти гипотезы были призваны преодолеть трудности, стоявшие перед учением о естественном отборе в связи с возражениями Ф. Дженкина о нивелирующем эффекте скрещивания. Однако авторы этих гипотез не только преувеличили значение миграции и различных форм изоляции в эволюции, но в итоге противопоставили их естественному отбору, допуская, что одна изоляция может быть причиной видообразования. Так, Дж. Гулик (Gulick, 1888) отводил естественному отбору второстепенную роль в формировании микрогеографических рас улиток *Achatinella*, приуроченных к отдельным лесным долинам на Гавайских островах. Миграция единичных особей и изолирующее действие открытых безлесных пространств, по мнению Гулика, вполне могли объяснить дифференциацию группы на мелкие расы.

ОСНОВНЫЕ ФОРМЫ НЕОЛАМАРКИЗМА

Неоламаркизм представляет собой конгломерат различных концепций, опирающихся или на гипотезу Ламарка в целом, или же на какие-либо стороны его учения. Все они, однако, прямо или косвенно исходили из

признания органической целесообразности изначальным свойством живого и стремились заменить или существенно ослабить принцип естественного отбора. По самым коренным вопросам эволюционной теории (субстрат эволюции, факторы и движущие силы, природа филогенетических закономерностей эволюции и т. д.) положения дарвинизма и неоламаркизма прямо противоположны. Идеи Ламарка, извлеченные из забвения после выхода в свет «Происхождения видов», оказались удобной платформой, объединяющей многочисленных противников естественного отбора.

Неоламаркизм включал четыре разновидности: 1) неоламаркизм (в подлинном смысле слова), связанный с попыткой возродить в модернизированном виде все основные стороны учения Ламарка; 2) ортоламаркизм, абсолютизирующий направленность эволюционного процесса, постулирующий его прямолинейность или даже изначальную запрограммированность; 3) механоламаркизм, сводивший весь процесс эволюции к прямому или функциональному приспособлению путем наследования приобретенных свойств; 4) психоламаркизм, выдвигавший в качестве главных факторов эволюции активность или разумность поведения животных, психику, память, волю или даже чисто мистические явления («клеточная душа», «жизненный порыв» и т. д. — Р. Земон, А. Паули, Г. Дриш, Я. Икскюль и др.).

Основателем неоламаркизма в целом был палеонтолог Коп, который основой эволюции считал специфический вид энергии, сходный с сознанием, — «анагенетическую энергию», проявляющуюся в «силе» роста и развития, или «батмизме» (Cope, 1887). Этой «силе» приписывались такие же функции, как и «закону градации форм» Ламарка: стремление к усложнению форм. В качестве дополнительных причин эволюции Коп, как и Ламарк, признавал также влияние физико-химических факторов среды и «упражнения и неупражнения органов». Но в отличие от Ламарка многопричинность эволюции в концепции Копа лишь кажущаяся, так как названные факторы являются формами проявления «батмизма». В своей попытке сочетать батмизм с естественным отбором Коп отводил последнему третьестепенную роль в эволюции, проявляющуюся преимущественно в элиминации нежизнеспособных вариаций и в процессах вымирания видов. Попытка Копа модернизировать учение Ламарка не только не избавила его от недостатков, но еще более усилила. Получилась весьма сложная смесь идей, многократно усложненных тяжелой терминологией и длинными натурфилософскими рассуждениями.

Столь же неудачной оказалась и другая попытка модернизации учения Ламарка (Nägeli, 1884). К. Негели впервые четко разграничивал организационные и приспособительные признаки. Эволюцию приспособительных признаков он объяснял врожденной способностью организмов целесообразно реагировать на внешние воздействия, в результате чего возникает система ненаследственных приспособительных признаков, названных им модификациями. Эволюция же организационных признаков, связанных с идиоплазмой (наследственной основой), по мнению Негели, совершается на основе внутреннего «принципа совершенствования».

Основу ортоламаркизма составила идея Ламарка о существовании особого принципа или закона, действующего прямолинейно, в сторону повышения уровня организации независимо от влияния внешней среды. Ортоламаркисты признавали главной движущей силой эволюции какие-то таинственные «филетические законы роста» (Т. Эймер) или же «закон внутреннего стремления к прогрессу» (А. Годри). Приверженцами ортоламаркизма стали многие палеонтологи. Выдавая основные следствия, результаты эволюции за ее причины, они объявляли причиной существования определенных направлений в эволюции тех или иных признаков «за-

кон направленности эволюции», имеющий телеологическую и автогенетическую природу.

Основоположником механоламаркизма обычно считают Г. Спенсера, который трактовал эволюцию как приспособительные изменения организмов, идущие путем или прямого уравновешивания организма со средой («прямое приспособление»), или косвенного — через естественный отбор, определяемого Спенсером как «переживание наиболее приспособленного» (Spenser, 1864). Спенсер считал, что в ходе прогрессивной эволюции функции естественного отбора постепенно ограничивались и он превращался в элиминирующий фактор. Творческая же роль постепенно полностью переходила к наследованию приобретенных признаков. Не рассматривая другие стороны эволюционных воззрений Спенсера (принципы дифференциации и интеграции, постановка проблемы «эволюция эволюции» и др.), отметим только, что его доктрина о «двух способах уравновешивания», на первый взгляд, кажется довольно близкой к взглядам не только Геккеля, но и самого Дарвина, высказанных им в 70-е годы. Однако в отличие от Дарвина Спенсер считал действие естественного отбора крайне неэффективным, чем объяснял медленные темпы эволюции низших организмов. Свое понимание сущности эволюционного процесса Спенсер позже дополнил в работах «Недостаточность естественного отбора» (1894) и «Факторы органической эволюции» (1886), вызвавших полемику с Вейсманом.

В последней трети XIX в. были предприняты попытки экспериментально проверить возможность эволюции путем прямого приспособления на основе наследования приобретенных признаков. Интересные данные по морфогенной роли среды были получены в экспериментальной морфологии растений (Г. Бонье, Г. Клебс, Ж. Костантен, Н. Ф. Леваковский). В ходе многочисленных опытов была доказана возможность широкого воздействия на организм в период его индивидуального развития, но доказательств возникновения новых, наследственно закрепленных адаптаций они, конечно, дать не могли. Таких доказательств не представили ни эксперименты Г. Дорфмейстера по воспитанию куколок бабочки — крапивницы при различной температуре, ни экспериментальные работы В. И. Шманкевича и К. Земпера по культивированию рачка Artemia salina в средах разной солености. В опытах по переливанию крови от черных кроликов к белым и наоборот Гальтон показал, что это переливание не сказывается на наследственности, а следовательно, тезис о наследовании приобретенных свойств не подтверждается (Galton, 1871). К такому же выводу пришел Вейсман (Weismann, 1883), проверяя возможность наследования травм у мышей.

Надо сказать, что для многих механоламаркистов было характерно стремление объединить идею прямого приспособления с принципом отбора. Так, ботаник Р. Веттштейн (Wettstein, 1898) объяснял происхождение сезонного диморфизма у растений то отбором рас, то прямым приспособлением. Другие же механоламаркисты активно боролись с дарвинизмом, полностью отвергая творческую роль естественного отбора.

ТЕЛЕОЛОГИЧЕСКИЕ КОНЦЕПЦИИ ЭВОЛЮЦИИ

Взгляды многих сторонников неоламаркизма (особенно Копа и Негели) в значительной мере были основаны на допущении телеологических факторов в качестве движущих сил эволюции. Однако наиболее последовательно идея телеологии отстаивалась в работах К. Бэра (Baer, 1876), А. Годри (Gaudry, 1878), А. Виганда (Wigand, 1874) и др. Лидером следует считать Бэра, который в серии статей, направленных против

дарвинизма, пытался дать логическое обоснование телеологическим принципам эволюции. Бэр рассматривал вселенную, и особенно органический мир, как результат развития, стремящегося к высшей цели и руководимого разумом. Целестремительность, по Бэру, является универсальным законом как эмбриогенеза, так и филогенеза, и обусловливает процесс усложнения организмов и увеличение гармоничности живого. Применяя понятие «цель» ко всей природе, Бэр имел «в виду имеющую сознание и волю сущность» (Baer, 1876, S. 82).

Примерами телеологического эволюционизма клерикального толка могут служить взгляды французского палеонтолога Годри, который утверждал, что «постоянная гармония управляет превращениями органического мира» (Gaudry, 1878, p. 257). Понятие же «постоянной гармонии» он отождествлял с «бесконечным Существом» (ibid., p. 1). В создании телеологических концепций эволюции приняли участие и философы-идеалисты. Так, ученик Шопенгауэра Э. Гартман в 1874 г. писал, что всеобщим фундаментом органической эволюции является телеологически действующий «внутренний закон развития», «между тем как отбору... во всех тех случаях, когда он может иметь место, отводится второстепенная роль — роль способствовать и помогать» (Гартман, 1909, с. 103). Без «руководства организующего принципа» (с. 163) не может действовать механизм имманентной телеологии. Финалистическая концепция эволюции может быть иллюстрирована взглядами немецкого ботаника Виганда (Wigand, 1874), который утверждал, что эволюционный процесс шел по затухающей кривой и ныне уже прекратился, так как иссякла «образовательная сила».

НЕОКАТАСТРОФИЗМ

В третий период развития эволюционной теории зародились и начали распространяться неокатастрофистские концепции эволюции. Фундаментом неокатастрофизма стало положение о внезапных вмешательствах в процессы эволюции факторов и причин, отличных от ныне действующих. Подобные представления впервые были высказаны Э. Зюссом (Süess, 1863). Приспосабливая идеи катастрофизма Кювье к новым временам, Зюсс рассматривал органическую эволюцию как чередование геологически продолжительных периодов стабильного существования таксонов с кратковременными периодами их массовых перечеканок. Причину последних он видел в действии физико-географических и климатических агентов, внезапно воздействующих на органический мир. Зюсс стал родоначальником эктогенетического неокатастрофизма.

В дальнейшем мысль о внезапно наступающих массовых перечеканках, ведущих к разовому возникновению новых таксонов, часто объединялась с признанием существования всеобщего «внутреннего закона развития», действующего импульсивно или проявляющегося только при определенном сочетании условий. Таковы были гипотезы «гетерогенного размножения» А. Келликера, С. Майварта о скачкообразном видообразовании, В. Ваагена о больших геологических мутациях, С. И. Коржинского о гетерогенезисе.

К неокатастрофизму ученые склонялись по разным причинам. Многие — из-за несогласия с теорией Дарвина об аккумулятивном действии естественного отбора как главной причине происхождения новых органов, другие — из-за трудностей при объяснении эволюции неадаптивных признаков, по которым подчас различаются те или иные таксоны, и т. д. Немало палеонтологов было убеждено, что пробелы в палеонтологической летописи, и особенно отсутствие переходных форм в основаниях стволов многих крупных таксонов, — прямое свидетельство пароксизмов, которые

возникают в геологически переломные эпохи и порождают новые формы. Часть сторонников неокатастрофизма правильно возражала против идей о полной равномерности темпов эволюции. Но проблема неравномерности разрабатывалась ими на основе одностороннего положения о прерывистости как основном законе эволюции.

В конце XIX в. идеи неокатастрофизма еще не получили того интенсивного развития, которое они имели в самом начале XX в. после работ Коржинского и Г. де Фриза.

ЭКСПЕРИМЕНТАЛЬНЫЕ ИССЛЕДОВАНИЯ ЕСТЕСТВЕННОГО ОТБОРА

Успехи эволюционной теории в первую очередь зависели от изученности движущих сил эволюции. Однако в течение почти 40 лет не было прямых доказательств как существования самого естественного отбора, так и той роли, которую отводили ему дарвинисты. В распоряжении самого Дарвина и его последователей были только косвенные доводы о существовании отбора в природе.

Прямые исследования естественного отбора были проведены лишь в конце XIX в. В результате биометрического обследования 136 воробьев, окоченевших после снежной бури на севере США, Г. Бемпес (Bumpus, 1897) установил, что ожившие 72 особи отличались от 64 погибших меньшими размерами тела и относительно более мощной грудной мышцей, т. е. лучшими полетными данными. Годом позже В. Уэлдон (Weldon, 1898) опубликовал результаты многолетних исследований популяции крабов (Carcinus maenas) из бухты Плимута в Англии. Наблюдение природных популяций и эксперимент показали, что избирательная гибель особей с более широкой головогрудью объясняется загрязнением их жаберной полости илом, поднимаемым со дна винтами пароходов и застаивающимся в огражденной бухте.

Следует особо отметить исследования школы английских зоологов-дарвинистов, которая, начиная с работ Бейтса, Уоллеса и Паультона, уже в течение целого века настойчиво изучает эволюцию окрасок животных под воздействием естественного отбора. Паультон и Сандерс еще в 1899 г. (Poulton, Saunders, 1899) сообщили о первых опытах с моделированием естественного отбора на бабочке — крапивнице. Эти опыты показали избирательную истребляемость бабочек птицами и подтвердили возможность селекционного происхождения покровительственной окраски.

Работы Бэмпеса, Паультона, Сандерса, Уэлдона, а также Цингера доказали существование естественного отбора как избирательно элиминирующего фактора. Экспериментальное подтверждение творческой функции естественного отбора произошло только в последующие периоды развития эволюционной теории.

ПЕРЕОТКРЫТИЕ ЗАКОНОВ МЕНДЕЛЯ И КРИЗИС ЭВОЛЮЦИОНИЗМА

Переоткрытие законов Менделя положило начало сложному периоду в развитии эволюционной теории из-за острейшей коллизии между данными и обобщениями генетики и концепцией о ведущей роли естественного отбора в эволюционном процессе. На первый взгляд, эта коллизия представляется странной, так как экспериментальная генетика устранила ряд трудностей, вставших перед теорией естественного отбора во второй половине XIX в. Данные экспериментальной генетики опровергли идею наследования приобретенных признаков, разрушив главные устои механоламаркистской доктрины эволюции. Менделизм устранил одно из основных

затруднений теории об аккумулятивном характере действия естественного отбора, оно было связано с гипотезой «заболачивающего» (swamping) эффекта скрещивания, якобы нивелирующего действие отбора. На это обстоятельство уже в то время обратил внимание Тимирязев (1908), а также Делаж и Гольдсмит (1916). Корпускулярная теория наследственности доказала, что единичные изменения полностью воспроизводятся в следующих поколениях. Генетика заменила спекулятивные гипотезы надежными доказательствами природы наследственности, обосновала понятие о гене и о хромосоме как носителе «вещества наследственности». Не меньшее значение имело также установление принципа чистоты гамет, законов доминирования, расщепления и сцепления признаков, доказательства существования мутационного процесса и разработка методов гибридологического анализа. Тем самым, как отмечал в 1926 г. С. С. Четвериков, «дарвинизм... получил в лице менделизма совершенно неожиданного и мощного союзника» (1968, с. 156).

Однако взаимоотношение дарвинизма с менделизмом началось с острого столкновения, обусловленного несколькими причинами. В период формирования генетики ее экспериментальные методы противопоставлялись представлениям из области эволюционного учения. «Мы не нуждаемся более в общих идеях об эволюции», — писал У. Бэтсон (Bateson, 1914, p. 642). Научное значение исторического метода в биологии отрицали и другие крупнейшие генетики — де Фриз, Р. Пеннет, Я. Лотси. Это порождало своеобразный эмпирический скептицизм в подходе к эволюционной проблематике.

Истолкование данных генетики с позиции принципа неизменности наследственной субстанции, по-видимому, было главной причиной, вызвавшей противопоставление генетики дарвинизму в первой четверти XX в. Данные гибридологического анализа, экспериментальное разложение гетерозигот на гомозиготные, далее не расщепляющиеся линии, получение инцухт-линий и чистых линий у растений-самоопылителей, отрицательные результаты первых попыток вызвать наследственные изменения под влиянием внешних условий привели к концепции постоянства генов и независимости их от воздействий внешней среды. Этот период в развитии генетики справедливо характеризуется как метафизический.

Существенным поводом для столкновения менделизма с дарвинизмом послужили результаты исследований эффективности отбора в чистых линиях фасоли, проведенные в 1903 г. В. Иоганнсеном. Отбирая фасоль по весу и размеру семян в течение нескольких поколений, он пришел к выводу о бессилии отбора в чистых линиях. Естественный отбор, по мнению Иоганнсена, может только сокращать уже имеющееся многообразие гетерозиготных комбинаций, но не может создать ничего нового.

Антидарвинистские истолкования основных данных генетики в первые два десятилетия ее развития породили ряд эволюционных концепций, названных генетическим антидарвинизмом (Завадский, 1973). В нем сложилось три направления: мутационизм, гибридогенез и преадаптационизм.

Мутационизм абсолютизировал значение крупных мутаций, ошибочно признавал существование «видообразовательной изменчивости», рассматривая ее в качестве единственной причины усложнения организации и эволюции вообще. Широкую популярность приобрела «Теория мутаций» де Фриза (de Vries, 1901—1903). Изучая изменчивость у ослинника (*Oenothera*) и наблюдая появление резко уклоняющихся форм, де Фриз выдвинул теорию скачкообразного видообразования, происходящего под влиянием автогенетических факторов. Отбор же выполняет чисто элиминирующую функцию, устраняя неудачные виды.

В отличие от мутационистов, сторонники гибридогенеза отрицали эво-

люционное значение мутаций и считали, что в основе эволюции лежит не новообразование, а перекомбинация неизменных генов (рекомбинативная изменчивость). За отбором признавалась лишь скромная роль браковщика неудачных комбинаций. Так, в 1905 г. Бэтсон пытался обосновать автогенетическую гипотезу «присутствия—отсутствия», согласно которой прогрессивная эволюция основана на утере или блокировании доминантных генов (Bateson, 1928). Эволюция в целом, по Бэтсону, есть «распаковка» изначального генокомплекса и его последовательное упрощение. Абсолютизация гибридизации как фактора эволюции легла в основу и широко известной гипотезы Лотси (Lotsy, 1916). Он также исходил из представлений о постоянстве генов и неизменности их гомозиготных систем, названных им истинными видами.

Согласно гипотезе преадаптации Кено (Cuénot, 1901), Девенпорта (Davenport, 1903), приспособление возникает в результате единичной мутации, случайно оказавшейся полезной в будущих условиях существования мутанта. Как полагал Девенпорт, главным актом эволюции является выбор мутантом подходящей среды. В преадаптационизме, так же как и в мутационных гипотезах, неправильно отождествлялся исторический процесс развития приспособления с возникновением мутаций и отвергалась творческая роль естественного отбора.

Кризис в эволюционной теории проявлялся не только в возникновении многих новых концепций эволюции, но и в усилении старых антидарвиновских концепций. В первой четверти XX в. среди биологов разных специальностей большой популярностью пользовался механоламаркизм. Одних привлекала в нем мнимая возможность моделировать процесс образования адаптаций, других — подчеркнуто эктогенетический характер, третьих — «очевидность» наследования приобретенных признаков.

Делались попытки экспериментально доказать наследование приобретенных свойств. Воздействуя различными агентами на онтогенез, стремились получить формы, сходные с природными. Так, Э. Фишер (Fischer, 1901) и М. Штандфус (Standfuss, 1902) действием необычных температур изменяли фенотипические особенности окраски бабочек. Возникновение температурных мутантов ошибочно рассматривалось иногда как наследование приобретенных признаков, как это было в опытах В. Тоуэра (Tower, 1918).

Одним из ярких представителей механоламаркизма был П. Каммерер (Kammerer, 1920). Пытаясь доказать, что признаки, приобретенные организмами в индивидуальной жизни, передаются по наследству, Каммерер прибегал к методикам многократного ампутирования и регенерации сифонных трубок (асцидии), принудительного изменения места откладки яиц (жаба-повитуха, древесная лягушка), изменения сроков рождения и фазы развития рождающейся молоди (альпийская и пятнистая саламандра), изменения окрасок действием освещения (разные виды моллюсков, земноводных, рептилий) и т. п.

В эти годы появились десятки других экспериментальных работ, в которых утверждалась возможность эволюции путем прямого приспособления (Г. Бонье на растениях, Р. Вольтерек на дафниях, Г. Пржибрам и Ф. Сэмнер на грызунах, А. Пиктэ на шелкопряде, и др.). Обстоятельная проверка и критический анализ использованного в этих опытах исходного материала и методик показали, что механоламаркистские выводы были ошибочными. Причины этих ошибок были различны. За наследование приобретаемых признаков в одних случаях принимался результат отбора в гетерозиготном материале, в других — отдельные мутантные формы, в третьих — длительные модификанты. Многие опыты оказались просто невоспроизводимыми. Все это привело к разочарованию в постулатах механо-

ламаркизма и переходу многих его сторонников на позиции дарвинизма (Ф. Сэмнер, Б. Ренш и др.).

Кризисное состояние эволюционизма стимулировало большое распространение различного толка автогенетических, телеологических, финалистических и других идеалистических концепций эволюции, претендующих на новизну и оригинальность. Их появление носило характер «взрыва» антидарвинизма. А. Бергсон (Bergson, 1907) выдвинул концепцию «творческой эволюции», основанную на признании ведущей роли «активности», имеющей психическую природу. Движущим началом эволюции, по Бергсону, выступает независимый от внешней среды «жизненный порыв», приводящий в итоге к «победе духа над материей». Эволюционный процесс носит предопределенный характер, что позволяет охарактеризовать его как финалистический. К числу финалистических и телеологических концепций относится и гипотеза ологенеза Д. Роза (Rosa, 1931).

Концентрированным выражением антидарвинизма первой половины 20-х годов стали номогенез Л. С. Берга (1922) и историческая биогенетика Д. Н. Соболева (1924), встретившие резкую критику советских биологов (см. гл. 3).

В 20—30-е годы появились автогенетические гипотезы эволюции, в которых делались попытки сочетать старые телеологические идеи с выводами генетики. Так, в гипотезе аристогенеза Г. Осборн (Osborn, 1934) использовал понятие «аристогенов» — вымышленных генов прогресса — и понятие внутреннего творческого порыва. Таковы же были и гипотезы аллелогенеза А. Лаббэ, апогенеза Г. Пржибрама и др. В это же время сформировались концепции ученых, пытавшихся с идеалистических позиций решить проблемы новообразований и целостности в эволюции. В теории эмерджентной эволюции С. Александера (Alexander, 1920), К. Ллойда-Моргана (Lloyd-Morgan, 1921), Дж. Вуджера (Woodger, 1929) эволюционный процесс трактовался как сумма немотивированных новообразований. По концепции холизма Я. Смэтса (Smuts, 1926), эволюция совершается под действием нематериального «фактора целостности», с необходимостью приводящего к усложнению органических форм.

В этот период произошло усиление и автогенетического неокатастрофизма. Это было связано прежде всего с решением вопроса о причинах неравномерности темпов эволюции и резких преобразований флор и фаун на границах геологических периодов. При этом интерпретация палеонтологических фактов, свидетельствующих в пользу существования переломов в истории органического мира, дополнялась иногда интерпретацией отдельных данных экспериментальной генетики («макромутации» по Р. Гольдшмидту, «онтомутации» по А. Дальку). Появились концепции неокатастрофизма, в основе которых лежали гипотезы о существовании трехфазных циклов в истории всего органического мира и отдельных филогенетических ветвей (Wedeking, 1920; Beurlen, 1933; Dacqué, 1935). Утверждалось, что на каждой фазе действуют специфические факторы (законы) эволюции, исчезающие при переходе от одной фазы к другой. Так, Э. Дакке считал, что только с признанием цикличности развития как необходимой формы филогенеза можно «ставить вопрос о причинах эволюции и показать различие этих причин на различных фазах цикла» (Dacqué, 1935, S. 114).

И в этот период сторонники неокатастрофизма признавали центральной фазой эволюции возникновение крупного таксона в результате внезапной «перечекапки» предковой формы путем «системных» мутаций и отводили борьбе за существование и естественному отбору незначительную роль в эволюции. Считалось, что они действуют лишь на заключительных фазах филогенеза и приводят к незначительным видоизменениям, к «до-

шлифовке» уже готовой адаптивной формы, либо к вымиранию обреченного таксона. Предлагаемые гипотезы о сменах факторов (законов) эволюции оказались неудовлетворительными, так как основывались на телеологических и макромутационных представлениях. Не последнюю роль в распространении «моды» на антидарвинизм играли философские шатания и мировоззренческий кризис начала XX века, проанализированный В. И. Лениным в «Материализме и эмпириокритицизме» в 1908 году.

Под влиянием общей обстановки, сложившейся в биологии начала XX в., многие ученые, в том числе и историки биологии, приходили к выводу об окончательной ликвидации дарвинизма. Отдавая будущее автогенетическим и телеологическим концепциям эволюции, Э. Радль (Radl, 1909) писал, что не существует и малейшей возможности для возрождения дарвинизма. Другой авторитетный историк биологии Э. Норденшельд (Nordenskiöld, 1926) пришел к следующему неутешительному итогу: «Историю биологии можно было бы закончить описанием уничтожения дарвинизма» (S. 586).

Эти мнения об «уничтожении», «гибели» и «смерти» дарвинизма не соответствовали действительности: дарвинизм переживал сложный период, число его противников сильно возросло, однако эту доктрину не только защищали многие выдающиеся ученые, но она продолжала сохранять значение теоретического базиса для многих эволюционных исследований, в том числе и в области макроэволюции. Примером плодотворной разработки проблем макроэволюции с позиций дарвинизма могут служить работы А. Н. Северцова (1910, 1912), в которых был впервые предложен очерк теории филэмбриогенеза и намечались новые пути для изучения взаимоотношений эволюции онтогенеза и филогенеза (см. подробнее гл. 2, 3 и 25). Именно в эти годы Северцовым закладывались основы современных представлений о макроэволюции, которые в дальнейшем вошли в синтетическую теорию эволюции. В начале кризисного периода на позициях дарвинизма оставались такие выдающиеся эволюционисты как А. Вейсман, Э. Геккель, Л. Долло, Э. Ланкастер, А. Уоллес и др. Особенно прочны традиции дарвинизма оказались в России, где продолжали плодотворно работать дарвинисты М. А. Мензбир, И. И. Мечников, А. М. Никольский, А. П. Павлов, М. В. Павлова, К. А. Тимирязев, В. М. Шимкевич и др. (см. подробнее гл. 2). В защиту дарвинизма выступали и биологи нового поколения (Э. Гудрич, Л. Плате, Д. Скотт, П. П. Сушкин и др.). В разработке проблемы вида в этот период выделяются работы В. Л. Комарова, И. К. Пачоского, А. П. Семенова-Тян-Шанского, которые были выполнены с позиции дарвинизма или с позиции промежуточных между дарвинизмом и механоламаркизмом.

В эти годы продолжалось и исследование естественного отбора. Так, в 1904 г. А. Чеснола в опыте с богомолами (*Mantis religiosa*) показал, что соответствие окрасок фона и насекомых значительно повышает шансы их выживания. Классическим образцом изучения видообразования на основе естественного отбора была признана монография Н. В. Цингера «О засоряющих посевы льна видах *Camelina* и *Spergula* и их происхождении» (1909) (см. гл. 2). В опытах К. Суиннертона (Swinnerton, 1916) выяснилось, что насекомоядные птицы являются факторами отбора насекомых по признаку предостерегающей окраски. Эти данные впоследствии были подтверждены опытами Дж. Мортона (Morton, 1932). Избирательный характер смертности шелкопрядов на стадии куколки был продемонстрирован в опытах Г. Крэмптона (Grampton, 1905).

Работой Дж. Гаррисона (Harrison, 1920) с пяденицей (*Oporabia autumnata*) было положено начало целому направлению исследований роли отбора в эволюции так называемого индустриального меланизма бабочек и

внутривидового, генетически обусловленного полиморфизма. Продолжая эти исследования, Е. Форд (Ford, 1940) показал, что генетический полиморфизм у миметических насекомых не может поддерживаться без постоянного отбора, так как лучше защищенная группа имеет тенденцию увеличиваться в численности, чем одновременно снижается эффективность подражания. Позднее на этой модели была разработана также теория эволюции генетически полиморфных популяций, идущей на основе отбора.

Плодотворность теории естественного отбора при объяснении различного рода приспособлений была продемонстрирована также в работах Вейсмана (Weismann, 1902) о значении отпугивающих окрасок, Плате (Plate, 1913) о строении крыльев каллимы, Паультона (Poulton, 1908) о путях возникновения прозрачных крыльев у бабочек.

Проведенный Гуликом (Gulick, 1905) анализ различных функций естественного отбора и разработанная им классификация форм отбора были одним из самых убедительных доводов, опровергающих утверждение о гибели дарвинизма.

Таким образом, хотя состояние эволюционной теории к концу первой четверти нашего столетия было довольно сложным и противоречивым, исподволь продолжалось накопление новых данных и обобщений, приведших вскоре к существенному укреплению позиций дарвинизма.

ОСНОВНЫЕ ПУТИ ПРЕОДОЛЕНИЯ КРИЗИСА В 20—30-е ГОДЫ

В середине 20-х годов был опубликован ряд работ, положивших начало формированию генетики популяций, эволюционной цитогенетики, генэкологии и геногеографии, эволюционной экологии, биогеоценологии и др. Создание этих отраслей эволюционной биологии осуществлялось на базе учения о естественном отборе. В результате происходило постепенное ослабление кризисных явлений и закладывались основы современного дарвинизма.

Фундаментом современного дарвинизма стали результаты экспериментального исследования всех главных общебиологических факторов эволюции. Вначале это были усилия, направленные на объединение данных генетики и дарвинизма. Они были основаны на изучении закономерностей мутационной и рекомбинационной изменчивости, отдаленной гибридизации, на разработке проблем генетики популяций, таких как эволюция доминантности, биологическая роль гетерозиготности, фонд рецессивных мутаций и полиморфизм, способы поддержания гетерозиса и др. Одновременно исследовались закономерности модификационной изменчивости по морфологическим, физиологическим, биохимическим и этологическим признакам и выяснилось истинное эволюционное значение наследственной изменчивости.

В тесной связи с перечисленными направлениями развернулись работы в области экспериментальной систематики (микросистематики). Было установлено, что вид имеет сложную структуру и включает генетически различающиеся группы — географические и экологические расы, местные популяции, а также внутрипопуляционные формы различной природы. Изучались разные формы изоляции и различные изолирующие механизмы.

Важное значение имели работы экологического профиля по изучению динамики численности и плотности популяций, исследования таких компонентов борьбы за существование, как внутривидовая и межвидовая конкуренция, взаимоотношения хищников и жертв, паразитов и хозяев, инфекции и микроорганизмов. Было проведено множество опытов с самыми различными объектами и агентами, которыми было окончательно дока-

зано, что адаптивные преобразования популяций детерминируются естественным отбором. Помимо экспериментальных работ большое значение имело математическое моделирование борьбы за существование и естественного отбора.

Из этого беглого перечня видно, что в центре всех исследований стояло изучение причин, вызывающих необратимые преобразования популяции, т. е. проблема детерминации процесса микроэволюции. В дальнейшем мы остановимся только на самых важных исследованиях в этом направлении.

Начало движения к синтезу генетики и дарвинизма в 20-е годы связано с работами С. С. Четверикова (1926) (см. подробнее гл. 8). Под влиянием его работ сложилась генетика популяции, сыгравшая важную роль в выработке теории микроэволюции. В главе 3 подробно освещаются те разнообразные направления эволюционно-генетических исследований в СССР, по которым осуществлялся синтез новейших данных генетики с теорией естественного отбора. Здесь же напомним только о некоторых главных зарубежных исследованиях.

Прежде всего следует выделить открытия, сделанные в области исследования наследственной изменчивости. В многолетних исследованиях по генетике львиного зева Э. Бауру удалось открыть новый класс мутаций — «малые мутации», ранее не регистрировавшиеся из-за слабого фенотипического проявления, главным образом физиологического действия (Baur, 1924). Баур пришел к выводу, что частота малых мутаций и их проявления вполне отвечают требованиям неопределенной изменчивости в понимании Дарвина и что видообразование — это процесс, основанный на накоплении естественным отбором малых мутаций. К таким же выводам пришли и генетики, изучавшие на дрозофиле и других объектах мутации по так называемым генам — модификаторам (М. Демерец, Ф. Добржанский, Р. Фишер, С. Харланд и др.).

Большое значение для понимания причин возникновения мутаций и опровержения автогенетических трактовок мутагенеза сыграло открытие многократного усиления интенсивности мутационного процесса у дрозофил под воздействием рентгеновских лучей (Müller, 1927). Это открытие доказало изменяемость наследственных факторов под влиянием внешних условий и показало один из путей сознательного воздействия на интенсивность мутационного процесса. Если учесть, что для селекционной теории того времени большой трудностью были данные о малочисленности и спонтанности возникновения мутаций, о дезорганизующем эффекте большинства из них, то открытие индуцированного мутагенеза наряду с установлением факта насыщенности популяций рецессивными мутациями стало одной из основ синтеза генетики и дарвинизма.

В эти годы широкое развитие получили многие эволюционно-цитогенетические исследования. Методами сравнительной кариологии интенсивно изучалась роль полиплоидии в эволюции растений (Г. Текхольм, О. Хагеруп и др.). На разнообразных объектах было установлено эволюционное значение различных хромосомных перестроек (Ф. Добржанский, А. Блекслн, А. Стертевант, К. Бриджес и др.). Г. Мёллер, М. Демерец и др. показали, что мелкие мутации у дрозофилы, стимулированные рентгеновыми лучами, представляют собой очень маленькие инверсии или делеции.

Под влиянием статьи Четверикова развернулись обширные исследования по генетике природных популяций различных видов дрозофилы (Ф. Добржанский, М. Квейл, И. Лернер, Б. Спасский, А. Стертевант и др.). В этих исследованиях изучалось направление отбора, роль изоляции, генетический полиморфизм вида, сравнивалась хромосомная изменчивость разных видов и т. д. Широкие экспериментальные исследования различных форм конкуренции и отбора были проведены Тесье и Л'Еритье на

СЕРГЕЙ СЕРГЕЕВИЧ ЧЕТВЕРИКОВ
(1880—1959)

природных модельных объектах. Созданный ими специальный прибор — демометр позволил изучать отбор точными методами.

Опираясь на методы отдаленной гибридизации, разработанные Г. Д. Карпеченко, А. Мюнтцинг и С. Хаскинс воссоздали амфидиплоидные формы, близкие к видам, существующим в природе. Тем самым была доказана реальность гибридогенного видообразования, идущего под контролем естественного отбора.

Существенные факты, свидетельствующие в пользу дарвиновского понимания отношения между наследственной изменчивостью и отбором, были получены в исследованиях Дж. Клаузена (Clausen, 1921) над «коллективным видом» *Viola tricolor*. Было показано, что генетическое разнообразие форм и генотипов в пределах любого вида столь велико, что его возникновение и существование можно лучше всего объяснить взаимодействием мутационного процесса, рекомбинацией мутаций и естественным отбором.

Под влиянием успехов генетики в течение 20-х—первой половины 30-х годов не раз делались попытки создать «генетическую теорию эволюции» или «генетическую теорию отбора» путем синтеза биометрии, менделизма и дарвинизма (Р. Фишер, С. Райт, Дж. Б. С. Холдейн). Ее авторы убедительно показали, что даже чрезвычайно малые селективные преимущества в конце концов ведут к накоплению в популяции генов, определяющих эти преимущества. Было предложено несколько гипотез эволюции доминантности, в которых доказывалось, что полная доминантность или рецессивность гена есть результат отбора. В итоге возникшей между

Райтом, Фишером и Холдейном дискуссии об условиях и механизмах эволюции доминантности было установлено, что степень фенотипического проявления мутантного аллеля — это один из важных приспособительных признаков, находящийся под контролем отбора. Доминантность стала рассматриваться как важнейший адаптивный признак.

Достижения, ведущие к синтезу генетики и дарвинизма, коренным образом изменили отношение к дарвинизму, а сохраняющийся по инерции у некоторых биологов дух скепсиса только подчеркивал их бессилие что-либо противопоставить дарвинизму. Как писал Н. И. Вавилов (1932), «после момента разрыва мы входим снова в период установления тесной связи экспериментальных исследований с разработкой эволюционных проблем» (с. 70). В то же время эти успехи не могли еще уничтожить всех сомнений. Так, М. Кольри (Caullery, 1931) упрекал английских генетиков в создании вокруг дарвинизма «псевдоединодушия», тогда как критический анализ концепций ламаркизма, мутационизма и дарвинизма показывает, что в механизмах эволюции еще много неясного. Холдейн считал, что даже при 150-кратном увеличении частоты мутирования отрицательный отбор делал бы любую мутацию очень редкой. «... До тех пор пока не доказано, что где-нибудь в природных условиях существует значительно более высокий темп мутаций, мы не можем рассматривать мутации как причину, достаточную для того, чтобы вызвать большие изменения в видах» (Холдейн, 1935, с. 65). Даже такой выдающийся генетик, как Т. Г. Морган, обсуждая доводы об эффективности отбора, пришел к выводу, что «вопрос о роли отбора в эволюции... все еще остается открытым» (Морган, 1926, с. 99).

Несмотря на громадное значение данных генетики для теории естественного отбора, одна генетика сама по себе не могла бы стать основой современной формы дарвинизма. Для дальнейшей разработки теории естественного отбора необходимо было привлечь другие отрасли биологии, и прежде всего экологию и биоценологию, так как процессы борьбы за существование и естественного отбора по сути дела экологические и биоценотические. С начала 30-х годов стало стремительно возрастать количество работ, посвященных исследованию естественного отбора. Одним из основных методов исследований эффективности отбора стал анализ комплексных защитных приспособлений (формы тела, окраски, поведения и пр.). Наличие таких приспособлений не могло быть объяснено ни прямым влиянием среды, ни упражнением или неупражнением органов, ни единичной мутацией. Становление защитных приспособлений могло быть обусловлено только сложным взаимоотношением хищников и жертв, в котором первые выступают в роли браковщика вторых. В 30—40-х годах Г. Котт установил особый класс «разбитых окрасок» животных и доказал, что такие окраски могли развиться под отбирающим давлением хищников, зрение которых и было непосредственным агентом элиминации животных, наиболее заметных на фоне местности.

Много опытов было посвящено моделированию отдельных звеньев процесса отбора. Так, например, Г. Мольман (Mühlmann, 1934) изучал способность птиц к восприятию различий между личинками насекомых по окраске и вкусу. В опытах Г. Мостлера (Mostler, 1937) была доказана эффективность подражания по окраске съедобных двукрылых насекомых осам, пчелам и шмелям. Многократно проверялась и эффективность подражания пауков муравьям (П. Пальмгреп, Г. Алквист). Десятками подобных работ было показано, что все типы окрасок возникли, поддерживаются и совершенствуются путем отбора.

Долгое время шел спор о причинах повышения устойчивости организмов к неблагоприятным факторам. До 30-х годов приводились данные как

в пользу селективного механизма этого процесса, так и в пользу механоламаркистской идеи «привыкания» (прямого приспособления). Одной из первых работ, обосновавшей селективный механизм выработки резистентности, была работа Г. Квейла (Quayle, 1938), доказавшая выживание тех мутантов щитовок, которые устойчивы к действию цианистого водорода. В дальнейшем было получено значительное усиление ядоустойчивости, достигнутое неоднократным отбором мутантов, эффект которых суммировался путем многократного отбора (К. Ашер, Г. Эдди, М. Коле). Селективный механизм повышения устойчивости к любому фактору в настоящее время доказан. В опровержении механоламаркистских объяснений выработки адаптаций у микроорганизмов особо важную роль сыграли работы М. Дельбрюка и С. Луриа (Luria, Delbrück, 1943), вскрывших селективный механизм выработки устойчивости кишечной палочки к бактериофагу и действию ультрафиолетовых лучей, а также Дж. и Э. Ледерберг (Lederberg, Lederberg, 1952), предложивших методику для выделения мутантов из колонии, преадаптированных к условиям, которым не подвергалась данная колония.

Важные аспекты действия естественного отбора были вскрыты в многочисленных экспериментальных исследованиях в СССР в 30—40-е годы (см. гл. 3 и 14), многие из которых были использованы при разработке синтетической теории эволюции.

Большую роль в создании основ современной теории эволюции сыграла начавшаяся в 20-е годы разработка математических моделей борьбы за существование и естественного отбора (В. Вольтерра, А. Лотка, Р. Перль). Вольтерра (Volterra, 1926) составил систему дифференциальных уравнений, при помощи которых можно описать процессы борьбы за существование и естественного отбора. Разрабатывая математическую теорию естественного отбора, Холдейн предложил понятия коэффициента селекции, скорости отбора и установил, в частности, что интенсивная конкуренция не всегда ведет к интенсивной элиминации. В 30-х годах С. Райт математически доказал, что эволюция путем естественного отбора идет успешнее в случае попеременного частичного соединения и разъединения небольших популяций.

Успехи популяционной генетики привели к изменениям взглядов на вид. Устоявшееся представление о виде как системе с простым строением (монотип или совокупность нескольких разновидностей) не согласовывалось с данными экспериментальной генетики, установившей массу наследственно различающихся форм внутри видов и даже разновидностей. Главный итог этого открытия заключался в формировании нового представления о виде как сложной системе форм и генотипов. Но в начале века это открытие было истолковано неправильно: элементарные формы (жорданоны, константные расы, биотипы и другие фрагменты вида, часто не способные самостоятельно существовать в природе) стали считать «истинными видами», а вид в обычном понимании объявили сборным понятием.

Еще в конце XIX—начале XX в. в систематике понятие о виде было существенно углублено применением морфолого-географического и морфолого-экологического методов. Морфологическая трактовка вида как далее неразложимого образования (монотипический вид) или как совокупности близких форм (политипический, морфологический вид) была недостаточно глубокой, позволяла трактовать вид как абстрактную идею типа, т. е. как условное понятие, и нередко вызывала сомнения в реальности его существования. На смену этому устаревшему пониманию пришло представление о виде как географической (или экологической) расе или совокупности таких рас.

НИКОЛАЙ ИВАНОВИЧ ВАВИЛОВ
(1887—1943)

В начале 20-х годов стала формироваться экспериментальная систематика (микросистематика). Ее особенностью являлся комплексный подход к изучению структуры вида и к оценке таксономического значения выделяемых внутривидовых форм и групп. Там, где в прошлом изучение вида в сущности заканчивалось, теперь начинались многолетние экспериментальные исследования с комбинированием генетических, экологических, физиологических, цитогенетических, кариологических и других методик.

Синтез генетических и экспериментально-экологических методов в изучении структуры вида и процессов видообразования ведет начало от созданного Г. Турессоном (Turresson, 1922a, 1922b) направления, получившего название генэкологии. Турессон обосновал понятие об экотипе как наследственно закрепленной форме, соответствующей определенному местообитанию. Приспособленность экотипа к одинаковым условиям выражается в наличии специфических наследуемых морфофизиологических особенностей. Эти особенности формируются в процессе отбора, ведущими факторами которого являются экологические условия. Однако роль экологических факторов в процессе дифференциации вида, по мнению Турессона, можно понять только после изучения генетической стороны образования экологических форм внутривидового уровня. Работы Турессона стимулировали целую серию исследований по экологической внутривидовой изменчивости растений и животных как в нашей стране, так и за рубежом.

В США основы генэкологии были заложены Дж. Клаузеном (Clausen, 1921), который показал громадный, наследственно закрепленный полиморфизм *Viola tricolor*. Сравнение форм, полученных в эксперименте, с формами из природы, различающимися экологически и географически, позволило Клаузену расшифровать генетическую основу внутривидовой дифференциации этого вида. Существование экотипов у животных было экспериментально доказано Ф. Сэмнером на американских грызунах (Sumner, 1932). В Англии Дж. Грегор, Ф. Сакс, У. Туррил на пастбищных злаках, подорожниках и других растениях изучали признаки экотипов, степень их константности, изменение признаков по территории и т. д. Наряду с генетико-популяционными исследованиями (Добржанский, Дубинин, Тимофеев-Ресовский, Четвериков) и генетико-эколого-географическими исследованиями Вавилова работы по генэкологии стали основой для формирования современной политипической концепции вида.

Были начаты важные экспериментальные исследования внутривидовых отношений у животных и механизмов поддержания адаптивной нормы вида (Т. Парк, А. Робертсон, Р. Чепмен, У. Эйли и др.).

Несмотря на успехи экспериментально-генетических и эколого-географических исследований вида, негативные стороны кризиса еще давали о себе знать в этот период. Они проявлялись в попытках отрицать реальность вида и рассматривать его как абстрактное понятие, предложенное для удобства классификации некоторых совокупностей индивидов, а также в длительных и резких дискуссиях между сторонниками монотипизма и политипизма, между приверженцами тезисов «вид есть далее неразложимая единица» и «вид — сложная система» и т. п. Немало биологов отвергали роль естественного отбора как причины видообразования из-за смешивания истинно видовых особенностей, которые всегда являются адаптивными, с признаками — маркерами вида, которые часто являются нейтральными (Robson, Richards, 1936).

В целом исследования 20—30-х годов по внутривидовой систематике, особенно генетические, эколого-географические и эколого-генетические, сыграли важную роль в познании процессов микроэволюции, т. е. тех закономерных преобразований в недрах вида, которые ведут как к видообразованию, так и к повышению приспособленности вида.

ВОЗНИКНОВЕНИЕ И РАЗВИТИЕ СОВРЕМЕННОГО ДАРВИНИЗМА

Основу современного дарвинизма составляет широкий синтез данных различных отраслей биологии о факторах, движущих силах и закономерностях эволюции, осуществленный на базе учения об естественном отборе как главной причине адаптивных преобразований популяций. Первые попытки этого синтеза начались с конца 30-х и продолжались в течение 40-х годов. В отличие от множества предшествующих концепций эволюции современный дарвинизм был плодом коллективных усилий биологов различных специальностей. Поэтому его нередко называют синтетической теорией эволюции (СТЭ).

Некоторые зарубежные авторы утверждают, что содержание СТЭ сводится к объединению генетического учения о мутациях с идеей естественного отбора, и что осуществлено оно было в 1937 г. Добржанским в книге «Генетика и происхождение видов».

Сам же Добржанский с Э. Безигером образование СТЭ описывал совершенно иначе: «Начиная с 30-х гг. нашего века довольно большая группа биологов начала проверять математические дедукции (созданные в 1926 г. С. С. Четвериковым в СССР, в 1930 г. Дж. Б. С. Холдейном и Р. Фишером

в Англии, С. Райтом в США) с помощью наблюдений в природе и экспериментов... В эту группу входят такие зоологи, как Э. Майр, Б. Ренш, Дж. Гексли, Ж. Тесье; ботаники Дж. Стеббинс, В. Грант; палеонтологи, анатомы и эмбриологи Дж. Симпсон и И. И. Шмальгаузен; генетики К. Дарлингтон, М. Уайт, Е. Форд и некоторые биохимики. В результате такой кооперации усилий и возникла современная биологическая, или синтетическая теория эволюции» (Dobzhansky, Boesiger, 1968, p. 61).

Ранее, описывая процесс формирования СТЭ, Симпсон (Simpson, 1949) считал, что в ее создании участвовали ученые пяти стран (Англия, Германия, Италия, СССР и США). Помимо названных Добржанским и Безигером, он к создателям СТЭ причисляет также А. Бузатти-Траверсо, Л. Дайса, Н. П. Дубинина, Г. Мёллера и Н. В. Тимофеева-Ресовского. Однако и этот перечень требует уточнения.

Во-первых, неверно, что существовал единственный путь к синтезу генетики с дарвинизмом, лежащий через работу Четверикова о математической генетике популяций и к ее проверке. Как было показано выше, таких путей в 20—30-е годы было несколько. Во-вторых, к списку отраслей биологии, использованных в создании СТЭ, следует отнести также биогеографию, морфологию, экспериментальную эмбриологию и феногенетику, микросистематику, а также экологию с биогеоценологией. В-третьих, число создателей этого синтеза в эволюционной теории было значительно больше. Среди них следует еще назвать генетиков Э. Баура, Э. Безигера, Н. И. Вавилова, С. М. Гершензона, Ф. Л'Еритье, М. М. Камшилова, Г. Д. Карпеченко, В. С. Кирпичникова, Дж. Клаузена, Г. А. Левитского, И. Лернера, К. Мазера, А. А. Малиновского, Ю. М. Оленова, Ю. И. Полянского, М. А. Розанову, А. С. Серебровского, Т. Соннеборна, Ф. Шваница, Ф. Шеппарда, А. Шелла, Г. Штуббе, экологов Г. Ф. Гаузе, Д. Н. Кашкарова, Е. И. Лукина, Дж. Лэка, Т. Парка, С. А. Северцова, Е. Н. Синскую, В. Н. Сукачева и Ч. Элтона; морфологов и систематиков В. Н. Беклемишева, М. С. Гилярова, В. А. Догеля, А. В. Иванова, А. А. Парамонова, А. Л. Тахтаджяна, Г. Хеберера, Г. А. Шмидта, В. Циммермана и др. Однако и данный список далеко не полон. В-четвертых, кроме названных стран, в новом синтезе участвовали также биологи Японии (К. Сакаи) и Швеции (Г. Турессон).

К важным работам, положившим начало формированию современного дарвинизма, следует отнести не только книгу Добржанского (Dobzhansky, 1937a), но и серию широких обобщающих трудов Шмальгаузена: «Организм как целое в индивидуальном и историческом развитии» (1938), «Пути и закономерности эволюционного процесса» (1939), «Факторы эволюции» (1946); книги Дарлингтона «Эволюция генетических систем» (Darlington, 1939); Гексли «Эволюция. Современный синтез» (Huxley, 1942); Майра «Систематика и происхождение видов» (Мауг, 1942); Лукина «Дарвинизм и географические закономерности в изменении организмов» (1940); Северцова «Динамика населения и приспособительная эволюция животных» (1941); Симпсона «Темпы и формы эволюции» (Simpson, 1944); «Эволюция организмов» (Evolution der Organismen, 1944 / под ред. Хеберера); Парамонова «Курс дарвинизма» (1945); Ренша «Новые проблемы эволюционного учения» (Rensch, 1947); ряд работ Дубинина, Гаузе, Гершензона, Тимофеева-Ресовского, выполненных в 1935—1948 гг.

Остановимся на главных особенностях синтетической теории эволюции.

Важная особенность современного дарвинизма состоит в замене типологического (организмоцентристского) подхода к пониманию субстрата эволюции качественно новым *популяционным,* основывающимся на призна-

нии элементарной единицей эволюции местной (локальной) популяции. Основу современной теории эволюции составляют не данные эволюции крупных систематических групп, интерпретация которых неизбежно включает много гипотетического, а факты, получаемые в исследованиях микроэволюции. Эти факты добываются путем непосредственного экспериментального исследования элементарных эволюционных процессов, протекающих в популяциях.

Выделение популяционно-видового уровня организации в качестве субстрата эволюции обусловило большой интерес к исследованиям структуры вида и основных типов видообразования. Было установлено, что вид состоит из одной или нескольких местных популяций, что как результат эволюции он находится в стабильном состоянии и характеризуется обособленностью от остальных видов и целостностью, а как носитель эволюции неустойчив, имеет составной характер и расплывчатые границы. Изучались механизмы интеграции местных популяций и вида и различные формы их дифференциации, рассматривался вопрос о неравноценности видов и классификации их на типы (по возрасту, по распространенности, по широте адаптаций, по способу размножения, по внутреннему строению и др.).

В настоящее время различается несколько типов видообразования. По пространственным отношениям видообразование подразделяется на аллопатрическое, при котором эволюирующие группы пространственно разобщены, и симпатрическое, при котором эти группы являлись первоначально членами одной местной популяции. По размерам исходных преобразований, по времени изоляции новой формы и темпам самого процесса можно различать медленное видообразование путем накопления в популяциях многих мелких адаптивных изменений («микроаккумулятивное»), или быстрое — на основе размножения резко измененных мутантных форм, с самого начала репродуктивно изолированных от исходного вида (называемого «внезапным», «мгновенным», «неоформогенным»). Выделяют видообразование путем разделения исходного вида на несколько рас с последующей их адаптивной радиацией и превращением в новые виды («расщепляющее видообразование», «сегрегациогенез»); путем образования нового вида на основе объединения генетической информации двух или нескольких исходных видов в результате отдаленной гибридизации, трансдукции, трансформации, симбиогенеза и пр. («синтезогенез»); путем преобразования исходного вида в один дочерний («ортоселекция», «филетическое видообразование»).

Открыты также новые пути видообразования с помощью интрогрессии, т. е. путем приобретения одним видом в результате гибридизации и отбора отдельных признаков других видов (Е. Андерсон, Е. Г. Бобров), и видообразование, основанное на способности «генетически агрессивного» вида захватывать при гибридизации целые генные комплексы ряда других видов (Д. Харлан, Д. Уэт). Установлен особый способ «видообразования на архипелагах» (Э. Майр), начинающийся с залета или заноса на отдаленные острова единичных особей («принцип основателя»). Показана возможность симпатрического видообразования путем обособления внутрипопуляционных групп и трансформации их дизруптивным отбором (К. Мазер, Дж. Тудей, Ф. Шеппард и др.).

Движущей силой эволюции в синтетической теории признается естественный отбор, интегрирующий и регулирующий действие всех остальных факторов (онтогенетической изменчивости, мутагенеза, гибридизации, изоляции, пульсации численности, различных компонентов борьбы за существование и т. д.). Естественно, что отбор стал предметом всесторонних исследований. Были проведены эксперименты на различных объектах, убе-

дительно показавшие творческую функцию естественного отбора в адаптивных преобразованиях популяций. Много работ было посвящено, в частности, отбору на ядоустойчивость различных видов насекомых, на резистентность микроорганизмов к антибиотикам, индустриальному меланизму и т. д.

Важное значение имели исследования скорости (давления) естественного отбора и характеристика его новых форм. Добржанский, Смит, Форд и др. (60-е годы) показали, что скорость отбора в природных и экспериментальных популяциях часто бывает значительно выше, чем предполагали раньше, в 30—40-х годах, при построении математических гипотез отбора (Райт, Фишер, Холдейн).

Было показано, что под контролем естественного отбора находятся все признаки и свойства организмов и популяций, а также сами факторы эволюции. Огромное значение имело экспериментальное подтверждение математических гипотез об эволюции мутабильности, аппарата наследственности, эволюции доминантности и т. д. Оказалось, что естественный отбор контролирует темп и характер мутационной изменчивости. Рецессивность, доминантность и сверхдоминантность — это итоги деятельности отбора, направленного на устранение вредящего действия мутаций, на образование мобилизационного резерва, делающего вид эволюционно пластичным, на формирование адаптивного фенотипа, на его упрочение и защиту от дезорганизующего действия новых мутаций (Гольдшмидт, Камшилов, Шифрина и др.).

Был выяснен селективный механизм поддержания невысокой численности популяций бабочек, подражающих несъедобным насекомым; оказалось, что их малочисленность является необходимым условием выживания, так как при большой численности исчез бы «эффект примеси» и птицы начали бы отличать имитаторов от моделей (Форд, Кеттлуэлл, Шеппард и др.). Численность подобных видов регулируется летальными генами, концентрация которых бывает весьма высокой (гибнет до 60—80% зародышей в каждом поколении). Но именно эта постоянная высокая смертность является важной адаптацией вида. У многих животных и растений были обнаружены гены, летальные или снижающие жизнеспособность в гомозиготном состоянии, а в гетерозиготном — повышающие жизнеспособность, иммунитет, экологическую пластичность и другие важнейшие показатели (Тесье, Безигер, Калмус). Оказалось, что отбор часто сохраняет генетические системы, способные поддерживать состояние адаптивной гетерозиготности, и действует против гомозигот.

При изучении полиморфизма удалось выяснить роль отбора, поддерживающего постоянство численных отношений между различными формами в популяциях (Добржанский, Шеппард и др.). Но при известных условиях устойчивый (сбалансированный) полиморфизм может смениться переходным (транзитивным), при котором отбор будет способствовать преобладанию одной (или нескольких) форм над другими, вплоть до полной перестройки состава популяций (Форд и др.).

На конгрессе в 1949 г. в Италии, посвященном экологическим и генетическим факторам видообразования, в центре внимания находилась проблема естественного отбора. В ряде докладов было показано, что отбор имеет дело не с отдельными генами или признаками, а элиминирует только целые фенотипы недостаточной адаптивной ценности, развивающиеся на базе целых генотипов. Отмечалось, что у высокоадаптивных форм могут развиваться отдельные нейтральные или даже слабовредные признаки. Подробно обсуждалось положение о том, что генотип является целостной системой, постоянно интегрируемой естественным отбором, и критиковалось представление о генотипе как простой сумме независимых

генов. Высказывалась мысль, что при образовании морфологически неразличимых, но репродуктивно изолированных популяций отбор охраняет морфологическую структуру как адаптивно особенно ценную, и дивергенция популяций идет только по физиологическим признакам. Участники симпозиума резюмировали, что естественный отбор всегда оказывается решающей причиной видообразования и общим направляющим фактором эволюции.

В течение долгого времени идея Вейсмана и Ру о внутриорганизменном отборе казалась несостоятельной, так как она не учитывала высокой упорядоченности и целостности организма и господства в онтогенезе динамической (а не статистической) детерминации. Однако благодаря исследованиям опухолевого роста (Гексли), механизмов возникновения иммунитета (Бернет), а также репаративных изменений в тканях и даже процессов нормального эмбриогенеза (Уоддингтон) все большее внимание уделяется селективным процессам в клеточных популяциях, основанных на соматических мутациях или на селективных процессах молекулярного уровня. В связи с этим вновь выдвинулись гипотезы о существовании «внутриорганизменного отбора», действующего при внутриклеточных реорганизациях и при возникновении клеточных «популяций» с новыми свойствами (Э. Тэтум). Селективные преимущества в этих случаях получают внутриклеточные компоненты и клетки с наибольшей скоростью саморепродукции. Неоднократно высказывались гипотезы о существовании специфических форм отбора, действующих на надвидовых уровнях (отбор видов, консорций, биоценозов и т. д.).

Однако важнейшей тенденцией развития эволюционной теории было расширение и углубление синтеза биологических знаний на основе изучения биологии популяций и закономерностей естественного отбора. Это стало ведущим принципом в разработке общей характеристики отбора и форм его действия. Так, Добржанский существенно уточнил характеристику отбора и показал, что сущность его состоит в дифференциальном воспроизведении потомства. Отбор — не что иное как избирательная плодовитость, избирательная передача генов новым поколениям. Вместе с тем Добржанский принимает и дарвиновское определение отбора как избирательное выживание организмов, считая, что оба эти толкования не исключают, а дополняют друг друга; чтобы дать потомство, организм должен выжить, а чтобы выжить, в ряду поколений, он должен дать потомство.

Создатели современного дарвинизма глубоко обосновали и подробно определили понятие о преобразующих (накапливающий и интегрирующий) и поддерживающих (нормализирующий, центростремительный, стабилизирующий) формах естественного отбора. Крупнейшим достижением современого дарвинизма стала концепция стабилизирующего отбора, разработанная Шмальгаузеном (1946). Были полнее охарактеризованы условия и факторы, вызывающие отбор, не сопровождающийся адаптивной радиацией потомков (ортоселекция). Изучение этой формы отбора устранило возражения сторонников ортогенеза.

Были выделены и такие новые формы естественного отбора, как дизруптивный, частотно-зависимый, балансированный, катастрофический. Мазер, Тудей и Смит проанализировали особенности действия отбора одновременно нескольких дискретных фенотипов в популяции (дизруптивный), в результате чего образуются изолированные формы и происходит симпатрическое видообразование. В работах Безигера, Добржанского, Рюфье, Форда, Шеппарда было показано, что балансированный отбор ведет к формированию и поддержанию устойчивого сбалансированого адаптивного полиморфизма в популяциях и к преимущественному сохранению гетерозиготных форм. Открытый Л'Еритье и Тесье частотно-зависимый отбор в дальнейшем изучался Тесье и его сотрудниками, а также амери-

канскими эволюционистами Айалой, Добржанским, Левонтином, Райтом и др. Теоретические обсуждения этой формы отбора и результаты экспериментальных исследований в природных и лабораторных условиях показали, что адаптивная ценность генотипа нередко зависит от частоты его нахождения в популяции. Оказалось, что преимущественное сохранение гетерозигот отнюдь не является необходимым условием поддержания устойчивого равновесия частот генов. Напротив, оно может сохраняться и при снижении адаптивной ценности гетерозигот по сравнению с гомозиготами. Селективное преимущество в этих случаях получает самый редкий ген. В работе Льюиса было доказано, что даже катастрофический отбор, ведущий к выживанию лишь единственного организма, может завершиться видообразованием.

Подробные классификации форм отбора были даны Шмальгаузеном (1939), Симпсоном (Simpson, 1944), Холдейном (Haldane, 1959), Добржанским (Dobzhansky, 1970).

Важнейшей чертой современного дарвинизма стало признание единства каузальных механизмов микро- и макроэволюции. В. Бок, Дж. Гексли, М. Гехт, Б. Ренш, Дж. Симпсон, Дж. Стеббинс и другие показали, что эволюция от доклеточных состояний до самых высокоорганизованных многоклеточных вызывается теми же механизмами естественного отбора, что и дифференциация популяций в пределах вида. Различие состоит только в особенностях действия естественного отбора, его интенсивности и направления. Был предложен ряд гипотез о движущих силах прогрессивной эволюции.

Если в 20—40-х годах среди эволюционистов преобладало мнение, что такие понятия, как «прогресс» и «совершенство организации», не основаны на четких критериях, то во второй половине века положение дел изменилось. Так, В. Франц (Franz, 1951) обосновал положение о «биотехническом прогрессе», критериями которого он считал оптимальное соотношение между дифференциацией и интеграцией, степень оснащенности универсально пригодными адаптациями, а также энергетические показатели. Было показано, что важнейшим критерием общего усовершенствования организации (арогенеза) является повышение средней выживаемости индивида, которая служит объективным количественным выражением морфофизиологического прогресса (Тудей, Завадский).

Особо значительный вклад в разработку таких фундаментальных проблем макроэволюции, как основные направления эволюционного процесса, модусы филогенетического преобразования органов, соотношений филогенеза и онтогенеза сделали советские эволюционные морфологи (см. гл. 3, 21, 23, 25).

Интенсивно разрабатывались проблемы о неравномерности темпов макроэволюции, ее формах и необратимости и т. д. Большой интерес представляют взгляды Симпсона, который в понятиях брадителической, горотелической, тахителической и квантовой эволюции подчеркнул различие в скоростях эволюции филумов.

Несмотря на большие достижения в области познания закономерностей макроэволюции, необходимо отметить, что та достоверность выводов в трактовке ее каузальных основ, которая характерна для исследований микроэволюции; здесь в принципе недостижима.

Важная черта современного дарвинизма — его динамичность, творческий характер. Продолжая традиции дарвинизма XIX в., он включает в круг своих интересов многие новые данные и открытия даже в том случае, если они не вполне гармонируют с принятой доктриной, проводит смелую переработку материалов, полученных при обосновании антидарвиновских, а иногда и идеалистических концепций эволюции. Так прои-

зошло с концепциями преадаптационизма и ортогенеза. Объективно существующие явления преадаптации организма к будущим условиям существования и направленность эволюции получили объяснение с позиций теории естественного отбора (Бок, Гексли, Гиляров, Симпсон и др.). Одной из первоочередных задач современного дарвинизма является ассимиляция ценных данных и частных обобщений, накопленных в концепциях неокатастрофизма.

Столетие со дня опубликования «Происхождения видов» было ознаменовано многими международными съездами, на которых была дана всесторонняя оценка системы знаний об эволюции. Главный вывод работ этих конференций — демонстрация торжества дарвинизма. Как подчеркнул Майр (1968), единодушие участников многих конференций в объяснении эволюции «служит лучшим свидетельством того, насколько прочно обоснована и внутренне логична синтетическая теория» (с. 22). Характеризуя современное состояние эволюционной теории, Гексли в 1963 г. в предисловии к новому переизданию своей книги «Эволюция. Современный синтез» (Evolution. The modern synthesis) утверждал, что все гипотезы эволюции, объясняющие ее каким-либо одним фактором (мутациями, генетическим дрейфом, изоляцией и т. п.) так же как и все автогенетические и эктогенетические гипотезы эволюции, обнаружили полную несостоятельность.

Единство основных кардинальных установок среди сторонников СТЭ в объяснении причин и закономерностей органической эволюции не означает отсутствия нерешенных проблем, возникновения вокруг них дискуссий, формирования различных гипотез. Согласно Райту, основной трудностью эволюционной теории сегодня является отыскание причин, позволяющих виду переходить из одной экологической зоны в другую, поскольку при этом вид должен «выйти на некоторое время из-под контроля отбора» (Wright, 1964, p. 926). Часть эволюционистов считает, что в действительности такие переходы возможны в тех случаях, когда обнаруживается достаточно широкая пластичность онтогенетических реакций; другие полагают, что такой переход может быть осуществлен только с помощью преадаптаций; третьи склоняются к тому, что условия переходной экологической зоны способствуют вскрытию мобилизационного резерва изменчивости и отбор имеет дело с чрезвычайно широким спектром форм.

Не достигнуто еще согласия в понимании отношения элементарных факторов эволюции к естественному отбору. Одни авторы считают элементарными эволюционными факторами мутационный процесс, популяционные волны, изоляцию и даже сам естественный отбор. При этом они убеждены, что любой из них в случае возрастания его «давления» может занимать доминирующее положение. Другие считают, что подобные построения упрощают проблему, уменьшая число факторов эволюции. Недооцениваются, например, значение поведения животных, роль фенотипа в эволюции, структура популяций, различия способов размножения и некоторые другие факторы. В число важнейших факторов эволюции должна быть включена также борьба за существование как основа действия естественного отбора.

До сих пор продолжаются дискуссии по вопросу о симпатрическом видообразовании, о соотношении генетико-автоматических процессов (дрейфа генов) и отбора, о механизмах внутрипопуляционной конкуренции, о групповом отборе и его роли в эволюции.

К не решенным еще до конца следует также отнести вопросы, возникающие в связи с неполнотой геологической летописи природой крупных филетических хиатусов и происхождением высших таксонов, возможно-

стями и причинами огромных ускорений эволюционного процесса на относительно малых отрезках геологического времени. Дискуссионным остается также вопрос о ведущей роли в эволюции абиотических или же биотических факторов.

Иногда встречаются мнения, что столь значительное количество нерешенных проблем — свидетельство слабости синтетической теории эволюции. В действительности же они подчеркивают ее творческий, динамический характер.

СОВРЕМЕННЫЕ НЕДАРВИНОВСКИЕ КОНЦЕПЦИИ ЭВОЛЮЦИИ

Несмотря на широкое распространение синтетической теории эволюции, продолжают существовать разнообразные антидарвиновские представления. Это объясняется наличием ряда нерешенных проблем эволюционной теории, переоценкой значения отдельно взятых факторов, а также консерватизмом некоторых научных школ (например, неоламаркизма, неокатастрофизма) и влиянием ошибочных философских воззрений. Характерно, что в сфере действия антидарвиновских концепций эволюции чаще всего оказываются проблемы макроэволюции, недоступные прямому экспериментальному исследованию.

Поиски решения проблем макроэволюции (причины крупных преобразований органического мира и резкого возрастания многообразия органических форм в послекембрийских формациях) привели ряд ученых к старой гипотезе эволюции путем гигантских «перечеканок».

Примером современного неокатастрофизма может служить теория типогенеза Шиндевольфа (Schindewolf, 1950, 1963). Типогенез включает три стадии: типостроф — внезапное появление крупного нового морфологического типа строения, типостаз — упрочение типа строения, его экологическая экспансия и процветание и, наконец, типолиз — время разрушения данного типа (вымирание, сверхспециализация и др.). Затем этот эволюционный цикл повторяется. В системе Шиндевольфа макроэволюция первична и полностью оторвана от микроэволюции. Естественный отбор имеет значение только для расообразования, а развитие всех филогенетических стволов осуществляется ортогенетически.

Современный финализм представлен гипотезой «антислучайности», основателями которой являются Кено (Cuénot, 1941) и Леконт дю Ноюи (Leconte du Noüy, 1947). Эволюция на основе неопределенной, случайной мутационной изменчивости и работающего на этой базе естественного отбора представляется им невозможной; преодолеть случайность может только принцип финальности, т. е. движение к известной цели. Такие сторонники теории «антислучайности» утверждают даже, что «принципы финальности и эволюции неразрывны, так что при отбрасывании одного из них неизбежно должен отрицаться и другой» (Carles, 1957, p. 86). Примером модернизированного финализма является концепция «авторегуляции» Ванделя (Vandel, 1964), использующая старую ошибочную идею о том, что филогенез подобен онтогенезу и поэтому каждая филогенетическая ветвь якобы проходит стадии юности, расцвета, старости и вымирания. Сторонником финализма является и Львов (Lwoff, 1943), разрабатывающий оригинальную гипотезу о нарастающей физиологической деградации организмов в филогенезе.

В последние два десятилетия появились попытки возродить номогенетическую концепцию эволюции, в основе которой также лежит отрицание возможности эволюции на базе статистически действующих законов. Арсенал аргументов неономогенеза весьма широк: от принципов панпсихизма до

использования данных термодинамики и кибернетики. Так, М. Оже стоит за существование первичного психизма и настаивает на том, что зародышевая плазма сознательно исследует возможности изменения своего внутреннего физико-химического равновесия, которые ей предлагаются мутациями. По мнению Р. Элкена, для эволюции существенным является как раз не случай, а целенаправленный, сложный, осмысленный порядок. Поэтому живое является не случайным продуктом изменчивости и отбора, но основано на вечных, неотвратимых, более великих законах. П. Бриан утверждает, что эволюция не может быть математической игрой, так как статистические закономерности не могут привести к творчеству. Занимаясь системами управления концернов, Ст. Бир (1965) и в органической эволюции видит те же системы предетерминированности и планирования. В результате он считает несерьезной и неприемлемой для любого «кибернетика» мысль об эволюции на основе отбора. И это несмотря на то, что создатели кибернетики Н. Винер и У. Эшби полностью разделяют взгляды современного дарвинизма. В качестве примера проведения идеи номогенеза на термодинамической основе можно привести работы Н. А. Бернштейна, У. Блума, К. С. Тринчера и др. Правильно рассматривая эволюцию живого в сторону увеличения степени упорядоченности, они ошибаются в трактовке природы движущих сил этого процесса.

Общим для современных разновидностей номогенеза является игнорирование статистического характера каузальных основ эволюции и соответственно ошибочное стремление судить о филогенезе по аналогии с онтогенезом.

Сторонниками неокатастрофизма, финализма и неономогенеза, как правило, являются ученые, далекие от экспериментальных методик. В результате на одну доску ставятся предположения о существовании каких-то особых причин макроэволюции и экспериментально обоснованные знания о причинах микроэволюции, полученные в результате усилий нескольких отраслей современной биологии. Это хорошо понимают и наиболее крупные представители неокатастрофизма и финализма. Будучи убежденными противниками теории естественного отбора, Бойрлен, Вандель, Кено, Шиндевольф в конце своего жизненного пути пришли к выводу, что дарвинистское учение о микроэволюции остается единственной фактически обоснованной и экспериментально проверяемой теорией, все же остальные концепции представляют собой умозрительные гипотезы. Так, Кено признавал, что синтетическая теория эволюции превратилась «в единственно приемлемую научную общую теорию эволюции» (Cuénot, Tetry, 1951, p. 534). Пути синтеза своих положений с принципами дарвинизма ищут и некоторые сторонники неономогенеза (Мейен, 1973).

В последние годы были попытки сформулировать недарвиновские концепции эволюции на основе достижений молекулярной биологии, цитологии и ряда других наук. Примером может служить концепция «химического ламаркизма» П. Вентребера (Wintrebert, 1962), который стремился доказать наследование приобретенных признаков, используя данные по иммунологии и цитоплазматической наследственности.

Другим примером является концепция нейтральной эволюции М. Кимура, Дж. Кинга, Т. Ота и др., согласно которой большинство однонуклеотидных замен в ДНК и соответствующих им изменений первичной структуры белков не имеет селективного значения и происходит в результате случайного закрепления «нейтральных» мутаций.

НОВЫЕ ТЕНДЕНЦИИ В РАЗВИТИИ ЭВОЛЮЦИОННОЙ ТЕОРИИ

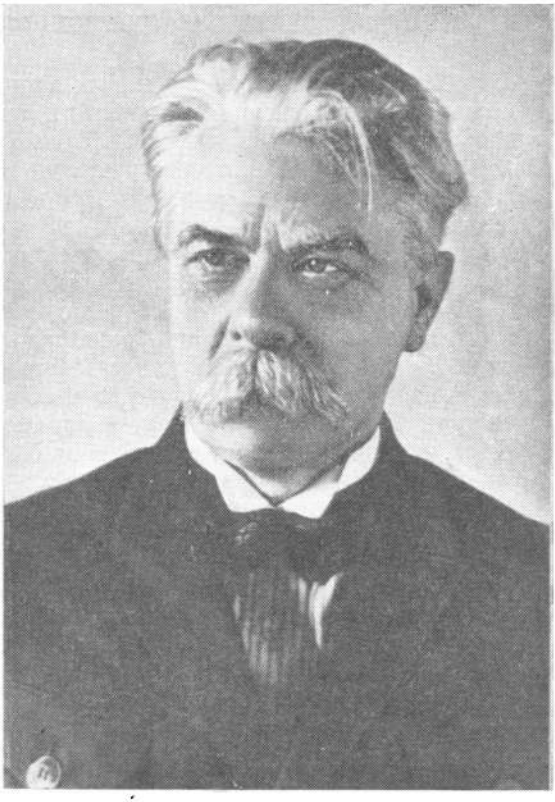
В середине 50-х годов сформировался ряд новых направлений исследований процесса эволюции, существенно углубивших знания о законах развития органического мира. В первую очередь это было связано с использованием данных молекулярной биологии для решения проблем эволюционной теории. Открытие генетического кода, обеспечивающего высокоспецифический матричный синтез белков, и успехи в изучении его основных свойств подтвердили неизбежность эволюции именно путем естественного отбора. Большая устойчивость молекулы нуклеиновой кислоты в статике и редупликации и особенности ее структуры обеспечивают накопление огромного объема наследственной информации и длительное хранение апробированных кодонов. В то же время обязательность ошибок редупликации (путем замены нуклеотидов или же путем различных стереохимических реорганизаций структуры ДНК) обусловливает возникновение мутационной изменчивости. Применение качественно новых методов позволило установить молекулярную основу мутационного процесса, вскрыть различные механизмы контроля над темпом мутабильности, открыть ограничение спектра мутаций, обусловленное рядом запретов на молекулярном уровне. Изучение биохимического полиморфизма природных популяций показало громадный запас наследственной изменчивости, чем окончательно был опровергнут тезис о недостаточности материала для действия естественного отбора.

Под влиянием успехов молекулярной биологии некоторые авторы попытались свести проблемы эволюционной теории лишь к изучению молекулярно-генетических основ эволюции. Однако вскоре эта ошибочная установка была преодолена. Было признано, что эволюция молекулярных структур протекает в рамках единого эволюционного процесса, совершающегося на всех уровнях организации живого, а движущие силы эволюции приурочены к популяционно-видовому уровню в рамках разрешения многочисленных биоценотических противоречий.

Начинается широкое применение биокибернетики, общей теории систем, а также математического моделирования для познания эволюционного процесса. Использование методов точных наук в значительной степени повысило строгость эволюционных построений, уточнило и усовершенствовало понятийный аппарат эволюционной теории, открыло новые пути для быстрой проверки выдвигаемых гипотез. В связи с этим особое развитие получает применение электронно-вычислительных машин, расширяются возможности для предсказаний эволюционного процесса.

Формирование представлений об эволюции как сопряженном процессе, протекающем в рамках четырех основных форм существования живого (организменном, популяционно-видовом, биоценотическом, биосферном), является характерной чертой развития эволюционной теории в последние годы. Изучение основных закономерностей эволюции биоценозов и биосферы и ее движущих сил становится одним из важнейших, но все еще мало разработанным разделом современной эволюционной теории.

В последние десятилетия в качестве самостоятельных разделов эволюционной теории стали разрабатываться проблемы движущих сил и закономерностей происхождения жизни и становления человека. Успехи экспериментальных исследований позволили моделировать начальные стадии биопоэза, связанные с абиогенным синтезом органических соединений (аминокислоты, белки, липиды, сахара, нуклеиновые кислоты), становлением биохимических взаимодействий между ними и образованием эобионтов. Интенсивно исследуются и проблемы особенностей действия естественного отбора, направленного в сторону совершенствования способ-



НИКОЛАЙ КОНСТАНТИНОВИЧ КОЛЬЦОВ
(1872—1940)

ностей к трудовой деятельности предков людей и их общественного поведения.

На протяжении столетия главная задача эволюционной теории заключалась в познании общих факторов, движущих сил и закономерностей органической эволюции, действующих на всех этапах исторического развития живого и во всех группах организмов. С разработкой основ современной теории эволюции эта задача в целом оказалась выполненной. В настоящее время возникает необходимость в создании частных теорий эволюции, учитывающих особенности действия общих причин эволюции у отдельных крупных таксонов (прокариоты, простейшие, высшие растения и т. д.), и в разработке вопроса об эволюции факторов и причин в ходе мегоарогенеза. Эволюционная теория ближайшего будущего будет строиться не на экстраполяциях с отдельных методически удобных объектов на все живое, а путем обобщений данных об особенностях действия факторов эволюции, достаточно полно изученных у всех крупных таксонов.

И, наконец, важнейшей задачей эволюционной теории становится выработка методов оптимального управления эволюционным процессом и путей охраны органического мира в условиях все нарастающего влияния общества на окружающую среду. В настоящее время уже недостаточно ограничиваться традиционными приемами участия человека в процессах эволюции (выведение методами селекции новых сортов растений и пород животных, охрана вымирающих видов, создание заповедников и заказников). По существу, требуется целая система мер по рациональному ис-

пользованию живой природы, ее приспособлению к потребностям человека и его производственной деятельности. Подобная система может быть создана на базе глубоких знаний закономерностей эволюции и функционирования живого, с проведением всех необходимых мероприятий по охране сложившегося разнообразия органического мира и биотического круговорота, обеспечивающих устойчивость биосферы и воспроизводство всех ее основных ресурсов. Не коренная перестройка, а постепенное включение все большего числа органических форм в процессы общественного производства и их рациональное использование должны стать основой стратегии человечества в ближайшем будущем. В связи с этим все большее число видов будет вовлекаться в процессы доместикации, расширится число видов-синантропов, увеличится количество интродуцируемых форм с целью повышения продуктивности отдельных биогеоценозов, а также начнется создание культурных биогеоценозов, не уступающих по своей продуктивности и устойчивости природным.

ГЛАВА 2. ОСОБЕННОСТИ РАЗВИТИЯ ЭВОЛЮЦИОННОЙ ТЕОРИИ В РОССИИ

История эволюционной мысли в России охватывает время от середины XVIII в. до 1917 г., т. е. включается в четыре из рассмотренных в предыдущей главе основных периодов развития эволюционной теории. Многие, общие для каждого периода особенности были характерны и для развития эволюционной теории в нашей стране. В разработке дарвинизма отечественная наука занимала ведущее положение. Наряду с доказательством факта эволюции главный вклад отечественные ученые внесли в разработку основы дарвиновского учения — проблемы причин эволюции (борьба за существование, естественный отбор), ее результатов (формирование адаптаций, видообразование), общих закономерностей макроэволюции.

ЭВОЛЮЦИОННЫЕ ВЗГЛЯДЫ ОТЕЧЕСТВЕННЫХ БИОЛОГОВ В ДОДАРВИНОВСКИЙ ПЕРИОД

В истории отечественного эволюционизма додарвиновского периода довольно отчетливо выделяются два основных этапа (Микулинский, 1961).

На первых порах (до 30-х годов XIX в.) эволюционная идея развивалась в России без ясного представления не только о причинах, но и о самом факте эволюции. Например, весьма общие высказывания о прогрессивной направленности развития живой природы встречаются в работах П. Ф. Горянинова, Я. К. Кайданова, Э. И. Эйхвальда. В целом взгляды этих авторов характеризуются как «натурфилософское направление в развитии эволюционной идеи в России» (Микулинский, 1961, с. 294).

С 30-х годов XIX в. намечаются попытки представить эволюцию как универсальный процесс, носящий преемственный и постепенный характер (М. А. Максимович, К. Бэр). В работе Максимовича (1831) процесс эволюции связывается с видообразованием, причинами которого признаются изменения в условиях среды. В наиболее отчетливой и аргументированной форме идея эволюции нашла отражение в работах К. Ф. Рулье (1845, 1857). Причины эволюции Рулье видел как во влиянии абиотических факторов, так и во взаимоотношениях между организмами.

На формирование эволюционных взглядов отечественных ученых рассматриваемого периода определенное влияние оказывали идеи, развиваемые за рубежом. Традиционные научные связи с Германией отразились, например, на том, что натурфилософское направление складывалось под воздействием шеллингианства. В попытках объяснить причины эволюции адаптаций и видообразования прямым действием внешней среды русские авторы были солидарны с французскими эволюционистами. Среди оригинальных открытий и теоретических обобщений можно назвать выводы К. Бэра (Baer, 1828) о сходстве эмбриональных стадий у представителей различных классов позвоночных. Их Ч. Дарвин рассматривал в качестве одного из убедительных доказательств эволюции. В историческом очерке к «Происхождению видов» он упоминает Бэра в связи с убеждением последнего в существовании монофилии и географического видообразования. Открытие Х. Пандером (Pander, 1817) зародышевых листков, обнаружение универсальности их закладки в эмбриогенезе разных групп многоклеточных животных еще более укрепили идею о единстве происхождения животного мира. Факт закономерной дифференциации тканей в эмбриогенезе, детально изученный отечественными исследователями (К. Вольф, Х. Пандер, К. Бэр), наталкивал на мысль о подобной же дифференциации их в ходе исторического образования таксонов (см.: Бляхер, 1955).

Ценными были замечания Рулье об определении критериев вида, которые позволили бы рассматривать вид как реальную форму организации живого (т. е. по Линнею). Рулье обратил внимание на такие существенные критерии, как нескрещиваемость видов, наличие у вида его характерных признаков, его устойчивость. Говоря об изменяемости видов, Рулье призывал к изучению не только ныне действующих факторов среды, но и к восстановлению экологических условий прошлого. Тем самым он намечал пути создания палеоэкологии, которой сейчас придается большое значение при решении эволюционных проблем (см. подробнее: Микулинский, 1979).

Взгляды отечественных эволюционистов додарвиновского периода формировали ту необходимую идейную атмосферу, которая способствовала распространению в России дарвинизма.

КАК БЫЛО ПРИНЯТО УЧЕНИЕ ДАРВИНА В РОССИИ

В предыдущей главе отмечалось, что всего лишь в течение нескольких лет учение Дарвина нашло сторонников в разных странах, и прежде всего в России.[1] Первое обстоятельное изложение дарвиновского учения было опубликовано в журнале «Библиотека для чтения» (1861, № 11, 12).[2] Популярная и четкая форма изложения этой статьи сразу же сделала доступной учение Дарвина широкому кругу русских читателей. Через год была напечатана статья Н. Н. Страхова (1862), в которой автор охарактеризовал книгу Дарвина как выдающийся вклад в развитие естественных наук. В 1864 г. публикуется первый, выполненный С. А. Рачинским, полный перевод «Происхождения видов», выдержавший еще два издания (1865, 1873). В 1864 г. в отечественных журналах вышло около десятка популярных изложений дарвиновского учения, в том числе и известная статья К. А. Тимирязева «Книга Дарвина, ее критики и комментаторы»,

[1] Первое знакомство с дарвинизмом в России подробно описано в литературе (см.: Соболь, 1945, 1957; Райков, 1960).

[2] Как установил по архивным материалам Б. Е. Райков (1960), автором статьи был профессор минералогии и химии Петербургского университета Н. Н. Соколов.

опубликованная в следующем году отдельной брошюрой и затем переиздававшаяся до революции еще шесть раз. Эта работа, отличающаяся глубиной и ясностью трактовки дарвиновского учения, сыграла выдающуюся роль в его пропаганде среди научной общественности России.

Основные причины успеха дарвинизма в России были обусловлены как развитием эволюционной идеи в предшествующий период, так и особенностями исторической эпохи 60-х годов. В своих воспоминаниях ученики Рулье (А. П. Богданов, Я. А. Борзенков, Н. А. Северцов, С. А. Усов) отмечали, что дарвинизм они приняли сразу благодаря влиянию идей своего учителя. «Русские ученые, — писал М. А. Антонович, — отнеслись к новой теории весьма сочувственно и встретили ее как желанную и до некоторой степени давно ожидаемую гостью» (1945, с. 354). Идеи креационизма, прочно господствовавшие в умах многих западноевропейских ученых, не имели столь широкого хождения в России. Не оказывала значительного влияния на умы русских биологов и религиозная идеология; истина науки и «истина» веры существовали здесь относительно обособленно.

Одна из главных причин успеха дарвинизма в России заключалась в прочности материалистических традиций в понимании развития природы, идущих от М. В. Ломоносова и философов-материалистов конца XVIII—первой половины XIX в. (А. Н. Радищев, В. Г. Белинский, А. И. Герцен и др.). Существенно и то, что проникновение дарвинизма в Россию началось в условиях подъема общественно-политической жизни, значительную роль в котором сыграла деятельность революционных демократов. Именно эти две особенности обусловили положительную реакцию на учение Дарвина со стороны представителей революционно настроенной интеллигенции. Материалистический дух этого учения, новаторский подход Дарвина к решению проблемы развития отражен в статьях Д. И. Писарева (1864) и М. А. Антоновича (1864). Оценивая дарвинизм как учение, не имеющее себе равных в истории естественных наук, Писарев призывал русскую молодежь способствовать его прочному утверждению в науке. Эти статьи оказали большое влияние на умы молодых ученых, многие из которых посвятили свою деятельность развитию биологических наук.

Итак, уже в самый начальный период распространения дарвинизма многие отечественные ученые поняли глубокое научное содержание этого учения и способствовали его утверждению. В других странах, даже в Англии, сторонников дарвинизма вначале было немного. Во Франции же — родине эволюционизма — учение Дарвина встретило резко отрицательный прием (Назаров, 1974).

В последарвиновский период были поставлены четыре главные задачи: доказательство самого факта эволюции; сбор данных об адаптивном характере эволюционного процесса (о единстве приспособительных и организационных признаков); изучение движущих сил эволюции (т. е. взаимодействий наследственной изменчивости, борьбы за существование и естественного отбора); выяснение закономерностей видообразования (микроэволюции) и формирования надвидовых таксонов (макроэволюции), а также более общих закономерностей филогенеза, присущих эволюционному процессу в целом. Исследование всех этих проблем осуществлялось по двум основным направлениям: филогенетическому и экологическому.

Сбор прямых доказательств эволюции в тот период более всего был доступен палеонтологам, непосредственно изучающим следы эволюционного прошлого. Выдающиеся достижения в этой области принадлежали В. О. Ковалевскому — основоположнику эволюционной палеонтологии. Ковалевский реконструировал ход эволюции целого семейства лошадиных. Он разработал принципы и методы палеонтологических исследований и с позиции дарвинизма сформулировал несколько принципиальных положений в исследовании филогенетических закономерностей эволюции, о чем будет сказано ниже. Среди тех, кто вслед за В. О. Ковалевским разрабатывал эволюционную палеонтологию, по праву стоят имена С. Н. Никитина и Н. И. Андрусова. Никитин (1881) обнаружил полный ряд переходных форм от вида *Ammonites alternoides*, приведший к формированию вида *A. alternans*. Андрусов (1897) установил последовательный ряд форм в эволюции двустворчатых моллюсков сем. *Dreissensiidae*. Смену близкородственных форм он объяснял борьбой за существование. С точки зрения палеоэкологии Андрусов правильно подметил, что взаимодействие разных форм борьбы за существование (конкуренции и борьбы с абиотическими условиями) определяет направление и ход филогенеза. Л. Ш. Давиташвили справедливо писал, что «эволюционное учение Дарвина стало проникать в русскую палеонтологическую науку довольно скоро после появления „Происхождения видов", а в течение 70—80-х годов оно приобретает здесь господствующее положение» (1948, с. 166).

Наиболее отчетливо филогенетическое направление проявилось в развитии эволюционной систематики, составившей основу для построения родословных схем крупных таксонов. Для подтверждения дарвиновского положения о монофилетическом и дивергентном развитии органического мира существенно было показать филогенетическое родство между беспозвоночными и позвоночными. Эту задачу блестяще разрешил А. О. Ковалевский при исследовании эмбриогенеза ланцетника. Длительное время это животное относили к позвоночным. Французский зоолог А. Катрфаж считал его деградированным позвоночным. В эмбриогенезе ланцетника Ковалевский установил ряд закономерностей, характерных как для беспозвоночных (тип дробления яйца, развитие сегментарного строения тела, выделительных органов), так и позвоночных (формирование первой трубки, хорды, кровеносной системы, жабр). Еще более убедительные доказательства филогенетического родства между беспозвоночными и позвоночными Ковалевский получил в сравнительно-эмбриологических исследованиях на асцидии. Он (1865) установил, что ранние стадии онтогенеза асцидии представляют собой как бы повторение стадий филогенетического развития предков. Эти данные наряду с исследованиями Ф. Мюллера на ракообразных и собственным материалом были положены и Э. Геккелем в основу фактических доказательств биогенетического закона.

Идея рекапитуляции нашла поддержку и развитие в работах других русских ученых (см.: Мирзоян, 1974). Вместе с тем геккелевская трактовка биогенетического закона подверглась справедливому критическому анализу Я. А. Борзенковым (1884) и позднее В. М. Шимкевичем (1908). Борзенков отметил, что рекапитуляции в очень редких случаях бывают полными, наоборот, чаще всего онтогенез претерпевает изменения. Идея эволюции онтогенеза как носителя филогенетических преобразований была развита Шимкевичем, который на примере эволюции глáза позвоночных показал, что рекапитуляция распространяется лишь на самые общие этапы развития. В последующее время отечественные биологи про-

вели большую серию исследований эволюции различных систем органов, в основном у позвоночных животных. Так, детально изучалось филогенетическое развитие черепа, возникновение бесчерепных хордовых, филогенетические связи между разными группами костистых рыб (А. Н. Северцов, Ю. А. Белоголовый, А. Л. Диателович, П. П. Сушкин, А. А. Коротнев, В. Н. Львов, Н. В. Горкович и др.).

Таким образом, исследованиями в области сравнительной филогенетики русские ученые внесли значительный вклад в доказательства эволюции, в выяснение проблемы единства происхождения органического мира, разработку вопроса о соотношении онто- и филогенеза. Основанное Геккелем филогенетическое направление русские биологи стремились заполнить фактическим материалом, «превратить в жилое здание», как образно выразился А. Д. Некрасов (1926, с. 162).

ЭКОЛОГИЧЕСКОЕ НАПРАВЛЕНИЕ

Как ни важны были филогенетические исследования, они лежали преимущественно в области доказательств эволюции и не затрагивали основу дарвинизма — закон естественного отбора. Фундаментальное значение в этом отношении имели работы, давшие начало экологическому направлению, связанному с изучением причин образования адаптаций. Была заложена основа начинающей формироваться на базе дарвинизма новой науки — эволюционной экологии. Внутри экологического направления сложилось несколько областей исследования адаптаций на основе объединения экологии с палеонтологией, морфологией, физиологией, эмбриологией (Георгиевский, 1980).

Первая попытка связать данные палеонтологии с теорией естественного отбора принадлежит В. О. Ковалевскому. В исследовании эволюции копытных Ковалевский (1873) исходил из признания отбора как закономерного процесса, переводящего неопределенные (адаптивно ненаправленные) изменения признаков в адаптивные особенности организации. При этом направление отбора определяется в основном биотическими факторами, в частности хищниками, как это было показано им на примере эволюции лошадиных при переходе их предков из лесных зон обитания в степные. Введенное Ковалевским понятие адаптивной иррадиации групп было основано на дарвиновских принципах отбора и дивергенции. На конкретном материале Ковалевский убедительно продемонстрировал, что дивергенция действительно является способом возникновения многообразия форм животных.

Трактовка адаптации как способности организмов существовать в определенной среде (Bell, 1833) получила во второй половине XIX в. фактическое обоснование в связи с изучением модификационной изменчивости (онтогенетических адаптаций). Широкие экспериментальные исследования адаптивного формообразования были начаты ботаниками, заложившими основы эволюционной морфологии растений. Это направление получило развитие и в работах отечественных исследователей (см.: Рязанская, 1960).

Одним из основателей эколого-морфологического направления в ботанике был А. Н. Бекетов. Исходный принцип его экспериментальных работ заключался в поисках причин адаптивного морфогенеза растений. Так, адаптивные изменения в строении, форме, размерах, расположении листьев, интенсивности их окраски он ставил в прямую зависимость от влияний внешней среды, в частности от силы и направления солнечного освещения (Бекетов, 1865). В 60—70-х годах развернулась деятельность

казанской школы ботаников, возглавляемой Н. Ф. Леваковским (Н. Б. Лазарев, С. М. Смирнов, Ю. К. Шелль). В большой серии экспериментов изучалось влияние различных факторов (свет, теплота, влажность и др.) на уклонения морфогенеза у гороха, фасоли, моркови, салата. Так, корни гороха, выращеного в обедненной почве, имели форму тонких, удлиненных нитей, а в богатой почве были значительно толще и с большим числом добавочных корней (Леваковский, 1868).

Одним из основоположников эколого-физиологического направления в ботанике был К. А. Тимирязев. Дарвиновское учение он считал исходной методологической основой исследований адаптивности физиологических процессов: «Распространенность какого-нибудь органа или свойства прямо наводит на мысль, что они имеют какое-нибудь полезное значение для обладающего ими организма» (1948, с. 144). Именно эта дарвинистская позиция помогла Тимирязеву в исследовании биологического значения зеленого цвета растений. Экспериментальными работами в течение 1872—1886 гг. он доказал функциональную связь между зеленой окраской листьев (наличием хлорофилла) и фотосинтезом, отметив, что эта важнейшая для всего живого планеты адаптация возникла под действием отбора.

Целый комплекс исследований эволюционно-экологического профиля был начат И. И. Мечниковым в 1883—1892 гг. по изучению защитных свойств организмов на клеточном и тканевом уровнях. Впервые на медузах, а затем на других организмах Мечников установил, что у животных, имеющих мезодермальные ткани, инородные тела разрушаются подвижными паренхимальными клетками, названными им фагоцитами. Далее он показал, что обычное внутриклеточное пищеварение у простейших с усложнением организации в ходе эволюции начинает выполнять и защитную функцию. У позвоночных и человека фагоцитоз становится исключительно защитной адаптацией. Это открытие послужило основой для создания учения о воспалении и иммунитете и явилось блестящим примером творческого применения идей дарвинизма для решения частных биологических и медицинских проблем.

В плане изучения адаптивных модификаций рассматривали физиологи животных проблему поведения. На этой основе строил теорию рефлексов И. М. Сеченов (1863, 1903). Его ученик Н. Е. Введенский (1901) в учении о парабиозе раскрыл далее специфику процессов индивидуальной адаптации, осуществляемых с участием коры головного мозга. Это направление исследований получило эволюционное освещение в работах И. П. Павлова (см. гл. 10).

Эколого-эмбриологические исследования были связаны с изучением адаптивного значения эмбриональных стадий (см.: Бляхер, 1957), что нашло отражение в предложенном Геккелем термине «ценогенезы». Рекапитуляции стали рассматриваться, таким образом, не только как одно из доказательств эволюции. Среди русских ученых одним из первых указал на полезный характер эмбриональных и личиночных стадий В. В. Заленский (1884). Он утверждал, что по своему происхождению ценогенезы являются общим итогом коррелятивной изменчивости, способов и силы воздействия на развивающийся организм со стороны внешних факторов. Это положение развивал В. М. Шимкевич (1908), который пришел к выводу, что в онтогенезе объединяются две противоположные тенденции: повторение пути, пройденного предками, и приспособление процессов индивидуального развития к данной среде. Исследования по биогенетическому закону, в том числе эмбриональных адаптаций, прокладывали путь к созданию А. Н. Северцовым теории филэмбриогенезов.

Филогенетическое и экологическое направления имели громадное значение для упрочения эволюционной теории. Но лишь изучение движущих сил эволюционного процесса могло дать веские доказательства справедливости дарвинизма.

ИССЛЕДОВАНИЯ ДВИЖУЩИХ СИЛ ЭВОЛЮЦИИ

Вплоть до начала нового века разработка данной проблемы осуществлялась преимущественно логическим путем, лишь с ограниченными попытками собрать прямые доказательства дарвиновской концепции, в том числе экспериментальные. Уместно привести по этому поводу высказывание С. И. Коржинского: «Замечательно, что несмотря на большое число даровитых горячих приверженцев учения Дарвина, фактическая сторона собственно дарвинизма... осталась до сих пор в том же состоянии, как она была разработана самим автором» (1899, с. 1). О слабом фактическом обосновании дарвинизма писали не только его противники. Например, еще в 1925 г. Б. М. Козо-Полянский отмечал: «У нас нет прямого подтверждения тому, что эволюция осуществляется действительно посредством естественного отбора» (1925а, с. 85). Подобных высказываний было много (Талиев, 1900, с. 271; Филипченко, 1915, с. 54; Мензбир, 1927, с. 111). Положение изменилось только со второй половины 20-х годов, когда начал осуществляться синтез дарвинизма с генетикой и экологией. Тем не менее уже и в рассматриваемый период отечественные эволюционисты внесли заметный вклад в исследование факторов и причин эволюции, в особенности наследственной изменчивости и борьбы за существование.

До начала XX в. было высказано немало спекулятивных гипотез о сущности наследственной изменчивости (А. Вейсман, К. Негели, Г. де Фриз и др.) и противоречивых суждений об эволюционной роли модификаций. Перелом в изучении наследственной изменчивости наступил после описания мутационных изменений Коржинским и де Фризом. Как известно, Дарвин строил свою теорию на постулате существования неопределенной наследственной изменчивости и отвлекался от поиска ее причин. С другой стороны, многих исследователей привлекала проблема наследственных изменений, поскольку как раз в них усматривался непосредственный источник эволюционных новообразований. Например, Р. Э. Регель писал: «...прогресс в общем ходе эволюции организмов мыслим только при условии возникновения именно новых, ранее не существовавших наследственных факторов и обусловливаемых ими новых признаков» (1912, с. 490). Почти одновременно Коржинский (1899) и де Фриз (de Vries, 1901—1903) выдвинули гипотезы, в которых главной причиной эволюции признавалась наследственная изменчивость. Резкие скачкообразные изменения культурных форм Коржинский рассматривал как аналог движущей силы природных видов, а отбору отвел роль браковщика неудачных вариаций. Свою гипотезу он назвал «гетерогенезисом». Эта антидарвиновская концепция вызвала резкую и справедливую критику (Талиев, 1900; Регель, 1912, и др.).

С самого начала своей научной деятельности Коржинский стремился найти и изучить случаи постепенного видообразования в природе, как это следовало из теории Дарвина. С этой целью он предпринял ряд экспедиций по европейской части России и Сибири. В результате были накоплены многочисленные факты изменчивости видов растений, но каким образом происходит их эволюция, для исследователя оставалось загадкой. Тогда Коржинский обращается к изучению создания новых форм в садо-

водстве. По его мнению, культурные формы растений не возникают на основе накопления мелких индивидуальных изменений признаков, а появляются сразу, внезапно. Дарвину были известны такие случаи, но, отмечал Коржинский, он придавал им мало значения, а большинство дарвинистов совершенно их игнорировало. В дополнение к фактам резко выраженной скачкообразной изменчивости, описанным Дарвином, Коржинский привел много примеров из собственных наблюдений и из литературы. Так, отчетливый характер резких уклонений имеют вариации размеров растений, изменения формы листьев, окраски листьев и, особенно, цветков. Коржинский подметил ряд существенных особенностей описанных им фактов. Во-первых, все наблюдаемые изменения признаков устойчиво наследовались. Во-вторых, они имели скачкообразный характер. В-третьих, изменения затрагивали самые различные признаки. В-четвертых, наследственная изменчивость имела разную направленность в смысле ее адаптивного значения (полезная, вредная, нейтральная). Существенно подчеркнуть и то, что уклонения от нормы, как писал Коржинский, «не ограничиваются каким-либо одним главным признаком, но выражаются еще целым рядом более мелких отличий как в морфологическом, так и физиологическом отношении» (1899, с. 53), т. е. проявляются в незначительном масштабе и имеют коррелятивный характер.

Теперь, по прошествии нескольких десятилетий, нам важно выделить то положительное, что заключала в себе работа Коржинского для исследования наследственной изменчивости. Все подмеченные им характерные особенности описанной формы изменчивости (наследование, прерывистость, охват различных признаков, ненаправленность, разномасштабность проявления и коррелятивная связь с изменениями других признаков) являются существенными чертами явления, названного чуть позднее де Фризом мутацией. В дальнейшем все перечисленные характеристики мутационной изменчивости, открытые Коржинским, подтвердились на разных ботанических и зоологических объектах.

Таким образом, можно с полным основанием констатировать, что систематизация фактического материала и выделение Коржинским характерных признаков наследственной изменчивости знаменовали собой начало нового этапа в изучении этого фактора эволюции. Работы Коржинского и де Фриза объективно подводили генетическую базу под теорию отбора.

Повышенный интерес к одной из центральных проблем дарвинизма — борьбе за существование как причины эволюции — весьма характерная особенность развития эволюционной теории в России (Завадский, 1973; Галл, 1976). Отечественные эволюционисты внесли решающий вклад в разработку классификации форм борьбы за существование, выяснение роли перенаселения в эволюции, определение эволюционного значения отдельных форм и компонентов борьбы за существование, в том числе для выяснения таких вопросов, как механизмы восполнительных процессов (Мечников), причины смены сукцессий в лесных насаждениях (Коржинский, Морозов).

Критическому обсуждению подвергся вопрос о том, необходимо ли перенаселение для возникновения борьбы за существование. Положительно на этот вопрос отвечали Тимирязев (1865) и Бекетов (1873). Однако более глубокий анализ роли перенаселения в эволюции приводил к иному выводу. Мечников (1878) выдвинул аргумент, согласно которому из утверждения о необходимости перенаселения как предпосылки отбора должно следовать и заключение о прямой пропорциональной зависимости скорости эволюции от степени плотности населения, чего в действительности нет. Как показали более поздние исследования (Завадский, 1957),

перенаселение не является необходимым условием борьбы за существование, оно может влиять на скорость и направление отбора.

Отечественными авторами выдвигались и оригинальные концепции причин эволюции. В этом отношении выделяются работы К. Ф. Кесслера и П. А. Кропоткина. Принципу конкуренции, как якобы разъединяющей организмы, Кесслер (1880) противопоставил «закон взаимопомощи». По его мнению, основу взаимопомощи составляет инстинкт размножения, с которым связаны все формы взаимоотношений между особями разных пород (от спаривания до заботы о потомстве). Существуют и многие другие формы кооперации животных (колонии насекомых, птиц, стадность у млекопитающих). Попытка Кесслера представить взаимопомощь в качестве ведущего фактора эволюции нашла поддержку в работе Кропоткина (1890), который в основном повторил аргументацию своего предшественника.

Принципиальная ошибка Кесслера и Кропоткина заключалась в том, что взаимопомощь — только одну из многочисленных форм биотических отношений, притом у высокоорганизованных животных, они возвели в ранг общебиологического закона и в целом противопоставили ее отбору (см.: Банина, 1962).

Критически оценивая концепцию Кесслера и Кропоткина, важно отметить их заслугу в выделении взаимопомощи как формы взаимоотношений между организмами, способствующей выживанию вида. Эти авторы правильно подметили существенное значение взаимных приспособлений у животных, названных позднее С. А. Северцовым (1941) конгруэнциями (или видовыми адаптациями). Рассматривая взаимопомощь как фактор эволюции, одновременно с признанием межвидовой конкуренции Кесслер и Кропоткин так или иначе близко подошли и к идее группового отбора. Именно факты внутривидовой кооперации служат аргументом в пользу утверждения о существовании группового отбора (Одум, 1975).

Основная причина неудовлетворенности дарвиновским объяснением движущих сил эволюции у Кесслера и некоторых других (Н. Н. Страхов, С. И. Коржинский), вначале приветствовавших учение Дарвина, но затем пересмотревших свое к нему отношение, заключалась в слабом фактическом обосновании теории естественного отбора. Об этом писал и Кропоткин: считать, что борьба за существование является причиной эволюции, «значило бы допустить такое, что не только еще не доказано, но и прямо-таки не подтверждается непосредственными наблюдениями» (1907, с. 3).

Экспериментальные исследования борьбы за существование в нашей стране начал Н. Ф. Леваковский (1871, 1873). В серии опытов он отчетливо обнаружил конкуренцию между всходами растений, семена которых обладали различной способностью поглощения влаги при прорастании. Далее он установил, что полный цикл развития проходит лишь часть проростков, остальные элиминируются еще на ранних стадиях роста. Отсюда следовал вывод о преимуществе тех растений, которые обладали большей скоростью роста. Опытным путем Леваковский также установил, что местные виды растений побеждают при конкуренции с привезенными из других районов.

Изучая причины изменения видовой структуры лесов, Коржинский (1891) пришел к выводу о ведущей роли в этом процессе межвидовой конкуренции за свет. Например, было установлено, что в равных условиях затенения береза растет быстрее сосны. Лесные ассоциации, писал Коржинский, формируются не столько под влиянием климатических условий, сколько «в силу жизненных свойств конкурентов» (1891, с. 163). Устой-

чивые сообщества представляют собой итог длительной борьбы за существование между видами.

Идею борьбы за существование как причины эволюции лесных сообществ глубоко развил Г. Ф. Морозов (1912). В статье «Дарвинизм в лесоводстве» он (1913) отметил, что лес является превосходным объектом для подтверждения дарвинизма. На основе анализа большого фактического материала по борьбе за существование Морозов установил зависимость между численностью деревьев данного вида и их возрастом, между интенсивностью элиминации и выносливостью к затенению (светолюбивые растения, например береза, осина, сосна, подвергаются большей элиминации при пониженной освещенности). Был сделан вывод, что совокупность разных направлений борьбы за существование и отбор являются причинами дифференциации сообществ и в то же время причинами их стабильности. Это положение оценивается как зарождение биоценотического подхода к трактовке лесных сообществ и в известном смысле предвосхищение современного кибернетического подхода в лесной биогеоценологии (Мазинг, 1967).

Разработка центральной проблемы дарвинизма — ведущей роли естественного отбора — проводилась отечественными биологами (как и зарубежными) до начала XX в. преимущественно на уровне теоретических рассуждений, в которых подчеркивалось могущество отбора как главной движущей силы эволюции (Тимирязев, Мечников, Мензбир и др.).

Принципиальное значение имели высказывания об отборе как статистическом процессе, заключающемся в большей или меньшей вероятности выживания и размножения особей. Одним из первых на это указал Г. Зейдлиц: гибель менее приспособленных «происходит по твердым законам, которые допускают математическое выражение, посредством исчисления вероятностей» (Seidlitz, 1875, S. 66). Обратив внимание на эту глубокую мысль дарвиниста из Дерпта, Л. Я. Бляхер (1971а, с. 36) правильно отмечает, что идея о статистическом характере отбора получила окончательное доказательство в генетической теории естественного отбора (Дж. Холдейн, Р. Фишер, С. Райт). Вероятностная природа отбора отмечалась также в работах В. О. Ковалевского, Мечникова, Тимирязева (подробнее см.: Филюков, 1980). В ответ на критические выступления, что дарвинизм якобы абсолютизирует случайность и игнорирует закономерность в эволюции, А. Остроумов справедливо писал: «Этот упрек основан на недоразумении. Процесс имеет случайный характер, потому что на него действует много факторов, поэтому вероятность появления события подчинена математическим законам» (1910, с. 7).

В высказываниях о вероятностной природе естественного отбора намечались контуры популяционного подхода к пониманию уровня протекания эволюционного процесса. Однако это были пока лишь прозорливые догадки. Почти все дарвинисты в XIX в. не могли освободиться от организмоцентрического представления об единице эволюции и поэтому допускали действие ламаркистских принципов прямого приспособления и наследования приобретенных признаков в качестве дополнительного к отбору фактора эволюции. Из отечественных эволюционистов исключение составляла, пожалуй, лишь позиция Зейдлица. Справедливо критикуя Геккеля за произвольное включение в дарвинистскую схему эволюции этих принципов ламаркизма, он первым среди дарвинистов выступил против этого заблуждения. Зейдлиц указал ряд фактов, со всей очевидностью опровергающих принципы ламаркизма (покровительственные окраски, ненаследуемость повреждений органов, инстинкты рабочих пчел, не принимающих непосредственного участия в размножении). Именно эти фактические аргументы против механоламаркизма привел позднее и Вейсман

(Weismann, 1883). Возможно, более резкое по форме высказывание Вейсмана, прямо направленное против механоламаркизма, сделало это выступление более заметным, а его автора известным как основоположника неодарвинизма. Несомненно, что определенный приоритет в формировании оппозиции механоламаркизму принадлежит Зейдлицу. Среди немногочисленных сторонников неодарвинизма следует упомянуть В. П. Аникина (1894), резко выступившего против принципа наследования приобретенных признаков в связи с обсуждением исследований Шманкевича по формообразованию у ракообразных в засоленных водоемах.

Завершая раздел об исследованиях движущих сил эволюции, отметим и прозорливые высказывания о формах естественного отбора. Так, Зейдлиц и Мечников выделяли две формы отбора, получившие позднее название движущего и поддерживающего. Вторую форму отбора Зейдлиц характеризовал как «консервативное приспособление» (Seidlitz, 1875, S. 68), в то же время правильно отмечая единство и по существу тождественность процессов отбора и адаптациогенеза, и приводил соответствующие примеры.

ПРОБЛЕМЫ ВИДА И ВИДООБРАЗОВАНИЯ

Накопление данных о переходных формах, интерес к построению родословных схем вытесняли старые представления об устойчивости и дискретности видов. Победа эволюционной идеи, по словам В. Л. Комарова (1901, с. 250), «нанесла сильный удар понятию о виде», что отразилось на трактовке вида и систематиками. Некоторые биологи стали даже признавать реально существующей только особь. Для того чтобы восстановить в правах понятие о виде как реальном явлении, необходимо было сконцентрировать внимание на изучении его как устойчивого образования. Важно также было показать, что вид как объект эволюции представляет собой не гомогенную смесь особей, а обладает сложной иерархической структурой. Изучение этих двух существенных характеристик вида началось только на рубеже XIX—XX вв. Пионерскими были исследования отечественных ботаников.

Понятие о виде исторически развивалось путем выделения новых его критериев и, по-возможности, сведения их в единую систему, характеризующую вид в качестве особой формы организации субстрата эволюции. Трактовка вида, опирающаяся ранее в основном на описательно-морфологический критерий, благодаря работам ботаников, в том числе Коржинского (1892) и Комарова (1901, 1908), дополнилась географическим критерием. В систематике высших растений было сформулировано положение о реально существующей в природе единице классификации — географической расе. Коржинский обратил внимание на сложную структуру вида, включающую в себя несколько географических рас. Две эти стороны в понимании вида — реальность географической расы и целостность вида как системы — развил далее Комаров. Он поддержал идею Коржинского о разделении географических рас (подвидов) по критерию репродуктивной изоляции.

Среди ботаников первым в России, а возможно, и в мировой науке, по мнению К. М. Завадского (1968, с. 96), «действительно начавшим разработку вопроса о целостности вида», был И. К. Пачоский (1910, 1914). Пачоский считал, что географическая раса — это целостная система, состоящая из элементарных рас (биотипов), которые связаны между собой общей судьбой вида существовать совместно (Пачоский, 1914). Он обратил внимание на внутривидовой полиморфизм не только как на результат приспособления вида к разным участкам ареала, что было известно задолго

до него, а как на одну из причин и внутренних предпосылок эволюции вида.

Представление о виде как сложной системе получило развитие и в зоологической систематике. Одним из первых концепцию полиморфного вида у животных начал разрабатывать А. П. Семенов-Тян-Шанский (1910). Выделив внутривидовые формы, он построил их в подчиненный ряд: вид—географическая раса (подвид)—племя (локальная географическая раса)—морфа (зарождающаяся раса).

К началу века накопилось достаточно данных, чтобы утверждать существование эволюции на биохимическом уровне и соответственно биохимического критерия вида, как это сделал А. Я. Данилевский в речи на Международном медицинском конгрессе в Риме (1894, с. 30). В обзорной статье «Биохимические основы эволюции» А. Щепотьев привел много материалов в пользу этих представлений. Он писал: «Приложение биохимии к эволюционной теории стало возможным в последние 5 лет, когда было собрано достаточно доказательств для выработки понятия о химической специфичности видов» (1914, с. 2). Представление о виде как группе организмов, биохимически отличающихся от особей других видов, высказывалось давно. В доказательство его автор привел из мировой литературы данные о видовой специфичности иммунных реакций и трансплантации тканей. Так, при переливании крови наблюдается видовая специфичность эритроцитов, проявляемая в несовместимости крови донора и реципиента. Другим показателем специфичности является преципитация — выпадение в осадок белка при смешивании с антигенами (микробами или чужеродными белками). Здесь же Щепотьев обратил внимание на относительный характер биохимического критерия. Так, при введении сыворотки угря особям других видов рыб преципитации не наблюдалось.

Сравнительно-биохимическими исследованиями в области систематики растений С. Л. Иванов (1914; Иванов, Кокоткина, 1915) указал как на биохимические различия между видами, так и на определенное сходство в конечных продуктах обмена. Он обратил внимание на необходимость объединения биохимического и физиологического критериев в единый физиолого-биохимический критерий вида (подробнее см.: Мирзоян, 1974).

Обобщающей можно считать небольшую содержательную статью В. Бианки (1916). Помимо хорошо известного морфологического критерия, писал он, в новейшее время предложено еще три: географический, физиологический (репродуктивный) и химический. Ни один из перечисленных критериев не может быть признан абсолютным. Истинный критерий для определения вида — это бесплодие (т. е. нескрещиваемость), и в разработке этого критерия Бианки видит большую заслугу менделистов (Пеннет и др.). Вместе с тем одного критерия нескрещиваемости недостаточно, так как имеется много фактов плодовитости гибридов от особей несомненно четко выделяемых разных видов, например при скрещивании кавказского и японского фазанов. В характеристике вида следует учитывать специфику среды обитания. Для решения вопроса о таксономическом виде «необходимо привлечь еще всю гамму сложных взаимоотношений, существующих между организмами, между ними и окружающей их средой, мертвой природой, не забывая, что вид является функцией не одной наследственности, но и всех внешних влияний» (Бианки, 1916, с. 289). Таким образом, Бианки указал на еще одну характеристику вида — его экологическую определенность, которая позднее (Завадский, 1961) была выделена в качестве самостоятельного критерия вида.

Итак, на протяжении полувека после возникновения дарвинизма учение о виде обогатилось двумя принципиальными положениями. Во-первых, было установлено, что вид представляет собой сложную систему бо-

лее мелких форм. Во-вторых, что он характеризуется определенными критериями (дискретность, географическая и экологическая определенность, нескрещиваемость, биохимическая специфичность), которые позволяют выделять вид как особую форму организации жизни.

До начала XX в. изучение видообразования характеризовалось попытками выйти из затруднительного положения, связанного с утверждением о нивелирующем эффекте скрещиваний и тем самым о невозможности внутривидовой дифференциации и последующего формирования видов посредством отбора (Завадский, 1968). Предпринимались попытки обойти это затруднение путем выдвижения концепций миграции (М. Вагнер), репродуктивной изоляции (Дж. Роменс) и сальтационистских гипотез (В. Вааген, Э. Зюсс). Среди русских биологов сальтационистской точки зрения на видообразование придерживался С. И. Коржинский в уже упоминавшейся гипотезе гетерогенезиса, а позднее Д. Н. Соболев и Л. С. Берг.

Интересные исследования по формообразованию у низших ракообразных (роды *Artemia* и *Branchipus*) провел в 70-х годах Шманкевич. При изменении солености и температуры воды в одесских лиманах у некоторых видов (например, *Artemia salina*) происходили настолько существенные изменения в строении тела, что автор констатировал их как «портрет» нового вида. Наблюдения в природе он подтвердил экспериментально. Шманкевич отмечал неустойчивость вновь образованных модификаций: «Полученная этим воспитанием форма уже потому не составляет вида или разновидности, что не имеет достаточной прочности признаков, способных держаться в природе» (1875, с. 369—370). В то же время в опытах на циклопах (*Cyclops bicuspidatus*) обнаружилась довольно значительная устойчивость вида к колебаниям солености воды. Шманкевич не склонен был объяснять наблюдаемые им факты изменчивости видов теорией Дарвина (там же, с. 381). Такая позиция автора исторически вполне оправданна. Во-первых, он отмечал, что дарвиновская теория видообразования не имеет прямых доказательств, строится пока на «воображаемых фактах» и косвенных примерах. Во-вторых, наблюдаемые им явления изменчивости видов не наследственны, а потому не увязываются с теорией Дарвина, согласно которой обязательным фактором эволюции является наследование полезных изменений признаков. Значение работ Шманкевича заключалось в том, что он экспериментально показал, каким образом возникшие под влиянием физико-химических условий адаптивные формы могут прокладывать путь для образования видов. Позднее в работах И. И. Шмальгаузена и других авторов, создавших теорию стабилизирующего отбора, было доказано, что модификации действительно выступают в качестве «зачинателей» видообразования (см. гл. 15).

Из-за неразработанности проблемы движущих сил микроэволюции изучение видообразования в рассматриваемый период носило в основном описательный характер, опиралось на логические построения и на редкие еще наблюдения внутривидовой дифференциации в результате изменения среды или расселения вида в новые экологические условия. Именно на этом пути в исследовании видообразования стояло большинство биологов дарвинистской ориентации, в том числе и отечественных. Примером объяснения видообразования с позиции дарвинизма являются работы М. А. Мензбира (1885). В них автор на фактическом материале пытался подтвердить основные положения дарвиновской теории видообразования: отсутствие резких границ между видом и разновидностью, возникновение видов из единого центра и поэтому возможность сосуществования в одном ареале вида и разновидности (симпатрия), гетерогенный состав вида как условие для дивергентного действия отбора.

Новой страницей в учении о видообразовании стали исследования способов формирования сезонных рас у растений, начатые за рубежом Р. Веттштейном и его школой, а в нашей стране группой ботаников-дарвинистов (Н. В. Цингер, В. Н. Хитрово, Р. Г. Бетнер, А. Н. Сутулов).

Классическими были признаны работы Цингера (1909, 1913) по изучению расообразования у большого погремка (*Alectorolophus major*). В пределах этого вида обнаружилось несколько рас, различающихся сроками созревания и связанными с ними признаками (форма роста, число междоузлий), а также признаками, обеспечивающими приспособление в качестве сорняка ржи (совпадение времени раскрытия коробочек семян со сроками уборки урожая ржи). Образование сезонных — раннецветущих и позднецветущих — рас Цингер объяснял разными направлениями отбора, в частности разными сроками скашивания лугов. В сравнении с работами Веттштейна он сделал шаг вперед в изучении полиморфной структуры вида как необходимого условия для внутривидовой дифференциации. Как обнаружил Цингер, вид погремка состоит не из двух, а нескольких рас, что является предпосылкой для его более широкой адаптивной радиации. Работы Цингера вошли в учебники в качестве блестящего примера дарвинистского объяснения причин и способов видообразования.

Отечественный ботаник Бетнер (1917) продолжил работы Цингера. Он обратил внимание на то, что тонкие приспособления многих сорных растений (рыжики, шпергели, гречишные, плевелы) к посевам культурных форм обусловлены отбором, агентом которого является техническое совершенствование зерноочистительных машин. Наблюдениями над воробейником полевым (*Lithospermum arvense*) Бетнер полностью подтвердил выводы Цингера о способах адаптации рыжика (род *Camelina*) как сорняка культурных растений. При образовании форм *L. arvense*, засоряющих озимые и яровые посевы злаков, роль агента отбора сыграло свойство плодов воробейника оставлять на цветоложе при созревании один орешек. Оно является приспособлением, позволяющим сорному воробейнику сохраняться в составе культурных злаков, когда орешки оказываются примешанными к вымолоченному зерну. Аналогичные приспособления, отмечал Бетнер, обнаружил Сутулов (1914) у одного из видов гречишки, засоряющей посевы льна.

Положение о полиморфной структуре вида как исходном условии его дифференциации составляло основу работы В. И. Талиева (1915), посвященную изучению видообразования в родах *Dentaria* и *Holosteum*. Утверждалось также существование большой серии промежуточных форм между близкими видами, что было показано автором на примере отношений между видами *Dentaria bulbifera* и *D. quinquefolia*. Этот «разлитой» полиморфизм мог представлять собой, по Талиеву, следствие гибридизации между ранее возникшими дискретными видами.

Позднее на многих примерах было показано существование таких переходных (гибридогенных) полиморфных образований. В настоящее время интерес к проблеме гибридогенных зон значительно усилился (см. гл. 6).

В современном дарвинизме существенными факторами видообразования признаются миграция и изоляция. В работах отечественных авторов рассматриваемого периода встречаются интересные идеи и материалы об эволюционном значении этих факторов. Миграционную гипотезу видообразования развивал В. Л. Комаров (1908). По его мнению, одна из ветвей в роде *Caragana* эволюировала путем филетической переработки мигрирующих популяций по мере их продвижения в новые условия (через Среднюю и Центральную Азию в Китай). Серия примыкающих друг к другу видов была обнаружена Комаровым и в других группах растений.

К настоящему времени известно много примеров подобной сомкнутости ареалов близких видов и даже образование кольцевых перекрытий ареалов, например у больших чаек группы *Larus argentatus* (см.: Майр, 1968).

Разбирая вопрос о географической изоляции, Мензбир (1927, с. 125) правильно связывал этот фактор видообразования с экологической несовместимостью форм, обладающих разной плодовитостью. Если новая разновидность в условиях совместного обитания с материнским видом имеет бо́льшую плодовитость, она вытесняет последнюю в борьбе за существование. В этом замечании Мензбира содержится мысль об отборе на плодовитость и об отборе как дифференцированном выживании внутривидовых форм по такому признаку, как способность к более эффективному размножению.

Коржинский (1899) высказал интересную гипотезу, согласно которой вследствие внезапного изменения может сразу возникнуть репродуктивная изоляция как условие для последующего формирования самостоятельной расы. В последнее время эта точка зрения находит подтверждение при изучении видообразования, в частности, у мышевидных грызунов (см.: Воронцов, 1980).

ИЗУЧЕНИЕ ОБЩИХ ЗАКОНОМЕРНОСТЕЙ ЭВОЛЮЦИИ

В числе крупных достижений отечественных биологов на одном из первых мест стоят открытия в области изучения общих закономерностей эволюции. Разрабатывая теорию Дарвина на конкретном материале эволюции лошадиных, В. О. Ковалевский (1873) сформулировал два общеэволюционных принципа.

Первый — понятия адаптивной и инадаптивной эволюции. Адаптивный путь заключается в преобразовании всей системы корреляций организма. Так, эволюция конечности лошади проходила по пути комплексного развития: редукция пальцев исходной четырехпалой конечности затронула изменение предплюсны, запястья, малой и большой берцовых костей, всего скелета, мускулатуры, нервной и других систем. При таком комплексном преобразовании обеспечивается высокая приспособленность и пластичность организации, поэтому данный путь эволюции Ковалевский назвал «адаптивным». Инадаптивная эволюция осуществляется интенсивным отбором по одному или ограниченному числу признаков, в силу чего преобразование всей организации может отставать от высокого темпа эволюции отдельных признаков или частей. В итоге быстро эволюирующий признак может достичь глубоко зашедшей специализации. При изменении среды такая специализированная группа имеет относительно мало шансов сохраниться в борьбе за существование.

Второй принцип — понятие кульминирования в историческом развитии группы, которое означает фактически допустимый крайний предел эволюционных изменений органов. В эволюции конечности копытных, как показал Ковалевский, таким пределом оказалось образование однопалой конечности. Таким образом, вопрос о пределах эволюционных преобразований отчетливо был поставлен еще столетие тому назад, но лишь в последнее время он начинает привлекать внимание (см.: Мороз, 1972; Георгиевский, 1978).

В подмеченной Коржинским закономерности изменений окраски цветков содержалась фактическая основа для разработки представлений о факторах— ограничителях эволюционного процесса и закона гомологических рядов наследственной изменчивости Н. И. Вавилова. Эти изменения, писал Коржинский, «совершаются лишь в пределах той серии, к которой

принадлежит данный вид, почти никогда не переступая известной грани. Этот закон (если можно так его назвать), имеет большое значение и в природе, ибо по всем наблюдениям окраска цветов у разновидностей или близких видов, а иногда даже целых родов всегда относится к оттенкам одной и той же серии» (1899, с. 54—55).

Целая программа исследований морфологических закономерностей эволюции была изложена А. Н. Северцовым (1912, 1914), во многом реализованная им и его учениками в последующее время (см. главы 21, 23, 25). В речи на XII съезде русских естествоиспытателей и врачей Северцов в 1910 г. сформулировал задачу построения теории филэмбриогенезов. Необходимо исследовать вопрос о том, «...каким образом и когда филогенетические приспособительные изменения в организации проявляются в индивидуальной жизни животных» (Соч., т. 3, с. 8—9). В работе 1912 г. эта задача выполняется им уже в значительном объеме и вводится понятие «филэмбриогенезы». Вполне отчетливо формулирует Северцов мысль об основных направлениях эволюционного процесса: к общим филогенетическим закономерностям относится «соотношение между прогрессивной эволюцией, специализацией и регрессивной эволюцией» (там же, с. 239). Северцов выдвинул и положение о соотношении этих направлений как закономерной смене фаз в эволюции: после периода прогрессивной эволюции может наступить регрессивная фаза. В последнее время все большая роль в эволюции придается явлениям конвергенции и частичной полифилии. В этой связи интересно отметить, что еще в 1914 г. Северцов, подчеркнув ведущее значение дивергенции в эволюции, вместе с тем считал, что параллелизм и конвергенция распространены так же широко (там же, с. 278—279).

В начале работы «Современные задачи эволюционной теории» Северцов (1914) подводил итог предшествующему периоду и намечал пути дальнейших исследований. Многие эволюционисты 60—70-х годов прошлого века представляли себе дарвинизм в качестве вполне законченной новой теории. Но в дарвинизме, отмечал далее Северцов, следует видеть не мировоззрение определенной эпохи, а науку, которая сама должна постоянно развиваться. «Теперь, через пятьдесят лет, положение несколько изменилось. Мы можем вполне оценить, как много было сделано в указанную эпоху исследования эволюционных вопросов, можем удивляться плодотворности работы означенной плеяды исследователей, но мы также вполне сознаем, что решение многих вопросов поставило на очередь целые ряды новых, интересных и важных задач и что от окончательного решения общего вопроса об эволюции мы еще очень и очень далеки» (1945, с. 218). Автор отчетливо представлял, какие горизонты открываются в решении как общих, так и частных проблем эволюционой теории. Вся деятельность Северцова и его школы в советский период явилась подтверждением того, что основные направления работы были ему ясны и сформулированы правильно еще в начале XX в.

Проблема общих закономерностей эволюции привлекала внимание и тех авторов, которые усматривали в ней трудную для дарвинизма область исследований. Наиболее полное воплощение эта антидарвинистская позиция нашла в концепции «исторической биогенетики» Соболева (1914, 1924) и «теории номогенеза» Берга. Все известные к тому времени филогенетические закономерности (соотношение онто- и филогенеза, необратимость и направленность эволюции, гомологическая изменчивость и др.) Берг пытался представить в качестве доказательств строго запрограммированного, изначально целесообразного и в такой интерпретации — закономерного характера эволюционного процесса. Исходными для подобных заключений были телеологические рассуждения Бэра (Baer, 1876), от ко-

АЛЕКСЕЙ НИКОЛАЕВИЧ СЕВЕРЦОВ
(1866—1936)

торых шла линия «номогенетического преадаптационизма» (Георгиевский, 1974) в отечественном эволюционизме.

Отправным моментом номогенетического преадаптационизма, как писал сам Берг, послужили описанные А. П. Павловым явления своеобразного «опережения» онтогенией предков филогении потомков. Изучая эволюцию внутренней скульптуры раковины у нижнемеловых аммонитов, Павлов пришел к выводу, что *Kepplerites* не повторяют признаки предков, а как бы «предсказывают» признаки потомков — *Cosmoceras*. Подмеченную закономерность он назвал филогенетическим ускорением (Павлов, 1901).

Принцип «филогенетического ускорения» и был истолкован Соболевым и Бергом как выражение изначальной запрограммированности исторического развития. По мнению Соболева, филогенетическое ускорение есть следствие «предварения признаков», установленного будто бы им при изучении филогении девонских гониатитов (1914). На ранних стадиях онтогенеза предков этой группы на поверхности раковины появлялись образования в форме витков, исчезавшие по достижении взрослого состояния и затем вновь появлявшиеся у потомков, но уже в качестве признака, устойчивого на протяжении всей жизни индивида. Из этого частного факта Соболев сделал вывод, что эволюция есть развертывание определенного плана, т. е. она осуществляется по внутренним законам, независимо ни от прямого влияния среды, ни от естественного отбора.

До появления книги Берга «Номогенез», писал Соболев (1924), изложенные ранее им самим близкие этой концепции идеи (1914) встретили

далеко не радушный прием среди отечественных эволюционистов. Причина этого, по свидетельству Соболева, заключалась в «еретическом характере» проводимых им идей, чуждых взглядам большинства русских биологов. Воззрения Соболева и Берга подверглись жестокой критике со стороны отечественных дарвинистов (подробнее см.: Теория номогенеза, 1928).

НА ПУТИ К СИНТЕЗУ ДАРВИНИЗМА И ГЕНЕТИКИ

На примере исследований видообразования, проведенных Цингером и его коллегами, можно видеть, каким образом прокладывались пути к синтезу дарвинизма с экологией. Эти исследования представляли собой первые реальные шаги в создании учения о микроэволюции, составившего ядро будущей синтетической теории эволюции.

Намного сложнее в начале века обстояло дело с объединением дарвинизма и генетики, хотя необходимость такого союза, как было показано в предыдущей главе, диктовалась всей логикой эволюционной теории, исходным постулатом которой было признание изменчивости начальным фактором эволюции. Конфронтация между генетиками-экспериментаторами (де Фриз, Бэтсон, Лотси) и представителями классического дарвинизма (Уоллес, Мензбир, Тимирязев, Ланкастер) определялась дискуссией в основном по одному вопросу: что является творческой силой эволюции — наследственная изменчивость (мутации, комбинации) или естественный отбор.

В России число сторонников генетического антидарвинизма всех его направлений (мутационизм, преадаптационизм, гибридогенез и др.) было незначительным, напротив, это течение подвергалось аргументированной критике (Стебут, 1911; Кольцов, 1915; Северцов, 1914, и др.). По поводу мутационной теории де Фриза Стебут справедливо замечал, что селекционеры, на работы которых он чаще всего ссылался, «как раз дают много материалов для его критики» (1911, с. 114).

В работах русских авторов того времени высказывались мысли о будущем синтезе. Так, Н. К. Кольцов писал: «Гены, менделирующие признаки, мутации, чистые линии и изогенные единицы — все эти понятия, являющиеся важными приобретениями последнего времени, ни в коем случае не противоречат основам теории Дарвина, а только пополняют и углубляют ее» (1915, с. 1264). Мутационная теория де Фриза, отмечал Стебут, заканчивается там, где начинается дарвинизм. Необходимость объединения их давно назрела, во всяком случае в представлении селекционеров-садоводов (Стебут, 1911, с. 114—116). Не будучи генетиком, и А. Н. Северцов правильно уловил намечающуюся тенденцию к синтезу дарвинизма с генетикой, когда писал, что выяснение генетических факторов эволюции имеет громадное значение для эволюционной теории (1914).

Одними из первых, кто увидел и пытался реально наметить выход из создавшейся коллизии между генетиками и дарвинистами, были селекционеры, работавшие с конкретным материалом по изменчивости и одновременно интересующиеся проблемами эволюционной теории. Ярким примером дарвинистского подхода к изучению проблем эволюции на базе селекционной работы были исследования Регеля (1912, 1917). На материале селекции растений Регель описал возможные процессы внутривидовых преобразований на основе объединения известных к тому времени данных по изменчивости с положениями дарвинизма. Поскольку прогрессивные мутации (т. е. вызывающие появление новых признаков), по мнению Регеля, наблюдаются редко, особое значение приобретают комбина-

ции с их разной исходной приспособленностью к среде, названные им биотами. Между совместно произрастающими биотами происходит борьба за существование, в результате которой выявляется преимущество тех биотов, «которые в силу своих биологических особенностей, свойственных данной комбинации наследственных факторов, определяющих приспособленность этих форм, окажутся наиболее приспособленными к данным окружающим условиям» (1912, с. 494). При этом исход борьбы за существование может быть различным: при незначительных колебаниях условий среды устанавливается относительное равновесие форм, при резких — вытеснение одних форм другими. Далее Регель отмечал, что различие между выжившими формами (биотами) может стать столь значительным, что наступает репродуктивная изоляция и тогда образуются самостоятельные виды. Таким образом, скрещивания и отбор комбинаций создают ту последовательность и постепенность видообразования и формирования адаптаций, которые «так гениально обрисовал Дарвин» (там же, с. 495). Кроме того, он подчеркивал, что могущество естественного отбора было установлено Дарвином на основании обычных массовых наблюдений, и что именно в «результате конкуренции при массовом отборе сохраняются лучше приспособленные к данным условиям» (там же, с. 520). В высказываниях Регеля можно видеть предвосхищение популяционного подхода, сыгравшего столь значительную роль в становлении современного дарвинизма.

Приведенные рассуждения Регеля представляли собой ту картину микроэволюции, которая стала вырисовываться спустя полтора десятилетия. В 1927 г. Сукачев поставил опыты, подтвердившие мысль о межбиотипной борьбе за существование как причине дифференциации сортосмесей. Позднее в классической работе Ф. Г. Добржанского (Dobzhansky, 1937в) был описан ход микроэволюции с участием тех факторов и причин эволюции и в той последовательности их действия, как об этом в общей форме писал Регель. Следует поставить в заслугу Регелю и другим отечественным селекционерам-эволюционистам, особенно Стебуту, преодоление односторонности концепций мутационизма и гибридогенеза, демонстрацию того, каким образом следует включать рациональные моменты этих концепций (понятия мутационной и комбинативной изменчивости) в дарвинистскую схему эволюции.

Подведем общие итоги изложенному. Известный афоризм «Россия — вторая родина дарвинизма» заключал в себе меткую и содержательную характеристику главных особенностей развития эволюционной теории в нашей стране. Во-первых, к моменту опубликования эволюционного учения Дарвина в России уже имелись необходимые естественнонаучные предпосылки для его быстрого восприятия и широкого распространения. Во-вторых, отечественные биологи внесли весомый вклад в разработку основных направлений, связанных с доказательством самого феномена эволюции. В-третьих, отечественные ученые успешно разрабатывали проблемы самой эволюционной теории, прежде всего вопрос о движущих силах эволюции. Наконец, в лице русских авторов дарвинизм нашел убежденных и стойких защитников и пропагандистов, с чем было связано относительно слабое распространение в России недарвиновских концепций.

Достигнутые в дореволюционной России успехи в развитии дарвинизма и разных направлений эволюционной биологии составили значительный идейный и фактический багаж в общем объеме мировых достижений в этих областях науки. Анализ работ отечественных биологов позволяет выявить преемственность в развитии эволюционной теории, показать исторические источники ее разработки в советский период.

ГЛАВА 3. ОБЩАЯ ХАРАКТЕРИСТИКА РАЗВИТИЯ ЭВОЛЮЦИОННОЙ ТЕОРИИ В СССР

В предыдущей главе было показано, что отечественные биологи еще в дореволюционный период внесли существенный вклад в разработку проблем эволюционной теории. Эти традиции получили мощное развитие после Великой Октябрьской социалистической революции. Уже первые десятилетия Советской власти ознаменовались формированием сильных научных школ биологов-эволюционистов, исследующих самые разнообразные проблемы эволюционной теории. Достаточно назвать лишь школы А. А. Борисяка, Н. И. Вавилова, В. И. Вернадского, В. А. Догеля, Н. К. Кольцова, В. Л. Комарова, А. Н. Северцова, А. С. Серебровского, В. Н. Сукачева, Ю. А. Филипченко, С. С. Четверикова, И. И. Шмальгаузена и др. В эти годы продолжалась научная деятельность дарвинистов старшего поколения М. А. Мензбира, А. М. Никольского, П. П. Сушкина, В. И. Талиева, Н. А. Холодковского, Н. В. Цингера, В. М. Шимкевича.

Успешное развитие эволюционной теории в XX в. во многом зависело от прогресса всего комплекса биологических наук. Многие биологические науки не только плодотворно развивались в нашей стране, но имели всемирно признанных лидеров. Так, например, в области физиологии животных работали И. П. Павлов, Л. А. Орбели, А. А. Ухтомский, в физиологии и биохимии растений — В. Н. Любименко, А. В. Благовещенский, в биохимии — А. П. Бах, А. И. Опарин, в гистологии — А. А. Заварзин, Н. Г. Хлопин, в экологии — Д. Н. Кашкаров, в паразитологии — Е. Н. Павловский, К. И. Скрябин, в цитогенетике — С. Г. Навашин, Г. А. Левитский, в биогеохимии — А. П. Виноградов, Я. В. Самойлов.

НАУЧНО-ОРГАНИЗАЦИОННЫЕ ПРЕДПОСЫЛКИ РАЗВИТИЯ ЭВОЛЮЦИОННОЙ ТЕОРИИ В СССР

Важнейшим фактором прогресса биологических наук было постоянное внимание и поддержка со стороны Советского правительства. Сразу же после Великой Октябрьской социалистической революции начала создаваться широкая сеть биологических институтов, в которых организационно были оформлены фундаментальные исследования по эволюционно-биологической тематике. По своим масштабам этот процесс не имел себе равных в мире.

В первые годы Советской власти был создан Институт экспериментальной биологии (1917), Биологический институт им. К. А. Тимирязева (1923), Физиологический институт им. И. П. Павлова (1925). На базе Бюро прикладной ботаники, генетики и селекции образовался Институт прикладной ботаники и новых культур (1924). С 1929 г. этот институт был преобразован во Всесоюзный институт растениеводства. В Одессе в 1928 г. был основан Генетико-селекционный институт. В 1928 г. образуется Биогеохимическая лаборатория АН СССР.

Планомерное развитие биологических наук продолжалось и в последующие годы. В системе АН СССР создаются заново или же в результате коренной реорганизации ранее существовавших учреждений Палеонтологический институт (1930), Ботанический институт им. В. Л. Комарова (1931), Зоологический институт (1931), Институт генетики (1933), Институт физиологии растений им. К. А. Тимирязева (1934), Институт микробиологии (1934), Институт биохимии им. А. Н. Баха (1935). Наряду с организацией самостоятельных институтов новое развитие

получила наука в высшей школе. В ведущих вузах страны формируются кафедры, лаборатории и институты, разрабатывающие проблемы как самой эволюционной теории, так и тесно связанных с ней биологических дисциплин. Особо важные исследования по проблемам эволюционной теории велись на кафедре экспериментальной биологии (1918), кафедре генетики (1930), кафедре дарвинизма (1936) и в лаборатории экологии (1931) Московского государственного университета, а также в лаборатории генетики и экспериментальной зоологии (1918) и в Петергофском биологическом институте (1920) Петроградского университета, на биологических кафедрах Киевского и Харьковского университетов. Уже к концу 30-х годов в нашей стране не было таких отраслей биологии, имеющих прямое отношение к эволюционной теории, которые не разрабатывались бы в научно-исследовательских институтах и вузах страны.

Существенно изменилась и география эволюционно-биологических исследований. Создание новых учреждений, в которых изучаются фундаментальные эволюционно-биологические проблемы, происходило не только в старых крупных научных центрах. В середине 50-х годов был создан Институт цитологии и генетики Сибирского отделения АН СССР, Институт биологии Уральского научного центра, преобразованный в 1964 г. в Институт экологии животных и растений. В начале 70-х годов начали функционировать Институт биологии моря и Биолого-почвенный институт в Дальневосточном научном центре. Биологические институты широкого профиля созданы во всех Академиях наук союзных республик, а также во многих филиалах АН СССР. В 50—60-е годы были созданы Институт биоорганической химии им. М. М. Шемякина, Институт молекулярной биологии, Институт биологии развития им. Н. К. Кольцова, Институт молекулярной генетики, Институт цитологии, Институт общей генетики, Институт эволюционной физиологии и биохимии им. И. М. Сеченова, Межфакультетская биохимическая лаборатория МГУ им. А. Н. Белозерского. В настоящее время эволюционно-биологические исследования ведутся почти во всех институтах АН СССР и республиканских академиях наук, занимающихся проблемами классической и молекулярной биологии, а также в ряде институтов медико-биологического профиля и институтов ВАСХНИЛ.

Созданная в 20-30-е годы широкая сеть селекционных станций открывала хорошие перспективы для внедрения основных достижений генетики и эволюционной теории в практику создания новых высокоурожайных, устойчивых сортов культурных растений и продуктивных пород домашних животных.

О количественном и качественном изменении фронта биологических исследований в нашей стране говорят следующие цифры. В дореволюционной России в системе Академии наук было всего три небольших лаборатории, два музея и одна морская биологическая станция, а весь научный персонал насчитывал менее 100 человек. Сейчас же только в Академии наук функционирует свыше 80 биологических институтов, лабораторий, станций. На поприще биологии трудятся десятки тысяч ученых.

Плодотворная исследовательская работа в области эволюционной теории была обеспечена также эффективной системой научной информации, что прежде всего было связано с созданием многих журналов общебиологического профиля. В них публиковались оригинальные работы и обзоры как советских, так и зарубежных биологов-эволюционистов. Кроме того, на русский язык были переведены фундаментальные труды по теории эволюции и генетики Г. де Бера, Дж. Гексли, Э. Майра, Т. Моргана, Дж. Симпсона, К. Уоддингтона, Г. де Фриза, Дж. Б. С. Холдейна. В свою

очередь многие советские биологи-эволюционисты печатались в ведущих зарубежных изданиях. За рубежом были изданы труды Н. И. Вавилова, В. И. Вернадского, Г. Ф. Гаузе, В. А. Догеля, Н. П. Дубинина, С. Г. Навашина, А. И. Опарина, А. Н. Северцова, А. Л. Тахтаджяна, И. И. Шмальгаузена. Тем самым они получили широкую известность и, судя по обобщающим книгам зарубежных эволюционистов (Дж. Гексли, Ф. Добржанского, Дж. Стеббинса, Дж. Б. С. Холдейна), оказали заметное влияние на эволюционно-биологические исследования в других странах.

В 30-е годы началась большая систематическая работа по изданию трудов классиков биологии К. Бэра, Э. Геккеля, Ж. Кювье, Ж.-Б. Ламарка, Ф. Мюллера, среди них и девятитомное академическое собрание сочинений Ч. Дарвина. Эта работа продолжается и по сей день. В послевоенные годы вышли собрания сочинений А. О. Ковалевского, В. О. Ковалевского, И. И. Мечникова, избранные труды Ж. Бюффона, К. Вольфа, Э. Жоффруа Сент-Илера, К. Рулье.

Все вышеупомянутое, безусловно, создало исключительно благоприятные научно-организационные предпосылки для успешной творческой работы в области эволюционной теории.

ЭВОЛЮЦИОННО-БИОЛОГИЧЕСКИЕ ИССЛЕДОВАНИЯ В 20-30-е ГОДЫ

Главнейшей чертой развития эволюционной теории в 20—30-е годы было формирование различных направлений, по которым шло экспериментальное и математическое изучение факторов и причин эволюции. В эти годы начали интенсивно развиваться исследования по генетике популяций, по естественному и искусственному мутагенезу, гибридизации, геногеографии, борьбе за существование и естественному отбору, структуре вида и начальных этапов видообразования. Кроме того, были выполнены важные исследования в области феногенетики, экспериментальной эмбриологии и морфологии, которые создали базу для познания онтогенетических основ эволюционного процесса и закономерностей макрофилогенеза. Продолжались и классические эволюционные исследования в палеонтологии, сравнительной морфологии, сравнительной эмбриологии, биогеографии. Во всех перечисленных направлениях исследований эволюционного процесса самое активное участие приняли советские биологи, выступая зачастую их инициаторами и создателями.

К фундаментальным работам мирового значения, положившим начало синтезу генетики и дарвинизма, принадлежит классическая статья С. С. Четверикова «О некоторых моментах эволюционного процесса с точки зрения современной генетики» (1926). Четвериков сумел найти плодотворные пути естественного сближения и взаимного обогащения генетики и дарвинизма. Статья Четверикова заложила теоретические основы генетики природных популяций и послужила программой для многих экспериментальных исследований, выполненных как в нашей стране, так и за рубежом. Четвериков в генетическом плане глубоко проанализировал такие фундаментальные проблемы, как вид, изоляция, взаимодействие мутагенеза и отбора, размах изменчивости природных популяций. Он прозорливо предсказал, что природные популяции буквально насыщены разнообразными рецессивными мутациями, которые составляют неисчерпаемый материал для действия естественного отбора.

Положение Четверикова уже в 20-х — первой половине 30-х годов было подтверждено многочисленными исследованиями его учеников и последователей на различных видах *Drosophila* (Б. Л. Астауров, Е. И. Балкашина, Н. К. Беляев, С. М. Гершензон, Н. П. Дубинин,

П. Ф. Рокицкий, Д. Д. Ромашов, Е. А. и Н. В. Тимофеевы-Ресовские). В итоге снималось одно из самых существенных возражений дарвинизму об отсутствии достаточного материала для действия естественного отбора.

К 40-м годам исследования генетических процессов в природных популяциях достигли большого размаха. Анализируя формирование популяционной генетики, Э. Майр (Мауг, 1959, 1973) пришел к выводу, что современные генетико-эволюционные представления намного ближе к советской генетической школе Четверикова, чем к математической теории популяций, развитой зарубежными учеными. Под влиянием работ Четверикова и его последователей сложилась за рубежом ведущая школа генетиков-эволюционистов Добржанского.

Для изучения генетических основ эволюционного процесса большое значение имели также исследования хромосомных перестроек и их эволюционной роли, дробимости гена и геногеографии, проведенные в 20-е годы А. С. Серебровским и его сотрудниками.

Трудно переоценить важность организованного Н. И. Вавиловым в 20-х годах планомерного исследования генетического потенциала и разнообразия культурных форм, закономерностей распространения генов в различных географических районах.

Для доказательства положения дарвинизма, что неопределенная изменчивость (мутации) может вызываться и внешними причинами, важную роль сыграли исследования искусственного мутагенеза. Г. А. Надсон и Г. С. Филиппов (1925) впервые показали на низших грибах многократное усиление интенсивности мутагенеза под действием рентгеновских лучей. Через два года последовали классические исследования Г. Мёллера, открывшего индуцированный мутагенез у дрозофилы. В дальнейшем на различных объектах было выполнено множество исследований по индуцированному радиационному и химическому мутагенезу (Л. Н. Делоне, М. Е. Лобашев, И. А. Рапопорт, А. А. Сапегин, В. В. Сахаров, Е. А. и Н. В. Тимофеевы-Ресовские).

Сформулированный в 1920 г. Вавиловым закон гомологических рядов в наследственной изменчивости подкрепил дарвиновский взгляд на генетические основы параллельной эволюции. Этот закон дал возможность охватить в стройную систему большое разнообразие органических форм, подвести эволюционно-биологический фундамент под систематику растений, а также некоторых групп животных (Шимкевич, 1921; Догель, 1923; Терентьев, 1923; Филипченко, 1925а).

Велика роль в познании генетических основ эволюции цитогенетических исследований Г. А. Левитского (1924, 1925), М. С. Навашина (1928, 1934, 1936), Г. Д. Карпеченко (1924, 1927, 1930) и др. Интенсивно изучалась кариотипическая дифференциация видов, роль полиплоидии и отдаленной гибридизации в видообразовании. Особое значение имели опыты по соединению диплоидных наборов хромосом различных видов, т. е. экспериментальное получение амфидиплоидов, среди которых были и новые видовые формы, и виды, уже существующие в природе. Таким путем были получены всемирно известные гибриды: ржано-пшеничные (Г. К. Мейстер), капустно-редечный (Г. Д. Карпеченко), пырейно-пшеничные (Н. В. Цицин), алычи с терном (В. А. Рыбин). Исследования Карпеченко по отдаленной гибридизации Левитский справедливо назвал «триумфом цитогенетического метода в изучении вопросов эволюции» (1939, с. 36). Наконец, в работах советских генетиков Н. П. Дубинина, А. А. Малиновского, Ю. М. Оленова, Г. Г. Тинякова, Н. И. Шапиро было показано, что само строение аппарата наследственности и формы мутационной изменчивости являются результатами эволюции и находятся под контролем естественного отбора.

Эти многочисленные и разнообразные исследования обеспечили широкий синтез генетики и дарвинизма. Под дарвиновское учение о естественном отборе был подведен генетический фундамент.

Столь же многочисленными оказались и пути исследования экологических аспектов эволюции. Здесь прежде всего следует назвать опыты и наблюдения по борьбе за существование, динамике численности популяций, работы по экологической систематике и теории акклиматизации. Классические опыты Сукачева и его сотрудников, начатые в середине 20-х годов, доказали не только селективное значение внутривидовой конкуренции у растений, но и изменение адаптивной ценности отдельных генотипов. Всемирную известность приобрели экспериментально-математические исследования Г. Ф. Гаузе по борьбе за существование у микроорганизмов, инфузорий, низших грибов и насекомых, в ходе которых были установлены такие закономерности конкурентных отношений, как принцип или закон Гаузе (конкурентное исключение) и экспериментально обоснован ряд закономерностей взаимодействия хищника и жертвы. Сравнительный анализ динамики численности различных видов позвоночных животных был дан в работах С. А. Северцова (1936, 1937, 1941). Различные аспекты проблемы борьбы за существование и динамики численности популяции исследовались зоологами В. В. Алпатовым, А. П. Ильинским, Н. И. Калабуховым, Н. П. Наумовым, С. Д. Перелешиным, В. Н. Полежаевым, ботаниками Д. И. Баранским, С. Ф. Закарьян, Н. Н. Кулешовым, В. Н. Любименко, В. Е. Писаревым, А. А. Сапегиным. В результате был накоплен большой фактический материал, подтверждающий одно из центральных положений дарвинизма о борьбе за существование как причине естественного отбора.

Успехи генетики и экологии устранили механоламаркистские представления о причинах эволюции. Это создало благоприятные условия для всесторонних исследований по естественному отбору. В ходе экспериментальных работ была установлена высокая интенсивность естественного отбора, в десятки раз превышающая теоретические расчеты Р. Фишера (Дубинин, Соколов, Тиняков, 1937; Оленов, 1937; Гаузе, 1939б, 1940б; Гершензон, 1946).

Во многих работах было показано селективное значение мелких индивидуальных различий, составляющих основу для адаптивных преобразований популяций (Беляев, 1927; Гаузе, Смарагдова, 1939; Дубовский, 1941; Гершензон, 1946; Фолитарек, 1948, и др.). Благодаря изучению генетического полиморфизма популяций в тесной связи с экологическими условиями впервые было установлено, что полиморфизм создается и поддерживается естественным отбором (Гершензон, 1946; Дубинин, Тиняков, 1946в; Оленов, 1948). Одновременно проводилось изучение механизмов включения и закрепления мутаций в генофонд популяций. Отмечалось, что генотипическая гетерогенность популяций определяется не только интенсивностью мутагенеза, но и действием естественного отбора, который может благоприятствовать гетерозиготным особям.

Независимо от американского ученого С. Райта Н. П. Дубинин и Д. Д. Ромашов в 1931—1932 гг. выдвинули идею генетико-автоматических процессов, положившую начало дискуссиям об эволюционном значении случайных изменений в концентрации генов в малых изолированных популяциях.

Все эти пионерские исследования советских биологов на многие годы определили главные направления в изучении генетических механизмов действия естественного отбора. Они доказали достоверность выводов классического дарвинизма о естественном отборе как главной причине всего многообразия органических форм.

Большое значение имели также и экспериментальные работы М. М. Камшилова (1939б, 1941б, 1948) на *Drosophila melanogaster*, которые показали, что в ходе отбора меняются не отдельные признаки, а происходит перестройка всей системы корреляций онтогенеза.

Универсальность естественного отбора как главного фактора эволюции была продемонстрирована на разнообразных растительных и животных объектах. Советские биологи получили первые убедительные доказательства того, что у микроорганизмов формирование адаптаций происходит также под действием естественного отбора, а не путем прямого приспособления. Так, Оленов (1940) показал, что способность к сбраживанию галактозы у дрожжевых грибков достигается путем отбора мутантных клеток. Гаузе (1943) объяснил возникновение антибиотиков дарвиновскими факторами эволюции. Путем отбора некоторых мутантных штаммов грибков-продуцентов антибиотиков удалось повысить их продуктивность в 20—500 раз (С. И. Алиханян). Начиная с 1924 г. Е. Н. Мишустин предпринял обширные исследования географической изменчивости у микроорганизмов. На *Bacillus micoides* он выполнил эксперименты, доказывающие возникновение географических рас на основе отбора мелких мутаций.

О масштабе исследований в области причин эволюции свидетельствует тот факт, что на Всесоюзной конференции по дарвинизму, состоявшейся в феврале 1948 г., большинство докладов было посвящено проблемам борьбы за существование и естественного отбора (В. Е. Альтшулер, Н. В. Дубовский, А. Л. Зеликман, В. С. Ивлев, В. С. Кирпичников, А. И. Куцов, Е. И. Лукин, Н. П. Наумов, А. А. Парамонов, И. М. Поляков, В. И. Полянский, В. Л. Рыжков, С. Я. Соколов, В. Н. Сукачев, И. И. Шмальгаузен и др.).

Советскими биологами активно разрабатывалась проблема об эволюционной роли фенотипической изменчивости в эволюции. В середине 30-х годов Кирпичников и Лукин разработали гипотезы о возможных механизмах наследственного закрепления адаптивных модификаций под воздействием естественного отбора. В конце 30-х—начале 40-х годов Шмальгаузен сформулировал теорию стабилизирующего отбора. В рамках этой теории во всей широте обсуждались вопросы о роли ненаследуемых факторов и онтогенетических перестроек в эволюции, включая проблемы совершенствования организации и органообразования. Шмальгаузен показал, что прогрессивная эволюция происходит на основе совместного действия движущего и стабилизирующего отбора. Были найдены оригинальные способы экспериментального изучения роли адаптивных модификаций в эволюции. Ю. И. Полянский и А. А. Стрелков (1938) на комменсальных инфузориях показали, что адаптивные модификации, так же как и мутации, могут служить материалом для действия естественного отбора. На простейших и насекомых была доказана возможность замены адаптивных модификаций мутациями (генокопиями) и начато изучение роли этих процессов в создании экологической и географической изменчивости (Гаузе, 1940б, 1941а, 1941б; Смарагдова, 1941).

Успехи эволюционной теории, генетики и экологии в 20—30-е годы породили принципиально новые взгляды на проблему вида. В центр исследования вида была поставлена популяция как основная структурная единица вида. Изучение эколого-географическими и генетическими методами внутрипопуляционной и внутривидовой дифференциации привело к созданию микросистематики (часто именуемой теперь биосистематикой), составившей одну из основ современной политипической концепции вида. В разработке этой концепции большая роль принадлежит

советским ученым (Алпатов, Вавилов, Кашкаров, Розанова, Синская, Терентьев). Известный английский эволюционист Гексли отмечал, что разрабатываемые Вавиловым практические проблемы растениеводства привели к современным взглядам на эволюцию и систематику (Huxley, 1940, p. 8). В классической работе «Линнеевский вид как система» Вавилов уже в 1931 г. сделал попытку синтезировать генетические представления о виде с эколого-географическими и морфолого-физиологическими концепциями.

Значительные успехи были достигнуты в области макрофилогенеза. Изучение его закономерностей осуществлялось как путем совершенствования традиционных методов исследования (сравнительная морфология, эмбриология и палеонтология), так и путем разработки новых подходов на основе достижений генетики, феногенетики, механики развития, экологии, биохимии, палеобиогеохимии и др. Это позволило всесторонне исследовать не только филогенетические закономерности, но и вскрыть их причинную обусловленность.

В первой половине 30-х годов были завершены многолетние работы А. Н. Северцова (1931, 1934) по проблемам морфологических закономерностей эволюции, которые во многом предопределили все последующие исследования в этой области. Учение о филоэмбриогенезе позволило создать принципиально новое понимание взаимосвязи онто- и филогенеза, согласно которому разнообразные преобразования индивидуального развития (архалаксисы, девиации, анаболии) являются основой филогенетических перестроек. Столь же важным разделом учения о морфологических закономерностях эволюции стала разработка вопросов о модусах органообразования, о роли координаций и корреляций в преобразованиях органов в филогенезе и онтогенезе.

Широкое признание получила концепция Северцова о главных направлениях эволюционного процесса, о неравноценности и разных типах адаптивных преобразований структур и функций. Северцов впервые разграничил морфофизиологический (ароморфозы) и биологический прогресс, разработал систему их критериев. Дальнейшее развитие учения о закономерностях прогрессивной эволюции всецело базировалось на идеях Северцова (Шмальгаузен, 1939; Тахтаджян, 1948, 1954; Завадский, 1958, и др.).

В работах многочисленных учеников и последователей Северцова учение о филогенетических преобразованиях органов было дополнено следующими модусами: физиологическая субституция функций и ресубституция органов (Федотов, 1927, 1939), соматическая субституция и нореверсия (Вагин, 1948), концентрация функций (Махотин, 1940), различные способы редукции органов (Д. М. Федотов, И. И. Ежиков, А. А. Махотин). А. А. Машковцев (1936) выдвинул плодотворную идею о совершенствовании в ходе прогрессивной эволюции аппарата авторегуляции онтогенеза, которая вскоре получила причинное объяснение в трудах И. И. Шмальгаузена (1938, 1939) по стабилизирующему отбору.

Общебиологическое значение идей Северцова о взаимоотношениях онто- и филогенеза и об ароморфной эволюции стало очевидным после ряда морфологических и биохимических исследований, выполненных на растениях (Благовещенский, 1925, 1939; Козо-Полянский, 1937; Тахтаджян, 1948). В трудах Догеля (1929, 1947, 1954) было разработано учение об особенностях ароморфной эволюции крупных таксонов животных. К ним относятся увеличение числа органоидов простейших — полимеризация и противоположная тенденция у многоклеточных — олигомеризация.

Козо-Полянский (1924) впервые предпринял попытку совместить идею

ИВАН ИВАНОВИЧ ШМАЛЬГАУЗЕН
(1884—1963)

о симбиогенезе как факторе прогрессивной эволюции с теорией естественного отбора. Сушкин (1922) выдвинул интересную аргументацию о возможности частичной обратимости эволюции в случае сохранения первоначальных закладок органов в онтогенезе. На разнообразном фактическом материале было показано широкое распространение параллелизмов и конвергенций в филогенезе (Берг, 1922; Заварзин, 1923; Соболев, 1924). Позднее в трудах Н. Г. Хлопина (1946), И. И. Шмальгаузена (1946), А. А. Заварзина (1947) эти материалы получили исчерпывающее объяснение с позиций современного дарвинизма. Для разработки вопроса о причинах вымирания крупных таксонов на отдельных этапах истории органического мира большое значение имели гипотезы, высказанные П. П. Сушкиным (1922), Н. Н. Яковлевым (1922а, 1922б), А. П. Павловым (1924), М. В. Павловой (1924), М. И. Голенкиным (1927), Д. Н. Соболевым (1927б, 1928).

Для понимания закономерностей макроэволюции основополагающее значение имели работы А. И. Опарина и В. И. Вернадского. В книге Опарина «Происхождение жизни» (1924) впервые была выдвинута научно обоснованная гипотеза об образовании и последовательной эволюции органических соединений, структур биоэнергетических и биохимических процессов, которые вероятнее всего протекали в период становления жизни на нашей планете. Эта работа положила начало систематической разработке проблемы происхождения жизни и по сей день стимулирует

все возрастающее количество экспериментальных и теоретических исследований (Дж. Бернал, Дж. Б. С. Холдейн, Н. Пири, С. Фокс и др.). Если в работах Опарина изучались причины и закономерности предбиологической эволюции, приведшей к возникновению первичных организмов, то в трудах Вернадского (1926а, 1928, 1931 и др.) ставилась проблема возникновения и эволюции всей биосферы. Вернадский показал, что эволюция органического мира создает и организует общепланетарную единую систему взаимодействия живого вещества с косной материей. В этой связи Вернадский поставил задачу изучения биогеохимических и энергетических закономерностей эволюции биосферы. Благодаря работам Опарина и Вернадского к традиционным исследованиям эволюции на организменном и популяционно-видовом уровнях организации живого были присоединены изыскания закономерностей предбиологической эволюции и эволюции макросистем. Современной эволюционной теории еще предстоит всесторонне разработать эти новые области эволюционных исследований.

Большой и оригинальный вклад советских биологов в создание и развитие новых направлений эволюционных исследований был высоко оценен рядом ведущих зарубежных биологов-эволюционистов, которые неоднократно отмечали лидирующее положение советских ученых в рассматриваемые годы в разработке важнейших проблем современной эволюционной теории (Холдейн, 1935; Мауг, 1973). Советский Союз стал притягательным центром для прогрессивных биологов. В этот период у нас работали многие биологи из других стран (Э. Бауэр, Д. Костов, Г. Мёллер, Ю. Шаксель).

ДИСКУССИИ О НЕДАРВИНОВСКИХ КОНЦЕПЦИЯХ ЭВОЛЮЦИИ

Разработка эволюционной теории в СССР в первое десятилетие Советской власти происходила в условиях продолжающегося кризиса эволюционизма, обусловленного первоначальным противопоставлением открытий в генетике учению об естественном отборе (см. гл. 1). Как уже отмечалось, многие советские генетики осознали необходимость синтеза генетики и дарвинизма и настойчиво искали пути его осуществления. Важность такого синтеза для успешного развития эволюционной теории была ясна и многим биологам других специальностей (Северцов, 1922; Талиев, 1922; Иванцов, 1923; Козо-Полянский, 1925а).

Вместе с тем было немало ученых, которые усматривали выход из кризиса в создании и разработке принципиально иных концепций эволюции, и прежде всего мутационизма, гибридогенеза, преадаптационизма. Однако они не получили широкого распространения в нашей стране. Лишь отдельные их элементы можно встретить в работах Н. И. Вавилова, Ю. А. Филипченко, М. Г. Попова, опубликованных в начале 20-х годов. Но вскоре Вавилов пришел к выводу, что «...единственную до настоящего времени научную материалистическую попытку объяснения эволюции представляет теория естественного отбора» (1932, с. 68).

В эти годы появились такие концепции эволюции, как номогенез Л. С. Берга (1922), историческая биогенетика Д. Н. Соболева (1924), филогенетический преформизм А. А. Любищева (1925). В них по существу систематизированы все возражения дарвинизму, выдвинутые за 60 лет его существования. Как показало последующее развитие эволюционной теории, в рамках этих концепций содержался ряд интересных положений о влиянии предшествующих состояний на последующее развитие, о широком распространении параллелизмов и конвергенций в филогенезе. Однако в целом в основе названных концепций лежали ошибочные посту-

латы: эволюция есть запрограммированный процесс развертывания предсуществующих задатков; эволюция прямолинейна, строго направлена и независима от внешних факторов; эволюция совершается или пароксизмами, сопровождаемыми массовыми перечеканками органического населения Земли, или наследованием приобретаемых признаков и изменением организмов под прямым формообразующим влиянием географического ландшафта. Самым существенным недостатком номогенеза и других недарвиновских концепций эволюции было признание изначальной целесообразности живого.

Сразу же после опубликования работ Берга, Любищева и Соболева они были подвергнуты критике со стороны крупных биологов (Шимкевич, 1922; Козо-Полянский, 1923; Иванцов, 1923; Никольский, 1923; Талиев, 1926, и др.). Подобные критические выступления во многом способствовали слабому распространению номогенетических построений в последующие годы.

Довольно широкое распространение получил и механоламаркизм. Анализ причин широкого хождения механоламаркистских представлений и подробное рассмотрение дискуссий вокруг проблемы наследования приобретенных признаков даны с достаточной полнотой в книгах Л. Я. Бляхера (1971), К. М. Завадского (1973) и А. Е. Гайсиновича (1973). Здесь лишь в самых общих чертах следует отметить, что в 20-е годы в Советском Союзе прошла серия дискуссий по вопросу о наследовании приобретенных признаков. Особо активными сторонниками механоламаркизма были Е. С. Смирнов, Ю. М. Вермель, Б. С. Кузин, издавшие книгу «Очерки по теории эволюции» (1924). В ней утверждалось, что «эволюция есть чистый эктогенез», осуществляемый путем наследования приобретенных признаков. П. В. Серебровский выступил с утверждением о переходе длительных модификаций в наследственные изменения, об ортогенетической эволюции под непосредственным воздействием климатических и других абиотических факторов (1928). Делались попытки экспериментально доказать наследование приобретаемых признаков. Некоторые авторы стремились эклектически соединить элементы механоламаркизма и дарвинизма (см., например: Б. М. Завадовский, 1926).

Механоламаркизм был встречен в нашей стране аргументированной критикой (Холодковский, 1923; Козо-Полянский, 1923; А. Серебровский, 1924; Филипченко, 1925б; Добржанский, 1926; Поляков, 1928; Северцов, 1931; М. М. Завадовский, 1931). Был дан глубокий критический анализ фактических и теоретических основ механоламаркизма и показано, что признание механоламаркизма логически неизбежно ведет к признанию имманентной телеологии (Агол, 1927; Финкельштейн, 1928; Поляков, 1928). Заметным явлением стал критический анализ механоламаркизма с позиций достижений генетики, теории естественного отбора и философии диалектического материализма в статье А. С. Серебровского «Опыт качественной характеристики органической эволюции» (1929а), в которой была убедительно вскрыта основная ошибка механоламаркизма, заключающаяся в сведении эволюционного процесса к физиологии.

Дальнейшие успехи генетики и дарвинизма, развивавшихся в тесном единстве, а также последовательно материалистическая интерпретация вопроса о роли ненаследственной изменчивости в эволюции, предложенная в середине 30-х годов группой советских биологов, еще больше подорвали устои механоламаркизма. Тем не менее механоламаркизм оказался очень живучим. Уже в середине 30-х годов вновь развернулись дискуссии вокруг проблемы наследования приобретаемых признаков (подробнее см.: Фролов, 1968; Бляхер, 1971б; Дубинин, 1973). Хотя и в эти годы вновь была показана полная необосно-

ванность ламаркизма, число его сторонников росло преимущественно среди растениеводов и животноводов. Более того, ламаркистские представления о наследовании приобретаемых признаков в работах Т. Д. Лысенко и И. И. Презента стали именоваться «истинным» или «творческим» дарвинизмом. В течение 40—50-х годов «творческий» дарвинизм вобрал в себя и другие антидарвиновские представления, сводящиеся к отрицанию внутривидовой конкуренции, к утверждению сальтационистского (внезапного) видообразования и др. Как и механоламаркизм, «творческий» дарвинизм на всех этапах своего существования подвергался систематической критике, убедительно продемонстрировавшей научную несостоятельность и практическую бесплодность этой концепции в целом и ее отдельных положений, а также натурфилософский способ решения научных проблем, подлежащих экспериментальной проверке (Вавилов, 1937, 1939; Серебровский, 1937, 1939; Мёллер, 1937а; Дубинин, 1939; Кирпичников, 1939; Аликанян, 1939; М. Завадовский, 1939; Шмальгаузен, 1947, 1966; Сукачев, 1948, 1953, 1956; Турбин, 1952; Константинов, 1956; Тахтаджян, 1957, и многие другие). Итоги многолетней дискуссии вокруг «творческого» дарвинизма были подведены в Постановлении Президиума АН СССР, Коллегии Министерства сельского хозяйства СССР и Президиума ВАСХНИЛ от 2 сентября 1965 года.

Научная критика ошибочных концепций представляет собой необходимый элемент творческой работы. Поэтому устранение номогенетических, механоламаркистских и псевдодарвинистских концепций, имевших сторонников в СССР, лежало в русле главных задач эволюционно-биологических исследований.

ЭВОЛЮЦИОННАЯ ТЕОРИЯ И ДИАЛЕКТИЧЕСКИЙ МАТЕРИАЛИЗМ

В 1922 г. была опубликована статья В. И. Ленина «О значении воинствующего материализма»,[1] в которой была сформулирована задача союза философии диалектического материализма и естествознания. Статья Ленина стимулировала появление первых работ, в которых началась разработка философских проблем эволюционной теории в СССР (Попов-Подольский, 1923; Градескул, 1925; Дучинский, 1925, Козо-Полянский, 1925б).

Перевод в 1925 г. на русский язык труда Ф. Энгельса «Диалектика природы» [2] также способствовал глубокому знакомству биологов с диалектическим материализмом. Труды Ленина и Энгельса предопределили формирование содружества философов и биологов-эволюционистов, которое в целом оказалось очень плодотворным. Этот союз складывался в ходе исследований наиболее актуальных общебиологических, методологических и мировоззренческих проблем. Так, например, был дан глубокий анализ философских и естественнонаучных основ конкурирующих гипотез эволюции (дарвинизм, ламаркизм, мутационизм, номогенез), обсуждались вопросы отношений генетики и дарвинизма, вероятностно-статический характер действия естественного отбора и роли случайности в эволюции, взаимодействие внутренних и внешних факторов эволюции.

Многие работы, выполненные в те годы, и по сей день не потеряли своего значения и могут служить примером вдумчивой разработки философских проблем эволюционной теории. Достаточно назвать работы

---

[1] *Ленин В. И.* Полн. собр. соч., т 45, с. 22—33.
[2] *Маркс К., Энгельс Ф.* Соч., т. 20.

И. И. Агола (1927), Е. А. Финкельштейна (1928), И. М. Полякова (1928), А. С. Серебровского (1929а), М. М. Местергази (1930), в которых была убедительно показана телеологическая сущность ламаркизма и подлинно диалектико-материалистическая природа дарвинизма. Признание «передачи по наследству приспособительных изменений делает совершенно излишним естественный отбор» (Финкельштейн, 1928, с. 108). Большинство авторов пришло к единодушному выводу, что дарвинизм остается единственной естественнонаучной основой диалектического материализма. Вероятно, под влиянием этих теоретико-методологических работ ряд крупнейших биологов и медиков, еще совсем недавно истолковывавших идеи Ламарка в духе последовательного материализма (Комаров, 1925; Любименко, 1935; Еленкин, 1936; Левит, 1926), отказались от ламаркизма и заняли позиции дарвинизма с признанием данных генетики.

Центральной темой теоретико-методологических работ стал анализ роли генетики в развитии эволюционной теории. Именно генетика доказала ошибочность передачи по наследству приобретаемых признаков. Она восполнила пробел в знаниях о материале для действия естественного отбора. Генетика позволила осознать эволюцию как статистически-вероятностный процесс, идущий в популяциях. Вот что писал А. С. Серебровский: «...филогенез является массовым событием, захватывающим миллионы особей, связанных между собой сложными связями, тогда как физиологические рассуждения как Ламарка и Берга, так и де Фриза, приложимы в равной степени и к тысяче организмов и к одному единственному» (Серебровский, 1929а, с. 58). К таким же выводам, устранявшим в целом организмоцентристские представления об эволюции, пришли и Н. П. Дубинин (1929), и И. И. Агол (1930). Таким образом, не только в теоретических и экспериментальных исследованиях, но и в методологических работах проводилась линия на синтез генетики и дарвинизма.

Положение диалектического материализма об историческом характере законов развития способствовало постановке актуальной проблемы эволюционной теории об изменении в процессе эволюции самих факторов и причин эволюции (Дубинин, 1932; Шапиро, 1938; Шмальгаузен, 1939; Парамонов, 1945).

В 20—30-е годы проявились натурфилософские попытки решения проблем эволюционной теории, когда частные проблемы науки, подлежащие экспериментальной проверке, неоправданно возводились в ранг философских проблем. Было высказано немало ошибочных суждений о взаимоотношениях между эволюционной теорией как биологической наукой и философией. В результате выдвигались сомнительные призывы переработать якобы метафизический дарвинизм в особую диалектико-материалистическую теорию эволюции под которой обычно подразумевали механоламаркизм или псевдодарвинизм (Т. Д. Лысенко, Г. В. Никольский, И. И. Презент). Естественно, что попытки реализовать подобные призывы не могли способствовать развитию ни самой эволюционной теории, ни ее методологических основ.

Однако не эти ошибочные призывы, а труды крупнейших биологов-дарвинистов Вавилова, Дубинина, М. Завадовского, Парамонова, Сукачева, Шмальгаузена дают объективное и однозначное представление об эффективности использования методологии диалектического материализма в эволюционной теории. К концу 30-х годов диалектический материализм практически стал методологической основой всех обобщающих работ советских биологов, выполненных с позиций современного дарвинизма.

ВКЛАД СОВЕТСКИХ БИОЛОГОВ В ФОРМИРОВАНИЕ СТЭ

В литературе нередко можно встретить утверждения, что современная эволюционная теория возникла в 20-е годы на основе синтеза генетики и учения об естественном отборе, осуществленного в классических трудах Четверикова, Фишера, Райта и Холдейна (см., например: Provine, 1971). По сути дела здесь формирование современной эволюционной теории отождествляется с возникновением популяционной генетики. Действительно, генетика популяций составила одну из важнейших основ современного дарвинизма. Однако, как было показано (см.: Завадский, 1971а), синтез генетики и дарвинизма выходил далеко за рамки генетики популяций. На базе учения об естественном отборе выполнялись работы по отдаленной гибридизации и цитогенетике, геносистематике и геногеографии, закономерностям географической изменчивости, индуцированному мутагенезу и др. В 20-х—первой половине 30-х годов еще сохранилась изоляция между генетическими школами и направлениями, изучающими отдельные стороны эволюционного процесса. Еще больший разрыв существовал между генетикой в целом и другими биологическими науками, как традиционно связанными с эволюционной проблематикой (систематика, палеонтология, сравнительная морфология и эмбриология), так и вновь возникшими (популяционная экология и биоценология, экспериментальная морфология и эмбриология). Возникла необходимость объединить в нечто целое многочисленные эволюционные исследования.

Не случайно, что уже с середины 20-х годов начали публиковаться работы, в которых делались попытки рассмотреть значение данных различных наук для понимания эволюционного процесса. Эти тенденции с особенной силой проявились в СССР. Так, Сукачев в 1925 г. выдвинул обширную программу исследований по экспериментальной фитоценологии. Программа была построена на тесном единстве ботанических наук и дарвинизма. В монографии Гаузе (Гаузе, 1934) были намечены пути сближения теории эволюции и экспериментальной экологии микроорганизмов и животных с широким использованием методов математического моделирования. С. А. Северцов в статье «Дарвинизм и экология» (1937), анализируя предмет и задачи экологии, показал наличие ряда общих проблем в экологии и в дарвинизме. Симптоматично и название работы А. П. Шенникова «Дарвинизм и фитоценология» (1938). Все это свидетельствовало о том, что в 20—30-е годы происходил глубокий и разнообразный синтез экологии и дарвинизма, также положенный в основу учения о микроэволюции.

В русле создаваемого синтеза лежали работы А. В. Благовещенского «Биохимическая эволюция растений» (1939); Л. Ш. Давиташвили «Дарвинизм и проблема вымирания» (1939); И. И. Ежикова «Соотношение онто- и филогенеза» (1939а); И. М. Полякова «Дарвинизм и проблема мимикрии» (1939); А. А. Борисяка «Палеонтология и дарвинизм» (1940); Н. И. Вавилова «Новая систематика культурных растений» (1940).

Даже столь беглый перечень отдельных работ показывает, сколь многочисленными были пути сближения дарвинизма, обогащенного достижениями генетики, со всем комплексом фундаментальных биологических наук.

Объективный ход развития эволюционно-биологических исследований выдвинул задачу создания нового широкого синтеза знаний о причинах и закономерностях эволюционного процесса. Эта задача реализовалась в обобщающих трудах многих советских биологов-эволюционистов.

Так, в работах Дубинина (1940) и Гершензона (1941а) осуществлялся синтез многих направлений эволюционно-генетических исследований

с целью более глубокого понимания факторов микроэволюционного процесса (мутационная и рекомбинационная изменчивость, генетико-автоматические процессы, изоляция, естественный отбор).

Широкий синтез данных биогеографии, экологии, микросистематики, генетики был дан в монографиях Лукина «Дарвинизм и географические закономерности в изменении организмов» (1940); Гаузе «Экология и некоторые проблемы происхождения видов» (1941); [3] Северцова «Динамика населения и приспособительная эволюция животных» (1941). Эти книги внесли много нового в дарвинистское истолкование комплексных проблем адаптации, географической изменчивости, структуры вида. В отличие от обобщающих трудов генетиков-эволюционистов в монографиях Лукина и Гаузе было многопланово показано эволюционное значение фенотипической изменчивости. В книге Северцова нашли воплощение традиции советских экологов-эволюционистов в изучении борьбы за существование и динамики численностей популяций как основы для действия естественного отбора в природе. Это также было оригинальным элементом в создаваемом синтезе знаний о эволюционном процессе.

В монографиях М. А. Розановой «Экспериментальные основы систематики растений» (1946) и Е. Н. Синской «Динамика вида» (1948) были обобщены многочисленные исследования по структуре вида и видообразованию у растений с учетом достижений генетики, экологии и микросистематики. Таким образом, советские ученые приняли самое активное участие в разработке учения о микроэволюции, о виде и видообразовании.

Наиболее многогранный синтез знаний об эволюционном процессе был выполнен в результате единого рассмотрения проблем микро- и макроэволюции. В нашей стране такие труды были созданы Шмальгаузеном (1938, 1939, 1946а, 1946б) и Парамоновым (1945). Благодаря их работам в эволюционный синтез были вовлечены данные таких наук, как феногенетика, экспериментальная морфология и эмбриология, палеонтология. В обобщающих трудах Шмальгаузена «Организм как целое» (1938), «Пути и закономерности эволюционного процесса» (1939), «Проблемы дарвинизма» (1946а), «Факторы эволюции» (1946б) была охвачена практически вся проблематика современной эволюционной теории, от возникновения мутаций до происхождения высших таксонов и органообразования. Именно серия монографических исследований Шмальгаузена вместе с книгой Гексли «Эволюция. Современный синтез» (Huxley, 1942) дает наиболее полное представление о синтетической теории эволюции.

Таким образом, на всех этапах формирования современной эволюционной теории советские ученые находились на переднем крае науки.

СОВРЕМЕННЫЙ ЭТАП РАЗВИТИЯ ЭВОЛЮЦИОННОЙ ТЕОРИИ

Естественно было бы ожидать, что после огромных успехов в развитии эволюционной теории в СССР, достигнутых к концу 40-х годов, последует дальнейший прогресс. Однако после августовской сессии ВАСХНИЛ 1948 г. на несколько лет прекратились публикации работ по эволюционной теории, выполненных с позиций современного дарвинизма. Но уже в 1952—1953 гг. началась работа по устранению ошибочных представлений о факторах и механизмах видообразования. Большую

[3] Монография Г. Ф. Гаузе была подписана к печати в первые дни Великой Отечественной войны, но не была опубликована (об этой книге см.: Галл, 1981).

роль в этом деле сыграли дискуссии, которые велись на страницах «Ботанического журнала» и «Бюллетеня МОИП», редколлегии которых возглавлял В. Н. Сукачев. Критика взглядов Т. Д. Лысенко и его сторонников позволила возобновить эволюционно-биологические исследования на должном научном уровне.

Наряду с ранее сформировавшимися направлениями в изучении структуры вида, механизмов видообразования и закономерностей филогенеза в эти годы зарождались новейшие направления в изучении органической эволюции. Это было обусловлено фундаментальными открытиями в области молекулярной биологии, созданием эволюционной этологии, популяционной биологии и биогеоценологии, развитием кибернетического моделирования эволюционного процесса, разработкой концепции структурных уровней организации живого.

В экспериментальных исследованиях по борьбе за существование и естественному отбору были получены новые данные о роли в эволюции перенаселения, разных форм конкуренции и естественного отбора (Сукачев, 1953, 1959; Завадский, 1954, 1957; Карпов, 1955, 1956; Зеликман, Гейнрих, 1959; Викторов, 1965, 1970).

Были выполнены важные исследования, развившие далее представления о разных формах естественного отбора. Было показано, как в процессе стабилизирующего отбора происходит перестройка систем онтогенетических корреляций. В исследованиях Д. К. Беляева с сотрудниками (Беляев, Трут, 1964а, 1964б; Беляев, 1972, 1974) по доместикации пушных зверей (норки, лисицы) была открыта новая форма отбора — дестабилизирующий отбор. Работы Беляева служат хорошим примером того, как внедрение современных достижений эволюционной генетики в селекцию и доместикацию животных приводит к практическим результатам.

Проблемы строения вида и форм видообразования продолжают занимать одно из центральных мест в работах советских биологов. Принципиально важные данные были выявлены при изучении возрастной структуры популяций высших растений и животных, на базе которых разрабатывались представления о популяциях у высших растений (Работнов, 1950, 1960, 1974; Уранов, 1960) и об экологических механизмах микроэволюционных преобразований популяций животных (Шварц, 1959, 1969, 1980). Были получены разнообразные данные о морфофизиологических различиях между подвидами и видами, обитающими в разных условиях (Калабухов, 1950; Шварц, 1980). Роль внутривидовых отношений в жизни и эволюции вида исследовалась в работах Завадского (1961, 1968). Трудами С. С. Шварца (1959, 1969), К. Л. Паавера (1965, 1973) и А. В. Яблокова (1966, 1968) закладывались основы популяционной морфологии животных, что расширило возможности изучения микроэволюционного процесса у самых разных таксонов, включая и ископаемые группы.

Бесспорным достижением советских биологов стало обоснование концепции о виде как универсальной форме существования живого и изучение его особенностей у организмов с бесполым размножением (В. Полянский, 1956, 1959; Ю. Полянский, 1957, 1976; Завадский, 1961, 1968; Шапошников, 1966). Открытие И. С. Даревским (1967) партеногенеза у скальных ящериц показало, что даже у таких высокоорганизованных животных, как рептилии, может отсутствовать половое размножение. К настоящему времени число исследований по проблемам вида и видообразования, начиная от микроорганизмов и кончая антропоидами, достигло необозримой величины, и ведутся они самыми разнообразными методами (молекулярно-генетический, включая гибридизацию ДНК, биохимический, кариотипический, морфофизиологический, эколого-гео-

ВЛАДИМИР НИКОЛАЕВИЧ СУКАЧЕВ
(1880—1967)

графический и др.). В этой связи следует упомянуть работы А. Н. Белозерского и его сотрудников по геносистематике, Ю. И. Полянского по проблеме вида у простейших, Н. Н. Воронцова по эволюции кариотипа млекопитающих, Р. М. Викторовского по видообразованию у гольцов. Роль поведения в эволюции также стала предметом разнообразных исследований. Выделяются два основных направления изучения эволюционной роли поведения: генетико-эволюционное (Л. В. Крушинский, Л. З. Кайданов) и эколого-эволюционное (Е. Н. Панов).

Создание и дальнейшее развитие учения о микроэволюции позволило более обоснованно подойти к обсуждению проблем движущих сил и закономерностей макроэволюции. Был предложен ряд моделей, отражающих особенности движущих сил прогрессивной эволюции (Завадский, 1971б: Лукин, 1972; Северцов, 1972; Шмальгаузен, 1972; Татаринов, 1976а, и др.). А. В. Иванов (1968) детально исследовал становление многоклеточности как крупнейшего ароморфоза. Формулировка принципа гетеробатмии на материале эволюционной морфологии растений углубила и дополнила учение Северцова о модусах филэмбриогенеза (Тахтаджян, 1966). В работах Тахтаджяна (1954, 1966), Воронцова (1963), Лукина (1964) проблема филогенетических преобразований органов рассматривалась в тесной связи с проблемами темпов и направлений эволюционного процесса. Вновь подняты вопросы о возможности частичной обратимости эволюции (Шишкин, 1968) и о закономерностях эволюции онтогенеза (Шишкин, 1968, 1981; Короткова, 1979).

На многочисленном материале по изучению эволюции членистоногих при переходе их к жизни на суше Гиляровым (1970а, 1970б) была вскрыта определенная направленность этого процесса, которая обусловливается уже сформировавшейся морфофизиологической организацией и жестко векторизованным действием естественного отбора. В связи с этим был выяснен рациональный смысл понятия «ортогенез». В эти годы происходило активное проникновение методов и идей математики, физики, кибернетики в эволюционную теорию. Так, например, в работах И. И. Шмальгаузена (1958, 1961), А. А. Ляпунова (1966) были разработаны кибернетические модели эволюционного процесса.

Развитие молекулярной биологии дало возможность углубить знания о молекулярных механизмах возникновения мутаций и разработать точные методы измерения генетической изменчивости природных популяций. Много было сделано в плане эволюционно-биологического осмысления молекулярно-генетических процессов (А. С. Антонов, А. Н. Белозерский, С. Е. Бреслер, С. М. Гершензон, В. С. Кирпичников, Б. М. Медников, Ю. М. Оленов, В. А. Ратнер, С. Э. Шноль и др.). Заметно возрос интерес к изучению проблем эволюции экосистем и биосферы в целом (Мазинг, 1970; Камшилов, 1974б; Шварц, 1973, 1976, и др.).

Как и в предыдущий период, тенденция к синтезу знаний об эволюционном процессе продолжала осуществляться. Вышли в свет монографии Завадского (1961, 1968), Оленова (1961), книга «Современные проблемы эволюционной теории» (под ред. В. И. Полянского и Ю. И. Полянского) (1967), Тимофеева-Ресовского, Воронцова, Яблокова (1969), Шварца (1969), Гилярова (1970а), Камшилова (1970, 1974б), Татаринова (1976а), Давиташвили (1977, 1978).

Исследования советских ученых являются неотъемлемой частью мировой эволюционно-биологической мысли.

ЧАСТЬ II. ФАКТОРЫ ЭВОЛЮЦИИ

ГЛАВА 4. ЭКСПЕРИМЕНТАЛЬНОЕ ИЗУЧЕНИЕ МУТАГЕНЕЗА

Развитие эволюционного учения в последарвиновский период с особой остротой поставило вопрос об изменчивости как материале эволюционных преобразований, о ее формах, направленности и причинах возникновения. В изучение факторов, вызывающих возникновение наследственной изменчивости, значительный вклад внесли советские генетики.

Первые шаги генетики базировались на материале спонтанного мутационного процесса. Однако этот источник ограничивал экспериментальные генетические работы из-за редкости спонтанных мутаций, трудности их обнаружения. Для познания причин наследственной изменчивости необходимо было расширить возможности экспериментального метода. Особое значение в связи с этим имело открытие искусственного получения мутаций под влиянием внешних воздействий, т. е. экспериментальный мутагенез. Экспериментальное изучение мутагенеза моделировало процессы естественного мутационного процесса, вскрывало его механизмы и закономерности.

Важно отметить, что на первых порах развития генетики вопрос о возможности возникновения мутаций под воздействием внешних факторов имел принципиальное значение для эволюционной теории. Многие генетики склонялись к мысли, что мутации возникают лишь под воздействием внутриорганизменных и внутриклеточных факторов. Отдельные попытки получить мутации внешними воздействиями, предпринятые с 1912 г. Т. Морганом и его учениками, закончились безрезультатно и вели к укреплению высказанных С. И. Коржинским (1899) и Г. де Фризом (Vries, 1901—1903) идей о независимости естественного мутагенеза от внешней среды, неадекватности мутаций окружающим условиям.

Так, один из основоположников отечественной генетики Ю. А. Филипченко в соответствии с уровнем развития науки того времени писал: «Что же касается до участия *внешних факторов в появлении мутаций*, то, по-видимому, им здесь *принадлежит совершенно второстепенная роль*, причем они лишь усиливают или ослабляют уже имеющуюся налицо мутационную изменчивость, главная же роль в вызове к жизни мутаций принадлежит, безусловно, внутренним факторам, скрытым в самих организмах» (1926б, с. 204). В конечном итоге такие представления вели к автогенетическим трактовкам ряда вопросов эволюционной теории, что особенно проявилось в трудах ученых, отождествлявших мутационный процесс с эволюционным. Эти господствовавшие представления были одним из проявлений конфликта зарождающейся генетики и дарвинизма. Для его преодоления необходимо было приступить к систематическому изучению внешних по отношению к организму факторов мутабильности.

Для развертывания таких исследований в нашей стране большое значение имело создание Института экспериментальной биологии (1917) в Москве, организатором и директором которого был Н. К. Кольцов, и Рентгено-радиологического института (1918) в Ленинграде. Еще в 1916 г. на торжественном заседании Общества Московского научного института Кольцов говорил: «Надо путем сильной встряски зачатковых клеток изменить их наследственную организацию и среди возникающих при этом разнообразных, большей частью, вероятно, уродливых, но наследственно стойких форм отобрать жизнеспособные и упрочить их существование тщательным отбором» (1930, с. 242).

В начале 20-х годов Кольцов поручает своим молодым сотрудникам И. Н. Гаевской, Д. Д. Ромашову, Н. В. Тимофееву-Ресовскому на доступных объектах исследовать действие рентгеновых лучей с целью получить искусственные мутации. И хотя уже в то время ими были получены некоторые как будто и положительные результаты по действию облучения, результаты эти, как подчеркнул позже Кольцов (1930), из-за осторожности исследователей не были опубликованы. Не публиковались и результаты негативных экспериментов. В целом отрицательные результаты того времени можно объяснить работой с малоподходящими объектами — подмосковным видом дрозофилы (*Drosophila funebris*) и представителем ракообразных *Artemia salina*, генетика которых была совершенно не разработана. Известно, что в Москву лишь в 1922 г. Г. Дж. Мёллером были доставлены разнообразные генетические линии *D. melanogaster*, использовавшиеся в работах американских генетиков. Несколько лет потребовалось для детального освоения этого нового объекта и проведения первых исследований в области мутагенеза.

ОТКРЫТИЕ ИСКУССТВЕННОГО МУТАГЕНЕЗА В ОПЫТАХ С МИКРООРГАНИЗМАМИ

Уже в начале 20-х годов в Ленинграде на микроорганизмах был продемонстрирован факт ускорения мутационного процесса при действии облучения. Описывая результаты воздействия лучей радия на строение и развитие дрожжей, Г. А. Надсон (1920) пришел к выводу, что «*действие радия передается наследственно потомству*» (с. 99). Этот тезис открыл путь к дальнейшему исследованию причин мутагенеза у микроорганизмов. В докладе на III Всесоюзном съезде рентгенологов и радиологов в 1925 г. Г. А. Надсон и Г. С. Филиппов сообщили о получении наследственных изменений у низших грибов *Mucor* и *Zygorhynchus* в результате облучения. Было отмечено появление аспорогенных форм, одна из которых отличалась еще и накоплением жира. В следующем году описаны мутанты у дрожжеподобных грибов *Sporobolomyces* и *Nadsonia* (Филиппов, 1926). При изучении индуцированной изменчивости у *Nadsonia* было показано, что облучение индуцирует изменение ферментативных свойств — появляются формы, не сбраживающие те или иные сахара (Надсон, Филиппов, 1928). Описание таких биохимических мутантов более чем на десятилетие опередило классические работы по биохимическим мутациям Бидла и Татума. В 1932 г. Г. А. Надсон и Э. Я. Рохлина описали индуцированную излучениями изменчивость у *Saccharomyces cerevisiae* и обратили внимание на возможность практического использования полученных радиорас. Все это позволило сделать вывод о том, что под воздействием хорошо известного и точно дозируемого фактора возникают наследственные изменения.

В дальнейшем в лаборатории Надсона было также впервые описано

возникновение наследственных изменений и при действии химических факторов. Особо заслуживают упоминания работы М. Н. Мейселя (1932, 1933) о мутагенном действии цианистых солей и каменноугольной смолы на дрожжи, а также мутагенное действие излучений не только на грибы, но и на бактерии (Кашкин, 1934; Кривиский, 1934). Изучение индуцированной изменчивости бактерий завершилось в 1938 г. новаторской работой А. С. Кривиского. Его работу можно считать первым эволюционно-генетическим исследованием, выполненным с бактериями. Автором на высоком методическом уровне была изучена зависимость частоты мутаций от дозы лучей радия, рентгеновых и ультрафиолетовых лучей. Обнаружение прямо пропорциональной зависимости частоты мутаций от дозы излучений, что, как тогда уже было известно, характерно для генных мутаций высших организмов, позволило впервые обосновать положение о том, что бактерии обладают генами, идентичными по своим свойствам с генами высших организмов. Тем самым открывался путь к познанию универсальных закономерностей возникновения мутаций.

Первая зарубежная работа, в которой была изучена зависимость частоты мутаций (морфологических) у грибов от дозы радиации появилась лишь годом позже (Emmons, Hollaender, 1939), а аналогичные работы на бактериях стали выполняться лишь в сороковые годы. Исследования Надсона были известны зарубежным микробиологам, все его экспериментальные работы, посвященные изменчивости микроорганизмов, были изданы за рубежом, в том числе и последняя обобщающая работа (Надсон, 1937). Эти труды несомненно оказали стимулирующее влияние на первые исследования в области изучения экспериментального мутагенеза у микроорганизмов, которые начали проводиться за рубежом в конце 30-х годов. Следует, однако, признать, что исследования Надсона и сотрудников не привлекли к себе в свое время должного внимания со стороны генетиков и эволюционистов. Объяснялось это состоянием науки в тот период, когда генетики микроорганизмов по сути дела еще не было. Для эволюционной генетики эпоха экспериментального получения мутаций началась не с 1925 г., а двумя годами позже.

РАБОТЫ ПО ИНДУЦИРОВАННОМУ МУТАГЕНЕЗУ У ВЫСШИХ ОРГАНИЗМОВ

В 1927 г. Мёллер (США) на классическом объекте генетики, дрозофиле, впервые с использованием специально созданных линий количественно оценил мутагенное действие рентгеновых лучей (Muller, 1927, 1938; Мёллер, 1937б). Само это открытие, а также обнаруженная Мёллером зависимость частоты мутаций от дозы облучения имели огромное значение, по существу открыв новую эпоху в познании закономерностей мутагенеза. Эта работа положила начало радиационной генетике высших организмов, которая получила широкое развитие и в СССР.

Об открытии Мёллера советские генетики узнали из его сообщения на V Международном генетическом конгрессе в Берлине в 1927 г., где из советских генетиков присутствовали Н. И. Вавилов, Н. К. Кольцов, А. С. Серебровский, С. С. Четвериков и др.

В 1928 г. опыты Мёллера впервые были повторены в СССР Серебровским и рядом его сотрудников. Они подтвердили прямолинейную зависимость частоты мутаций от дозы облучения, выявили ряд новых мутаций. С этого времени развивается одно из самых замечательных направлений генетики — получение индуцированных мутаций, что имело большое теоретическое значение, в том числе и для познания эволюцион-

ного процесса. В 1929 г. публикуется работа А. С. Серебровского и Н. П. Дубинина «Искусственное получение мутаций и проблема гена», где впервые на основании изучения выделенных при облучении и спонтанно возникших мутаций гена scute экспериментально обосновывалась высказанная еще в 1926 г. Серебровским гипотеза о дробимости гена. В том же 1929 г. Серебровский, обсуждая возникновение при облучении хромосомных перестроек, создает во многом опередившую время «контактную гипотезу», объясняющую механизм образования хромосомных перестроек участием процессов, аналогичных процессу кроссинговера (Серебровский, 1929б).

Заметную роль в развитии исследований по индуцированному мутационному процессу в СССР в 30-е годы сыграл и сам Мёллер, который был приглашен Вавиловым для работы в Институт генетики АН СССР. Мёллер проработал там несколько лет, ведя экспериментальные исследования и руководя работой молодых генетиков.

Использование рентгеновых лучей расширило объем генетической коллекции дрозофилы, выявило новые мутации отдельных генов (Серебровский и др., 1928), а также крупные хромосомные перестройки (Дубинин, 1932, 1934). Важное значение радиационный мутагенез приобрел в связи с разработкой эффекта положения генов (Дубинин, Сидоров, 1934; Хвостова, Гаврилова, 1935). Анализ редких сложных транслокаций дал возможность судить о существовании единого целостного механизма формирования перестроек (Дубинин, Хвостова, 1935).

Большое внимание в исследованиях генетиков уделяется изучению прямой и обратной мутабильности отдельных локусов и соотношению их естественного и индуцированного мутирования. Первые экспериментальные исследования в этом направлении были опубликованы Н. В. Тимофеевым-Ресовским (1929, 1930а). В работе Б. Н. Сидорова (1934) приводится обзор литературных и собственных данных по мутабильности 22 различных генов у дрозофилы. Показано, что различные гены реагируют на облучение по-разному, выявлено, что гены forked, scute и miniature мутируют чаще, а другие гены (yellow, vermillion) значительно реже. Особого внимания заслуживает работа М. Е. Нейгауза, изучавшего мутабильность в локусе bobbed у дрозофилы и возникновение летальных и нелетальных аллелей этого гена. Автор отметил: «Возможны такие аллеломорфы, которые при одних условиях действуют летально, а при другой внешней среде проявляют себя иначе» (1934а, с. 344). От этой работы прослеживается прямой путь к анализу условно летальных мутаций, сыгравшему значительную роль в понимании противоречивой роли мутаций в эволюционном процессе.

Среди разнообразных условий, способствующих или препятствующих возникновению мутаций отдельных генов, большая роль принадлежит генотипической среде, генотипу организма в целом, что было доказано в работе Тимофеева-Ресовского о различной мутабильности локуса white в двух географически изолированных популяциях *D. melanogaster* (Тимофеев-Ресовский, 1932). Эта работа позволила сформулировать важное положение о том, что предметом отбора являются не отдельные мутации и детерминируемые ими признаки, а весь генотип в целом.

Интересные данные получены при сравнении скорости прямого и обратного мутирования ряда генов Х-хромосомы дрозофилы при облучении (Глембоцкий, 1936; Гольдат, 1936). Выявлено, что скорость прямых мутаций, а также частота реверсий различны для разных генов и могут отличаться в десятки раз. Н. В. Дубовский (1935) обнаружил разную частоту индуцированных мутаций при действии рентгеновых лучей у разных линий дрозофилы. Вероятно, это было первое исследование,

показавшее, что генотип может контролировать реакцию организма на мутагены. Проблема эта интенсивно стала разрабатываться лишь 30 лет спустя.

«Искусственное получение мутации есть не только метод — это проблема», — говорил в 1930 г. Кольцов (с. 248). Именно выяснению механизмов действия ионизирующих излучений на наследственный аппарат клетки посвящены такие важные работы отечественных исследователей, как изучение дозовых зависимостей частоты возникновения различного типа мутаций (Серебровский и др., 1928; Шехтман, 1930; Эфроимсон, 1931а; Нейгауз, Шехтман, 1935; Гептнер, Демидова, 1936; Бельговский, 1937, 1939; Хвостова, Гаврилова, 1938; Дубинин и др., 1941).

В этих работах показано, что частота рецессивных леталей и видимых мутаций возрастает прямо пропорционально увеличению дозы, а частота транслокаций увеличивается пропорционально квадрату дозы. Важное значение имели работы по изучению зависимости мутагенного эффекта от длины волны рентгеновых лучей, полученные при использовании мягкого и жесткого излучений (Шехтман, 1930; Нейгауз, Шехтман, 1935).

Огромный арсенал имеющихся в мире экспериментальных данных по инактивирующему и мутагенному влиянию облучения лег в основу формировавшейся в начале 30-х годов теории мишени (Тимофеев-Ресовский, 1935а). Одна из самых математизированных областей современной биологии, родившейся в контакте генетиков и физиков, теория мишени, выступала в течение многих лет как основа развития корпускулярной теории гена. Эта теория позволила объяснить основные закономерности возникновения мутаций зависимостями от дозы, мощности и вида ионизирующего излучения и не потеряла своего принципиального значения и сегодня.

Г. Фризен (1935) впервые в мировой литературе описал возникновение стадиоспецифических рентгеноморфозов у особей, подвергавшихся облучению на различных этапах личиночного развития. Поставленный им вопрос о природе рентгеноморфозов в дальнейшем был развит в работах В. А. Грацианского (1939), В. В. Солодовникова (1940) и Ю. М. Оленова с соавторами (1959). В этих исследованиях установлены чувствительные периоды, выявлено влияние генотипа линии, использованы различные виды дрозофилы, разобраны вопросы дозовой зависимости частоты рентгеноморфозов.

Открытие возможности индукции мутаций с помощью рентгеновых лучей показало генетикам во всей реальности влияние факторов внешней среды на хромосому, на ген. От концепции автогенеза пришлось отказаться. Однако вопрос о механизмах спонтанного мутационного процесса, играющего ведущую роль в эволюции, все-таки оставался далеко не решенным.

Самые ранние исследования, выполненные одновременно как в СССР, так и за рубежом, показали крайне незначительную роль существующей на планете космической радиации в обеспечении выявляемого уровня спонтанной мутабильности. Так, В. П. Эфроимсон (1931а, 1931б) продемонстрировал, что под воздействием естественной радиации у дрозофилы возникает лишь 0.001% естественных мутаций. Расчеты, основанные на прямолинейной зависимости частоты мутаций от дозы радиации, показали, что существующий уровень мутабильности у дрозофилы могли бы обеспечить дозы на два-три порядка бо́льшие, чем те, которые существуют на поверхности Земли. В связи с этим большое значение имело исследование мутагенных свойств космических излучений, которое было проведено в 1935 г. (Фризен, 1936). На стратостате дрозофила

была поднята на высоту 21—22 тыс. м, однако превышения частоты мутаций по сравнению со спонтанным фоном обнаружено не было. Эти работы следует считать основополагающими в исследовании космических излучений как факторов естественного мутагенеза, где уже в наше время приоритет опять же принадлежит советской науке. Некоторый исторический интерес представляют работы советских генетиков по изучению возможного мутагенного действия температуры, флуктуации которой в природных условиях, как казалось, могли бы обеспечить выявляемый уровень спонтанного мутационного процесса. В работах Эфроимсона (1930, 1932) и других авторов (см.: Шапиро, Нейгауз, 1938) не были подтверждены сенсационные данные Р. Гольдшмидта (Goldschmidt, 1929) о сильном мутагенном эффекте температуры. Опыты по воздействию высокой температуры на половой зачаток развивающегося эмбриона (Промптов, 1934в; Лавров, 1935) показали, однако, особую уязвимость наследственной информации на ранних этапах формирования половых клеток.

Еще в 1927 г. Мёллер, изучавший мутагенное влияние температуры, высказал предположение о соответствии частоты возникновения мутаций уравнению Вант-Гоффа для зависимости скорости химических реакций от температуры (Мёллер, 1973б). Убедительное подтверждение этому положению было получено в опытах Тимофеева-Ресовского (1935): частоты мутаций, выявленных методом CLB, при температурах 14, 22 и 28° С, были соответственно равны 0.056—0.188—0.396. Но далее было показано, что аналогичное превышение частоты мутаций наблюдается и при воздействии крайне низкой для дрозофилы нулевой температуры, при которой в соответствии с принципом Вант-Гоффа скорость мутационного процесса должна была бы тормозиться (Биркина, 1938). Крайне интересными были опыты А. И. Зуйтина (1937, 1938), показавшего мутагенное влияние контрастной смены термического режима от 0 до 36° С в период развития насекомых. В целом создавалось впечатление, «что причину трансмутирующего действия температуры (безразлично, высокой или низкой) следует искать в происходящих под влиянием этого фактора физиологических (биохимических) изменениях в среде, непосредственно окружающей гены» (Керкис, 1940, с. 145).

Наряду с развитием радиационной генетики в 30-е годы в СССР проводились интенсивные исследования возможности индуцировать мутации химическим путем. Первые в мире удачные эксперименты по химическому мутагенезу были выполнены в 1932 г. на дрозофиле В. В. Сахаровым, который воздействовал 10%-ным раствором I_2 в KI и анализировал частоты видимых мутаций (1932), сцепленных с полом (1933), и аутосомных леталей (1935). В. В. Сахаров (1938) впервые показал преимущественное возникновение генных мутаций при действии химических агентов.

В течение нескольких лет были описаны мутагенные свойства различных по своей природе агентов — аммиака (Лобашев, Смирнов, 1934; Лобашев, 1937), сулемы (Козюпа, 1936), медного купороса (Магржиковская, 1936), марганцовокислого калия (Науменко, 1936), азотнокислого свинца (Пономарев, 1937) и т. д. Все эти опыты, давшие в той или иной мере положительный результат, были проделаны на дрозофиле. Степень эффективности использованных химикалиев была незначительной и примерно одинаковой для всех агентов.

Впервые сильный мутагенный эффект, намного превосходящий результаты приведенных экспериментов, был описан в 1939 г. С. М. Гершензоном при изучении мутагенного действия ДНК у дрозофилы. Работы Гершензона, намного опередившие время, представляют собой самые

ГЕОРГИЙ АДАМОВИЧ НАДСОН
(1867—1940)

первые генетические манипуляции с ДНК, роль которой в наследственности в ту пору не была еще признана (Гершензон, 1939, 1940; Тарнавський, 1939; Гершензон и др., 1948). Гершензоном задолго до открытия Ш. Ауэрбах продленного мутагенеза была показана «растянутость» химического мутагенеза во времени, возможность появления мутаций спустя несколько делений клетки после воздействия мутагеном. Кроме того, серия работ Гершензона была одной из первых, в которых с особой остротой был поставлен вопрос о специфичности химического мутагенеза, о возможности получения «направленных» мутаций.

Новый этап в изучении химического мутагенеза мировая наука справедливо связывает с многочисленными работами И. А. Рапопорта (1946, 1947а, 1947в, 1948а, 1948б), который одновременно с Ауэрбах открыл сильное мутагенное действие целого ряда химических соединений. Намного превосходя по своей активности ионизирующие излучения, эти соединения не так грубо влияли на выживание обрабатываемых животных.

Изучение спонтанно идущего мутационного процесса позволило советской науке еще в 30—40-е годы выйти на передовые рубежи в понимании механизма возникновения мутаций. Было показано, что любые факторы внешней и внутренней среды, выводящие организмы из оптимального состояния, могут стать источником новых мутаций. Индуцированный мутационный процесс оказался также статистическим и ненаправленным,

как и спонтанный мутационный процесс, что подтвердило дарвиновские представления о «неопределенной» изменчивости. Тем самым был опровергнут мутационизм де Фриза и Коржинского, согласно которому мутации сами по себе создают новые виды. Это укрепляло положение о творческой роли отбора в эволюции. В то же время было доказано, что статистический и ненаправленный мутационный процесс у конкретных групп организмов находится под генетическим контролем, который обусловлен предшествующей эволюцией данной группы и который в определенной степени канализирует и ограничивает ее последующую эволюцию. Все это существенно углубило представления о закономерностях мутационной изменчивости как главном материале для действия естественного отбора.

Работы по искусственному мутагенезу расширили объем практического использования достижений генетики и эволюционной теории. Уже в конце 20-х—начале 30-х годов предпринимаются попытки получить различные мутации у ряда хозяйственно-полезных видов микроорганизмов, животных и растений — у дрожжей (Надсон, Рохлина, 1932) и азотфиксирующих бактерий (Штерн, 1938а, 1938б, 1940), у пшениц (Сапегин, 1930, 1934; Делоне, 1932), тутового шелкопряда (Астауров, 1933, 1934, 1935), у кроликов и овец (Рокицкий и др., 1934а, 1934б; Рокицкий, Папалашвили, 1935). Основную задачу этих исследований авторы видели в расширении материала для селекционной работы, но общеповреждающее действие облучения, возникновение доминантных и рецессивных летальных мутаций делало невозможным непосредственное использование получаемых мутантов у высших организмов для выведения новых сортов и пород. В дальнейшем искусственное получение мутантов стало важнейшим источником создания некоторых форм растений для отбора на устойчивость к различным заболеваниям, что позволило резко повысить урожайность ряда сортов яровой пшеницы, овса, ячменя, гороха, сои и т. д. Значительны достижения и в области селекции микроорганизмов — продуцентов антибиотиков, аминокислот, витаминов.

Предложенный А. С. Серебровским транслокационный метод борьбы с насекомыми-вредителями основан на получении транслокаций, плодовитых и вполне жизнеспособных в гомозиготном состоянии, а в гетерозиготном приводящих особь к стерильности в результате нарушений конъюгации и расхождения хромосом. Выпуск таких гомозигот по транслокациям в природные очаги размножения обеспечит, по расчетам Серебровского, снижение плодовитости в популяциях насекомых-вредителей. Особую актуальность и широкое применение нашел также рекомендованный Серебровским метод радиационной стерилизации самцов, основанный на возникновении в сперматозоидах и в более молодых половых клетках при облучении (100%) доминантных летальных мутаций. К сожалению, первые эксперименты практического плана в этой области были выполнены не в СССР, а при их описании нет ссылок на работу А. С. Серебровского (1940). Лишь спустя два десятилетия она была переведена на английский язык в США (Серебровский, 1969). Предложенный же Серебровским метод использован очень широко, особенно после открытия ряда сильных «хемостерилянтов».

ПРОБЛЕМА СПЕЦИФИЧНОСТИ МУТАЦИОННОГО ПРОЦЕССА

В отечественных исследованиях нашла самое широкое освещение проблема специфичности мутационного процесса и возможности получения направленных мутаций. В ее развитии большая роль принадлежит

циклу блестящих исследований Сахарова (1936, 1938), который показал, что облучение вызывает преимущественно хромосомные перестройки, в то время как химический мутаген (иод) — генные мутации. Сравнивая природу летальных мутаций, возникающих у дрозофилы при естественном мутагенезе и под влиянием химических соединений и рентгеновых лучей, Сахаров впервые обнаружил специфичность действия мутагенов. В 1938 г. появляются три обстоятельных обзора по проблеме специфичности мутационного процесса — Ю. Я. Керкиса (1938), В. В. Сахарова (1938), Н. И. Шапиро и Н. Е. Нейгауза (1938), в которых разбираются известные к тому времени данные мировой и советской литературы о соотношении разного типа мутаций: видимых и летальных, точковых мутаций и хромосомных аберраций, возникающих спонтанно и индуцированно. Как и в ряде других работ (Дубинин, 1936; Алиханян, 1937; Бельговский, 1937; Müller et al., 1935), в упомянутых обзорах делается вывод о ненаправленности как спонтанного, так и индуцированного мутационного процесса, о преимущественном возникновении при облучении различного рода перестроек хромосом.

Для изучения «биологического» (вирусного) мутагенеза и его специфичности основополагающее значение имели работы Гершензона (1939, 1940; Гершензон и др., 1948). Под действием ДНК, выделенной из тимуса теленка, были получены аутосомные мутации, проявившие высокую степень аллелизма, т. е. реально появилась возможность говорить не только о специфичности, но и о некоторой направленности мутагенеза под действием чужеродной ДНК, о преимущественном мутировании определенных локусов. Впервые в 1948 г. Гершензон с соавторами рассматривает полученные данные в широком биологическом и эволюционном плане, предсказав возможное мутагенное действие вирусов и впервые связав природу гена и возникающих мутаций с ДНК и с изменениями ее структуры.

Одним из важных моментов первых работ Гершензона (1939) и Тарнавьского (1939) было обнаружение индукции при действии ДНК на личинок дрозофилы с огромной частотой специфических хемоморфозов, затрагивающих строение крыловой пластинки. Проблема направленных хемоморфозов нашла свое дальнейшее чрезвычайно интересное развитие в работах Рапопорта (1947, 1948б), показавшего возможность получения 100% особей, несущих те или иные морфозы, фенокопирующие разнообразные мутации у дрозофилы при действии различных агентов. Так, например, при действии различных солей серебра на личинок возникает до 100% особей с фенокопиями мутации yellow, различные соединения ртути изменяют размер щетинок по типу мутации minute и т. д. В связи с участием триптофана в обменных процессах, приводящих к синтезу бурого глазного пигмента, особый интерес представляют данные о том, что избыток триптофана в среде приводит к появлению темной окраски глаз. Фенокопирование глазных мутаций наблюдалось и при действии урацила и аминоакридинов. Уже в этих ранних работах автор объясняет появление специфических морфозов ингибированием наиболее чувствительных в определенный период развития ферментов — продуктов генов, имеющих морфогенетическую функцию.

Таким образом, в работах советских исследователей было убедительно показано, что качество воздействующего агента оказывает определенное влияние не только на модификационную изменчивость, но и на характер возникающих мутаций. Была доказана специфическая роль разных мутагенных факторов, а также намечены пути к направленному получению мутаций.

ФИЗИОЛОГИЧЕСКАЯ ТЕОРИЯ МУТАЦИОННОГО ПРОЦЕССА

Благодаря многочисленным исследованиям спонтанного и индуцированного мутагенеза постепенно накапливались факты для формулирования физиологической теории мутационного процесса, этого выдающегося обобщения в эволюционной генетике.

Первыми в этом направлении были работы М. С. Навашина и его сотрудников, выполненные в начале 30-х годов в Биологическом институте им. К. А. Тимирязева в Москве (Навашин, 1933; Навашин, Шкварников, 1933; Навашин, Герасимова, 1935). В первой работе этой серии было отмечено, что при хранении семян *Crepis capillaris* резко возрастает частота возникновения хромосомных аберраций в зародышевых клетках семян. Так, за семь лет хранения семян скорость спонтанного мутационного процесса возросла в 800 раз, достигая частот, характерных для доз 10—15 тыс. Р. При этом не было отмечено снижения всхожести семян, т. е. увеличение частоты хромосомных перестроек не было связано с отбором аберрантных клеток.

В работе 1935 г. авторы развивают взгляд на «мутацию как на физиологический процесс, протекание которого, конечно, неразрывно связано со средой», и если так, то «...должно существовать такое физиологическое состояние, при котором без каких-либо дополнительных воздействий извне возникает больше мутаций, чем в обычном состоянии» (с. 594). Учитывая, что зародыш покоящегося сухого семени пребывает в совершенно необычном физиологическом состоянии (состояние анабиоза), авторы предположили, что удлинение срока покоя при отсутствии деления будет увеличивать частоту возникновения мутации. В ходе экспериментальных исследований, подтвердивших это предположение, была выявлена важная закономерность — влияние генотипа на частоту аберраций, возникающих при хранении. Данные эти получены при использовании семян нескольких видов *Crepis* (*C. capillaris, C. dioscoridis, C. tectorum*) различного происхождения, а также семян ржи. Чрезвычайно много данных получено в этой работе и по вопросу о механизмах формирования хромосомных аберраций, об их природе. Показано, что как бы сложны ни были возникающие перестройки, количество центромер в клетке никогда не нарушалось, т. е. постоянным оставался диплоидный набор хромосом у того или иного вида *Crepis*. Распад хромосом почти никогда не происходит в центромерном участке, а всегда на некотором расстоянии от центромеры, транслоцированные сегменты образуют единое целое в новой хромосоме, а соотношение между хромосомами-донорами и хромосомами-реципиентами, участвующими в транслокационных обменах, всегда специфичны при вовлечении отдельных хромосом и их плеч (см. подробнее гл. 5). В последующем эти данные, полученные в обсуждаемой работе впервые, сыграли важную роль в разработке проблемы специфичности мутагенеза на уровне структурной организации хромосом. Наиболее важным выводом этой работы следует считать рассмотрение мутаций как особого физиологического процесса.

Интересны исследования Навашина и Шкварникова (1933) о влиянии температуры и влажности на становление частоты хромосомных аберраций при хранении семян. Ими было показано, что повышение температуры в период хранения и повышение влажности ускоряют нарастание частоты перестроек. Таким образом, в противовес утверждениям об уникальной роли экзогенных факторов в обеспечении высокого уровня мутационного процесса, Навашин выдвигает точку зрения о значении внутриклеточных физиологических процессов в формировании мутаций.

В становлении физиологической теории мутационного процесса боль-

шое значение имели исследования, касающиеся влияния физиологического состояния клетки и организма на протекание радиационного мутагенеза. Сравнение частоты мутирования зрелых и незрелых половых клеток было одним из первых проведено Тимофеевым-Ресовским (1930б), затем Нейгаузом (1943б). В 1933 г. Шапиро публикует работу «Влияние физиологических особенностей клеток на мутационный процесс, индуцированный Х-лучами», в которой, анализируя выявленные к тому времени различия в частоте возникновения мутаций в клетках на разных стадиях гаметогенеза (бóльшая чувствительность постмейотических клеток по сравнению с домейотическими или с клетками, находящимися на этапах мейоза), приходит к заключению о существовании в клетках неких агентов — сенсибилизаторов и десенсибилизаторов, модифицирующих мутагенный эффект облучения. М. Е. Лобашевым (Лобашев, Павловец, 1937; Лобашев, 1938а, 1938б) были получены интересные данные, выявившие картину дифференциальной чувствительности: при больших дозах облучения наиболее чувствительными были постмейотические клетки, в то время как при сравнительно малых дозах — сперматогонии и сперматоциты. Это свидетельствовало о существовании зачаткового отбора, об элиминации наиболее поврежденных клеток в ходе мейоза. Влияние различного физиологического состояния клеток на частоту индуцированных облучением мутаций выявлено также при изучении различий в мутабильности мужских и женских половых клеток — при одновременном облучении самцов и самок дрозофилы мужские половые клетки оказались более чувствительными, чем женские (Шапиро, Нейгауз, 1933).

Физиологическая концепция возникновения мутаций призвана была противостоять несколько механическому пониманию связи между мутациями и происходящими при облучении актами ионизации внутри гена-мишени. В этой связи важное значение имеют данные об увеличении частоты выявляемых мутаций при дополнительном воздействии на облученных животных высокой или низкой температуры. Так, в опытах Н. Н. Медведева (1935) и Г. М. Папалашвили (1935) температура 0° С увеличивала частоту индуцированных облучением транслокаций и летальных мутаций. Дополнительное воздействие температуры 37° С поразному проявлялось в клетках, облученных высокими или сравнительно низкими дозами Х-лучей в опытах Лобашева, изучавшего частоту рецессивных летальных мутаций в клетках на разных стадиях сперматогенеза (Лобашев, Павловец, 1937; Лобашев, 1938а, 1938б).

Увеличение частоты мутаций при дополнительном воздействии агента, практически не действующего самостоятельно как мутаген или проявляющего лишь слабую мутагенную активность, позволяет сделать вывод о происходящих в клетке процессах восстановления возникших хромосомных повреждений. Для возникновения мутаций необходимы не только сами повреждения хромосомного материала, но и какие-то цитофизиологические процессы, приводящие к превращению этих повреждений в мутацию. Тем самым формировались представления о существовании репарационных механизмов.

К изучению роли физиологических факторов в мутагенезе непосредственно примыкает большая группа исследований, посвященных проблемам влияния генотипа на спонтанный мутационный процесс и эволюции мутабильности. В 30-е годы было выполнено большое число работ, в которых изучена частота спонтанных мутаций под действием гибридизации (Бельговский, 1934; Берг, 1941; Магржиковская, Сахаров, 1941), инбридинга (Сахаров, Магржиковская, 1941). Описаны высокомутабильные линии (Тиняков, 1939) и показано, что частота мутирования в разных популяциях может быть различной (Дусеева, 1948).

Исследования советских ученых в области изучения спонтанного мутационного процесса, в том числе генетического контроля мутабильности и действия такого «физиологического» фактора, как ненормальная температура, пользовались в мировой науке заслуженным авторитетом. Достаточно сослаться на обзор Г. Плу (Plough, 1941), посвященный спонтанному мутагенезу, где значительную часть библиографических ссылок составляют работы советских генетиков.

В формировании физиологической теории мутационного процесса важное значение имели работы Ю. Я. Керкиса, впервые в наиболее полном виде сформулировавшего физиологическую теорию мутационного процесса (1940). В частности, полученные им данные о повышении частоты мутаций при действии температуры 0° С, позволили говорить о косвенном влиянии на ход мутагенеза флуктуации температуры через нарушения физиологического состояния клетки.

В наиболее общем виде, в широком эволюционном плане физиологическая теория мутационного процесса была выдвинута Лобашевым в 1947 г. В тот период проводились интенсивные исследования цитофизиологических процессов, лежащих в основе паранекроза (Насонов, Александров, 1941). Согласно теории паранекроза, клетка отвечает неспецифическими реакциями денатурации белков в ответ на действие различных по своей природе специфических агентов. По прошествии фазы денатурации происходит ренатурация, восстановление клетки и ее функциональной активности.

Именно с позиций физиологии и на основе собственных экспериментальных данных об особенностях химического мутагенеза при нарушении кислотности протоплазмы и ее коллоидального состояния, Лобашев рассматривал возникновение мутаций как цитофизиологический процесс, осуществляющийся в результате реакции клетки как целостной системы на воздействие мутагеном. Наиболее существенным моментом физиологической теории мутационного процесса, разработанной Лобашевым, является совершенно оригинальное для того времени представление о том, что мутации, будь то хромосомные аберрации или точковые мутации, возникают как ошибки репарации. «Становление мутаций относится не к фазе повреждения или раздражения клетки, а к фазе восстановления — процессу нетождественной репарации субстанциональных изменений» (1947, с. 25).

С позиций двухэтапности мутационного процесса и роли клетки как целостной системы Лобашев рассматривает в своем обзоре 1947 г. различные аспекты теории мутагенеза, имеющие непосредственное отношение к эволюционной теории: проблему эволюции и генетического контроля мутационного процесса, проблему специфичности (особенно неспецифичности) мутагенеза, возможности онтогенетической адаптации к повреждающим агентам и изменения в связи с этим скорости мутационного процесса.

Таким образом, в ходе экспериментальных исследований мутагенеза в СССР было сделано по крайней мере два крупнейших открытия — открытие радиационного мутагенеза у микроорганизмов (Надсон и Филиппов) и химического мутагенеза (Сахаров, разработка — Рапопорт). Оригинальной, сложившейся в нашей стране концепцией явился взгляд на мутационный процесс как на процесс физиологический, в основе которого лежат не только химические и физико-химические, но и физиологические реакции (Керкис, Лобашев, Навашин). Эта идея в зарубежной

науке утвердилась лишь в 50—60-е годы в связи с успехами изучения физиологии и биохимии мутационного процесса у микроорганизмов.

Открытие и дальнейшее изучение мутагенного действия ионизирующих излучений, ультрафиолетового света, химических соединений, изменений температур и т. д. имело большое значение для понимания факторов естественного мутационного процесса и самой сущности мутаций. Благодаря этим исследованиям были выработаны представления о существовании генетического, молекулярно-биохимического и физиологического контроля над мутационным процессом, о темпах, характере и направленности мутабильности, о специфическом воздействии отдельных факторов внешней среды, о зависимости проявления мутаций от эффекта положения гена и генотипической среды. Было показано, что возникновение мутаций, их типов зависело от генотипа организма, этапа онтогенеза, пола, общего физиологического состояния организма.

Полученные данные привели к формулированию важного для эволюционной теории обобщения о том, что частота мутаций — адаптивный признак вида, складывающийся в результате естественного отбора (Дубинин и др., 1936). Наиболее полно и систематически эта идея была развита Шапиро (1938).

Наряду с другими фундаментальными открытиями экспериментальной и эволюционной генетики в 20—40-е годы (открытие малых мутаций, существование в природных популяциях генетического груза и мобилизационного резерва и пр.) выявленные в экспериментах по индуцированному мутагенезу закономерности возникновения наследственных изменений стали генетической основой для построения современной теории эволюции. И здесь большую роль сыграли работы советских исследователей. Изучение мутационного процесса в СССР велось в непосредственной связи с разработкой эволюционного учения.

Остро стоявшая в 20—30-х годах проблема движущих сил эволюции, в частности факторов наследственной изменчивости, прежде всего стимулировала изучение индуцированного мутационного процесса. Открытие сильного мутагенного действия больших доз ионизирующей радиации не давало ответа на вопрос о происхождении спонтанных мутаций, являющихся основным материалом эволюции. Именно это побуждало искать мутагенное действие более «естественных» агентов, в первую очередь химических веществ, а затем заставило обратиться и к анализу роли физиологического состояния клетки и организма в мутационном процессе. Стремление найти интимную связь между факторами отбора и факторами, вызывающими наследственную изменчивость, привело к разработке физиологической концепции мутационного процесса. Наконец, постановка таких проблем, как генетический контроль мутабильности, и особенно эволюции мутабильности, была непосредственно связана с разработкой теории эволюции (см. гл. 8, 17).

Исследования по мутационному процессу и экспериментальному изучению генетики популяций нередко велись в одних и тех же лабораториях, одними и теми же лицами. Можно упомянуть в этой связи лаборатории Дубинина, Гершензона, Серебровского. Интересно, что и в лаборатории Надсона в 30-е годы изучалась конкуренция экспериментально полученных мутантов микроорганизмов в смешанных культурах (Кривиский, Оленов). Все это создавало особо благоприятные условия для синтеза экспериментальной генетики и эволюционной теории.

ГЛАВА 5. ХРОМОСОМНЫЕ ПЕРЕСТРОЙКИ, ПОЛИПЛОИДИЯ

Глубокое и разностороннее изучение роли цитогенетических процессов в эволюции началось в 20-е годы текущего столетия, хотя известны отдельные и более ранние работы. В этих исследованиях самая активная роль принадлежала отечественным ученым, работы которых велись в разных направлениях и в ряде случаев носили основополагающий характер. В СССР цитогенетика, и особенно ее эволюционное направление очень успешно развивались на раннем этапе — в 20—40-е годы (Рубцова, 1975), когда был сделан ряд важнейших, вскоре ставших классическими, открытий. На их базе сложились самостоятельные направления, такие как изучение закономерностей эволюции кариотипа, значения для этого процесса хромосомных перестроек, эволюционного смысла полиплоидии, основы и сущности отдаленной гибридизации.

Развитие цитогенетики в нашей стране в этот период было столь интенсивным и стремительным, что она быстро вышла на передовые рубежи мировой науки, заняв в ней лидирующее положение. Поэтому в истории цитогенетики именно этот период именуют русским, или навашинским.

НАУЧНЫЕ ПРЕДПОСЫЛКИ ИССЛЕДОВАНИЙ ЭВОЛЮЦИОННОГО ЗНАЧЕНИЯ ХРОМОСОМНЫХ И ГЕНОМНЫХ МУТАЦИЙ

Успешная организация эволюционно-цитогенетических исследований в нашей стране обусловливалась рядом причин, и прежде всего благоприятной направленностью эволюционно-теоретической мысли, создаваемой взглядами ведущих советских генетиков и цитологов — Н. И. Вавиловым, Н. К. Кольцовым, Г. А. Левитским, С. Г. Навашиным, А. С. Серебровским, Ю. А. Филипченко, С. С. Четвериковым, которые с позиций дарвинизма оценивали взаимосвязь между изменениями хромосом и эволюцией. Например, Кольцов в 1922 г. в статье «Образование новых видов и число хромосом» подчеркивал непосредственную связь между образованием новых видов и изменением числа хромосом; особенно большое значение он придавал полиплоидии, но не отрицал важной эволюционной роли и других типов мутаций. Серебровский (1926, с. 50) писал: «Вопрос об эволюции видов сводится к вопросу об эволюции наследственного аппарата, т. е. к эволюции хромосом»; механизм возникновения материала, с которым работает естественный отбор, он видел прежде всего в нарушениях правильности митозов. В монографии «Материальные основы наследственности» Левитский одним из первых подчеркнул важный эволюционный смысл хромосомной изменчивости, которая, как он считал, «...дает новый, чрезвычайно обширный материал для естественного отбора» (1924, с. 89). Большое значение имели идеи Вавилова, а также его организационная деятельность, стимулирующая и направляющая исследования эволюционно-цитогенетических закономерностей, знание которых, как он считал, необходимо для достижения главной цели научной селекции — управления процессом создания новых форм растений и животных.

Подобные взгляды ведущих ученых способствовали широкому изучению эволюционного значения хромосомной изменчивости, включению все большего числа новых объектов, использованию новых оригинальных подходов.

Помимо общих эволюционно-теоретических предпосылок, благоприятствующих проведению эволюционно-цитогенетических работ, реальному

их осуществлению способствовало наличие мощной отечественной школы цитологов, подготовленной С. Г. Навашиным, которая составила главную силу в проведении этих исследований. К числу его учеников принадлежали Л. Н. Делоне, Н. Т. Кахидзе, Г. А. Левитский, М. С. Навашин, А. Г. Николаева, А. А. Прокофьева-Бельговская, И. Н. Свешникова и др. Многие из них оказались не только талантливыми экспериментаторами, но и прекрасными организаторами, в свою очередь воспитавшими ряд известных ученых и создавшими свои большие школы. Все ученики Навашина были воспитаны в духе дарвинизма, они так же, как и их учитель, руководствовались идеей связи между хромосомами, наследственностью и эволюционным процессом: «На совершенно реальных данных касательно состава половых клеток и клетки вообще покоится все стройное здание современного учения о наследственности, которое, в свою очередь, является элементом эволюционного учения» (С. Г. Навашин, 1925, с. 25). Большое значение для широкого развертывания цитогенетических исследований имели экспериментальные работы самого С. Г. Навашина, сыгравшие фундаментальную роль в создании главного методического базиса, без которого было бы невозможно осуществление сравнительного изучения хромосом.

В начале 10-х годов, изучая хромосомы представителей семейства лилейных, Навашин обратил внимание на то, что каждая хромосома набора морфологически своеобразна. Это своеобразие выражается в комплексе признаков: относительный размер хромосомы, определенное соотношение плеч, наличие или отсутствие спутников. Навашин убедился в постоянстве открытого им явления, увидев в нем подтверждение морфологической индивидуальности хромосом. Он пришел к заключению, что хромосомы — не простые «сегменты» хроматинового вещества, а организованные структуры (1911, 1912а, 1912б). Таким образом, если В. Сеттон и Т. Бовери установили индивидуальность хромосом по их наследственному содержанию, то Навашин показал существование индивидуальности хромосом по морфологическим признакам. Далее он убедился, что видовая организация особи специфична по составу ядра, т. е. по числу и форме хромосом, которые можно обнаружить в диплоидном наборе вида. Типичный для вида набор хромосом с определенным числом и всем разнообразием морфологических особенностей он назвал идиограммой (С. Г. Навашин, 1921).

Открыв достаточно емкий комплекс признаков, включающий специфические черты формы каждой хромосомы, их число, размеры, позволяющих точно описать каждую хромосому в отдельности и весь набор в целом, Навашин создал возможность применения сравнительного метода в цитогенетике. Обоснованный им принцип морфологической индивидуальности хромосом открыл широкие возможности сравнительного изучения хромосомных аппаратов не только в индивидуальном, но и в филогенетическом развитии. Заслуги Навашина столь велики, что его по праву называют основателем цитогенетики, а целый период в ее развитии навашинским.

ИЗУЧЕНИЕ ЭВОЛЮЦИИ КАРИОТИПОВ

Изучение хромосомных наборов разных видов показало их видовую специфичность, свидетельствовало, что историческое развитие организмов сопровождается изменением хромосомных аппаратов, или кариотипов. Термин «кариотип», включающий в себя особенности хромосом данного набора, стал широко применяться вместо предложенного С. Г. Навашин-

ным термина «идиограмма». Термин «кариотип» впервые ввел в 1922 г. Делоне, но применяться он стал в понимании Левитского (1924, 1931) (подробнее см.: Рубцова, 1975).

Представлялось чрезвычайно важным решить вопрос, носит ли кариотипическая эволюция закономерный характер. Первые серьезные исследования в этом направлении предприняли Левитский, его сотрудники и ученики. Они доказали, что кариотипическая эволюция у филогенетически близких групп имеет закономерный, нередко направленный характер.

Исследованиями Г. А. Левитского и Н. Е. Кузьминой (1927) рода *Festuca*, М. В. Сеняниновой-Корчагиной (1930, 1932) рода *Aegilops*, Н. П. Авдулова (1931) и В. П. Чехова (1937) семейств *Gramineae* и *Leguminosae*, Е. К. Эмме (1938) овсов секции *Euavena* было установлено, что эволюционные изменения кариотипов по числу хромосом у филогенетически близких форм могут быть весьма разнообразны. Так, у близких видов часто широко распространены изменения полиплоидного типа, в более крупных таксонах, например семействах, наблюдаются закономерные изменения основных чисел хромосом.

Исследования кариотипической эволюции по морфологическим признакам хромосом были начаты Делоне (1915) в роде *Muscari*. Он пришел к заключению, что у филогенетически близких видов наблюдается процесс постепенной редукции длины хромосом, что было им подтверждено дальнейшими исследованиями ряда родов лилейных (Делоне 1922, 1926 и др.). Далее М. С. Навашин (1925а), изучая род *Crepis*, обнаружил постепенность изменения длины гомологичных хромосом в ряду родственных видов.

Левитский (1931), анализируя эволюцию кариотипов в подсемействе *Helleboreae* (сем. *Ranunculaceae*), пришел к заключению, что преобладание в кариотипе двуплечных хромосом свидетельствует о более примитивном состоянии их носителей, тогда как для эволюционно молодых групп характерны кариотипы с бо́льшим числом головчатых (т. е. акроцентрических) хромосом. К сходным выводам пришли Сенянинова-Корчагина (1930, 1932) и другие исследователи (Н. Т. Кахидзе, М. Н. Прозина, Л. Г. Арутюнова).

Изучение кариотипической эволюции у животных началось несколько позже, чем у растений, и отличалось на первых порах значительно меньшими масштабами исследований. Тем не менее, начиная с 30-х годов, предпринимались попытки не только определения признаков кариотипов у отдельных видов разных групп животного мира, но и установления закономерностей кариотипической эволюции у филогенетически близких видов. Исследования кариотипов животных проводились А. А. Прокофьевой (1934, 1935). Они были посвящены изучению морфологических особенностей хромосом некоторых видов рыб (форель, лосось, сиг) и амфибий (аксолотль, тритон, лягушка). Было экспериментально доказано, что хромосомам животных присущи все те морфологические особенности, которыми характеризуются хромосомы растений. Эта работа давала все основания для изучения на филогенетической основе кариотипической эволюции у животных по тем же признакам, по которым она изучалась у растительных видов.

Н. К. Беляев (1930а, 1930б) исследовал кариотипы бабочек отряда *Lepidoptera* в связи с их филогенией. И. Е. Трофимов и Г. Г. Тиняков (1933) провели сравнительное изучение кариотипов фазана и домашней курицы; Н. Н. Соколов, Г. Г. Тиняков, И. Е. Трофимов (1936а, 1936б) изучали кариотипическую эволюцию в отряде *Gallinaceae*; С. Л. Фролова (1936а, 1936б) — у различных видов *Drosophila*; Е. Е. Погосянц (1937) —

у воробьиных птиц, и т. д. Среди более поздних работ интерес представляет проведенное И. И. Соколовым исследование кариотипов 60 видов клещей (1954). Это была первая попытка сравнительно-кариологического подхода к данной группе организмов. Затем его ученик Ю. Л. Горощенко (1962) исследовал кариологию аргазовых клещей.

Цитогенетики Фролова, Соколов, Живаго, Погосянц и другие ученики школы Н. К. Кольцова подняли методический уровень кариологических исследований в нашей стране в 50—60-е годы, когда вновь развернулись работы в этом направлении.

ХРОМОСОМНЫЕ ПЕРЕСТРОЙКИ КАК ОСНОВА ЭВОЛЮЦИИ КАРИОТИПОВ

Наблюдаемые факты изменчивости кариотипов ставили перед учеными прежде всего вопрос об основе эволюционных изменений хромосом, например их филогенетического укорочения или удлинения. Учеными разных стран было доказано, что в основе кариотипической эволюции лежат структурные перестройки хромосом. Из отечественных исследователей структурную эволюцию кариотипов в 20—40-е годы изучали главным образом М. С. Навашин, Е. Н. Герасимова, И. Н. Свешникова у растений; Н. К. Беляев, И. Е. Трофимов, Г. Г. Тиняков, С. Л. Фролова у животных.

К мысли об эволюции ядра М. С. Навашин пришел еще в 1915 г. при сравнительных исследованиях хромосомных наборов у родственных видов *Crepis*. Изучая хромосомы двух видов *Crepis virens* (=*C. capillaris*) и *C. tectorum*, ученый (1926а, 1926б) показал, что спонтанные отклонения от нормы в структуре хромосом наблюдались примерно у 2.5% из 4000 исследованных. Характер отклонений был очень разнообразным: наблюдались особи с 1, 2, 3 лишними хромосомами, часть особей имела удвоенный, утроенный хромосомные наборы, были экземпляры с различными структурными нарушениями отдельных хромосом, встречались настолько глубокие изменения ядра, что его с трудом можно было признать за ядро *Crepis tectorum*. Анализ обнаруженных фактов привел Навашина к важному выводу о различном значении разных типов хромосомной изменчивости для процессов эволюции и видообразования. Отрицая эволюционное значение добавления или потери отдельных хромосом, вызывающих понижение жизнеспособности, более важную роль он отводил структурной изменчивости (типа дислокаций). Первым шагом на пути видообразования, по мнению Навашина, являются мелкие хромосомные мутации, вследствие которых могут возникать хромосомные расы. Нежизнеспособность гибридов от скрещивания подобных рас с исходными формами может быть представлена как начало изоляции новых форм. Эти выводы Навашина перекликаются с известной работой Четверикова (1926), доказавшего, что природная популяция, как губка, насыщена генными мутациями (см. гл. 8). Одновременно с Четвериковым Навашин констатировал довольно высокую насыщенность популяций хромосомными мутациями, разнообразие которых может иметь важные эволюционные последствия.

Установив существование связи структурной изменчивости хромосом с эволюционным процессом, Навашин пытался проследить ее характер при видообразовании. Сравнительный анализ морфологии хромосом у десяти видов *Crepis* (1928) подтвердил предположение о значении мелких хромосомных мутаций в видообразовании, показал постепенность морфологических изменений гомологичных хромосом у филогенетически связанных видов. Постепенность в изменениях длины хромосом дала осно-

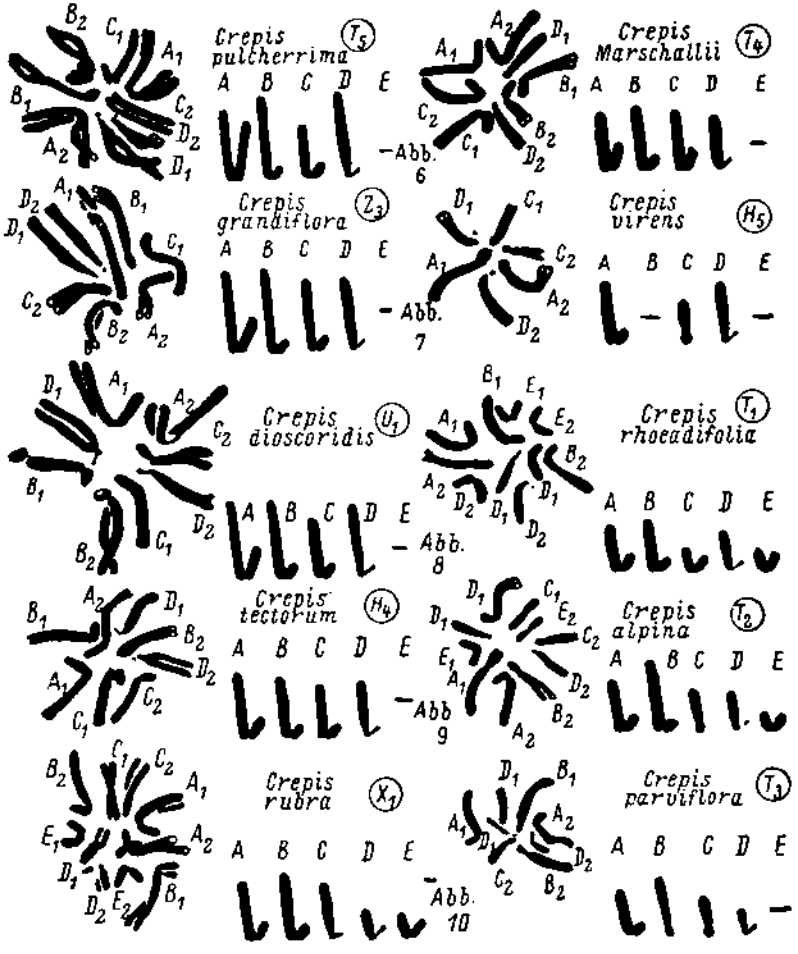
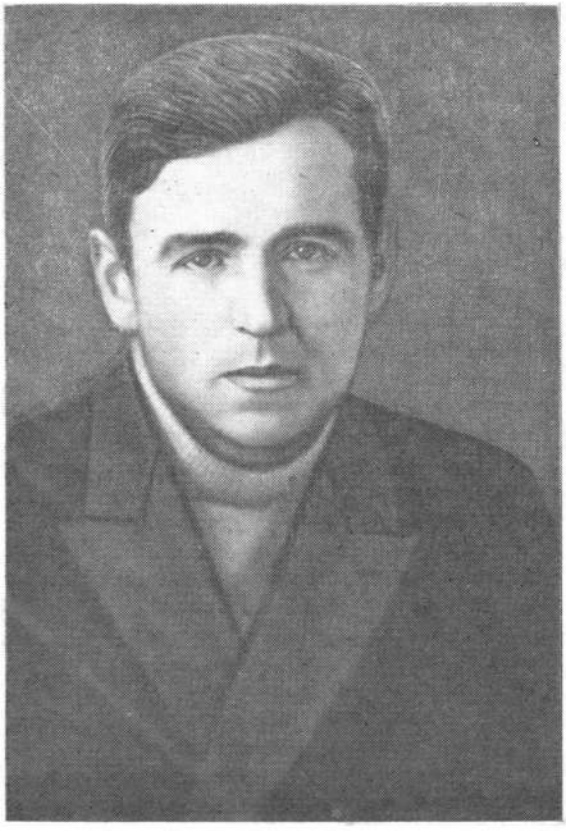


Рис. 1. Морфология хромосом у десяти видов р. *Crepis* (по: Навашин, 1928).

вание Навашину приписать этому процессу филогенетический характер, а появление новых признаков рассматривать как следствие длительной аккумуляции количественных изменений хромосом (рис. 1).

Структурная изменчивость хромосом привела Навашина к выводу об ее важности в обеспечении ряда эволюционных изменений, например основного числа хромосом, нарушения аллеломорфизма при автополиплоидии. Кроме того, Навашин подчеркивал значение перемещения участков хромосом, в частности транслокаций, или, согласно его терминологии, дислокаций, для создания барьера нескрещиваемости (М. С. Навашин, 1934, 1936а). Значение структурных перестроек для эволюционного преобразования кариотипов показали И. Н. Свешникова и Ю. П. Белехова у группы видов рода *Vicia* (Свешникова, 1929, 1936; Свешникова, Белехова, 1936а, 1936б). М. А. Сизова (1939) обнаружила случай ядерного внутривидового полиморфизма по транслокации у *Triticum durum*. Исследуя кариотипическую эволюцию в отряде *Lepidoptera*, Н. К. Беляев (1930а, 1930б) показал, что здесь имели значение перестройки хромосомного материала типа фрагментаций, транслокаций, ассоциаций. И. Е. Трофимов и Г. Г. Тиняков (1933) эволюционные изменения между кариотипами фазана и домашней курицы также связывают с перестрой-



ГРИГОРИЙ СЕМЕНОВИЧ ФИЛИППОВ
(1900—1934)

ками типа ассоциаций (или с обратным процессом разъединения плеч). Фролова (1936) обнаружила в массовых культурах четырех видов *Drosophila* широкое распространение различного типа хромосомных аберраций (инверсии, нехватки) как в аутосомах, так и в половых хромосомах.

ПРИЧИНЫ И МЕХАНИЗМЫ ХРОМОСОМНЫХ ПЕРЕСТРОЕК

Признание за структурными мутациями одного из источников материала для естественного отбора оставляло открытым вопрос о факторах, вызывающих спонтанные перестройки хромосом. Трудность поиска естественного источника мутагенеза касалась и генных мутаций. Работы Г. А. Надсона, Г. С. Филиппова, Г. Мёллера показали, что при значительной силе воздействия факторы искусственного мутагенеза не должны вызывать тотальной гибели потомства (см. гл. 4).

М. С. Навашин обнаружил сильное мутационное воздействие гибридизации, которая может способствовать изменению как числа хромосом, так и их формы. Например, у трех межвидовых гибридов *Crepis* Навашин наблюдал явление «амфипластии» (1928в), или потерю спутника хромосомой гибридного растения. Им были отмечены и другие очень глубокие изменения кариотипов гибридов (М. Навашин, 1927, 1931, 1934) (рис. 2).

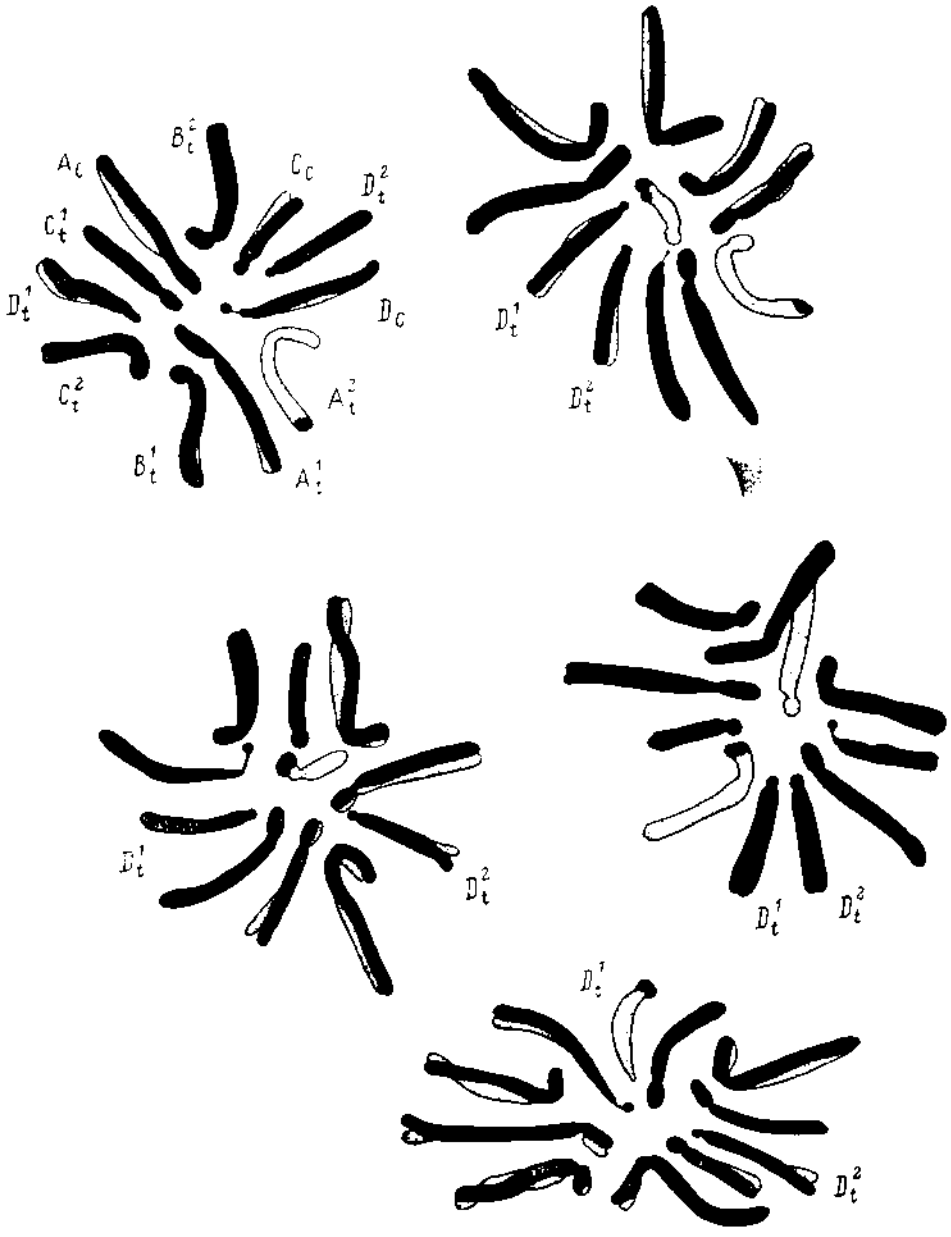


Рис. 2. Изменение кариотипов у гибридов (по: Навашин, 1927).

Сложные транслокации у межвидовых гибридов *Crepis* наблюдала Е. Н. Герасимова. Она констатировала появление новых хромосом, похожих на те, которые свойственны другим видам *Crepis*. Мутации в совокупности с гибридизацией, отмечала Герасимова, представляют мощный фактор эволюции, так как они создают обширный материал для действия естественного отбора (1937). Даже при внутривидовом (расовом) скрещивании «. . .небольшая транслокация между двумя хромосомами приводит к первоначальному разобщению форм и через бесплодие — к дивергенции одной от другой, что позволяет наглядно наблюдать в природе

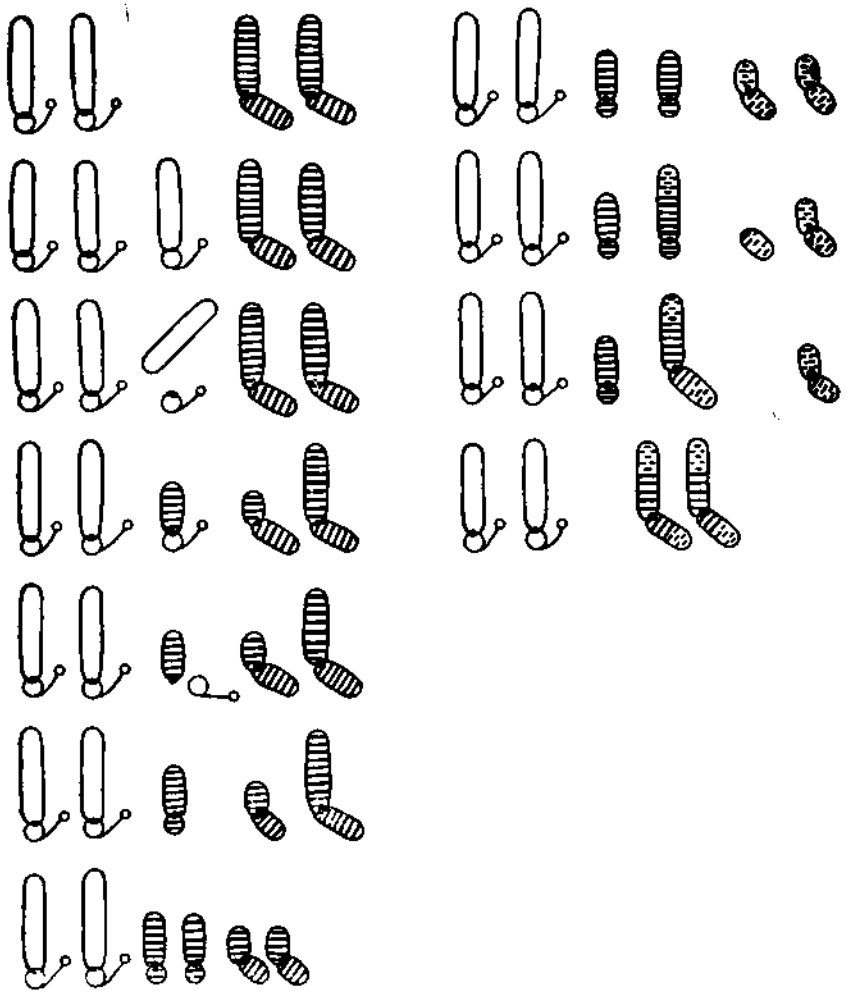


Рис. 3. Схема, иллюстрирующая дислокационную гипотезу М. С. Навашина, 1932.

первые шаги видообразования» (Герасимова, 1940, с. 143). Однако мутации наблюдались и у негибридных форм. Поиски факторов естественного мутагенеза привели к выявлению мутагенного действия старения семян в результате длительного их хранения или удлинения срока периода покоя (М. С. Навашин, 1933а, 1933б, 1935, 1936).

Высеянные семена *Crepis tectorum* после 7-летнего хранения не только проявили плохую всхожесть, но выращенные из них растения были похожи на получающиеся из семян, подвергшихся очень большой дозе облучения. Цитологический анализ показал, что свыше 80% изменений — это хромосомные аберрации самого разнообразного характера. Чаще всего наблюдались транслокации, реже инверсии, различного рода фрагментации и т. п. Степень частоты и глубины перестроек, констатировал Навашин, нарастает по мере старения семян, в конце концов отмечаются случаи настолько сильных нарушений, что хромосомные аппараты предстают в состоянии полного распада. Как установили дальнейшие исследования, мутагенное влияние длительности хранения семян может в значительной степени ускоряться под воздействием повышенной темпе-

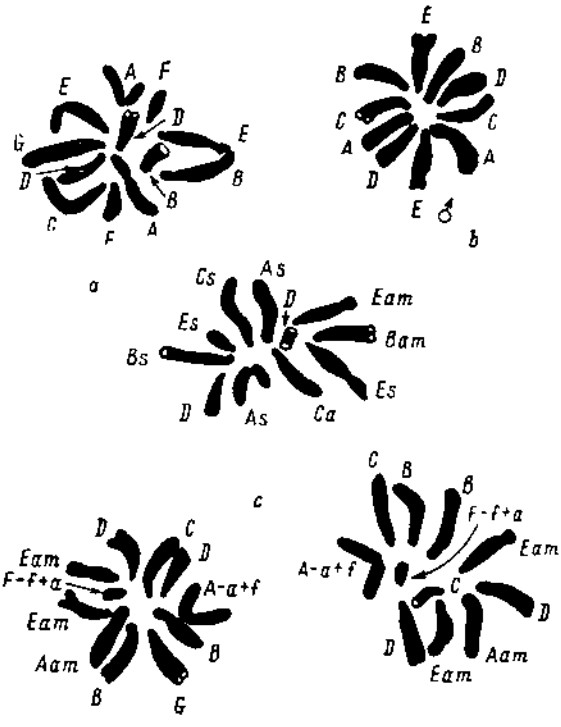


Рис. 4. Изменение хромосом посевной вики (по: Свешникова, 1936).

ратуры (Навашин, Шкварников, 1933). Всеобщность мутагенного воздействия старения семян подтвердилась у других видов *Crepis*, у ржи (Навашин, Герасимова, 1935), а также исследованиями ряда зарубежных ученых у кукурузы, *Datura*, *Antirrhinum*.

При изучении структурных перестроек большое значение имели экспериментальные работы по искусственному мутагенезу, которые подробно разбираются в предыдущей главе. С накоплением новых фактов, свидетельствующих о значении структурных перестроек хромосом в эволюции кариотипов, все острее ставился вопрос о механизме этих преобразований. Особенно сложным оказалось объяснить источники дополнительных центромер, необходимых в случае возрастания основного числа хромосом. Для объяснения механизма подобного преобразования М. С. Навашин предложил «дислокационную гипотезу» [1] (1932). Согласно этой гипотезе источником центромер могут быть только дополнительные хромосомы. Подобные «лишние» хромосомы могут поставляться разными путями, наиболее вероятным из которых является удвоение отдельных хромосом или всего набора. Затем путем дислокаций происходит перераспределение хромосомного материала между негомологичными хромосомами и может возникнуть кариотип с увеличенным числом хромосом; при обратном процессе уменьшения числа хромосом с сохранением общего количества хромосомного материала его перераспределение происходит также путем дислокаций, а остающиеся в этом случае лишние центромеры элиминируются (рис. 3).

[1] Дислокациями М. С. Навашин называл отрыв и перемещение частей от одной хромосомы к другой, т. е. в основном транслокации.

М. С. Навашин подчеркивал редкость перестроек хроматина, которые могут приводить к образованию устойчивых хромосомных чисел. Если бы подобные случаи повторялись часто, наблюдалась бы слишком большая изменчивость хромосомных чисел видов, что не имеет места в действительности.

Справедливость рассуждений Навашина при формулировке дислокационной гипотезы подтвердилась экспериментами. Свешникова (1929, 1936), изучая морфологию хромосом трех видов вики: *Vicia sativa*, *V. amphicarpa* и *V. angustifolia*, установила гомологию участков морфологически разных хромосом, преобразования которых хорошо объяснялись дислокационной схемой Навашина (рис. 4). Подтверждающие гипотезу Навашина факты получил Н. П. Дубинин (1934, 1935). Впервые экспериментально по заранее намеченной схеме Дубинин создал две линии *Drosophila melanogaster* с тремя и пятью хромосомами от исходного вида с четырьмя хромосомами. Вслед за Дубининым Б. Ф. Кожевников (1936) получил линию *Drosophila*, несущую хромосомную аберрацию и не дающую потомства при скрещивании с нормальными особями.

ЭКСПЕРИМЕНТАЛЬНЫЕ ДОКАЗАТЕЛЬСТВА ЭВОЛЮЦИОННОГО ЗНАЧЕНИЯ ХРОМОСОМНЫХ МУТАЦИЙ

Эксперименты Дубинина и Кожевникова показали, что хромосомные перестройки, в частности транслокации, могут выступать фактором дивергенции, обусловливая изоляцию между исходными и мутантными формами. Особенно убедительно это продемонстрировала Герасимова (1939). От растительного вида *Crepis tectorum* (n=4) она получила расу, обозначенную ею *C. nova* (n=4), отличающуюся от исходной по структуре всех четырех хромосом, которые были изменены в результате взаимных транслокаций. Семена новой расы обладали высокой всхожестью (до 90%). Цитологический анализ констатировал нормальные хромосомные наборы у всех потомков. Редукционное деление свидетельствовало о наличии у них нормально функционирующего репродуктивного аппарата (рис. 5). Особи этой экспериментально полученной формы были плодовиты при скрещивании между собой, но бесплодны при скрещивании с особями исходного вида. Поэтому, как уже отмечалось, Герасимова рассматривала ее в качестве внутривидовой расы, представляющей зачинающийся вид.

Подобные экспериментальные работы имеют большой интерес с эволюционной точки зрения. В них моделируются самые первые этапы видообразовательного процесса, первые шаги дивергентного расхождения видовых форм на базе возникающей несовместимости кариотипических признаков. Однако нередко структурные перестройки кариотипов ведут не к половой изоляции, а к созданию внутривидового хромосомного полиморфизма. Этим подтверждается точка зрения Левитского (1931), отвергавшего кариотипические признаки в качестве главного критерия любой систематической единицы.

Как показали отечественные исследования Дубинина, Соколова, Тинякова, а также Ф. Добржанского, А. Стертеванта и др., в США в середине 30-х годов, хромосомный полиморфизм диких популяций различных видов дрозофил базируется главным образом на структурных перестройках типа инверсий. Американские исследователи, изучая кариотипы *Drosophila pseudoobscura*, обнаружили, что популяции, обитающие в географически разных областях, характеризуются различной структурой некоторых хромосом, выражающейся разными порядками последовательности

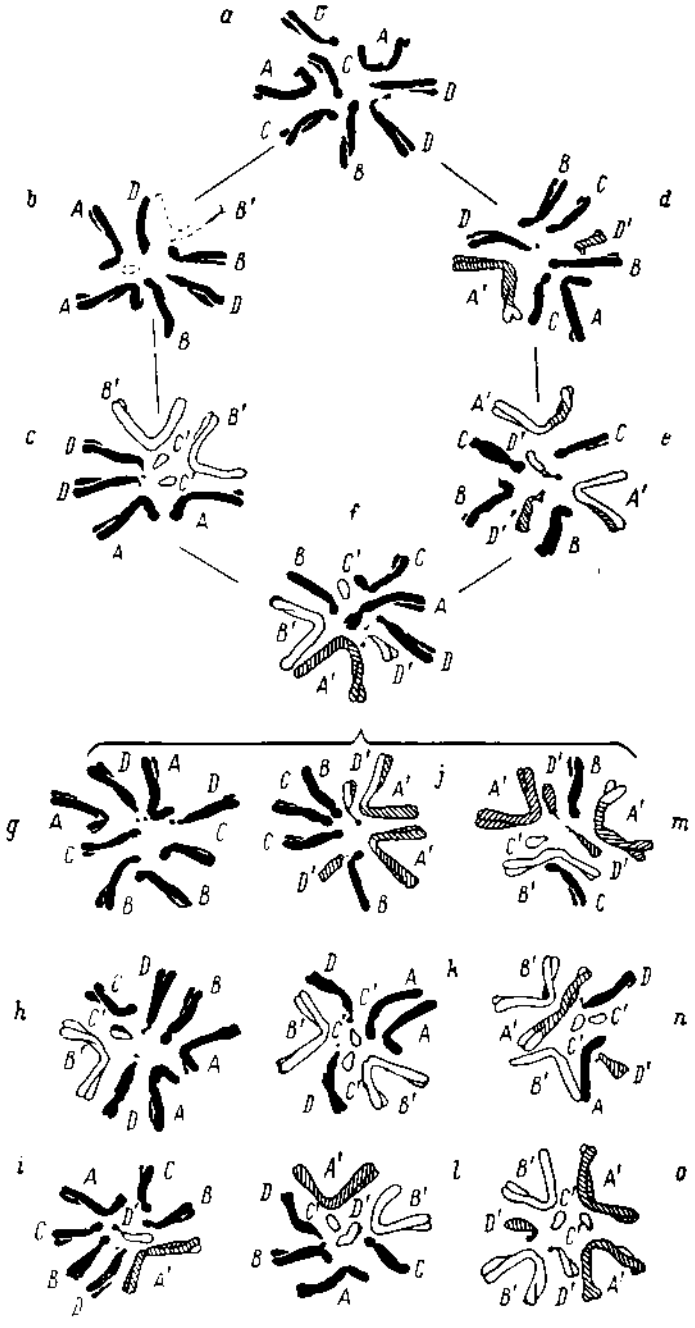


Рис. 5. Схема получения новой видовой формы *Crepis* на основе транслокаций (по: Герасимова, 1939).

генов. Нарушение порядков генов возникает в результате происходящих в хромосомах инверсий. Распределение тех или иных инверсий по ареалу вида оказалось очень сложным. Далее выявились различия по инверсиям и между видами, например *D. pseudoopsura* и *D. miranda, D. athabasca* и *D. azteca* (Sturtevant, Dobzhansky, 1936; Dobzhansky, Sturtevant, 1938; Dobzhansky, 1943, и др.). С этих работ начались исследования кариотипической структуры популяций американских видов *Drosophila*, которые затем приобрели очень широкий размах.

Отечественными авторами также была выполнена серия работ по изучению кариотипической структуры популяций на базе инверсий. В процессе этих экспериментов они проследили взаимодействие отдельных факторов эволюции и творческую роль естественного отбора в формировании кариотипической структуры популяций. Исследуя кариотипы шести диких видов *Drosophila* (*D. melanogaster, D. funebris, D. obscura, D. transversa* и два не определенных вида) и 5 популяций *Chironomus* из многих географических пунктов средней России, Северного Кавказа, Закавказья, Средней Азии, Крыма, Поволжья и других регионов, авторы (Дубинин, Соколов, Тиняков, 1937; Дубинин, Соколов, 1940; Н. Н. Соколов, Дубинин, 1940) подтвердили большую распространенность хромосомных аберраций. В основном это были инверсии, очень редко перестановки. Обнаружились также определенные закономерности в географическом распределении различных инверсий: одни инверсии оказались широко распространенными по ареалу вида, другие имели узко локальное распространение. Кроме того, была отмечена специфичность кариотипической структуры каждой популяции в отношении насыщенности ее данной инверсией и разнообразия последних. Получив большой фактический материал, авторы пытались выяснить основные факторы, которые могут способствовать эволюционному преобразованию кариотипической структуры популяций, а именно взаимодействие мутационной изменчивости хромосом, изоляции, панмиксии, генетико-автоматических процессов и естественного отбора. Наибольшую важность представляет изучение роли естественного отбора в регуляции насыщенности популяций данной аберрацией и, следовательно, в формировании их кариотипической структуры.

Ряд работ Дубинина и Тинякова, выполненных в 40-х годах на *Drosophila funebris*, был посвящен изучению действия естественного отбора на формирование кариотипической структуры локальных популяций этого вида по насыщенности их инверсиями. При сравнении популяций, обитающих в условиях большого города (Москва) и в сельской местности (окрестности г. Москвы), обнаружилось разнонаправленное действие отбора, что продемонстрировало его влияние на процесс кариотипической дивергенции в разных экологических условиях (Дубинин, Тиняков, 1946б). Повторив подобное исследование через 20 лет, А. И. Борисов (1969) подтвердил правильность выводов Дубинина и Тинякова. Он показал, что имеет место дальнейшая дивергентная эволюция экологических рас *D. funebris* на базе хромосомного полиморфизма в связи с расширением экологических условий города.

Изучение влияния зимовки на кариотипическую структуру популяций *D. funebris*, а также изменчивости этой структуры по сезонным циклам обнаружило отчетливую зависимость колебания концентрации инверсий от направления и интенсивности естественного отбора (Дубинин, Тиняков, 1946а, 1946б, 1946в). Была показана скорость действия естественного отбора на перестройку сложившейся структуры популяции при изменении жизненных условий. Эти данные опровергали распространенное мнение о медленном протекании эволюционных изменений, доказы-

ван, что иногда эти изменения могут происходить очень быстро. Кроме того, данные работы экспериментально доказали влияние естественного отбора на эволюцию хромосом.

Теоретически важной была работа Дубинина и Тинякова (1947) по исследованию отбора в экспериментально созданной популяции *D. funebris* городского типа, для которой характерно высокое содержание инверсий (в сельской местности наблюдается ничтожное количество инверсий). В этом случае констатировалось сильное отрицательное давление отбора по отношению к гомозиготам, но количество гетерозигот оказалось выше ожидаемого, т. е. отбор поддерживал гетерозиготные формы. Подобный отбор в пользу гетерозигот впоследствии был отмечен и для других признаков. Как оказалось, это явление носит закономерный характер. Дубинин и Тиняков одними из первых обнаружили случай преимущественного отбора гетерозигот (подробнее см. гл. 14).

Изучение кариотипической структуры популяций показало, что исходным моментом для насыщения их хромосомными аберрациями служат мутационные изменения хромосом. В отличие от генных мутаций структурные перестройки возникают редко и еще меньше вероятность их повторного возникновения. К тому же только очень малая часть их может удержаться в популяциях, не подвергаясь элиминации. Поэтому первоначальное насыщение популяции той или иной структурной мутацией занимает длительное время и, как правило, происходит от единично возникшей мутации. Это же обусловливает сравнительно ограниченное качественное их разнообразие (Дубинин, 1940). Было показано, что качественное разнообразие хромосомных мутаций и степень их концентрации в различных популяциях зависят от других факторов, в частности большое значение придавалось генетико-автоматическим процессам в условиях изоляции.

Сравнительное изучение кариотипов разных видов *Drosophila* выявило зависимость специфики внутривидовой хромосомной изменчивости от особенностей конкретного вида, или, по определению авторов, от «системы вида», которая складывается исторически и обусловливается эколого-биологическими особенностями (Дубинин, Соколов, Тиняков, 1937; Дубинин, Соколов, 1940; Соколов, Дубинин, 1940). Было также показано влияние изоляции (различные эколого-географические условия, физиологические, этологические факторы) на распределение аберраций по отдельным популяциям, на резкое различие по концентрации инверсий даже у пространственно близких популяций.

Дубинин в работе «Эволюция популяций и радиация» (1966) вновь проанализировал экспериментальный материал 1936—1947 гг. и подчеркнул ведущую роль естественного отбора в формировании и преобразовании кариотипической структуры популяций. Эти работы сохраняют и сегодня большой научный интерес для исследования факторов эволюции.

ИЗУЧЕНИЕ ЭВОЛЮЦИОННОГО ЗНАЧЕНИЯ ХРОМОСОМНЫХ МУТАЦИЙ В 60—70-е ГОДЫ

В эти годы в нашей стране продолжались работы по изучению эволюционной роли внутрипопуляционного хромосомного полиморфизма. Большое внимание уделялось выяснению адаптивного значения хромосомных перестроек. Параллельно с зарубежными исследованиями (Ф. Г. Добржанский, А. Да Кунья, Р. Ландау, И. Пастернак, Б. Спасский, Е. Списс, М. Дж. Д. Уайт и др.) при изучении популяций разных видов *Drosophila*

(*D. melanogaster*, *D. funebris*) советскими генетиками было показано неодинаковое адаптивное значение кариотипов, различающихся по инверсиям.

Подтвердилось предположение о повышенной адаптивной ценности гетерозигот по инверсиям в сравнении с обеими гомозиготами. Адаптивные преимущества выражались в повышенной жизнеспособности, скорости развития, плодовитости, половой активности, скорости скрещивания. Хромосомный инверсионный полиморфизм, обусловливая избирательность спаривания, нарушает свободную панмиксию и приводит к начальным шагам возникновения репродуктивной изоляции внутри популяции. Так, выяснены некоторые механизмы дивергенции на самых ранних этапах видообразования (работы А. И. Борисова, А. И. Гроссмана и др.).

В последние годы хромосомный полиморфизм стал изучаться у других представителей насекомых (хирономиды, комары, кровососущие мошки). Распространение инверсионного полиморфизма в семействе *Simuliidae* (мошки) исследовали Т. М. Гринчук, Т. Е. Петрухина, Г. Г. Полянская, В. Д. Симоненко, Л. А. Чубарева, Е. С. Щербаков, Р. И. Цапыгина и др. Анализ насыщенности хромосомными инверсиями популяций таких видов, как *Boophthora erythrocephala*, *Wilhelmia equina*, *Prosimulium hirtipes*, *Titanopterix maculata*, *Schönbaueria pusilla* обнаружил большое количество парацентрических инверсий в гетерозиготном состоянии. Были выявлены сезонные колебания кариофонда, свидетельствующие о повышении генетической однородности в летний период, а также клинальная изменчивость под действием эколого-географических факторов. Установлены широко распространенные и узколокальные инверсии. В этих исследованиях нашла подтверждение мысль, высказанная зарубежными авторами (Да Кунья и др.) об узкой специализации гомозиготных хромосомных типов, адаптированных к ограниченно локальным условиям обитания, и о хромосомном полиморфизме как способе адаптации популяций к разнообразию условий. Высокая насыщенность популяций гетерозиготными инверсиями и их разнообразие у многих видов мошек обусловливают их широкое распространение и использование разнообразных экологических ниш. Таким образом, инверсионный полиморфизм повышает и расширяет адаптационные возможности популяции к многообразным изменениям внешней среды.

Исследование роли хромосомных перестроек в эволюции кариотипов млекопитающих, в создании изолирующих механизмов при симпатрическом видообразовании, а также у аллопатрических групп в последние 10 лет проводилось группой новосибирских ученых под руководством Н. Н. Воронцова (Е. Ю. Иваницкая, К. В. Коробицина, Е. А. Ляпунова, Л. Я. Мартынова, С. И. Раджабли и др.). Более или менее обширный кариотипический анализ проведен у многих групп позвоночных (слепушонки, летучие мыши, тушканчики, бараны, серебристо-черные лисы, ластоногие и др.). Показано значение робертсоновских перестроек, перицентрических инверсий, фрагментаций, транслокаций в эволюции кариотипов, ведущих к хромосомному внутри- и межпопуляционному полиморфизму и становлению системы изолирующих механизмов при видообразовании (например, у беличьих, сурков, алтайских цокоров, песчанок, тушканчиков).

Гетероморфизм, обнаруженный у половых хромосом (например, в кариотипах хомячков) дает основание констатировать начало дивергенции при аллопатрии и симпатрии. У других групп (песчанки) констатация симпатрии базируется на различии числа (за счет робертсоновских слияний) или морфологии хромосом в кариотипах видов, тогда как аллопатрия характеризуется четкой дифференциацией по макроморфо-

логическим различиям между особями и слабой хромосомной дифференциацией (сурки).

На основании сравнительно-кариологических данных в ряде случаев доказывается или подтверждается видовой ранг некоторых нечетких видов (например, у пищух, у сусликов).

Накопленный большой фактический материал по кариологии млекопитающих был проанализирован и обобщен с различных сторон, в том числе и с точки зрения их эволюционной значимости В. Н. Орловым (1974).

В последние годы серия работ была посвящена исследованию эволюционных преобразований кариотипов в связи с вопросом видообразования у рыб, в частности у гольцов рода *Salvelinus* (Р. М. Викторовский), у которых, как предполагает автор, кариотипическая эволюция шла в направлении уменьшения не только числа хромосом, но числа плеч на основе перицентрической инверсии или путем транслокаций.

В целом ряде работ на млекопитающих, а также насекомых (двукрылые) описываются только кариологически дифференцируемые виды-двойники (Н. Н. Воронцов, Т. С. Бекасова, Е. А. Ляпунова, М. Н. Мейер, В. Н. Орлов, В. Н. Стегний и др.), как результат одного из способов видообразования.

В связи с изучением эволюционного значения хромосомного полиморфизма приобретают большой интерес явления так называемого геномного полиморфизма, обнаруженного у насекомых (Л. А. Чубарева, Е. С. Щербаков), у растений (Э. А. Назарова). В последнее время предпринят анализ структуры хромосом с применением дифференциальной окраски (Т. А. Баутина, А. С. Графодатский, А. Б. Иорданский, С. И. Раджабли) и по спутничным хромосомам (Е. С. Беляева, Л. И. Вахтина, Г. П. Ямполь и др.).

ЭВОЛЮЦИОННОЕ ЗНАЧЕНИЕ РАЗЛИЧНЫХ ФОРМ ПОЛИПЛОИДИИ

Широкое распространение полиплоидии в растительном мире свидетельствует о ее важном эволюционном значении. В настоящее время установлено, что у многих растений, особенно среди покрытосеменных, полиплоидия — один из основных исходных способов видообразования. Последнее обусловливается тем, что плоидное увеличение хромосомных наборов может выступать в качестве изолирующего механизма.

Именно эта сторона полиплоидии отечественными учеными была отмечена еще в самом начале 20-х годов, когда они приступили к тщательным кариологическим исследованиям групп родственных видов. А. Г. Николаева обратила внимание на эволюционное значение плоидного увеличения хромосом. Исследуя цитологически три группы овсов, она установила (1920), что по хромосомным числам эти овсы распадаются на две группы: одна характеризуется малыми числами хромосом (14—16), другая — большими (44—48). Николаева отметила, что это совпадает и с данными гибридизации — одни виды овсов с легкостью, а другие с трудом поддаются скрещиванию. Различие в числе хромосом может служить препятствием к получению плодовитого потомства. Николаева (1922) была в числе первых, кто указал на возможное изолирующее действие фактора разного числа хромосом. Исследуя цитологически род *Triticum*, она в 1922—1923 г., независимо от японских ученых Т. Сакамуры и Х. Кихары, установила наличие у пшениц трех групп, различающихся плоидным соотношением хромосом, — 14, 28 и 42.

Полиплоидия, включающая авто- и аллоплоидию, может быть пред-

ставлена хромосомно сбалансированными (тетраплоиды, гексаплоиды, октоплоиды и т. д.) и несбалансированными (триплоиды, пентаплоиды и т. д.) формами. Большую эволюционную значимость имеют сбалансированные константные полиплоидные формы, но нельзя отбрасывать важность и несбалансированных полиплоидов. Прежде всего последние могут быть носителями высокоадаптивных свойств и при наличии апомиктических форм размножения оказываются в высшей степени конкурентоспособными и жизнестойкими. Кроме того, следствием хромосомной несбалансированности может быть возрастание числа хромосомных аберраций, на это одним из первых обратил внимание М. С. Навашин при изучении триплоидов у *Crepis* (1925б, 1929). Помимо этого, Навашин обнаружил, что триплоидный индивид в силу своей несбалансированности при половом размножении ведет к сильному расщеплению и может быть источником новых хромосомных комбинаций в последующих поколениях. За счет последних возможно возникновение индивидов с измененными биологическими свойствами по жизнеспособности, ритмам развития, фертильности и т. д. Это же подтвердила Е. К. Эмме в работе с пентаплоидными овсами (1929).

Отмечая широкую распространенность полиплоидии в растительном мире, Левитский (1939) более важное эволюционное значение отводил аллополиплоидии, так как подавляющее большинство естественных полиплоидов — аллополиплоиды (чаще всего амфидиплоиды). Несмотря на широкую распространенность полиплоидии, Левитский отмечал ее эволюционную ограниченность, указывая, что она редко выходит за рамки видообразования. Этот тип кариотипической изменчивости, согласно Левитскому, приурочен главным образом к мелким таксонам, «... начиная от индивидуальных уклонений и мелких рас и кончая видами или реже группами близких видов» (1939, с. 41).

Большая роль полиплоидии в эволюции отмечалась многими учеными и в более поздние годы. На возможность быстрого становления полиплоидных форм в качестве новых видов указывали многие биологи-эволюционисты (Завадский, 1961, 1968; Бреславец, 1963; Жуковский, 1971, и др.). Полиплоидия, писал П. М. Жуковский, «... имеет высокую адаптивную ценность и осуществляется в эволюции большими скачками. Только полиплоидия может сразу давать новые виды, чего нельзя сказать о мутациях» (1971, с. 29).

В целом можно отметить, что начиная с 20-х годов отечественные ученые большое внимание уделяли выяснению вопроса об эволюционной роли разных форм полиплоидии, при этом изучались автополиплоидия, аллополиплоидия и закономерности географического распределения полиплоидов.

Поскольку при автополиплоидии происходит умножение одного и того же хромосомного набора, первоначально считалось, что это не дает никаких преимуществ организму и для эволюции не может иметь какого-либо значения. Однако эта точка зрения была вскоре опровергнута рядом работ отечественных исследователей. Так, Розанова (1938) пришла к заключению об участии автополиплоидии в эволюции видов рода *Fragaria*, установила, что в происхождении сибирской малины также имела место автополиплоидия (Розанова, 1939). Изучая симпатрические хромосомные расы, географические расы и викарирующие виды, имеющие различные числа хромосом, в связи с вопросами о биологической изоляции Розанова (1940) пришла к выводу об автополиплоидном происхождении многих рас и некоторых викарирующих видов, например *Rubus sachalinensis*, 56-хромосомной расы *Calamagrostis neglecta*, северной расы *Briza media*. Значение автополиплоидии констатировалось для эволюции

родов *Callitriche* (Соколовская, 1932), *Agrostis* (Соколовская, 1937), *Alopecurus* (Стрелкова, 1938).

Прямое доказательство того, что автополиплоидия — это новая система, а не простое умножение хромосомного набора, представили Д. Костов и И. А. Аксамитная (1935). Они провели сравнительный химический анализ некоторых веществ (воды, золы, углеводов, крахмала и др.) у диплоидных и тетраплоидных форм томатов и обнаружили различие между ними по биохимическим свойствам. Таким образом, умножение хромосомного набора ведет к возникновению организма с новыми признаками — морфологическими, цитогенетическими, биохимическими, поэтому дальнейшая филогенетическая дифференциация у автополиплоидов должна идти иначе, чем на диплоидном уровне.

Мысль о том, что автополиплоиды — это новые организмы, наделенные по сравнению с исходными формами новыми свойствами, нашла подтверждение во многих экспериментальных работах. Карпеченко (1937, 1938) отмечал новые свойства тетраплоидной капусты, которая была получена С. А. Щавинской (1937а) методом регенерации от обычной диплоидной. С некоторыми видами, например с *Brassica carinata*, *B. napus*, тетраплоидная форма стала скрещиваться значительно легче; с другими видами, с которыми диплоидная капуста совсем не скрещивается, например с *B. chinensis*, она приобрела способность к скрещиваемости.

Шагом вперед было экспериментальное получение автополиплоидов, основанное на удвоении хромосомных наборов под действием различных факторов внешней среды.[2]

Как было показано, низкие и высокие температуры — естественные факторы, способные стимулировать спонтанное появление полиплоидов. Например, в районе Тбилиси М. С. Навашин (1925б) обнаружил в посевах *Crepis capillaris* полиплоидные растения, возникшие, как он считал, под влиянием высоких летних температур.

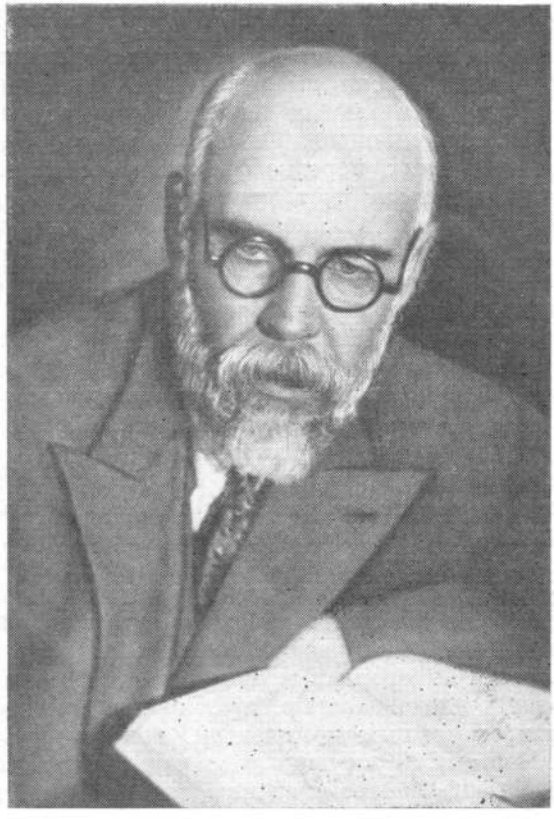
Р. Перлова (1939) сообщала об образовании автогексаплоидных форм *Solanum vallis-mexici* при выращивании на Памире. Автор полагала, что в данном случае имели значение низкие ночные температуры, которые способствовали образованию и слиянию гамет с нередуцированным числом хромосом. Воздействие низких и повышенных температур стало широко использоваться как метод экспериментального получения автополиплоидов. Исследуя влияние низких температур на редечно-капустные гибриды, А. Н. Лутков (1937) обнаружил, что температуры от 0 до —1.5 °С в момент редукционного деления обусловливают появление у гибридов гамет с полиплоидным числом хромосом и тем самым ведут к образованию гигантских пыльцевых зерен. Высокие температуры вызывали образование тетраплоидов у льна (1938). Воздействуя высокой температурой в момент деления зиготы, Карпеченко (1938) получил из диплоидного тетраплоидный ячмень, отличающийся более крупными колосом и зерном.

Помимо температурного фактора, для некоторых растений весьма эффективным оказался метод регенерации, в этом случае удвоение числа хромосом наблюдалось в клетках зоны поранения. Так были получены автотетраплоиды у *Nicotiana glauca* (Пратасеня, 1937), у капусты, герани (Щавинская, 1937а, 1937б; Березина, 1937).

Наиболее эффективным способом для экспериментального получения автополиплоидов оказалось применение химических мутагенов, в част-

---

[2] Впервые экспериментальные полиплоиды получил русский ботаник И. И. Герасимов в 1889 г. путем воздействия низкими температурами на клетки спирогиры во время их деления.



АЛЕКСАНДР СЕРГЕЕВИЧ СЕРЕБРОВСКИЙ
(1892—1948)

ности колхицина. Под воздействием колхицина были получены тетраплоидная (автополиплоидная) гречиха (Сахаров, Фролова, Мансурова, 1944), по урожайности значительно превосходящая диплоидную и способная к самоопылению в отличие от исходной; тетраплоиды у разных форм культурного льна *Linum usitatissimum* (Лутков, 1939), перечной мяты (Глотов, 1940; Лутков, 1957), у каучуконоса *Taraxacum kok-saghys* (Костов, 1938а; Костов и Тибер, 1939). Целую популяцию тетраплоидного кок-сагыза вывели Навашин и Герасимова (1939, 1941). В итоге десятилетней работы в 40-х годах Л. П. Бреславец получила высокоурожайную тетраплоидную рожь (см.: Бреславец, 1963). Кроме того, можно упомянуть о тетраплоидах у подсолнечника (Рыбин, 1939а), вики (Рыбин, 1939б), проса (Аренкова, 1940). Для получения экспериментальных автополиплоидов использовались и другие различные химические, электрические, радиационные воздействия.

В многочисленных экспериментах нашла подтверждение мысль о новом качественном уровне автополиплоидов по сравнению с исходной формой. Это выражалось нередко в появлении более высокой фертильности, урожайности и других ценных качеств. Было доказано, что автополиплоидия может стать основой для быстрого видообразования.

Ресинтез и синтез видовых форм на основе аллополиплоидии значительно шире распространен в растительном мире. Основная масса естественных полиплоидных видов — это аллополиплоиды. В изу-

чении аллополиплоидии большие успехи достигнуты отечественными учеными. Особенно большое значение для познания сущности аллополиплоидии и ее эволюционной роли имели работы Карпеченко, который на основе точных экспериментальных данных обосновал теорию гибридного происхождения аллополиплоидов. Он показал, что объединение хромосомных наборов от разных, нередко филогенетически далеких форм может происходить только за счет процесса гибридизации. Он получил первый экспериментальный аллополиплоид путем скрещивания двух далеких видов (принадлежащих к различным родам) — редьки *Raphanus sativus* и капусты *Brassica oleracea*. Во втором поколении были обнаружены константные плодовитые гибриды, объединяющие признаки обоих родителей. Цитологический анализ вскрыл их полиплоидную природу. Изучая пути возникновения этих гибридов, Карпеченко подчеркнул важнейший момент, обусловливающий успех отдаленного скрещивания, — образование и слияние нередуцированных гамет. Последнее способствует образованию такой хромосомной системы, в которой не нарушены гомологичность хромосом и, следовательно, обеспечено нормальное протекание мейоза. Редечно-капустные гибриды (*Raphanobrassica*) в хромосомном наборе имели сумму диплоидных чисел родителей, т. е. они были тетраплоидами, или, по терминологии М. С. Навашина (1927), амфидиплоидами. Амфидиплоид *Raphanobrassica* обладал рядом таких свойств, которые позволили рассматривать его как новую видовую форму: гибрид имел своеобразный морфологический облик, отличался от родительских форм систематически значимыми признаками (строение стручка и др.), обладал нормальной плодовитостью, правильным процессом мейоза, сбалансированным хромосомным комплексом, половой изоляцией от родительских видов. Поэтому Карпеченко рассматривал получение этой формы как экспериментальное воспроизведение крупной систематической единицы (в масштабе рода) (рис. 6).

Экспериментальные работы Карпеченко представляли огромный теоретический интерес. Они проливали свет на механизм формо- и видообразования в природе. Эти работы открывали новый этап в экспериментальном изучении и моделировании эволюционного процесса. Исходя из сущности хромосомных отношений гибридного организма Карпеченко предложил способ преодоления бесплодия гибридов через удвоение хромосомных наборов, т. е. путем образования амфидиплоидов. Этот способ нашел широкое применение в селекционной практике не только среди растений, но и у животных (Астауров, 1969).

С точки зрения развития эволюционной теории среди многочисленных экспериментально-гибридологических работ, в результате которых было получено большое количество аллополиплоидов разной степени плоидности и различного уровня плодовитости, наибольший интерес представляет создание форм, близких к уже существующим видам, и форм, которые могут рассматриваться как новые видовые формы. Ресинтез естественных видовых форм вскрывает самый начальный этап видообразования — способ возникновения видовой формы. Из отечественных ученых первое экспериментальное воспроизведение такой формы осуществила Розанова (1934, 1938а). Она получила видовую форму из рода *Rubus* серии Sub-Idaei при скрещивании *Rubus idaeus* и *R. caesius*. Полученный амфидиплоид был фертильным, по внешним признакам близко стоящим к видам серии Sub-Idaei. Образование его Розанова объяснила слиянием двух нередуцированных гамет. Н. А. Рыбин в 1936 г. описал путь происхождения домашней сливы. При скрещивании терна *Prunus spinosa* и алычи *P. divaricata* было получено растение с удвоенной суммой хромосом родительских видов, т. е. амфидиплоид, как и культурная

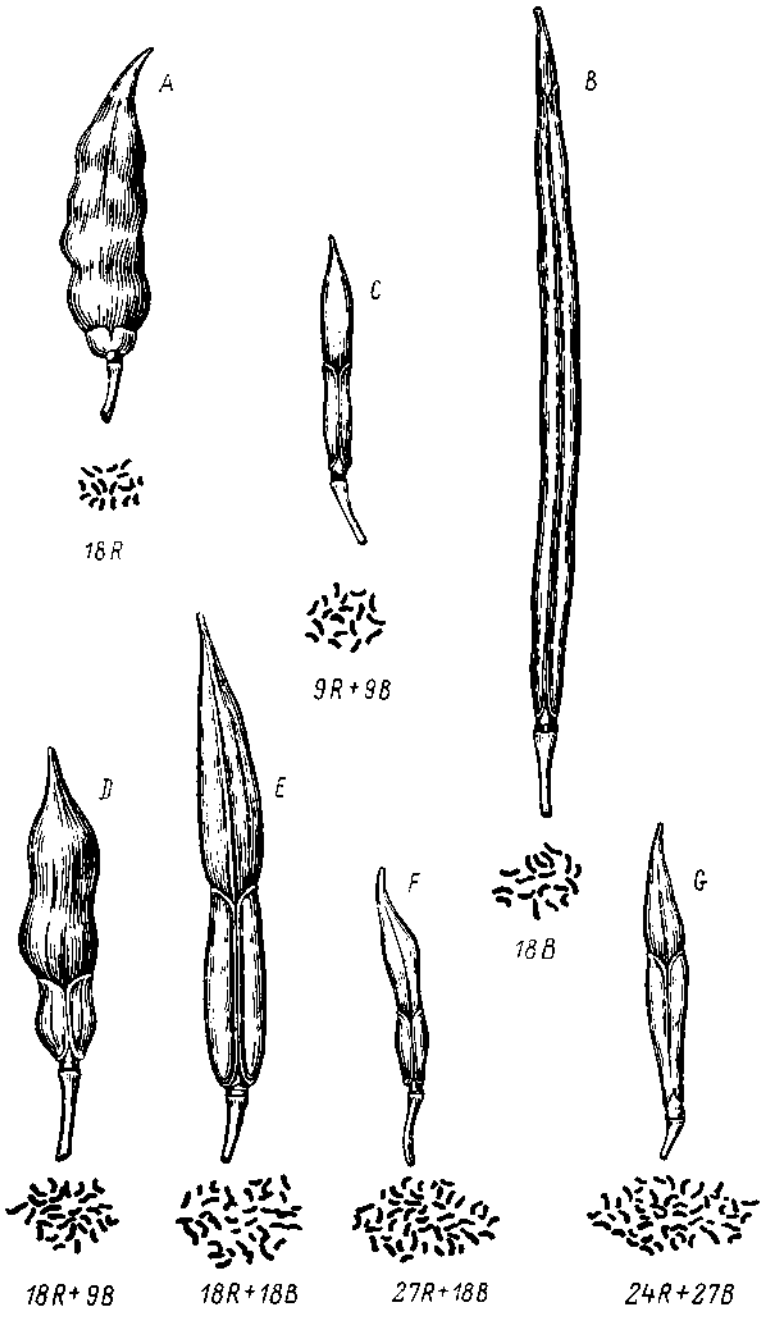


Рис. 6. Плоды, соматические пластинки хромосом и формулы для *Raphanus* (*A*), *Brassica* (*B*), диплоидного (*C*), триплоидного (*D*), тетраплоидного (*E*), пентаплоидного (*F*) и гипогексаплоидного (*G*) гибридов (по: Карпеченко, 1927).

слива. По внешнему облику это растение также напоминало *Prunus domestica.* Ресинтез *Nicotiana tabacum* произвел Д. Костов (Костов, 1936, 1938б).

Выясняя происхождение пшениц, О. Н. Сорокина (1937а, 1937б, 1937в) проводила скрещивание пшениц и эгилопсов, в результате был получен плодовитый, константный 42-хромосомный гибрид, который надо рассматривать как первый случай ресинтеза мягкой пшеницы. Ею же был получен гибрид эгилопса, неотличимый от вида *Aegilops triuncialis.* Были ресинтезированы видовые формы хлопчатника, свеклы, махорки и др. (см.: Лутков, 1966).

Синтез новых видовых форм представляет важный этап в ходе экспериментального изучения эволюции, как способ моделирования видообразовательного процесса. Здесь наглядно проявляются огромные формообразовательные возможности отдаленных скрещиваний.[3]

Этиз (1927) и Рыбин (1927) описали константные высокоплодовитые гибриды от скрещивания *Nicotiana tabacum* (2n = 24) с *N. rustica* (2n = =24). Гибриды отличались от материнских растений и внешнеморфологически, и по числу хромосом, цитологически характеризовались правильным редукционным делением с образованием 48 бивалентов. Число хромосом гибрида 2n=96, он был амфидиплоид. Исключительно важное теоретическое и практическое значение имели полученные на Саратовской опытной станции ржано-пшеничные амфидиплоиды, которые отличались константностью и фертильностью (Тюмяков, 1928, 1930; Мейстер, 1930). Им было дано особое видовое название — *Triticum secalotricum saratoviense Meister.* Эти гибриды цитологически исследовали Левитский и Бенецкая (1931), обнаружившие число хромосом 2n=56, т. е. сумму соматических чисел родителей. Несколькими годами позднее В. Н. Лебедев (1933) получил константно-промежуточный гибрид между мягкой пшеницей (2n=42) и петкусской рожью (2n=14). В результате ряда скрещиваний возник 28-хромосомный гибрид, в ядре которого содержалось 14 хромосом от ржи и 14 — от мягкой пшеницы. Свой гибрид Лебедев назвал *Tritisecale.* Последние два ржано-пшеничных гибрида приобрели большое значение в связи с развернувшимися работами над созданием принципиально нового злака, так называемого тритикале, который объединяет в хромосомном наборе ржаные и пшеничные хромосомы и совмещает ценные признаки этих двух злаков (повышенная зимостойкость, высокая урожайность, высокое содержание белка и др.). Ржано-пшеничный амфидиплоид — тритикале — перспективный новый злак, работы над его улучшением ведутся интенсивно и в нашей стране, и за рубежом. Ржано-пшеничные амфидиплоиды Мейстера, Тюмякова, Лебедева — начальный этап работ по созданию тритикале. Именно эти работы стояли у истоков широко развернувшихся затем исследований. Среди советских ученых больших успехов в создании пшенично-ржаных амфидиплоидов добились В. Е. Писарев, А. И. Державин, Г. К. Бондаренко. Писарев — пионер в исследовании тритикале в СССР, получивший сорта октоплоидных тритикале, обладающих рядом ценных качеств.[4]

Большой интерес представляют работы А. Р. Жебрака (1939, 1940, 1944, 1946 и др.). Он получил большое количество амфидиплоидов между различными видами пшениц, широко применяя методику колхицинирования для удвоения числа хромосом гибридов. С целью проверки возможности происхождения мягких пшениц (4n=42) от твердых (2n=28) и однозернянок (2n=14) он скрестил *Triticum durum×T. monococcum.*

[3] Анализ работ о значении отдаленной гибридизации в эволюции, без рассмотрения цитогенетических основ этого процесса, дан в следующей главе.

[4] См.: Тритикале: Изучение и селекция. 1975 / Вступ. слово Д. Д. Брежнева.

В результате получился 42-хромосомный амфидиплоид, которому автор присвоил видовое название *Triticum edwardi* Zheb. Интересной особенностью этого амфидиплоида было то, что он не походил ни на один из известных видов гексаплоидных пшениц. Выделяя его как новый вид, автор отмечал еще его варьирующий характер и считал, что он должен выкристаллизовать «определенные стойкие типы, которые могут составить расы и разновидности этого вида» (Жебрак, 1944, с. 11), т. е. этот вид еще не закончил своего формирования. Еще большее теоретическое значение имеют полученные Жебраком в результате скрещиваний твердых и мягких пшениц с пшеницей Тимофеева и с последующей обработкой гибридных семян первого поколения колхицином 56- и 70-хромосомные пшеничные полиплоиды. Массовые скрещивания *T. timopheevi* с разными эколого-географическими расами 28-хромосомных пшениц привели к образованию 22 комбинаций амфидиплоидных типов, все они имели 56 соматических хромосом. Автор придавал большое значение именно этому разнообразию, считал его важным при обосновании факта экспериментального получения нового вида пшеницы с присущим ему рядом разновидностей. 56-хромосомную пшеницу он назвал *Triticum soveticum* Zheb. Получение 56-хромосомного вида открыло новую октоплоидную группу в систематике пшениц (Жебрак, 1940). В 1944 г. Жебрак сообщил, что этот вид содержит уже 5 подвидов и 32 разновидности.

Большой интерес представляет получение пшенично-пырейных амфидиплоидов. Развернувшиеся в 30—40-е годы опыты по скрещиванию культурных растений с дикими преследовали цель получения новых форм, объединяющих положительные качества культурных и диких форм. Скрещивания между пшеницей и пыреем начал в 20-х годах Н. В. Цицин. Ему удалось скрестить твердую и мягкую пшеницу с несколькими видами пырея и получить самофертильные группы (Цицин, 1933; Вакар, 1937). Изучением пшенично-пырейных гибридов с тщательным цитологическим анализом занимались и другие советские исследователи (С. М. Верушкин, А. А. Сапегин, Т. Сипков и др).

Высокоплодовитые пшенично-пырейные амфидиплоиды получил В. А. Хижняк (1937, 1938). Автор выделил их в особый экспериментально полученный род *Agrotriticum*, а амфидиплоиды от каждого вида пшеницы — в отдельные виды этого рода. Он расценил полученные гибриды как «первый случай в генетике экспериментального получения рода, имеющего пять видов, виды которого при этом имеют расы» (1938, с. 626). Все амфидиплоиды имели 70 хромосом; в мейозе наблюдалось 33—35 бивалентов, растения были высокоплодовитые, многолетние, с колосьями как пырейного, так и пшеничного типа.

В 40—50-е и в последующие годы работа с пшенично-пырейными гибридами приобрела большой размах, особенно среди исследователей Главного ботанического сада АН СССР под руководством Н. В. Цицина. В результате скрещивания мягкой озимой пшеницы с пыреем сизым была получена октоплоидная пшеница, форма принципиально нового типа, не существующая в природе. На базе этого гибрида создан новый вид пшеницы — многолетняя пшеница (М2). Она представляет собой константную форму пшенично-пырейных гибридов, названную *Triticum agropyrotriticum* Cicin (Цицин, 1960). Этот вид включает два подвида: ssp. *submittans* (отрастающая, или зернокормовая) и ssp. *perenne* (многолетняя). Все многолетние и зернокормовые пшеницы имеют 2n = 56 хромосом, из которых 42 хромосомы от пшеницы и 14 — от пырея. Цитогенетический анализ констатирует преобладание у них бивалентной конъюгации, что свидетельствует о высокой сбалансированности их хромосомного комплекса, несмотря на то, что он включает геномы двух

далеких родов. Характерная особенность этого нового вида заключается в способности развивать побеги возобновления от узла кущения после созревания и уборки, т. е. признак, который не свойствен пшенице. Кроме пшенично-пырейных, были получены гибриды пшенично-эгилопсные, ржано-пырейные, эгилопсно-ржаные, пшенично-элимусные и др. Получены трехродовые полиплоиды: *Triticum×Agropyron×Elymus, Triticum×Secale×Agropyron, Triticum×A. glaucum×A. elongatum* и более сложные комбинации (Цицин, 1976).

С точки зрения экспериментального изучения эволюции эти работы по ресинтезу и синтезу видовых форм также следует рассматривать как моделирование реального или потенциально возможного эволюционного процесса.

Остановимся теперь на изучении роли полиплоидии в эволюции животных. Известно, что полиплоидия в эволюции животных играет неизмеримо меньшую роль, чем в мире растений. Как определил Г. Мёллер (Müller, 1925), причина редкости полиплоидии у животных связана с цитологическим механизмом бисексуального размножения. Это действительно подтверждается фактом довольно широкого распространения полиплоидных форм, но только у животных, размножающихся партеногенезом или бесполым способом, например у пресмыкающихся, рыб (Даревский, Куликова, 1964; Викторовский, 1969, 1978; Аззелл, Даревский, 1974; Uzzell, Darevsky, 1975; Васильев, 1977 и др.). Быстро накапливающийся фактический материал свидетельствует о том, что в эволюционном развитии некоторых групп позвоночных животных полиплоидия играла определенную роль. Особенно большое значение она имела для эволюции беспозвоночных: радиолярий, инфузорий, амеб и др. Прогрессивная эволюция этих простейших шла на базе высоких уровней полиплоидии (Полянский, Райков, 1960, 1972; Полянский, 1971, 1976, и др.).

Для решения проблемы получения экспериментальных полиплоидов у животных большую роль сыграли работы Б. Л. Астаурова (1940, 1955, 1969, 1978; Астауров, Верейская, 1960; Верейская, Астауров, 1962, 1965, и др.). В 30-х годах Астауров выдвинул гипотезу происхождения естественной полиплоидии у бисексуальных животных и подтвердил ее экспериментально, получив в лабораторных условиях аллотетраплоиды (амфидиплоиды) от скрещивания двух бисексуальных видов шелковичного червя. Свои эксперименты он рассматривал как модель эволюционного процесса, который мог иметь место при происхождении полиплоидных бисексуальных видов животных в природе. Основой ее является непрямая полиплоидизация через стадию партеногенетического размножения (путем активации партеногенеза температурным фактором), а затем вторичного возврата к бисексуальности на полиплоидной основе.

Астауров отмечал, что возможность получения полиплоидов у животных на основе отдаленной гибридизации и амфидиплоидии предполагалась и ранее (К. Дарлингтон, А. С. Серебровский, Г. Федерлей), но никогда не было сделано попыток ее реализовать. Он доказал обоснованность подобных утверждений и указал реальные пути получения экспериментальных амфидиплоидов у животных. Впервые им было получено полиплоидное бисексуальное животное, способное нормально размножаться, т. е. новая видовая форма.

Способ образования полиплоидных видов у животных, указанный Астауровым на примере насекомых, в последнее время получил принципиальное подтверждение у позвоночных животных — рыб, амфибий, пресмыкающихся. Анализ существующих в природе полиплоидных видов (в том числе бисексуальных) в этих группах животных привел Л. Я. Боркина и И. С. Даревского (1980) к разработке так называемой концепции

последовательной гибридизации, согласно которой формы более высокой по сравнению с диплоидной плоидности (аллотетраплоиды и т. д.) у позвоночных возникают последовательно в три этапа, непременными процессами в которых являются гибридизация и какая-либо форма бесполого размножения. Принципиально эта концепция не отличается от схемы, разработанной Астауровым.

ЗАКОНОМЕРНОСТИ ГЕОГРАФИЧЕСКОГО РАСПРЕДЕЛЕНИЯ ПОЛИПЛОИДНЫХ ФОРМ

Для эволюционной теории, помимо экспериментального получения новых полиплоидных форм, представляли интерес работы, в которых основное внимание уделялось изучению полиплоидии в естественных условиях, в частности закономерностей географического их распределения. Как было показано в ряде работ зарубежных авторов в 20—40-х годах (Г. Текхольм, Г. Тишлер, О. Хагеруп), распределение полиплоидных видов приурочено к более суровым условиям обитания (крайние условия севера или юга, пустыни, места с резкой сменой температур и т. д.).

Из отечественных ученых эту закономерность отметил М. Навашин (1929). Он писал, что полиплоидный индивид за счет изменения в скорости развития может приобретать способность выдерживать неблагоприятные климатические условия и проникать в новые области. Но климатический барьер может рассматриваться и как стимулятор образования новых полиплоидных форм, которые возникают в ответ на эти экстремальные условия.

Наиболее детально закономерности географического распределения полиплоидных видов по различным областям СССР изучали А. П. Соколовская и О. С. Стрелкова. Исследуя карио-географию родов *Agrostis* (Соколовская, 1937) и *Alopecurus* (Стрелкова, 1938), они пришли к заключению, что условия высокогорья могут выступать причиной возникновения полиплоидных видов. Равнинные виды этих родов являются более древними, для них характерны обширные ареалы и низкие числа хромосом, тогда как горные виды филогенетически более молодые, им присущи небольшие ареалы и высокие уровни плоидности. Установление факта локализации высокоплоидных видов этих злаков на высокогорьях и арктических территориях побудило авторов более подробно изучить, насколько подобная взаимосвязь является всеобщей, можно ли говорить об общих закономерностях географического распространения полиплоидов. Соколовская и Стрелкова обследовали ряд высокогорных областей (Памир, Алтай, альпийская область главного Кавказского хребта), а также районы Арктики и другие, характеризующиеся крайними, малоблагоприятными условиями. Начиная с 1938 г. путем обширных многолетних исследований они внесли целый ряд дополнений и уточнений в решение проблемы. Было показано, что приуроченность к высокогорью и другим крайним условиям только высокоплоидных видов не является общей закономерностью для всех систематических групп. В горных местообитаниях возможно одновременное существование полиплоидных и диплоидных видов, т. е. приуроченность видов к крайним условиям существования не всегда сопровождается явлением полиплоидии. Например, виды родов *Gentiana*, *Pedicularis* остаются константными по числу хромосом, они как бы не реагируют на неблагоприятные условия, тогда как другие виды — *Saxifraga*, *Ranunculus*, *Gramineae*, напротив, характеризуются большой амплитудой полиплоидных рядов. Объяснить такое явление можно только учитывая историческое развитие конкретного рода, места и времени его происхождения, путей миграции. Кроме того, это свидетель-

ствует о разной степени пластичности видов, что обусловливает их разную реакцию на воздействия одинаковых факторов среды. Например, формирование и расселение по горным хребтам видов родов *Gentiana*, *Pedicularis* происходило в далекие геологические эпохи, поэтому они остались константными по своим хромосомным числам. Низкие хромосомные числа свидетельствуют об их древности. Группы с широким размахом полиплоидии (сем. *Gramineae*, *Ranunculaceae*, род *Saxifraga*) показывают, что при миграции в условия существования, отличные от тех, в которых шло первоначальное их формирование, они могут реагировать перестройкой ядерного аппарата. Таким образом, согласно Соколовской и Стрелковой, механически распространить положение о непременной приуроченности полиплоидов к крайним условиям существования было бы неверным. «Нельзя под общую схему подвести все огромное разнообразие представителей той или иной растительной зоны, сложенной из элементов, имеющих различное происхождение, возраст и историю развития. Для выявления причин изменений или, наоборот, константности хромосомального набора необходим анализ отдельных единиц с учетом их морфологических, географических и исторических особенностей» (Соколовская, Стрелкова, 1939, с. 58).

В дальнейших исследованиях эти авторы еще более уточнили и детализировали сложность коррелятивных отношений между условиями обитания и уровнем плоидности конкретного таксона.

В целом можно заключить, что развитие исследований, вскрывающих эволюционное значение цитогенетических факторов, наиболее интенсивно осуществлялось в СССР в 20—40-е годы и шло по нескольким направлениям. На рубеже 40—50-х годов произошло определенное торможение некоторых направлений, например изучение кариотипической эволюции, структурных мутаций хромосом. В то время другие направления продолжали развиваться, особенно исследования полиплоидии, преимущественно аллополиплоидии, связанные с широким развитием гибридизационных работ, получением принципиально новых форм растений (см. гл. 6).

С конца 50-х годов эволюционно-цитогенетические исследования охватывают уже вновь все разделы проблемы. В это время, например, наблюдается резкий скачок в развертывании работ по изучению хромосом млекопитающих. В 60—70-е годы разнообразие объектов значительно возросло, продолжает изучаться цитогенетика растений и животных путем значительного расширения круга объектов, в который включаются новые группы среди насекомых, рыб, амфибий, рептилий, птиц, млекопитающих, применяются новые методики. Полученные данные дают основание для более глубоких обобщений и выводов об эволюционной роли разнообразных мутационных изменений хромосом.

ГЛАВА 6. ЭВОЛЮЦИОННОЕ ЗНАЧЕНИЕ ГИБРИДИЗАЦИИ

Гибридизация — один из важнейших источников наследственной изменчивости. Гибридизационные процессы широко распространены в природе и издавна использовались человеком в хозяйственно-селекционной практике. Эволюционный аспект гибридизации в значительной степени отличается от чисто селекционного. Как подчеркивает Э. Майр (1947, 1968), при рассмотрении гибридизации в качестве эволюционного фактора

существенное значение приобретают стороны, на которые обычно не обращают внимания селекционеры, например, представляет ли гибридизация результат скрещивания между самостоятельными видами или между аллопатрическими популяциями одного вида; носит ли возникновение гибрида единичный, случайный характер или это массовое явление, ведущее к разрушению изоляции между видами. Эволюционная судьба разных случаев гибридизации различна.

В настоящее время распространенное среди эволюционистов понимание гибридизации в общих чертах совпадает с трактовкой Майра, согласно которой особи, происшедшие от скрещивания между двумя видами, представляют собой гибриды. Применение термина «гибридизация» для обычного обмена генами между популяциями одного вида квалифицируется им как грубая ошибка. Майр предлагает определять гибридизацию как «скрещивание между особями, принадлежащими к двум несходным природным популяциям, которые вторично вступили в контакт» (1968, с. 101). Таким образом, основная мысль Майра сводится к тому, чтобы четко разграничивать скрещивания между популяциями одного вида («обмен генами») и между популяциями, принадлежащими к разным видам (или единицам более высокого ранга — родам, семействам), контакт между которыми носит вторичный характер (собственно гибридизация, или «интрогрессия»).

Термином «гибридизация» мы будем обозначать скрещивания между представителями разных видов или более высоких таксонов.

Во всех случаях гибридизация сопряжена с разрушением изолирующих механизмов (экологических, этологических, механических, генетических) или свидетельствует о незавершенности их формирования.

Гибридизационные процессы неизмеримо бóльшую роль играют в эволюции растений, нежели в эволюции животных. До недавнего времени было общепринятым, что среди позвоночных животных успешная гибридизация — чрезвычайно редкое явление, за исключением некоторых групп с наружным оплодотворением. Немногие возникающие гибриды обычно стерильны или производят маложизнеспособное потомство. Однако в последнее время в результате анализа накопленного материала, особенно у рептилий, амфибий, рыб, доказано, что гибридизация представляет один из главнейших факторов так называемого сетчатого видообразования у позвоночных животных (Боркин, Даревский, 1980).

Среди растений широко распространена аллополиплоидия, которая представляет собой гибридную полиплоидию, возникающую в результате межвидовых скрещиваний. Аллополиплоидия в растительном мире — весьма обычный способ видообразования. Согласно данным В. Гранта (Grant, 1971; Грант, 1980), 47% видов покрытосеменных и 95% папоротникообразных имеют полиплоидную природу, причем бóльшую часть из них составляют аллополиплоиды. Этот факт был известен давно, в частности, на него обращал внимание еще Г. А. Левитский (см. гл. 5).

Изучению гибридизации в нашей стране начиная с 20-х годов и далее уделялось большое внимание. Многочисленные исследования имели как теоретическую, так и сугубо практическую направленность, но все они строились на базе экспериментального получения гибридных форм. Большое внимание в них уделялось установлению хромосомных отношений вступающих в скрещивание компонентов, поискам путей преодоления стерильности гибридов, получению плодовитых аллополиплоидов. Поэтому комплекс работ, связанных с экспериментальной гибридизацией (в основном у растений), ведущей к образованию форм с различными уровнями плоидности, рассматривается в предыдущей главе, посвященной эволюционному значению полиплоидии.

В этой главе будут освещены взгляды ряда ведущих советских ученых на проблему эволюционной роли гибридизации, приведены немногочисленные данные, подтверждающие реальность спонтанных гибридизационных процессов в природе и их значение для видообразования. В изучении эволюционной роли гибридизации не было сложившихся направлений. Поэтому мы вынуждены ограничиться анализом взглядов отдельных ученых, чаще всего ботаников, высказанных ими при обсуждении эволюционных проблем.

ТРАКТОВКА ЭВОЛЮЦИОННОЙ РОЛИ ГИБРИДИЗАЦИИ

На формообразующую роль гибридизации ботаники указывали давно (К. Линней, И. Кельрейтер), однако первым пытался обосновать ведущее значение гибридизации в эволюции Я. Лотси (1914). В гибридизации Лотси видел единственный источник генетической изменчивости, к которой он приравнивал эволюционный процесс (видообразование). Поэтому его концепция «гибридогенеза» подверглась справедливой критике, в том числе со стороны отечественных биологов. С. С. Четвериков (1926) считал, что гипотеза гибридогенеза Лотси — это «...крайне неудачная попытка... дать новую схему эволюции, основывающуюся на якобы чисто генетических представлениях...» (с. 5). Н. И. Вавилов (1938) отмечал недооценку со стороны Лотси творческой роли естественного отбора, указывая, что если наследственные изменения и находят выражения в мутациях и гибридизации, то в формировании видов творческая роль принадлежит отбору. Нельзя свести эволюцию к перегруппировке немногих сравнительно постоянных генов. Критический анализ гипотезы гибридогенеза Лотси дал В. Л. Комаров (1940). Он показал слабую фактическую обоснованность, ошибочность попытки основать теорию видообразования только на гибридизации, так как для эволюции имеет значение не комбинирование имеющихся признаков, а выработка новых.

В результате критики гипотезы Лотси было показано, что хотя гибридизация и оказывает заметное влияние на эволюционный процесс и может выступать фактором видообразования, придавать ей слишком большое значение, а тем более абсолютизировать в качестве единственного фактора эволюции, ошибочно.

В работах многих советских ученых были сделаны попытки на базе фактического материала обосновать место гибридизационных процессов в эволюции видов. Широкое распространение гибридизации наблюдается у покрытосеменных растений. Поэтому особенно большое внимание ее эволюционной трактовке уделяли ботаники — систематики, флористы, генетики, геноэкологи и др.

В. Л. Комаров (1940) выделял у покрытосеменных три типа видов, из которых наряду с «чистыми видами» он называет «криптогибриды, скрытые гибриды, считаемые обычно видами (истинную их природу выдает, однако, недоразвитая пыльца)» и «признанные гибриды или феногибриды» (с. 121). Он обращал внимание на необходимость отличать вид гибридного происхождения от гибрида. Для вида характерна «сильная плодовитость, способность поддерживать свое единство, независимо от новых скрещиваний, жить своей жизнью, независимой от жизни родителей» (1940, с. 123), тогда как гибрид в результате недоразвития пыльцы обладает пониженной плодовитостью, а отсутствие повторных скрещиваний с родительскими формами грозит ему исчезновением. Необходимость четкого разграничения гибридных видов от просто гибридов-особей является очень существенной. Не каждый гибрид может дать начало возникнове-

нию вида или даже новой видовой формы. Это случается крайне редко, тем не менее обнаружено большое число видов гибридного происхождения.

Комаров анализировал своеобразие популяций гибридов, которые представлены «циклами» близких форм.[1] Такие «гибридные циклы» могут иметь двоякую природу. В основе образования одних лежат гибридизационные процессы и апомиктический способ размножения (*Alchemilla, Hieracium, Taraxacum*). Этот тип в представлении Комарова сходен с теми естественными супергруппами, которые Е. Бэбкок и Дж. Стеббинс (Babcock, Stebbins, 1938) обнаружили у североамериканских видов *Crepis* и назвали их «агамными комплексами», показав, что в их формировании существенную роль играет гибридизация в сочетании с апомиксисом. Другой тип гибридных циклов, характерный для *Corydalis* (который исследовал К. И. Максимович) и для *Adenophora* (детально изученный С. И. Коржинским), образуется за счет многократных скрещиваний сначала межвидовых, а затем между самими гибридами. В результате возникает очень полиморфная масса, в которой трудно выделить виды.

Оценивая гибридные циклы на фоне видовой структуры растительного мира, Комаров подчеркивал их неустойчивость, морфологическую разнородность, в сильной степени затрудняющие работу систематиков. «Гибридные циклы, — писал он, — врываются в общий строй природы, живущей обычно видами, каким-то диссонансом. Среди массы более или менее устойчивых форм попадаются одна-две группы, в которых что ни индивидуум, то что-нибудь особенное; какая-нибудь новая для исследователя морфологическая особенность или своеобразное сочетание признаков» (1940, с. 135).

Большое эволюционное значение гибридизации подчеркивал систематик и флорист М. Г. Попов. Он писал: «... всякий вид в различных местах своего ареала подвергается различным гибридизационным влияниям со стороны других, в первую очередь близких, видов, вследствие чего его структура (подвидовая, расовая и т. д.) усложняется, его отношения к другим видам запутываются, чистота признаков стирается и в результате получается та необычайно сложная картина взаимоотношений между видами, которая хорошо известна каждому систематику, особенно монографу, и которая препятствует установить строгие границы между видами рода, между разновидностями вида и т. д.» (1927, с. 273). На основе тщательного морфо-топологического анализа Попов (1926, 1927, 1928) пришел к заключению о гибридном происхождении ряда растительных видов среднеазиатской флоры, например в родах *Eremostachys*, *Zygophyllum*, *Phlomis*. Гибридизационные процессы играют значительную роль в создании новых форм, рас, видов. Гибридное происхождение видов иногда трудно обнаружить, особенно в тех случаях, когда оно имело место в далеком прошлом. При этом можно добиться успеха только косвенным путем, например сложными систематико-географическими сопоставлениями. В качестве примера может служить доказательство гибридной природы вида из рода *Phlomis* — *Ph. severtzovii*. Совокупность таких факторов, как морфологические признаки, ареалы распространения, зоны контакта привели Попова к убеждению, что этот вид произошел от *Ph. salicifolia*, который претерпел видоизменения под воздействием гибридизационных процессов с видами рода *Phlomidopsis*.

В более поздних работах Попов (1954, 1956, 1963) переоценивал роль гибридизации в эволюции растительного мира. Это нашло отражение в от-

[1] Цикличность понимается Комаровым в смысле многократной повторности скрещиваний.

стаивании взглядов о происхождении типа покрытосеменных растений в результате процессов естественной гибридизации гнетовых с беннетитами. Эти взгляды Попова подверглись критике (Невский, 1941; Яценко-Хмелевский, 1955; Стеббинс, 1957).

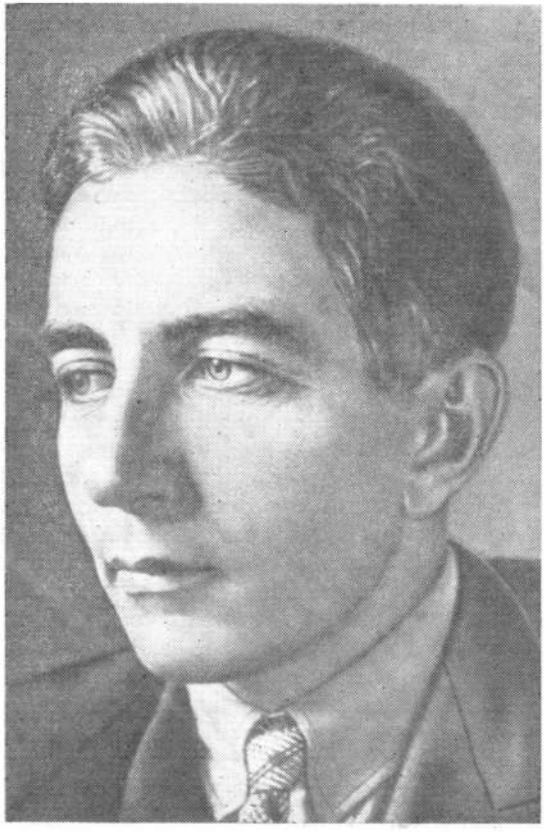
С. В. Юзепчук выделял два типа гибридогенеза. Изучая ежевики Кавказа, Юзепчук (1925) установил явление, которое назвал «периферическим гибридогенезом». Его сущность сводится к тому, что многие виды, достигнув климатической границы своего распространения, приобретают возможность существовать и распространяться за пределами ареала в виде гибридных форм. Последние возникают на периферии ареала вида при скрещивании его с другими видами, с которыми он способен давать плодовитое потомство. Как установил Юзепчук, в кавказской флоре ареал форм промежуточных между *Rubus moschus* и видами из группы *Hirti* значительно переходит за пределы ареала *R. moschus*. В Абхазии, в Южной Осетии и Восточной Грузии эти формы встречаются наряду с представителями группы *Hirti*, но в отсутствие *R. moschus*. Другой тип гибридогенеза — это так называемое явление «грегаризма» (Юзепчук, 1936, 1939). Под грегаризмом Юзепчук понимал особый способ видообразования, имеющего место в родах с преобладанием автогамии, и в особенности апогамии. Различие этих двух типов он видел в том, что условием возникновения нового вида при периферическом гибридогенезе служит обычно пространственная изоляция, а в случае грегаризма — изоляция физиологическая.

Процесс образования гибридогенных «периферических» и «грегарных» видов, по мнению Юзепчука, в известной степени антагонистичен нормальному ходу дивергентной эволюции, ведущей к образованию викарных видов. В случае образования грегарных видов возможно даже совершенное ее затушевывание. Но в связи со сравнительной редкостью этих явлений преувеличивать их значение не следует. Таким образом, в отличие от Попова Юзепчук отводил гибридогенезу в видообразовательном процессе значительно более скромную роль.

Основное внимание Н. И. Вавилова было направлено на освещение огромного значения гибридизации для селекционной практики, но попутно он оценивал и эволюционную важность гибридизационных процессов. Гибридизацию Вавилов (1938) рассматривал как один из бесспорных факторов формообразования: «В разделе наследственной изменчивости ему принадлежит часть сферы действия. . .» (с. 557). Гибридизацию Вавилов считал одним из источников изменчивости и не выводил ее значения за рамки формообразовательного процесса, к тому же отмечал ограниченность ее у животных. Такой сложный процесс, как эволюцию видов, писал он, можно объяснить только на основе отбора. Вместе с тем он считал ошибочным вовсе отбрасывать значение межвидовой и межродовой гибридизации в эволюции, подчеркивая ее значение, особенно для той группы растений, которая характеризуется образованием полиплоидных рядов.

Е. Н. Синская, признавая очень большую роль гибридизации в формообразовании, тем не менее подчеркивала ее вторичное значение в видообразовательном процессе. Согласно ее определению, «гибридизационные процессы — это вторичное русло формообразования» (1948, с. 325). Гибридизация как бы накладывается на основной ход видообразовательного процесса, который осуществляется путем создания экотипов.

Синская различала три категории формообразовательных процессов: непрерывно последовательные, идущие в направлении условий существования; прерывающиеся действием различного рода изоляционных факторов и процессы «встречные» — гибридизационные. Гибридизацию она рассматривала как фактор, усложняющий основной процесс формообразова-



ВЛАДИМИР ВЛАДИМИРОВИЧ САХАРОВ
(1902—1969)

ния, но не нарушающий нормального течения его и неразрывно с ним связанный. Следовательно, все виды скрещиваний Синская относила (по ее терминологии) к так называемым встречным процессам, но считала, что «нужно отличать различные ступени проявления встречных процессов: 1) гибридизацию внутри отдельных конкретных естественных популяций одного вида — микрогибридизацию; 2) гибридизацию между экотипами одного вида; 3) гибридизацию близких видов в очаге их происхождения); 4) гибридизацию близких молодых видов, недавно вышедших из одного исходного комплекса, при встречах их за пределами центра происхождения; 5) гибридизацию отдаленных видов, которые давно и в сильной степени дивергировали из общих истоков» (1948, с. 320). В этой градации интересно то, что первой ступенью Синская по существу называла нормальный процесс размножения любой амфимиктической популяции, определяя его как микрогибридизацию. Она подчеркивала, что микрогибридизация не нарушает основной формообразовательный процесс. Вторая и третья ступени — переходные к макрогибридизации, в которую она включала четвертую и пятую ступени.

Наибольшее формообразовательное значение имеет макрогибридизация, в которой ведущей является гибридизация молодых видов, т. е. четвертая ступень встречных процессов. Что касается пятой ступени, т. е. гибридизации далеких видов, то при этих скрещиваниях плодовитые гибриды могут быть только амфидиплоидами. Здесь имелась определенная

недооценка скрещиваний между далекими видами. Наибольшие формообразовательные возможности Синская приписывала гибридизации молодых видов, что демонстрировалось ею на люцерне. *Medicago falcata* и *M. sativa* — родственные виды, образовавшиеся в процессе дивергентной эволюции от единого исходного вида. В местах совпадения их ареалов получаются смешанные, гибридные популяции, которые можно рассматривать как вторичные «центры формообразования», хотя генетически и более бедные по сравнению с первичными. При расселении происходит преобразование гибридных популяций, усиливающее формообразовательный процесс, приводящий к появлению новых экотипов. Так, в результате естественной гибридизации образовался восточноевропейский лесостепной экотип *Medicago sativa*, который обнаруживает признаки *M. falcata*. В засушливых районах Азии, наоборот, имеются экотипы *M. falcata* с признаками *M. sativa*.

Наибольшее распространение гибридизационных процессов Синская связывала с областями, называемыми ею «современными центрами интенсивного видообразования», в которых возникают весьма гетерогенные популяции. Формообразовательный процесс в результате гибридизации *Medicago hemicycla* и *M. glutinosa* был обнаружен Синской в Дагестане. Она отмечала совершенно разный характер межвидовой гибридизации в центре видообразования и при встрече тех же видов в местах, далеких от первоначального очага расселения. В центре видообразования дивергенция видов часто зашла еще не слишком глубоко, поэтому там виды во многих случаях скрещиваются легче, чем за его пределами.

М. А. Розанова (1934, 1946) признавала эволюционную важность гибридизации, но подчеркивала мысль о связи гибридизационной и мутационной изменчивости: «Не следует думать, что гибридизационные процессы создают лишь простые перекомбинации» (1934, с. 382). «Гибридизация, являясь одним из крупных факторов эволюции видов, отнюдь не сводится только к простой перекомбинации наследственных свойств. Новая генотипическая среда, возникающая в результате гибридизации, создает и совершенно новые условия, в которых изменения наследственных факторов протекают иначе» (1946, с. 64).

Розанова проводила большие экспериментальные исследования по выяснению формообразующих потенций гибридизации у ягодных растений (*Rubus*, *Fragaria*), изучала связь гибридизации и полиплоидии в их значении для видообразования.

С цитогенетических позиций к проблеме гибридизации подошел Г. Д. Карпеченко. Экспериментально-гибридизационные работы, получение плодовитого межродового гибрида между редькой и капустой (*Raphanobrassica*) строились им на основании точного знания хромосомных отношений между партнерами. Объединение эволюционного подхода и цитогенетического метода позволило Карпеченко создать строго научную «теорию отдаленной гибридизации», основные положения которой вполне актуальны и в наше время. Разрабатывая эту теорию, Карпеченко (1935) пересмотрел всю сложную проблему скрещиваний и внес существенные поправки и дополнения. Поскольку факторами видообразования, согласно Карпеченко, являются расселение видов и сопровождающая его генетическая дивергенция, то расхождения генетических систем, возникающие при отдаленных скрещиваниях, есть результат этой дивергенции групп в процессе эволюции. Дивергенция генетических систем начинается в пределах вида, в этом кроется причина появления первых признаков отдаленности (т. е. разного типа нарушений) при внутривидовых скрещиваниях. Карпеченко на этом основании отказался от принятой классификации скрещиваний на внутри-, межвидовые и межродовые и разделил все скре-

щивания на близкие и отдаленные. К числу последних могут быть отнесены даже некоторые внутривидовые скрещивания, например между далекими географическими расами. В зависимости от степени расхождения генетических систем всю группу отдаленных скрещиваний Карпеченко подразделил на «конгруэнтные» и «инконгруэнтные». К первым относятся скрещивания организмов, у которых дивергенция еще не затронула хромосомных комплексов. Это главным образом различные межрасовые скрещивания. Ко вторым — гибридизация между разными видами, родами, т. е. формами, характеризующимися несовместимыми, или инконгруэнтными, хромосомными наборами. Раздел о конгруэнтных и инконгруэнтных скрещиваниях можно считать центральным в его теории отдаленной гибридизации, которая вошла составной частью в научно-теоретические основы селекции.

В последующее время многие отечественные ботаники рассматривали гибридизацию в качестве одного из возможных путей видообразования (Шишкин, 1954; Троицкий, 1959; Васильченко, 1960; Завадский, 1968; Жуковский, 1970, и др.).

Как особый способ возникновения видов К. М. Завадский выделил гибридогенное видообразование. Особое значение он придавал гибридам, которые занимают нетипичные для родительских видов местообитания. Например, как было показано И. А. Райковой и Н. В. Кузьминой (1958), межродовой ячменно-клинэлимусный гибрид встречался не только в местах контакта родительских видов — ячменя и клинэлимуса, но и в нетипичных для последних областях. В этом случае, по мнению Завадского, можно говорить уже об образовании популяции молодого вида, занявшего определенное место в природе.

Таким образом, вопрос об эволюционном значении гибридизации рассматривался с разных позиций. Комаров, Попов, Юзепчук решали его в систематико-морфологическом плане, Синская и в известной степени Розанова использовали экологический подход в плане изучения экотипо- и видообразования, Вавилов — с общеэволюционных, а Карпеченко — с цитогенетических позиций.

ИСТОЧНИКИ ФАКТИЧЕСКИХ ДОКАЗАТЕЛЬСТВ ЭВОЛЮЦИОННОГО ЗНАЧЕНИЯ ГИБРИДИЗАЦИИ

Для эволюции гибридизационные процессы могут иметь значение только в том случае, если в результате их образуются константно плодовитые гибриды, т. е. происходит преодоление изолирующих барьеров, препятствующих обмену генами. «... плодовитый гибрид, — писал Н. А. Троицкий, — представляет собой мощный узел формообразования, которое в зависимости от условий может привести к возникновению многих новых форм растений. Отсюда вытекает необходимость изучения формообразующей роли гибридизационных процессов в природе и в селекции» (1959, с. 360). Эти области исследований можно рассматривать как два направления в изучении гибридизационных процессов. Одно из них представляет изучение естественных гибридов, а именно частоты их возникновения в природе, распространенности, значения в видообразовании и т. д. Другое можно обозначить как экспериментальное, так как оно связано с получением искусственным путем гибридных форм, с изучением закономерностей образования плодовитых гибридов, выяснением причин бесплодия, поисками путей восстановления плодовитости.

В природе спонтанные растительные гибриды описывались многими исследователями. С течением времени число обнаруживаемых естествен-

ных гибридных форм неизменно возрастает. Если в 1928 г. Троицкий лишь предполагал вероятность того, что некоторые ныне встречающиеся в природе растительные формы являются результатом естественной гибридизации, то в 1953 г. Е. М. Лавренко отмечал наличие естественных гибридов в 55 родах, из числа включенных в первые десять томов «Флоры СССР». При этом он указывал, что значительная часть этих гибридов обладает способностью к плодоношению. Некоторые роды оказались чрезвычайно насыщенными гибридными формами. Например, при изучении рода *Salix* Комаров (1940) обнаружил гибридные формы между двумя видами — *S. nigricans* и *S. aurita*. Эти гибриды росли рядом с родительскими видами, но имели очень характерные морфологические особенности, бесспорно свидетельствующие об их гибридном происхождении. Вслед за шведскими ботаниками Комаров (1940) констатировал образование у ив полигибридов, которое основано на способности гибрида между двумя видами вступать в повторные скрещивания с новыми видами. В результате получается очень сложный полигибрид, происходящий от целого ряда видов. Комаров обнаружил естественные гибриды и в других родах. В Уссурийском крае он нашел многочисленные гибриды между двумя видами рода *Cypripedium* — *C. calceolus* и *C. macranthum*, которые представляли весьма пеструю группу форм, различающихся окраской и размерами цветка. Другой гибрид — результат скрещивания двух видов *Sanguisorba* — *S. glandulosa* с темно-пурпурными соцветиями и *S. parviflora* с белыми соцветиями. Гибрид характеризуется промежуточными признаками — не только по светло-розовым соцветиям, но и по предпочитаемым местам произрастания.

О спонтанных гибридах сообщали многие ботаники, обнаруживавшие их в разных географических областях нашей страны, в самых разнообразных растительных группах, чаще межвидовые, реже межродовые, единичные и массовые. О массовой встречаемости гибрида *Hordeum turkestanicum*×*Clinelymus nutans* на Восточном Памире сообщил Лавренко (1953). Троицкий (1928, 1959) в Грузии обнаружил произрастающие совместно виды *Agropyron cristatum* (=*A. pectiniforme*, по «Флоре СССР») и *A. repens*, а также формы, признаки которых составляют целую гамму переходов между этими двумя видами злаков. Средние из них оказались морфологически неотличимыми от вида *A. sibiricum*, поэтому автор высказывает предположение о гибридном происхождении этого вида. Изучая три вида кавказских люцерн — *Medicago falcata*, *M. sativa* и *M. hemicycla* по морфологическим признакам и ареалам распространения, Троицкий пришел к заключению о гибридном происхождении *M. hemicycla* от двух других видов.

Примером естественного гибридного возникновения нового вида на базе межродовой гибридизации может служить рябинокизильник — гибрид между видом *C. melanocarpa* рода *Cotoneaster* и видом рода *Sorbus* (предполагается *S. sibirica*). Этот гибрид обнаружил Л. К. Поздняков (1952) и описала А. И. Пояркова (1953), она назвала его ×*Sorbocotoneaster pozdnjakovii* Pojark. Анализ особенностей фитоценологической специфики и географического распространения этого гибрида в природе убедили Пояркову, что это не случайная гибридная форма, а гибридный вид, так как он имел индивидуальные морфологические признаки, определенный ареал, специфическую экологию и др.

Большое количество естественных гибридов было описано для флоры Средней Азии и Кавказа М. Г. Поповым, Н. А. Троицким, А. А. Гроссгеймом, Б. К. Шишкиным и др.

С. А. Невский (1941) в работе о дикорастущих ячменях отмечал нередкое возникновение в природе межродовых гибридов от скрещивания

некоторых видов ячменей с представителями других родов, например клинэлимус, регнерия, элитригия. Распространенность межродовой спонтанной гибридизации у злаков указывали и другие исследователи (Попова, 1922—1923, 1928, 1929; Г. К. Мейстер, Н. Г. Мейстер, 1923; Г. К. Мейстер, 1927; Авдулов, 1931; Сорокина, 1934; Райкова, Кузьмина, 1958).

Большое число спонтанных гибридов описано у дубов. С. С. Пятницкий (1960) на основе обработки своих и имеющихся по этому вопросу литературных данных составил список таких гибридов дуба, включающий 108 комбинаций. Большинство из них принадлежало к межвидовым гибридам, но встречались и межсекционные помесные формы.

Отмечен целый ряд спонтанных гибридных форм среди видов плодовых растений, встречающихся в горах Кавказа, Тянь-Шаня, в Средней Азии (Рыбин, 1935, 1936; Ковалев, 1939, 1955, 1956).

О наличии в природе спонтанных отдаленных гибридов сообщалось и зоологами (хотя их число неизмеримо меньше). Один из интереснейших случаев образования таких гибридов был описан Н. И. Ларионой (1958). В Закавказье на одном участке зоны контакта двух видов мышей: *Apodemus sylvaticus* (лесная мышь) и *A. tauricus* (желтогорлая мышь) были обнаружены особи, представляющие всю серию переходов между ними. «Переходные особи», как оказалось, представляли гибриды между этими двумя видами. При этом в скрещивание вступают хорошо разграниченные симпатрические виды. Гибриды между ними образуются лишь в определенных частях обширной зоны перекрытия их ареалов. По мнению автора, гибридизация в таких местах возможна благодаря вторичному сближению видов, обусловленному деспециализацией более молодого вида (в данном случае желтогорлой мыши). Подобную гибридизацию симпатрических видов нельзя считать случайностью, гибриды возникают закономерно в тех частях ареала, где наступают определенные изменения одного из видов, которые могут расцениваться как деспециализация.

Русские орнитологи — Н. Зарудный, М. А. Мензбир, П. П. Сушкин — описали около десяти видов сорокопутов в районе оз. Балхаш. Однако позже Сушкин убедился, что все эти формы являются гибридами, происходящими от скрещивания двух распространенных там видов — европейского жулана (*Lanius collurio*) и азиатского буланого сорокопута (*L. isabellinus phoenicuroides*). В области р. Тунгуски Сушкин обнаружил большое число гибридных комбинаций между встречающимися там двумя видами дроздов *Turdus atrogullaris* и *T. ruficollis*. Эти гибриды были настолько многочисленными, что преобладали над основными видами. Сходный случай гибридизации горихвосток на Кавказе отмечал Б. К. Штегман (по: Серебровский, 1935). Г. П. Дементьев (1936) сообщил, что образование гибридных рас и популяций среди птиц восточной части Палеарктики не представляет очень редкого явления, но эти гибриды обитают, как правило, на очень небольшой площади по сравнению с общей площадью ареала вида. Е. Н. Панов (1972) привел описание гибридных популяций между двумя видами сорокопутов-жуланов (*Lanius collurio* и *L. phoenicuroides*) в зонах их вторичного контакта: в восточном Казахстане, северном Приаралье и в Копетдаге. Популяции не проявляют признаков угнетенного состояния, имеют высокую плодовитость, проявляют тенденцию к расселению на территории, не свойственные родительским видам.

Реальность гибридного видообразования была наглядно продемонстрирована И. С. Даревским (1967, 1974; Аззелл, Даревский, 1974; Uzzell, Darevsky, 1975, и др.) на скальных ящерицах Кавказа. Он обнаружил гиб-

ридные популяции однополых ящериц и доказал их гибридное происхождение от бисексуальных видов.

Большое число естественных плодовитых гибридов описано у рыб, особенно среди осетровых, лососевых, карповых, у которых распространены и межродовые гибриды (Кирпичников, 1938; Л. С. Берг, 1948—1949; Николюкин, 1952, и др.).

Экспериментальное изучение отдаленной гибридизации в значительной степени связано с селекционной практикой, выведением новых сортов растений и пород животных. Это можно считать вторым направлением в изучении эволюционного значения гибридов. Большую роль гибридизации в происхождении культурных растений отмечали Комаров (1931), Жуковский (1971) и др. Серебровский подчеркивал огромные потенциальные возможности гибридизации, в полной мере не реализующиеся в природе. Он писал, «что естественная гибридизация лишь в малой степени исчерпывает гибридизационные возможности и что пределы гибридизации естественной гибридизацией далеко не достигнуты» (1935, с. 54). Слова Серебровского в известной мере подтвердились в создании целого ряда принципиально новых гибридов у растений и животных, сочетающих признаки далеких форм.

В предыдущей главе мы уже остановились на многочисленных экспериментально полученных гибридах на базе межвидовых и межродовых скрещиваний (Астауров, Жебрак, Карпеченко, Мейстер, Цицин и др.). Синтезированные формы, близкие к природным видам, и созданные новые видовые формы (высоко плодовитые, константные, генетически изолированные гибриды) подтверждают положение об огромной эволюционной важности гибридизации, о больших потенциальных возможностях ее. Эти гибриды имеют полиплоидную природу (чаще всего они являются амфидиплоидами), поэтому они рассматриваются в предыдущей главе и на них мы останавливаться не будем.

И. В. Мичурин активно использовал метод межвидовой и межродовой гибридизации в своих работах с плодовыми и ягодными культурами. Среди многочисленных гибридов представляет теоретический интерес создание принципиально нового растения, названного им «церападус». Он получен от скрещивания вишни *Prunus chamaecerasus* и черемухи *P. padus Maacki*, видов, далеких между собой. Тем не менее во втором и третьем поколениях этот гибрид проявлял константность и хорошую плодовитость. Хотя ягоды его были несъедобными, Мичурин придавал ему большое значение, рассматривая возникновение этой формы как зарождение нового вида в семействе косточковых ягодных растений.

Гибридизация как путь создания новых форм и видов растений в последние десятилетия стала широко применяться отечественными селекционерами. На базе ее были созданы новые сорта озимой пшеницы (П. П. Лукьяненко и др.), высокомасличного подсолнечника (В. С. Пустовойт), сахарной свеклы с высоким содержанием сахара (А. Л. Мазлумов). Получена совершенно новая форма — односемянные гибриды сахарной свеклы (О. К. Коломиец и др.). Особенно широкие перспективы открыло использование отдаленной гибридизации культурных и дикорастущих форм. Этим путем, например, были получены плодовитые в ряду поколений гибриды между пшеницей и пыреем, пшеницей и элимусом, рожью и пыреем.

С точки зрения формообразовательной способности гибридизации большой интерес представляют трехродовые гибриды, полученные сотрудниками Главного ботанического сада АН СССР: *Triticum*×*Agropyron*×*Elymus*, *Triticum*×*Secale*×*Agropyron*, *Triticum*×*A. glaucum*×*A. elongatum*. В скрещиваниях использовались ржано-пшеничные гибриды типа тритн-

кале. Путем скрещивания тритикале разной плоидности — озимых октоплоидов с яровыми гексаплоидами — впервые получены озимые гексаплоидные тритикале (Цицин, 1975, 1976).

Отдаленная гибридизация широко применяется в животноводстве. На ее основе были получены гибридные формы, в образовании которых применялись скрещивания диких форм с домашними. В качестве примеров можно привести создание таких пород овец, как горный меринос (М. Ф. Иванов), от скрещивания домашней овцы с диким муфлоном, казахский архаромеринос (Н. С. Бутарин) от скрещивания тонкорунных овец с диким горным бараном — архаром, а также гибриды крупного рогатого скота с яками (П. Власов, С. М. Гершензон, Я. Я. Лус, А. Н. Поляков и др.); гибриды зебу с яками (М. М. Завадовский).

В Аскании Нова, где ведутся большие работы по гибридизации животных, получены гибриды между зубрами и бизонами (зубробизоны), бизонами и яками, бизонами и зебу и др. Много искусственных гибридных форм известно среди рыб и других групп животного мира (насекомых, птиц, пушных зверей и т. д.).

ИНТРОГРЕССИВНАЯ ГИБРИДИЗАЦИЯ

В настоящее время большинство авторов выделяет интрогрессивную гибридизацию как особый тип гибридизации, при которой происходит спонтанное проникновение генетического материала одного вида или рода в другой (Жуковский, 1970; Грант, 1980). В. Грант рассматривает интрогрессию как «доведение потока генов и рекомбинации до видового уровня» (с. 207). Некоторые авторы большинству скрещиваний приписывают интрогрессивный характер. Например, Жуковский к интрогрессивным относит такие гибриды, как *Triticale*, *Raphanobrassica*, *Prunus domestica*, *Sorbocotoneaster*, *Cerapadus* и др. Еще шире предлагает трактовать интрогрессию Майр (1968), по существу отождествляя ее с понятием «гибридизация».

Явление интрогрессивной гибридизации было замечено почти одновременно, но независимо, ботаниками СССР и США в середине 30-х годов. Однако еще в 1927 г. Попов, обсуждая изменчивость вида *Eremostachys eriocalyx*, заметил, что скрещивания «могут повести... к поглощению новым пришельцем ранее здесь бывшего вида» (с. 246—247). Попов подчеркнул характерную особенность этого типа скрещиваний, генетическую сущность которого позднее американский ботаник и генетик Э. Андерсон (Anderson, 1949) определил как постепенную инфильтрацию зародышевой плазмы одного вида в таковую другого. Попов был первым из исследователей, обративших внимание на интрогрессивную гибридизацию в природных условиях. Из отечественных ученых большое внимание изучению этого типа гибридизации в природе уделил Е. Г. Бобров. Изучая виды грабов (*Carpinus*) из Восточного Закавказья (1936), роды *Picea*, *Pulsatilla*, *Primula* на Средней Волге (1944), он обнаружил массовое распространение форм, которые нельзя было отнести к тому или другому виду. Автор пришел к заключению, что происхождение этих форм можно объяснить гибридизацией встречающихся при расселении видов. Бобров обозначил этот процесс как «гибридное смешение видов» (1944). Сходное явление было обнаружено Андерсоном (Anderson, 1949) при генетическом анализе популяций гибридов традесканции, флоксов, ириса и особенно можжевельников. Андерсон назвал этот процесс «интрогрессивной гибридизацией». Оба автора связывали его с расселением видов на обширных территориях, вызванных событиями четвертичного периода.

В 1958 г. Гроссет опубликовал исследование о распространении на юге европейской части СССР *Cornus sanguinea* и интрогрессии этого западного вида кизила с восточным *C. australis* в послеледниковое время. При этом он подчеркнул поглощение популяций одного вида другим. В этой же работе Гроссет заметил, что «гибридное смешение видов» Боброва и «интрогрессивная гибридизация» Андерсона отражают одно и то же явление.

Бобров (1944) подчеркнул ботанико-географический аспект интрогрессивной гибридизации в отличие от чисто генетического определения Андерсона. С этой точки зрения «гибридное смешение видов» есть процесс, протекающий в природных условиях, на обширных пространствах, на протяжении тысячелетий, при встречных миграциях физиологически совместимых видов и при наличии экологических ниш. В дальнейших исследованиях Бобров обнаружил интрогрессивную гибридизацию во флоре Средней Сибири, в частности на территориях, прилежащих к Байкалу, у нескольких пар видов *Betula, Adenophora, Oxytropis, Larix, Polygonum, Sanguisorba, Spiraea, Potentilla, Ribes, Vicia* (1961). Оказалось, что при определенных условиях интрогрессивной гибридизацией могут охватываться не отдельные пары видов, а десятки их, и что эти виды могут представлять элементы викарных (замещающих) формаций, почему можно говорить об «интрогрессии» последних. Был сделан и другой вывод: для действительного формообразования интрогрессивная гибридизация имеет огромное значение.

Для выяснения эволюционного значения интрогрессивной гибридизации много дало исследование систематики сосновых — *Pinaceae* (Бобров, 1970, 1972). Было показано, что, например, в роде *Picea* в интрогрессию вступают 6 или 7 пар видов в пяти областях северного полушария, где на обширных территориях лесообразователями выступают не обычные виды, а их гибридные формы, сложившиеся в процессе интрогрессии. Оказалось, что в интрогрессию вступают виды не близко родственные, а относящиеся к разным видовым рядам (series) или разным секциям (sectio) рода и даже к разным родам. Гибридные формы, сложившиеся в процессе интрогрессии, распространяются иногда на сотни и тысячи километров, являясь доминантами формации; они способны существовать тысячелетия и даже миллионы лет.

Было замечено, что на севере Восточной Европы интрогрессия связана с событиями четвертичного и голоценового времени. Потепление во второй половине голоцена привело здесь к вытеснению и поглощению одного вида ели как эдификатора одной формации видом-эдификатором другой формации. В указанном районе наблюдается вытеснение елового леса сибирского типа (эдификатор *P. obovata*) еловым лесом западноевропейского типа (эдификатор *P. abies*). Автор полагает, что этот процесс будет продолжаться, пока ему будут благоприятствовать климатические условия. Если они станут более благоприятными для *P. obovata*, процесс пойдет в обратном направлении. Изменение климатической обстановки на противоположную приводит к поглощению гибридов, сложившихся в процессе интрогрессии, тем из предков-родителей, для которого это изменение более благоприятно; таким образом процесс интрогрессии может обратиться вспять. Поглощение видом-эдификатором его же гибридных популяций отражает вытеснение одной викарирующей формации другою. Лиственничники из *Larix kamtchatica* на Дальнем Востоке вытесняются восточносибирскими лиственничниками из *L. gmelinii*. Интрогрессивная гибридизация, протекавшая в конце третичного периода между видами *Picea* и *Tsuga*, а также между видами *Larix* и *Pseudotsuga*, привела к созданию елей секции *Omorika* и лиственниц секции *Multiseriales*. Она,

ако, не создала устойчивых линий развития — виды *Picea* и *Larix* этих ций явно вымирают. Интрогрессивная гибридизация во всех известных чаях, как и у лесообразующих хвойных — *Picea*, *Larix*, *Pinus*, — не ала устойчивых форм и не открыла эволюционных перспектив (Боб- , 1978). Результаты исследования вопроса об интрогрессии подыто- ы Бобровым в статье 1980 г. В качестве добавления можно упомянуть ересную работу В. А. Шутилова (1968) по изучению интрогрессивной ридизации у кавказских видов дуба. Им установлены интрогрессивные ары *Quercus robur*×*Q. hartvissiana* и *Q. robur*×*Q. pubescens*.

В заключение надо еще раз подчеркнуть, что большинство отечествен- ученых, не отрицая важности гибридизации как одного из факторов люции, возражали против ее переоценки, тем более против принятия ридизации основным фактором эволюционного развития.

ГЛАВА 7. ГОМОЛОГИЧЕСКАЯ ИЗМЕНЧИВОСТЬ И ЕЕ ЭВОЛЮЦИОННОЕ ЗНАЧЕНИЕ

Закон гомологических рядов в наследственной изменчивости, сформу- ованный Н. И. Вавиловым в 1920 г., имеет довольно длинную предыс- рию. Феномены так называемой аналогичной или параллельной измен- вости были известны давно. Впервые над фактами подобного рода за- ывался еще Дарвин: уже в 1840 г. в «Путешествии натуралиста на абле „Бигль“» он провел параллели между породой южноамерикан- го скота ньята и бульдогами и мопсообразными породами собак. Перс сводка явлений параллельной изменчивости дана Дарвином в 1868 г. апитальном труде «Изменения домашних животных и культурных ра- ний» (Дарвин, 1951). Здесь он снова возвращается к породе ньята: а порода находится в таком же отношении к другим, в каком буль- или мопс находятся к остальным собакам или как улучшенные ньи, по Г. фон Натузиусу, к обыкновенным свиньям» (там же, с. 165). той же книге приводятся многочисленные факты параллельной измен- вости у других животных (оперенные ноги кур, голубей и индеек) и тений (фиолетволистные разновидности бука, орешника и барбариса, стура плодов персика и абрикоса и т. д.). Знал Дарвин и параллели имической изменчивости: «... Листья чайного дерева и мате и плоды фе содержат возбуждающее и питательное вещество, которое, как те- ь известно, химически тождественно» (там же, с. 340). Лишь через ого лет Вавилов сослался на распространение кофеина в разных се- йствах как на пример параллельной химической изменчивости.

Благодаря сводке Дарвина мы знаем о работах Уолша (Walsh, 1863) Нодэна (см. 1968). Уолш сформулировал так называемый закон уравни- ьной изменчивости и привел ряд примеров его действия в группе сет- токрылых насекомых (*Neuroptera*). Нодэн привел ряды параллельной менчивости у трех видов дынь и в других родах тыквенных.

Все это позволило Дарвину сформулировать понятие параллельной менчивости следующим образом: «Я подразумеваю под этим выраже- ем, что сходные признаки иногда появляются у нескольких разновид- стей или рас, происходящих от одного и того же вида и в более ред- х случаях — у потомков совершенно различных видов» (1951, с. 715). рвин не только констатировал факт проявления одинаковых признаков, и задумывался над механизмом его возникновения. Однако тогдашний

уровень развития науки о наследственности позволил ему высказать об этом самое общее суждение, которое тем не менее представляется нам сейчас примечательным: «Случай аналогичных (т. е. гомологичных, — *Б. М.*) изменений, с точки зрения их происхождения, можно разбить, отвлекаясь от более мелких подразделений, на две главные группы: во-первых, изменения от неизвестных причин, влияющих на организм, которые имеют сходное строение и поэтому изменяются сходным образом; во-вторых, изменения, обусловленные вторичным появлением признаков, свойственных более или менее отдаленному предку» (1951, с. 715—716). Иными словами, Дарвин полагал причину параллелизма изменчивости как в канализованности возникновения признаков, когда разные причины обусловливают параллелизм их изменчивости, так и в том, что изменчивость признаков, прослеживающаяся у разных видов, существовала еще у их общего предка. Это очень важное положение, и к нему мы еще вернемся.

В период от выхода в свет книги Дарвина «Изменения домашних животных и культурных растений» (1868) до выступления Вавилова в 1920 г. о параллельной изменчивости писали многие. Однако ничего нового эти работы не дали; гомологичную изменчивость лишь пытались приспособить для обоснования антидарвиновских концепций эволюции (Cope, 1896, и др.). Уже тогда феномен параллелизма казался противоречащим дарвиновскому положению о неопределенной изменчивости.

Дальнейшее развитие этой проблемы смогло начаться лишь тогда, когда генетика оформилась как наука — после переоткрытия в 1900 г. законов Менделя, после открытий В. Бэтсона, В. Иогансена, Т. Моргана и его школы. В своей знаменитой работе Вавилов подытожил исследования в области генетики и систематики растений следующими положениями: «1. Виды и роды, генетически близкие, характеризуются сходными рядами наследственной изменчивости с такой правильностью, что, зная ряд форм в пределах одного вида, можно предвидеть нахождение параллельных форм у других видов и родов. Чем ближе генетически расположены в общей системе роды и линнеоны, тем полнее сходство в рядах их изменчивости. 2. Целые семейства растений в общем характеризуются определенным циклом изменчивости, проходящей через все роды и виды, составляющие семейство» (1935б, с. 34). Громадный и разносторонний материал, представленный Вавиловым в защиту своей концепции, сразу сделал ее популярной среди широкого круга исследователей. По-видимому, это было первое положение после сформулированных Менделем, которое по праву получило название закона.

Дальнейшая история закона гомологических рядов в наследственной изменчивости включает по меньшей мере три аспекта. Их полезно рассмотреть, так как и в настоящее время их можно проследить во всех литературных источниках, где есть хотя бы одно упоминание о параллельной изменчивости.

При обосновании закона Вавилов использовал материал главным образом по изменчивости культурных растений. Вслед за ним многочисленные исследователи предприняли попытки расширить сферу действия обнаруженных им закономерностей на другие группы животных и растений (Догель, 1923; Филипченко, 1925; Терентьев, 1928). Без преувеличения можно сказать, что в 20-е годы поиски гомологических рядов получили широкое распространение. Соратники Вавилова — Е. И. Баруллна, Л. И. Говоров, А. М. Негруль, Е. Н. Синская и многие другие продолжили его исследования на других группах растений. Сам Вавилов в переиздании статьи в 1935 г. упомянул о первых опытах применения закона гомологических рядов в классификации инфузорий, десмидиевых водорос-

лей, божьих коровок, трематод, амфибий и ряда других организмов. Рассмотрим лишь некоторые из них.

В рамки закона гомологических рядов органично вошли многие факты аналогичной или параллельной изменчивости, описанные ранее многими систематиками. Так, уже в 1899 г. Н. М. Гайдуков подметил параллельную изменчивость водорослей *Porphyridium, Porphyra, Ulva* (цит. по: Гайдуков, 1926). Впоследствии тот же автор подробнее рассмотрел этот вопрос, выделив 5 морфологических типов строения водорослей. Однако он не различал гомологию на основании генного родства и феномен аналогии и конвергенции. Подобные ошибки повторяются и в настоящее время.

С. Н. Боголюбский (1928) исследовал краниологические признаки разных пород домашних собак, а также шакалов, волков, динго и гибридов волка и собаки. В своей работе, как прямо указывал автор, он руководствовался методом гомологических рядов Вавилова. Подобные работы в краниологии были продолжены (Ильин, 1932), но лишь в последнее время мы стали подходить к разгадке механизма влияния уровня синтеза гормонов на морфологию скелета.

Не менее значительным представляется исследование Дж. Холдейна о гомологиях в окраске шерсти грызунов и хищников (Haldane, 1927). Как мы увидим в дальнейшем, этот пример сейчас можно считать одним из наиболее разработанных, когда мы знаем все этапы передачи генетической информации от гена к признаку.

И тем не менее поголовное увлечение законом гомологических рядов представляется односторонним. Нелишне вспомнить, что появился он в результате анализа многочисленных данных систематики и в первую очередь должен был произвести революцию именно в ней. Образец подобного рода работы дал сам Вавилов в докладе «Линнеевский вид как система» на V Международном ботаническом конгрессе в 1930 г. Однако закон гомологических рядов не оказал сколько-нибудь заметного влияния на практику систематики. Как ботаники, так и зоологи продолжали описывать виды без особых на то оснований, совершая примерно одну и ту же ошибку — считая варьирующий признак вида видовым радикалом (по терминологии Вавилова). К сожалению, эта практика не изжита до сих пор.

Теоретическое осмысление закона гомологических рядов также оставляло в 20-е годы желать лучшего. Именно этим можно объяснить тот факт, что ряд исследователей, в первую очередь Л. С. Берг (1922, переиздание 1977), использовал его для обоснования антидарвинистских концепций. В своей основной работе «Номогенез, или эволюция на основе закономерностей» Берг писал: «Своими наблюдениями и опытами Вавилов проводит идею номогенеза более успешно, чем это делаю я в настоящей работе» (1977, с. 224). Согласно Бергу, обнаружение у разных видов феномена параллельной изменчивости доказывает несостоятельность дарвиновской концепции об изменчивости неопределенной, служащей материалом для естественного отбора. Если же изменения возникают направленно и охватывают массу особей в популяции, отбор перестает быть нужным: «А что если появление вариаций обязано известной закономерности? Тогда отпадает роль случая и вместе с тем естественного отбора» (там же, с. 181).

Следует признать, что хотя у Берга и до сих пор имеются стойкие адепты, его взгляды никогда не были распространены сколько-нибудь широко, особенно в отечественной литературе. Сразу после выхода в свет «Номогенеза» появились обстоятельные критические статьи и книги Н. А. Иванцова, А. М. Никольского, В. И. Талиева, Ю. А. Филипченко и З. М. Козо-Полянского. В данном случае нам интереснее всего знать отношение к номогенетическим концепциям самого Вавилова. Сам творец

СЕРГЕЙ ГАВРИЛОВИЧ НАВАШИН
(1857—1930)

закона гомологических рядов в трактовке параллельной изменчивости не делал ни малейшей уступки антидарвинизму: он четко указывал, что закон гомологических рядов «подтверждает и развивает его (дарвинизм, — *Б. М.*)» (Вавилов, 1932, с. 67).

Кажущееся противоречие между дарвиновской неопределенной изменчивостью и гомологичной объясняется тем, что механизм возникновения гомологий продолжал оставаться неясным. Несмотря на огромные успехи генетики в первые 20 лет нашего века, мы еще не знали ни материальной основы гена, ни путей и способов передачи генетической информации от гена к признаку. Тем не менее смутные, в значительной мере интуитивные прозрения Дарвина сменились в трудах Вавилова четким предвидением, в конечном счете — готовым планом дальнейших исследований. Он был осуществлен уже другими учеными.

Как объяснял Вавилов природу параллельной изменчивости? Из его работ и недавно опубликованных писем становится ясно, что он различал несколько факторов, обусловливающих этот феномен. Первый из них — наследование одинаково измененных генов от общего предка, при жизни Вавилова был уже достаточно хорошо разработан. Следует напомнить, что в эти же годы вышла основополагающая статья С. С. Четверикова (1926), в которой убедительно доказывалось, что все природные популяции, внешне однородные, на самом деле насыщены разнообразными мутациями. Близкородственное размножение и отбор, как блестяще показали исследо-

вания Четверикова и его учеников, переводят скрытые мутации в гомозиготное состояние и выявляют запасы генетической изменчивости. Поэтому гены, определяющие остистость и безостость, озимость и яровость и т. д., имелись уже у общего предка ржи и пшеницы. Из этого вытекает одно обстоятельство, на которое обычно мало обращают внимания. Наследование генетического полиморфизма от вида к виду со всей непреложностью свидетельствует о том, что видообразование — процесс популяционный. Широкое распространение гомологической изменчивости в живой природе — наглядное тому свидетельство. Поэтому из закона гомологических рядов непосредственно вытекает тезис о популяции как элементарной единице эволюционного процесса.

Итак, гомологичные формы генов могут быть унаследованы от общего предка, как об этом говорил еще Дарвин. Однако для объяснения всей совокупности фактов параллельной изменчивости этого недостаточно. Впервые это стало отчетливо ясно после работы ученика Вавилова А. Н. Луткова (1935), получившего рентгеномутантную безлигульную форму ячменя, вполне гомологичную уже известным безлигульным разновидностям других злаков. Это означало, что гомологичные формы генов могут не только наследоваться, но и возникать заново. Много подтверждений подобного рода дало изучение мутантных форм разных видов дрозофил и других организмов.

Однако гомологичная мутация должна возникать с вероятностью, не превышающей вероятности повторной мутации. И если вероятность одной, индивидуальной мутации какого-либо гена 10^{-5}, то гомологичной — $10^{-5} \cdot 10^{-5} = 10^{-10}$. Низкая частота спонтанного мутирования делает процесс возникновения гомологий чрезвычайно редким, почти невозможным событием. Вавилов понимал весомость этого довода и дал ему исчерпывающее для того времени объяснение. Так, он ясно сознавал, что, говоря о гомологичной изменчивости генов, мы обычно подразумеваем под ней такую же изменчивость фенов: «До сих пор мы говорили по существу о фенотипических различиях... Под одинаковой внешностью и в одинаковых условиях могут скрываться иногда разные генотипы» (1935, с. 36). И далее: «Генетические исследования заставляют нас быть более осторожными и не всегда судить по внешнему виду о непременном сходстве генетического порядка» (там же).

Очень ясной становится точка зрения Вавилова в его письме к Г. С. Зайцеву (опубликовано впервые в журнале «Природа», № 4 за 1977 г.): «Что признаки морфологические, равно как и физиологические могут и при внешней однородности быть разнородны генетически, это само собой разумеется... „Признак" есть условная ступень в анализе формы, условно на ней пришлось остановиться» (там же, с. 105).

Вавилов понимал, что параллелизмы в фенотипической изменчивости могут возникать не только в результате действия гомологичных генов, унаследованных от общего предка или возникших независимо. Гомологии в строении фенотипа возникают и в результате действия разных аллелей одного гена и даже разных генов. Однако уровень развития генетики и главным образом феногенетики — науки, изучающей пути передачи генетической информации от гена к признаку, не позволял в этом направлении продвинуться дальше. О различиях гомологий на уровне гена свидетельствовал хотя бы тот факт, что один и тот же признак у одних форм мог быть рецессивным, а у других — доминантным. Но до возникновения молекулярной генетики дальнейший анализ этого феномена был невозможен. Пока же Вавилов ограничился осторожным высказыванием: «...нам представляется вероятной *приложимость закона гомологических рядов в основном и к генотипам*» (1935, с. 39).

Нет сомнения, что исследования в этом направлении дали бы очень многое. Однако изучение закона гомологических рядов в наследственной изменчивости было прекращено почти на двадцать лет. Лишь с 1960 г. начались массовые публикации подобных работ и оказалось, что идеи Вавилова получили широчайшее распространение в генетике. Достаточно привести лишь одно высказывание: «Теоретической основой сравнительной генетики является закон гомологических рядов в наследственной изменчивости, сформулированный Н. И. Вавиловым в 1920 г.» (Фадеева и др., 1980, с. 7). Невозможно изложить все опубликованные в последние 20 лет работы, так или иначе затрагивающие проблему параллельной изменчивости. Остановимся лишь на самых главных и имеющих, по нашему мнению, наибольший интерес.

В свое время Вавилов дал формулу гомологического закона: L (a+ +b+c+d+.....), где a, b, c,... — варьирующие признаки, а L — радикал — признак, отличающий один вид от другого. Как указывал Вавилов, альтернативные разновидностные признаки часто смешивались и смешиваются с признаками видовых радикалов. По данным Синской (1963), возможны случаи, когда близкие виды лишены различающих их радикалов («безрадикальные» виды); такие виды описаны у пырея и ржи.

Существенно расширилось в настоящее время само понятие «признак». Теперь мы характеризуем те или иные формы не только по морфологическим признакам или же особенностям физиологии, но и по наличию конкретных химических веществ. Таковы, например, многочисленные работы по биохимической генетике антоциановых и антоксантиновых пигментов растений (достаточно перечислить объекты исследования — горох и душистый горошек, кукуруза, примула, картофель, шалфей, мак, георгин, гвоздика, львиный зев — список можно увеличить раз в 10). Не менее детально исследовались флавоны растений и меланины животных. Прекрасной моделью изучения гомологической изменчивости на биохимическом уровне оказались и пигменты, окрашивающие омматидии глаз насекомых, в первую очередь дрозофилы (Вагнер, Митчелл, 1958). Особенных успехов добились исследователи генетики ферментов и ряда других белков, после того как были разработаны быстрые и надежные методы разделения аллельных форм белков (изозимов) путем электрофореза в гелях. Литература по этому вопросу необозрима. Важно отметить, что изучение гомологичного полиморфизма белков и других химических веществ имеет первостепенное практическое значение для растениеводства и животноводства, медицины и фармакологии.

Вавилов не проводил четкой границы между феноменами гомологичной и аналогичной изменчивости. В настоящее время в последнюю категорию относят возникновение сходных структур и функций у организмов, не связанных близким родством. Как указывал сам Вавилов, аналогичная изменчивость в отличие от гомологичной обусловливается разными генами, и в случае параллелизма признаков отдаленных семейств и классов не может быть речи о тождественности генов. В эту категорию попадает возникновение сходных жизненных форм у систематически отдаленных групп высших растений, многочисленные случаи конвергенции и мимикрии. Эта проблема анализировалась для высших растений А. И. Куприновым (1960) на примере наличия яровых и озимых экотипов, цветения на первом или втором году жизни, разной формы корнеплодов, суккулентных утолщенных стеблей, насыщенности масел и ряда других. Основным фактором возникновения аналогий А. И. Куприянов полагает элиминацию отбором неудачных генетических комплексов.

Е. Е. Леппик (1969) описал гомологические и аналогические ряды

в эволюции типов цветков. Наиболее интересны так называемые аналогические ряды. Это уже даже не ложная гомология, когда идентичные признаки обусловливаются действием разных генов. Например, цветки спиреи, тысячелистника, бокальчики *Cyathium* и молочая обнаруживают поразительное сходство в своих белых пятичленных цветках и цветкоподобных структурах, но каждая из этих структур образуется из разных органов — соответственно из лепестков, язычковых цветков, соцветий или (у молочая) кроющих листьев обертки. Здесь действуют разные аллели разных генов и фенотипические структуры, несмотря на внешнее сходство, устроены неодинаково, как крылья птерозавров и летучих мышей. Лепик полагает, что сходные типы цветков возникают в неродственных таксонах как приспособление к опылению определенными группами насекомых. Ценно, что автор прямо связывает подобные феномены с отбором. Так, цветки видов, перешедших к анемофилии, теряют яркие части независимо во многих семействах. Наоборот, некоторые осоки Южной и Центральной Америки, вторично ставшие энтомофильными, обретают ложные венчики из покровных листиков.

Все же граница между гомологией и аналогией во многих случаях остается неясной, как и во времена Вавилова. Часто наблюдается смешение феноменов гомологичной и аналогичной изменчивости. Например, ссылка В. А. Красилова (1970) на работы Вавилова в статье, посвященной вопросу о происхождении и гомологии репродуктивных органов цветковых растений, представляется неудачной, тем более что сам автор прямо говорит о негомологичности нуцеллуса спорангию. Можно полагать, что между гомологией, обусловленной наличием идентичных генов, и аналогией лежит обширная область неполной гомологии, обусловливаемой разными аллелями одного гена, и ложной гомологии, причина которой — разные гены с одинаковым фенотипическим эффектом.

Ю. М. Оленов исследовал явление ложной гомологии (фенотипического параллелизма) в природных популяциях дрозофилы (работа его выполнена в 1948 г., но увидела свет в 1965 г.). Исследуя нарушения жилкования крыльев, этот автор показал, что фенотипически сходные изменения имеют в разных линиях неодинаковую генетическую обусловленность. К сходным выводам пришли Гордон с соавторами (Gordon et al., 1939) и Милкман (Milkman, 1960). Аналогичные результаты были получены Олеповым и для самых различных «видимых мутаций», затрагивающих крылья, конечности, щетинки, глаза и абдомен дрозофилы. Был сделан четкий вывод о том, что наиболее частые, массовые, фенотипически сходные или тождественные изменения, обнаруживаемые не только в разных популяциях одного вида, но и у разных видов дрозофил, генетически разнородны даже в пределах одной популяции. Такая ситуация была обнаружена И. Лернером (Lerner, 1954) у кур. Основные гены массовых фенотипических изменений оказались связанными в своем действии с уязвимыми пунктами онтогенеза; от генов, обусловливающих тератологические изменения, они отличаются тем, что проявляются на конечных стадиях развития, не столь резко изменяют фенотип и потому нелетальны. Ложная и неполная гомология чрезвычайно широко распространена в живой природе — от микроорганизмов до человека, и роль ее едва ли не значительнее, чем гомологии истинной.

Возросшая вновь популярность закона гомологических рядов, как ни странно, практически не затронула систематику (так же, как и в предвоенные годы). Причина этого понятна — если принимать закон Вавилова не на словах, нужно в корне изменить самую методологию работы систематика-таксономиста. Можно привести примеры работ последних лет, в которых в качестве новых видов описывались группы особей, порой

не заслуживающих названия даже экоформ. Синтез систематики и сравнительной генетики еще предстоит совершить исследователям в будущем.

Напротив,попытки использовать закон гомологических рядов для обоснования антидарвинистских построений в духе Л. С. Берга продолжаются до сих пор, несмотря на не допускающие произвольной трактовки высказывания Вавилова и огромные успехи генетики, выявившей в конце концов механизмы параллельной изменчивости. Обзор неономогенетических концепций дан К. М. Завадским и А. Б. Георгиевским в статье, предваряющей изданный в 1977 г. сборник трудов Л. С. Берга по теории эволюции. Из последних работ отметим дискуссионную подборку статей С. В. Мейена, Ю. А. Урманцева, В. П. Алексеева и А. К. Скворцова (журнал «Природа», № 9, 1979). Из них к рассматриваемой нами проблеме относится ближе всего работа Урманцева. Этот автор полагает, что как феномен существования параллелизмов, так и практически все явления живой и неживой природы можно объяснить на основе развиваемой им общей теории систем (ОТС). Урманцева не удовлетворяет ни номогенез, ни дарвинизм (тихогенез) по причине их малой эвристичности. Попытки сблизить системный подход и закон гомологических рядов не новы. Еще Л. Берталанффи (Bertalanffy, 1951) оценил закон Вавилова как важное проникновение в основную проблему жизни.

Можно констатировать, что все попытки использовать закон гомологических рядов против дарвинизма или объяснить его с каких-либо иных, неэволюционных позиций, так же как и в 20-е годы, объясняются незнанием механизмов возникновения параллельной изменчивости. Но если 60 лет назад эти механизмы не знал никто, то теперь положение существенно изменилось. Рассмотрим, опираясь на факты современной генетики, пути возникновения гомологий. Наиболее обоснованным выглядит первый путь возникновения гомологий — унаследование их от общего предка. Наличие таких гомологий «определяется генетическим единством эволюционного процесса и происхождения, родством» (Вавилов, 1935, с. 46). Огромный материал, в первую очередь по полиморфизму белковых молекул, накопленный за последние 20 лет, позволяет утверждать, что такой путь возникновения истинных, по нашей терминологии, параллелизмов распространен весьма широко. Наиболее наглядный тому пример — существование идентичных аллелей у человека и человекообразных обезьян. Практически нет ни одной исследованной в этом отношении группы, где не были бы обнаружены подобные явления. В процессе эволюции скрытая в генофондах популяций изменчивость, переходя в гомозиготное состояние, выявляется в признаках фенотипов. Главным образом это происходит в результате близкородственного размножения. Однако в последние годы советские генетики из Новосибирска во главе с Д. К. Беляевым обнаружили иной путь выявления в фенотипе скрытой генетической изменчивости (Беляев, 1974, 1979). При доместикации серебристо-черных лисиц наряду с изменением поведения наблюдались существенные изменения в физиологических и морфологических признаках; многие из этих изменений были гомологичны признакам пород домашних собак (подробнее см. гл. 16).

Так как основным фактором этого процесса был жесткий отбор при практическом отсутствии гибридинга и частота возникновения гомологий на два-три порядка превышала частоту спонтанного мутирования, следует принять, что использованная форма отбора (дестабилизирующий отбор) привела к изменению степени доминантности генов. Прежде рецессивные аллели стали проявляться в фенотипе, будучи в гетерозиготном состоянии. Новосибирские генетики справедливо связывают это явление с селективными наследственными изменениями гормональной регуляции в оси

гипоталамус—аденогипофиз—щитовидная железа, надпочечники и половые железы, продуцирующие периферические гормоны. Уже накоплено немало фактов, свидетельствующих о том, что гормоны — важнейшие регуляторы функций генетического аппарата. Селекция на доместикационный тип поведения достоверно изменила не только концентрацию гормонов надпочечников и половых стероидных гормонов, но и вызвала существенные изменения нейрохимических характеристик некоторых отделов мозга (гипоталамус, средний мозг и гиппокамп). По-видимому, аналогичные процессы происходили и раньше, при доместикации диких предков собак, рогатого скота и лошадей.

Возникают ли истинные гомологии, т. е. идентичные аллели одного гена, независимо друг от друга? Подобные случаи, например при обратных мутациях, описаны, однако достоверно доказаны лишь для микроорганизмов (см. обзор: Воронцов, 1967). Чаще, однако, возврат к «дикому типу», столь характерный для гомологичной изменчивости, обусловлен супрессорными мутациями.

По-видимому, несравненно бо́льшую роль в возникновении фенотипических гомологий играют гомологии, в генетическом отношении неполные (разные мутации одного гена) и ложные (мутации разных генов с одинаковым фенетическим эффектом). Хорошим примером может быть метаболический путь синтеза гистидина (Эймс, 1965). Эта аминокислота у *Salmonella typhimurium* образуется из фосфорибозилпирофосфата и АТФ при помощи десяти ферментов, действующих последовательно. Очевидно, мутация в каждом звене, приводящая к синтезу дефектного фермента, должна вызывать один и тот же фенотипический признак — потребность в гистидине. Известно свыше тысячи his-мутантных штаммов этой бактерии, что означает существование в среднем не менее 100 аллелей каждого гистидинового гена, фенотипически действующих одинаково. Метаболизм гистидина в общих чертах стандартен для всей природы, и возникновение гомологической изменчивости представляется неизбежным. Ясно, однако, что львиная доля этих фенетических гомологий генетически неполная или ложная.

Когда мы переходим к высшим организмам, где каждый признак фенотипа является следствием действия многих генов, определяющих его как последовательно, так и параллельно, значение неполной или ложной гомологии еще более возрастает. Так, Вавилов упоминал о чрезвычайно широком распространении бесхлорофилльных растений и полуальбиносов, у десятков форм в самых разнообразных семействах. Теперь это не представляется удивительным, так как хлорофилл-белково-липоидный комплекс возникает в 16 этапов, каждый из которых контролируется ядром или ДНК хлоропласта (Насыров, 1975). Любая мутация на любом из этих этапов приводит к возникновению того или иного хлорофилльного мутанта. Становится ясной и широко распространенная гомологичность жизненных форм и «экологических типов» растений. В формировании общего габитуса растения важную роль играют ростовые вещества — фитогормоны (гиббереллины, ауксины и цитокинины). C_{19}-гиббереллины синтезируются из ацетата в 13 этапов, контролируемых генетически, ауксин (β-индолилуксусная кислота) — из шикимовой кислоты в 6 этапов, столь же сложен путь синтеза цитокининов. Поэтому возникновение гомологических форм, таких как гиганты и карлики, в том случае когда условия внешней среды этому благоприятствуют, становится практически неизбежным.

Не меньше подобных примеров можно привести из мира животных. На наших глазах быстро возникает новая отрасль науки — биохимическая фенетика. Мы уже упоминали о гомологичных изменениях, обусловлен-

ных нарушениями в работе гормональной оси организма позвоночных. Все признаки акромегалии, акромикрии, хондродистрофии, изменения пигментации высокогомологичны для всех позвоночных. Это же можно сказать и об особенностях окраски покровов и глаз животных (Медников, 1981).

Нужно признать, что молекулярные генетики, выполняя десятки и сотни работ на подобные темы, уже не связывают их с расшифровкой механизма гомологической изменчивости, с именем Вавилова. Это позволяет в свою очередь теоретикам, склоняющимся к номогенезу и иным формам телеологического истолкования процесса эволюции, говорить о загадочности возникновения параллелизмов и о несоответствии их дарвиновскому положению о неопределенной изменчивости. Мы видим, что для последнего нет никаких оснований. Советская генетика может по праву гордиться тем, что Вавилов, развивая идеи предшественников, в первую очередь Дарвина, создал закон, который уже свыше 60 лет развивается, удивительно логично вписываясь в новые отрасли науки о живом. Роль закона гомологических рядов в наследственной изменчивости в генетике по-прежнему остается первостепенной. Как подчеркивали докладчики пленарного заседания XIV Международного генетического конгресса, специально посвященного вавиловскому наследию, значение его будет только возрастать.

ГЛАВА 8. ПОПУЛЯЦИОННО-ГЕНЕТИЧЕСКИЕ ИССЛЕДОВАНИЯ ФАКТОРОВ ЭВОЛЮЦИИ

Возникновение экспериментальной генетики популяций связывают с выходом в свет работы С. С. Четверикова «О некоторых моментах эволюционного учения с точки зрения современной генетики» (1926). В ней дано глубокое обоснование менделевских закономерностей наследования на популяционном уровне и проанализирована роль элементарных факторов эволюции.

Формирование генетики как науки в начале XX в. оказало революционизирующее влияние на развитие всей биологии. Оно повлекло за собой пересмотр важнейших понятий и представлений. Однако такой пересмотр проходил нелегко и породил немало ошибочных взглядов, впоследствии оставленных.

За первую четверть века своего существования генетика накопила огромное число данных о закономерностях наследования. Для многих альтернативных признаков были подтверждены правила Менделя и доказана их генная обусловленность. Все это привело к широкому признанию структурных основ наследственности, хотя признание хромосомной теории и линейного расположения генов в хромосомах произошло не сразу. Лишь в 20—30-х годах благодаря дальнейшим успехам генетики и цитогенетики хромосомная теория получила неоспоримые доказательства и стала рассматриваться как одно из крупнейших научных завоеваний XX в.

В середине 20-х годов среди биологов не было единства во взглядах по кардинальным вопросам эволюции. На формирование эволюционных воззрений генетиков в первой четверти XX в. большое влияние оказали де Фриз, В. Иоганнсен, В. Бэтсон, Я. Лотси, Т. Морган, Ю. А. Филипченко. Однако система их представлений во многом отличалась от представлений ученых других биологических специальностей.

В книге «Эволюционная идея в биологии», изданной в 1923 г., Филипченко указывает на четыре основные проблемы, стоявшие перед эволюционной теорией: «1) эктогенез или автогенез; 2) какова роль в процессе эволюции подбора; 3) каково значение для эволюции мутаций и комбина-

ций; 4) достаточны ли известные в настоящее время факторы для объяснения всего хода эволюционного процесса» (1977, с. 176).

Ответы на эти вопросы Филипченко формулирует таким образом, что предпочтение в качестве основного фактора эволюции он отдает явлению мутаций, «...ибо только этим путем и возникают новые наследственные свойства. Когда изменение уже совершилось, начинают действовать и факторы второго порядка: образование новых комбинаций и подбор» (там же, с. 190). Книгу Филипченко заканчивает следующими словами: «До синтеза еще далеко... Дать в настоящее время вполне законченную теорию эволюции, которая имела бы такой же успех, как в свое время теория Дарвина, по-видимому, невозможно. И только подход к этому важнейшему для нас и теперь вопросу с различных сторон позволит нам продвинуться в его решении дальше с той точки, на которой мы стоим в настоящее время» (там же, с. 210).

Четвериков в работе, появившейся одновременно со вторым изданием книги Филипченко (1926), изложил существенно иные взгляды и наметил программу исследований, реализация которой спустя полтора-два десятка лет составила одну из основ синтетической теории эволюции. Система взглядов Четверикова представляла собой новый шаг в развитии эволюционного учения. В противоположность подавляющему большинству генетиков того времени, говоривших о примате генетики над теорией Дарвина, Четвериков писал: «Дарвинизм... получил в лице менделизма совершенно неожиданного и мощного союзника» (1968, с. 156).

НАЧАЛЬНЫЙ ЭТАП ЭКСПЕРИМЕНТАЛЬНОЙ ГЕНЕТИКИ ПОПУЛЯЦИЙ
Работы С. С. Четверикова и его сотрудников

Уже в начале своей статьи 1926 г. Четвериков провозгласил, что к вопросам изменчивости, борьбы за существование, естественного отбора нужно подойти, основываясь лишь на твердых законах генетики.

Многие биологи отрицали эволюционное значение мутационного процесса, полагая, что мутации (геновариации, по терминологии Четверикова) возникают лишь в искусственных условиях, а само их появление есть процесс тератологический. По утверждению же Четверикова, подавляющее большинство мутаций вредно, однако редких, регулярно возникающих, полезных мутаций вполне достаточно, чтобы обеспечить исходный материал для эволюции на основе действия естественного отбора. Четвериков выступил против мнения, что мутационный процесс затрагивает якобы только второстепенные особенности организмов, что он скользит по поверхности видовых признаков, тогда как наследственная изменчивость родовых признаков имеет какую-то иную основу. Мутации, по Четверикову, могут выступать как материал для действия отбора лишь постольку, поскольку они способны изменять решительно все части организма.

Естественным состоянием популяций является свободное скрещивание. В самом механизме свободного скрещивания заложен аппарат, стабилизирующий частоты генотипических классов особей в популяции. Математически это было доказано Г. Харди (Hardy, 1908). В результате вновь возникающие рецессивные мутации не исчезают из состава популяции, а сохраняются. «...Вид, как губка, впитывает в себя гетерозиготные геновариации, сам оставаясь при этом все время внешне (фенотипически) однородным», — писал Четвериков (1968, с. 147). Отсюда перед экспериментаторами вставала вполне конкретная задача оценки скрытой наследственной изменчивости природных популяций. Эта задача остается одной из центральных задач популяционной генетики и по настоящее время.

Четвериков обращает внимание на другой важный фактор эволюции — на значение численности популяции в отношении ее генотипической изменчивости. Об этом он писал еще в 1905 г. в работе «Волны жизни». Многочисленные популяции имеют больше шансов на возникновение в них геновариаций. В малочисленных же популяциях большая вероятность появления геновариаций в гомозиготном состоянии. Утверждением о связи между численностью популяций и изменением ее генетической структуры Четвериков в какой-то мере предвосхитил проблему генетико-автоматических процессов (генетического дрейфа), четко сформулированную пять лет спустя Д. Д. Ромашовым и Н. П. Дубининым в нашей стране и С. Райтом в США.

Большое значение Четвериков придавал изоляции как фактору видообразования. Изоляция в условиях процесса непрерывного накопления геновариаций становится сама по себе причиной внутривидовой дифференциации. Он выделил несколько ее форм: географическая, или пространственная изоляция, изоляция во времени, экологическая изоляция; наконец, половое разобщение, выражающееся в различии инстинктов, в физиологии оплодотворения, в жизнеспособности и плодовитости гибридного потомства. Данная классификация изолирующих механизмов в своей основе утвердилась затем в генетике и эволюционной теории (Dobzhansky, 1937a). Четвериков обратил внимание на особое положение биотопов, находящихся на границе распространения вида. Борьба за существование в них должна проходить наиболее интенсивно. Это обстоятельство, а также краевое положение таких сообществ должны благоприятствовать проявлению наследственных изменений и дифференциации популяций.

Следующий раздел своей работы Четвериков посвящает естественному отбору. Он придает ему гораздо большее значение, чем многие его коллеги-генетики, и рассматривает в качестве одного из основных факторов эволюции. Четвериков особо подчеркивает активную, творческую роль отбора: «...благодаря деятельности свободного скрещивания и отбора в условиях менделевской наследственности каждое даже самое слабое улучшение в организме имеет определенный шанс распространиться на всю массу индивидов, составляющих свободно скрещивающееся сообщество (вид)» (1968, с. 155—156). В результате этого процесса вид приобретает фенотипическое однообразие; если же отбор на каком-то этапе прекращает свое направленное действие, вид становится полиморфным по данному признаку. В качестве примера направленного действия отбора Четвериков рассматривает распространение меланистических форм пядениц в европейских популяциях и оценивает этот факт как живую страничку адаптивного эволюционного процесса. Эта оценка подтвердилась в дальнейшем тщательными исследованиями английских авторов (Ford, 1940; Kettlewell, 1961, и др.). Указанная Четвериковым проблема переходного полиморфизма в 40—50-х годах выдвинулась на одно из центральных мест в популяционной генетике, что еще раз свидетельствует о его глубоком научном предвидении.

В последнем разделе своей статьи Четвериков ставит вопрос о генотипической среде: «Каждый ген действует не изолированно, не независимо от всего генотипа, а действует, проявляет себя внутри него, в связи с ним. Один и тот же ген будет проявлять себя различно в зависимости от того комплекса других генов, которым он окружен. Для него этот комплекс, этот генотип будет той генотипической средой, в обстановке которой он внешне себя проявляет» (1968, с. 164). Благодаря явлениям плейотропии и взимодействия генов создается целостная организация генотипа, отработанная действием отбора.

Классический труд Четверикова (1926 г.) был переведен на англий-

МИХАИЛ СЕРГЕЕВИЧ НАВАШИН
(1896—1966)

ский язык лишь в 1961 г. Однако его идеи оказали большое влияние на развитие популяционной генетики. Под их влиянием сложились крупнейшие зарубежные школы в Германии и США. Четвериков вместе с Р. Фишером, Дж. Холдейном и С. Райтом по праву признан основоположником популяционной генетики. В своей работе он опирался на большую помощь и поддержку со стороны выдающегося биолога Н. К. Кольцова, который пригласил его руководить отделом генетики в Институт экспериментальной биологии.

Первыми сотрудниками Четверикова стали Д. Д. Ромашов, А. И. Сушкина-Четверикова, Н. В. и Е. А. Тимофеевы-Ресовские, а несколько позднее Б. Л. Астауров, Е. И. Балкашина, Н. К. Беляев, С. М. Гершензон, А. Н. Промптов, П. Ф. Рокицкий и С. Р. Царапкин. Они впервые в нашей стране приступили к систематическим исследованиям наследственной изменчивости видов рода *Drosophila*. В работу были включены сначала местные виды — *D. phalerata, D. transversa, D. vibrissina, D. obscura, D. funebris*, а затем и *D. melanogaster*. Исследования проводились в двух направлениях — по частной генетике и феногенетике, а с лета 1925 г. в плане популяционной генетики.

Влияние генетических и средовых факторов на изменчивость проявления мутаций Abdomen abnormale и Radius incompletus у *Drosophila funebris* изучено Ромашовым (1925) и Тимофеевым-Ресовским (1925). Особое значение имела вторая работа, в которой были введены генетиче-

ские понятия пенетрантности и экспрессивности, означающие частоту появления и степень выражения мутантного признака. Укажем еще на исследования у *D. melanogaster* изменчивости нового класса гомеозисных мутаций, вызывающих замену одного органа на другой (Астауров, 1927; Балкашина, 1929). Таким образом, Четвериков при разработке концепции генотипической среды опирался на ценный экспериментальный материал, полученный в его лаборатории.

Популяционно-генетический анализ был осуществлен на выборках дрозофил из подмосковных популяций в районе Звенигорода и на выборке мушек *D. melanogaster*, собранных Гершензоном и Рокицким летом 1926 г. в популяции поселка Геленджик (Северный Кавказ). Основной метод анализа — инбридинг. В потомстве инбредных линий, закладываемых из природных популяций, учитывали выщепление классов особей, гомозиготных по рецессивным видимым мутациям. Наличие такого выщепления свидетельствовало о гетерозиготном состоянии одной из родительских особей — родоначальниц инбредной линии. Был осуществлен огромный объем экспериментальной работы. Только из популяции «Геленджик» проанализировано инбредное потомство 239 самок, выловленных в природе. На этом материале обнаружилось генетическое разнообразие по 32 различным локусам. Мутационная изменчивость затрагивала самые разнообразные морфологические особенности дрозофилы. В полной мере подтвердилась мысль Четверикова, что вид, как губка, впитывает в себя рецессивные геновариации, остающиеся в скрытом состоянии. К сожалению, результаты этой работы нашли лишь очень скупое отражение в виде тезисов докладов на V Генетическом конгрессе в Берлине (Четвериков, 1928б) и на III съезде зоологов, анатомов и гистологов в Ленинграде (Четвериков, 1928а).

Следующей по времени выполнения была работа Тимофеевых-Ресовских (1927) на берлинской популяции *D. melanogaster*. В ней проанализировано 80 инбредных линий и получены аналогичные результаты. Материалы по популяционно-генетическому анализу *D. funebris* подытожили Балкашина и Ромашов (1929, 1930, 1931). Ими же опубликована сводка еще по трем видам — *D. phalerata*, *D. transversa* и *D. vibrissina*, в которую включены экспериментальные данные Астаурова и Беляева (Балкашина, Ромашов, 1935). Наконец, результаты популяционно-генетических исследований на *D. obscura* обобщил Гершензон (1934). Помимо подтверждения основного факта высокой концентрации рецессивных мутаций в природных популяциях, авторы этих работ (Балкашина, Ромашов, 1935) пришли к заключению о существовании «фенотипического параллелизма» наследственной изменчивости у разных видов. Ими было показано, что изменчивость в роде *Drosophila* представляет собой не беспорядочный, а определенным образом направленный и ограниченный процесс. Этот вывод они сделали в соответствии с концепцией Вавилова о гомологических рядах наследственной изменчивости.

В начальном периоде развития экспериментальной генетики популяций проводились исследования геногеографии и генофонда местных пород сельскохозяйственных животных, которые в конце 20-х—начале 30-х годов осуществлялись в широких масштабах под руководством А. С. Серебровского. Начиная с 1927 г. Серебровский опубликовал ряд работ по генетике популяций кур Дагестана, Армении и других районов нашей страны (Серебровский, 1927, 1935). Он рассмотрел пути распространения нормальных и мутантных аллелей от центра их возникновения в связи с действием отбора, миграции и других факторов, влияющих на генетическую структуру популяций. Важные работы по частной генетике и генетике популяций овец и крупного рогатого скота опубликовали его уче-

ники Б. Н. Васин (1928, 1929) и О. А. Иванова (1931). Эти исследования проводились параллельно с крупномасштабными работами Вавилова по изучению центров происхождения и геногеографии культурных растений.

Таким образом, уже в первый период существования экспериментальной генетики популяций возникли все необходимые предпосылки для ее успешного развития. Основополагающую роль при этом сыграли отечественные школы Четверикова, Вавилова, Серебровского.

РАЗВИТИЕ ПОПУЛЯЦИОННОЙ ГЕНЕТИКИ В 30—40-х ГОДАХ

В начале 30-х годов появились работы Ромашова и Дубинина, в которых давалась новая трактовка популяционно-генетических явлений и роли элементарных факторов эволюции (Дубинин, 1931, 1932; Ромашов, 1931; Дубинин, Ромашов, 1932). В своем анализе они опирались на результаты популяционно-генетических исследований Четверикова и его учеников и на собственные экспериментальные данные. Кроме того, они осуществили специальные статистические эксперименты, преследовавшие цель моделирования динамики генных частот в популяциях под действием случайных факторов. Наряду с признанием мутаций и отбора как эволюционных факторов авторы постулировали существование еще одного фактора перестройки генетической структуры популяций, названного ими «генетико-автоматическими процессами». Взаимодействие между этими факторами они представляли следующим образом: «Вновь возникающие мутации тотчас же вовлекаются в сложное движение генного материала внутри вида, причина которого неотъемлема от самого факта размножения... Все сложное движение особей внутри вида, понимаемое в самом широком смысле этого слова, прямо отражается на генетическом строении вида и на судьбе единично возникающих мутаций. Всю эту группу важнейших процессов, анализ которых может быть проведен, исходя из положений теории вероятности, и которые протекают в основном вне прямой зависимости от действия естественного отбора, мы предложили назвать генетико-автоматическими процессами» (Дубинин, Ромашов, 1932, с. 53—54). И далее: «Только на основе итога прохождения генетико-автоматических процессов может, как правило, начаться действие естественного отбора» (там же, с. 54).

Близкие представления в те же годы развивали в Англии Фишер (Fisher, 1930) и в США Райт (Wright, 1931). Процесс изменения генных частот под действием случайных (стохастических) факторов был назван Райтом «генетическим дрейфом». Этот термин, эквивалентный понятию генетико-автоматических процессов, утвердился в мировой литературе.

Концепции, выдвинутые Дубининым и Ромашовым, а также Фишером и Райтом, вызвали острые дискуссии, которые не утихают и в настоящее время. Та последовательность событий, которая казалась указанным авторам вполне очевидной: мутационный процесс—генетический дрейф—отбор, теперь представляется иной. Накопился материал, свидетельствующий об апробации многих мутаций отбором непосредственно после их возникновения. Выяснены существенные механизмы поддерживания генетического груза мутаций в популяции. Да и самому генетическому дрейфу отводится теперь многими генетиками роль более скромная, чем та, которую ему первоначально приписывали.

В 1930 г. Дубинин с сотрудниками приступили к систематическому изучению наследственной гетерогенности природных популяций *Drosophila melanogaster*. Работа продолжалась 11 лет. Было обследовано 14 природных популяций. При этом пришлось проанализировать более

2×10^7 особей. Это было самое крупное популяционно-генетическое исследование 30-х годов. При его постановке и осуществлении авторы исходили из идей, развитых Дубининым и Ромашовым в 1931—1932 гг. Основные результаты этой работы были подытожены Дубининым в ряде статей (Дубинин и др., 1934а, 1934б, 1937, 1940), а также в его монографии «Эволюция популяций и радиация», написанной в 1948 г., но увидевшей свет в 1966 г.

Был использован метод количественного учета разных типов мутаций, заключающийся в изогенизации отдельных аутосом с помощью специальных тестерных линий, несущих инверсии и доминантные маркеры. Учитывались также рецессивные сцепленные с полом мутации. Анализ обширного экспериментального материала полностью подтвердил вывод Четверикова о насыщенности природных популяций морфологическими мутациями. Однако исследователи пошли дальше. Впервые было доказано широкое распространение в популяциях мутаций, изменяющих жизнеспособность — летальных, полулетальных, субвитальных. Частота встречаемости таких мутаций составляла десятки процентов. При этом авторы констатировали межпопуляционные различия, а также изменения концентрации мутаций в одних и тех же популяциях по годам (см. таблицу). Причину подобных изменений первоначально приписывали почти исключительно генетико-автоматическим процессам. «...За строение зоны эволюционной наследственной пластичности вида, за судьбу и историю экогенотипов в основном ответственны генетико-автоматические процессы» (Дубинин и др., 1934а, с. 198). Через несколько лет точка зрения Дубинина существенно изменилась. В статье «Дарвинизм и генетика популяций» он писал: «Соотношение отбора и генетико-автоматических процессов зависит от величины популяции, в которой они осуществляются. В обширных популяциях отбор определяет историю и судьбу

Частота рецессивных аутосомных мутаций в популяциях (по: Дубинин, 1966)

Район популяции	Год исследования	Число изученных природных хромосом	Частота видимых мутаций во второй и частично в третьей хромосомах		Частота летальных мутаций во второй хромосоме	
			число	%	число	%
Ессентуки	1931	374	78	26.6	20	9.6
	1932	240	25	15.8	15	12.4
Пятигорск	1931	162	16	14.0	8	9.8
	1932	284	35	25.2	11	6.7
Орджоникидзе	1931	322	35	15.8	32	16.1
	1932	304	6	5.2	13	11.3
Гора Машук	1931	360	103	33.1	19	8.8
	1932	356	30	13.8	15	8.4
Ереван	1931	204	25	19.8	16	15.6
	1932	162	5	3.9	7	5.6
Кисловодск	1931	288	68	34.0	13	7.6
Батуми	1931	202	23	18.6	14	10.6
Дилижан	1931	184	0	0	—	—
Тамбов	1931	240	44	31.6	—	—
Армавир	1932	84	22	31.3	9	21.4
Геленджик	1933	877	226	13.8	70	7.9
	1934	616	470	43.5	78	12.6
	1935	797	410	27.9	70	8.7
Симферополь	1938	510	14	3.8	149	29.2
	1939	694	49	9.1	155	22.3
Сочи	1938	263	2	0.9	69	26.6
Кутаиси	1939	480	45	15.3	187	38.9

подавляющего большинства мутационных изменений. В малых популяциях эволюционные изменения иногда могут происходить против давления отбора» (1940, с. 292).

В конце 30-х годов в исследования мутационного процесса в природных популяциях дрозофилы интенсивно включились ленинградские генетики. Г. Д. Муретов (1939, 1941) обратил внимание на широкое распространение в популяциях так называемых малых мутаций, лишь слегка понижающих или, наоборот, повышающих жизнеспособность своих носителей. Последние образуют хотя и более редкую, но регулярно встречающуюся категорию мутаций. Физиологическим малым мутациям принадлежит особенно важная эволюционная роль в качестве материала для действия отбора. Р. Л. Берг (1938) обнаружила насыщенность популяций *D. melanogaster* мутациями стерильности. Эти мутации затрагивают или оба пола, или один из них. Особенно часто встречались мутации, вызывающие стерильность самок. Парадоксальный факт адаптивного преимущества гетерозигот по ряду летальных мутаций, выделенных из природы, установила Р. А. Мазинг (1938, 1939). Это явилось одним из первых свидетельств существования моногенного гетерозиса, которому впоследствии была отведена важная роль в поддержании генетической структуры популяций (Dobzhansky, 1951; Lerner, 1954).

Ю. М. Оленов с сотрудниками (1937; 1939) и Р. Л. Берг (1938, 1942б) получили экспериментальные данные, указывающие на межпопуляционные различия по мутабильности. Прямым доказательством генетического контроля мутабильности явилось выделение этими авторами, а также другими исследователями высокомутабильных линий мух из природных популяций (Шапиро, Волкова, 1938; Тиняков, 1939). Берг (1942б) выдвинула концепцию, согласно которой отбор контролирует межпопуляционные различия по важнейшим генетическим параметрам, таким как концентрация и частота возникновения мутаций и степень их доминирования. В изолированных популяциях при отсутствии межпопуляционной конкуренции происходит стабилизация нормальных аллелей и доминантность повышается. Одновременно коррелятивно снижается мутабильность. При наличии межгрупповой конкуренции между неполно изолированными популяциями выгодной оказывается высокая мутабильность, которая увеличивает пластичность таких популяций. А для очистки от множества вредных мутаций вступает в действие механизм понижения доминантности нормальных аллелей.

Важные и оригинальные исследования генетической структуры природных популяций *D. melanogaster* были выполнены в конце 30-х годов на Украине Гершензоном (1939, 1941б). Гершензон впервые осуществил полную гомозиготизацию выделенных из природы линий мух и дал тем самым точную оценку концентрации летальных мутаций и мутаций стерильности (рис. 1). Он привлек внимание к широкому распространению в популяциях доминантных и полудоминантных мутаций. В отличие от рецессивных доминантные мутации у дрозофилы охватывают ограниченный круг морфологических изменений. Они характеризуются низкой пенетрантностью и колеблющейся экспрессивностью. Оба эти свойства сильно зависят от генов-модификаторов и легко могут быть сдвинуты искусственным отбором. По мнению Гершензона, именно доминантные и полудоминантные мутации, а отнюдь не рецессивные, служат материалом для эволюционных преобразований. Рецессивные мутации, если они выщепляются в гомозиготном состоянии, в подавляющем большинстве случаев снижают жизнеспособность и плодовитость. В то же время доминантные мутации сразу после своего возникновения подпадают под действие отбора. Сама способность к доминированию отрабатывается в ходе

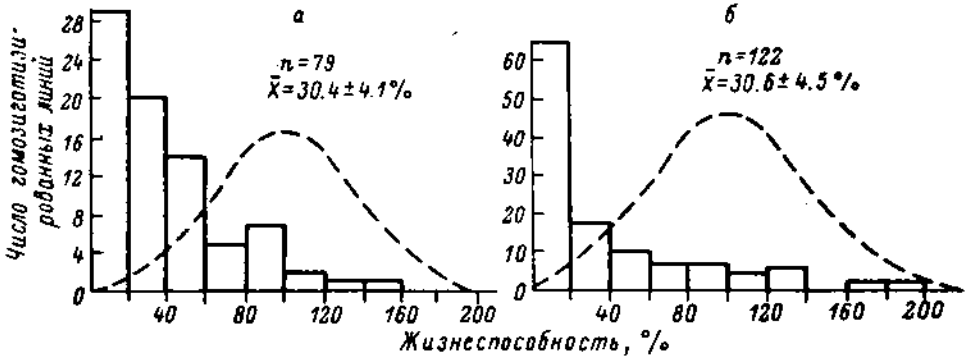


Рис. 1. Частота гомозиготизированных линий, выделенных из природной популяции *Drosophila melanogaster* и различающихся по жизнеспособности.

Пунктир — теоретическое распределение негомозиготизированных линий. *n* — число линий, *x* — средняя жизнеспособность, *а* и *б* — две временные повторности эксперимента (по: Гершензон, 1979).

эволюции. Если доминантная мутация вредна для организма, она тотчас же будет элиминирована, если она окажется полезной, отбор будет стремиться распространить ее на всю популяцию.

Подводя итог первому этапу изучения наследственной гетерогенности природных популяций, Дубинин писал: «По-новому оказалось возможным поставить экспериментальное исследование значения мутационного процесса и особенностей естественного отбора в природных популяциях. Новым конкретным смыслом наполнилась проблема гетерозиготности и гомозиготности в популяциях диких видов; как правило, общая жизнеспособность и приспособленность у гетерозиготных особей дрозофилы оказались выше, чем у особей гомозиготных по большой аутосоме или по всему генотипу. Были открыты те широчайшие источники вредных последствий для инбридинга, которые столь часто наступают при родственном размножении как диких форм, так и культурных пород и сортов, представляющих собой популяции» (1940, с. 279).

В конце 30-х годов началась разработка нового важного раздела популяционной генетики — исследование генетического полиморфизма популяций. Полиморфизм был определен английским генетиком Е. Фордом (Ford, 1940) как устойчивое сосуществование в популяции двух или более морфофизиологически различимых форм. Само это явление было известно уже давно. Однако в 30—40-х годах были выполнены исследования, которые помогли раскрыть механизмы поддержания популяционного полиморфизма. Тимофеев-Ресовский (1940б) опубликовал работу, содержавшую результаты многолетних наблюдений за сезонной динамикой черных и красных форм в одной и той же популяции божьей коровки *Adalia bipunctata*. Из года в год наблюдалась сходная картина: летом лучше выживали черные жуки (доминантные), а зимой красные (рецессивные). Такой результат был объяснен попеременным действием естественного отбора в пользу то одного, то другого класса особей в зависимости от сезона. Похожие данные были получены Гершензоном (1946) на хомяке *Cricetus cricetus*. Природные популяции хомяков часто содержат высокий процент меланистов. Черная окраска — доминантный признак, пестрая — рецессивный. В большинстве популяций количество меланистов резко снижалось за лето и очень возрастало за зиму (рис. 2). Тип полиморфизма, связанный с изменением условий среды во времени и пространстве, с существованием вида в различных экологических ни-

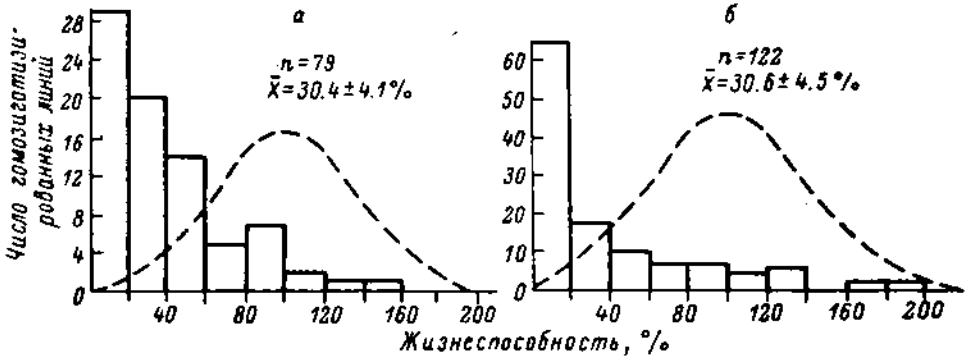


Рис. 1. Частота гомозиготизированных линий, выделенных из природной популяции *Drosophila melanogaster* и различающихся по жизнеспособности.

Пунктир — теоретическое распределение негомозиготизированных линий. *n* — число линий, *x* — средняя жизнеспособность, *а* и *б* — две временные повторности эксперимента (по: Гершензон, 1979).

эволюции. Если доминантная мутация вредна для организма, она тотчас же будет элиминирована, если она окажется полезной, отбор будет стремиться распространить ее на всю популяцию.

Подводя итог первому этапу изучения наследственной гетерогенности природных популяций, Дубинин писал: «По-новому оказалось возможным поставить экспериментальное исследование значения мутационного процесса и особенностей естественного отбора в природных популяциях. Новым конкретным смыслом наполнилась проблема гетерозиготности и гомозиготности в популяциях диких видов; как правило, общая жизнеспособность и приспособленность у гетерозиготных особей дрозофилы оказались выше, чем у особей гомозиготных по большой аутосоме или по всему генотипу. Были открыты те широчайшие источники вредных последствий для инбридинга, которые столь часто наступают при родственном размножении как диких форм, так и культурных пород и сортов, представляющих собой популяции» (1940, с. 279).

В конце 30-х годов началась разработка нового важного раздела популяционной генетики — исследование генетического полиморфизма популяций. Полиморфизм был определен английским генетиком Е. Фордом (Ford, 1940) как устойчивое сосуществование в популяции двух или более морфофизиологически различимых форм. Само это явление было известно уже давно. Однако в 30—40-х годах были выполнены исследования, которые помогли раскрыть механизмы поддержания популяционного полиморфизма. Тимофеев-Ресовский (1940б) опубликовал работу, содержавшую результаты многолетних наблюдений за сезонной динамикой черных и красных форм в одной и той же популяции божьей коровки *Adalia bipunctata*. Из года в год наблюдалась сходная картина: летом лучше выживали черные жуки (доминантные), а зимой красные (рецессивные). Такой результат был объяснен попеременным действием естественного отбора в пользу то одного, то другого класса особей в зависимости от сезона. Похожие данные были получены Гершензоном (1946) на хомяке *Cricetus cricetus*. Природные популяции хомяков часто содержат высокий процент меланистов. Черная окраска — доминантный признак, пестрая — рецессивный. В большинстве популяций количество меланистов резко снижалось за лето и очень возрастало за зиму (рис. 2). Тип полиморфизма, связанный с изменением условий среды во времени и пространстве, с существованием вида в различных экологических ни-

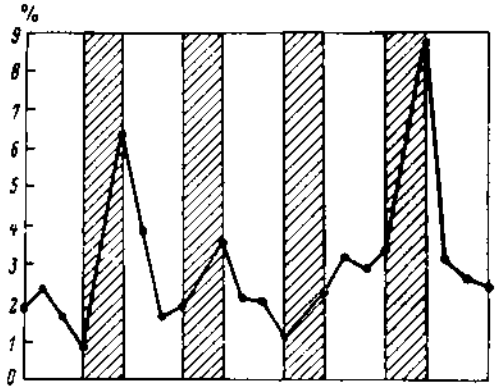


Рис. 2. Снижение частоты черных хомяков (%) в природных популяциях в летний период (*не заштриховано*) на протяжении пяти лет (по: Гершензон, 1979).

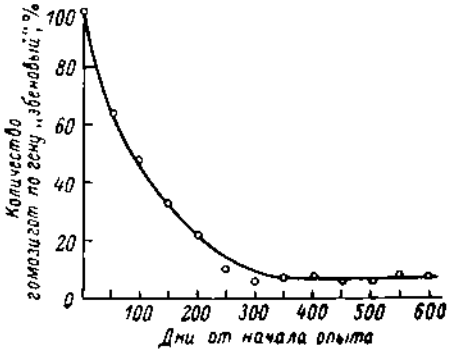


Рис. 3. Изменение процента мух, гомозиготных по гену ebony в модельной популяции *Drosophila melanogaster* (по: Тимофеев-Ресовский и др., 1969).

шах, был назван впоследствии адаптационным полиморфизмом (Тимофеев-Ресовский и др., 1969).

В случае гетерозиготного полиморфизма имеет место отбор в пользу гетерозигот. Теоретическое обоснование гетерозиготного полиморфизма дал еще в 1922 г. Р. Фишер (Fisher, 1922). Затем Ф. Л'Еритье и Ж. Тессье (L'Heritier, Teissier, 1933, 1936) провели серию экспериментов на модельных популяциях дрозофилы. В отношении некоторых мутаций, в частности ebony (черное тело), авторы наблюдали установление с какого-то момента состояния равновесия, при котором дальнейшего изменения частот генотипических классов не происходит. Подобный результат, как было предсказано Фишером, должен получаться в случае превосходства гетерозигот над обеими гомозиготами для одной пары аллелей (рис. 3). В природных популяциях плодовых мушек гетерозиготный полиморфизм, как уже упоминалось, был продемонстрирован Мазингом (1938, 1939) для ряда летальных мутаций. Наиболее полные и яркие результаты в исследовании гетерозиготного полиморфизма дало изучение инверсионного полиморфизма в популяциях двукрылых. Разработка данной проблемы заняла одно из центральных мест в популяционной генетике в 40—50-х годах.

Широкое распространение структурной изменчивости хромосом в популяциях разных видов дрозофил обнаружили во второй половине 30-х годов Дубинин, Соколов и Тиняков (Дубинин с соавт., 1937; Дубинин, Соколов, 1940) и Добржанский со Стертевантом (Sturtevant, Dobzhansky, 1936; Dobzhansky, Sturtevant, 1938) в США. Речь шла об инверсиях, не имеющих в отличие от других хромосомных перестроек летального эффекта как в гетеро-, так и в гомозиготном состоянии. Число разного типа инверсий оказалось достаточно большим, хотя и ограниченным. Так, среди популяций *Drosophila melanogaster* на территории СССР было обнаружено первоначально 10 инверсий. В популяциях *D. pseudoobscura* в США по хромосоме III было найдено 17 инверсий. Некоторые из них встречались чуть ли не повсеместно, тогда как другие имели эндемическую локализацию.

В большой серии публикаций, появившихся в первые послевоенные годы, Дубинин и Тиняков (1945а, 1945б, 1945в, 1945г) представили богатый экспериментальный материал, ясно свидетельствующий о зави-

симости инверсионного полиморфизма от экологических факторов среды обитания популяций *D. funebris*. В сельских местностях инверсии встречались с низкой частотой (около 1%). В условиях города их концентрация во много раз возрастала и достигала десятков процентов. На этом основании авторы предложили даже различать городскую и сельскую расы *D. funebris* и показали возможность перехода одного типа расы в другой. Особый интерес представили найденные ими факты сезонной цикличности кариотипической структуры городских популяций. Частота инверсий растет от весны к осени, уменьшается в течение зимы и опять увеличивается к осени. Эти изменения в концентрации инверсий оказались параллельными с изменениями средней температуры воздуха в разные месяцы. Факты такого рода четко указывали на роль естественного отбора в поддержании инверсионного полиморфизма и в его динамике. Было высказано предположение, что в инверсиях под влиянием отбора постепенно создается положительный комплекс генов, который имеет доминантное влияние и не разрушается кроссинговером (Дубинин, Тиников, 1946в).

К принципиально сходным заключениям пришел Добржанский (Dobzhansky, 1937a, 1943, 1951) в результате исследования инверсионного полиморфизма в популяциях *D. pseudoobscura* на Западе США. В его работах температурный фактор также выступал в качестве важнейшего в контролировании частот инверсий в популяциях, обитающих на разных высотах над уровнем моря, и в определении их сезонной цикличности. Это было подтверждено в опытах с искусственными популяциями, помещаемыми в контролируемые условия (Dobzhansky, Wright, 1946; Dobzhansky, 1951). Данные опыты помогли вскрыть балансированную природу инверсионного полиморфизма. При помещении в популяционный ящик особей, выловленных из одной природной популяции и несущих разные инверсии, не приходилось наблюдать вытеснения одной инверсии другой. С какого-то момента наступало состояние динамического равновесия, при котором дальнейшего изменения частот кариотипических классов не происходило. Это указывало на адаптивное превосходство гетерокариотипов (гетерозигот по инверсиям) над гомокариотипами. Добржанский сформулировал важное заключение о целостности генотипической структуры популяций и о коадаптации ее элементов. Материалом для такого обобщения в значительной мере послужили факты, полученные при изучении инверсионного полиморфизма в популяциях дрозофилы.

В рассматриваемый период получили развитие исследования по генетике количественных признаков и генетическим последствиям отбора. Значительный вклад в разработку теории этих вопросов внесли Фишер (Fisher et al., 1932), Райт (Wright, 1935), Дж. Лаш (Lush, 1945). Впервые тонкий анализ генетики количественных признаков был выполнен в нашей стране П. Ф. Рокицким (1927) и М. Л. Карпом (1935). В их работах на *D. melanogaster* была показана локализация полимерных генов, ответственных за межлинейные различия по числу стерноплевральных щетинок на теле мух. Рокицкий обнаружил, что в отобранной им линии на увеличенное число щетинок ведущая роль принадлежит генам Х-хромосомы и хромосомы III, тогда как роль хромосомы II незначительна. Карп с помощью шести рецессивных маркеров в хромосоме III провел сравнительный анализ ее отдельных участков. Было выявлено шесть генов, по-разному влияющих на число щетинок, и осуществлена их примерная локализация. Аналогичные исследования спустя четверть века были повторены английскими учеными (Breese, Mather, 1957; 1960; Thoday, 1961).

Закономерности преобразования нормы реакции путем отбора при разных условиях развития у дрозофилы явились предметом многолетних исследований М. М. Камшилова, которые подробно описаны в главе 14.

Сложную наследственную основу физиологических признаков в популяциях *D. melanogaster* раскрыл Дубинин в двух работах, опубликованных в 1947 и 1948 гг. В первой работе представлены результаты изучения плодовитости свыше 200 инбредных линий из природных популяций, разводимых в течение 60 поколений. Инбредная депрессия четко выразилась в подавлении плодовитости, но в разных линиях поразному. Произошла их глубокая дифференциация. Отдельные линии сохранили весьма высокую плодовитость. Межлинейные скрещивания давали, как правило, гетерозисный эффект. В наибольшей мере гетерозис проявлялся при скрещивании низкоплодовитых отводок с высокоплодовитыми. Дубинин развил представление о существовании системы пластичного внутрипопуляционного гетерозиса, в связи с которым утрачивался смысл таких понятий, как «нормальная хромосома», поскольку эволюция идет на наиболее благоприятные сочетания одних гетерозиготных генных комплексов с другими.

Эти идеи получили развитие во второй работе, в которой изучалось наследование в популяции аномального признака — добавочного жилкования крыльев. Специальный генетический анализ показал, что популяции в огромной степени насыщены элементами наследственной полигенной системы, обнаруживающей себя в появлении добавочных жилок на крыльях. Исключительно велика наследственная предрасположенность к образованию добавочного жилкования. Возможно, каждая особь в природной популяции несет отдельные элементы этой системы. С помощью отбора степень выраженности признака была усилена в десятки раз. Полученные изменения вели себя при гибридологическом анализе как полудоминантные. «... Развертывая цепь связей, мы убедились, — писал впоследствии Дубинин, — что этот малый аберративный полиморфизм является лишь слабым внешним проявлением тех глубоких внутренних процессов физиологической эволюции, которые охватывают целые виды, складываясь в динамическую систему адаптивного гетерозиготного полиморфизма, охватывающего все популяции вида» (1966, с. 547).

Таким образом, в 30—40-х годах отечественная школа популяционной генетики занимала ведущие позиции в мировой науке. Главным предметом ее изучения была генетическая структура популяций и ее динамика под совместным действием нескольких факторов эволюции. Основным объектом исследования служили разные виды дрозофилы. На этом объекте можно было в то время дать точную количественную оценку концентрации и частоты возникновения разного типа мутаций. На дрозофиле впервые началось исследование регуляторных и интегрирующих генетических механизмов на популяционном уровне. Работы по генетике популяций выполнялись и на других зоологических и ботанических объектах, в том числе на сельскохозяйственных животных и растениях.

В 1948 г. исследования по генетике, в том числе по генетике популяций, в нашей стране были прерваны. Состоялась августовская сессия ВАСХНИЛ. «На этой сессии, — писал недавно Дубинин, — единственно верным учением в биологии признавались взгляды Т. Д. Лысенко, обозначенные как „мичуринское учение“... Однако в историческом плане прошел небольшой срок, и все эти ошибки были исправлены» (1975, с. 266—267).

Со второй половины 50-х годов работы по генетике возобновились. Исследования по генетике популяций были продолжены в следующих направлениях: анализ мутационного процесса, изучение полиморфизма популяций, раскрытие генетических последствий отбора, исследование механизмов изоляции и начальных этапов видообразования. Эти проблемы вскоре стали рассматриваться и в новых аспектах: генетические последствия загрязнения окружающей среды, генетика популяций человека, молекулярная генетика популяций, поведение и микроэволюция, генетика клеточных популяций и др. Первые итоги работ на новом этапе были подведены на совещаниях по популяционной и эволюционной генетике (Ленинград, 1967; Елгава, 1970) и на II съезде Всесоюзного общества генетиков и селекционеров им. Н. И. Вавилова (Москва, 1972).

Р. Л. Берг (1972) суммировала свои многолетние данные о концентрации и частоте возникновения мутаций в природных популяциях *Drosophila melanogaster*. Частота мутирования в различных популяциях оказалась достоверно выше с 1937 по 1945 и с 1967 по 1971 г., чем в другие периоды. Каждая вспышка мутабильности характеризовалась преобладанием своего набора мутаций. Среди сцепленных с полом мутаций в первые указанные годы явно преобладала мутация yellow, тогда как в последующие годы — мутации singed, Beadex, cut, Minute и abnormal abdomen. Подобный ритм мутагенеза обнаружен и в популяциях человека (Берг, Давиденков, 1971). Причины таких массовых мутационных изменений глобального порядка остаются неизвестными. Был поставлен вопрос об организации службы мутабильности для постоянного слежения за частотой мутирования в популяциях разных видов организмов.

Длительные исследования генофонда мутаций в пространственно смежных популяциях *D. melanogaster* осуществил М. Д. Голубовский с сотрудниками (Голубовский, 1966; Голубовский и др., 1974, 1977). В этих популяциях происходит более чем на 80% регулярное обновление набора летальных мутаций. Однако ряд леталей сохраняется в заметных концентрациях из года в год. Наблюдается известный параллелизм в составе и динамике генофондов соседних популяций. В 1973 г. Голубовский и др. зарегистрировали резкое возрастание в природных популяциях мутаций в локусе singed (опаленные щетинки). Тщательное изучение данного явления привело к установлению двух типов нестабильности: полный возврат от мутантного состояния к норме и неполные превращения. Состояние нестабильности и ее тип устойчиво сохраняются во многих поколениях. Было обосновано положение, что нестабильность есть следствие инсерционных мутаций — избирательное включение и исключение чужеродных сегментов ДНК, переносимых вирусами насекомых, в определенные участки генома.

Хромосомный полиморфизм популяций *D. funebris* Москвы и Подмосковья исследовал А. И. Борисов (1969). Он изучал те же популяции, которые за 20 с лишним лет до его работы анализировали Дубинин и Тиняков (1946). Как и раньше, были выявлены резкие различия по содержанию инверсий между городскими и сельскими популяциями. При этом установлено возрастание численности городской расы пропорционально увеличению территории Москвы.

Крупномасштабные исследования кариосистематики и хромосомного полиморфизма кровососущих мошек (*Diptera, Simuliidae*) осуществила Л. А. Чубарева совместно с Н. А. Петровой и другими сотрудниками (Чубарева, 1968, 1974; Чубарева, Петрова, 1979). Были изучены кариотипы более чем 100 видов. Хромосомный полиморфизм особенно

ярко выражен у видов с обширным ареалом, популяции которых занимают разные экологические ниши. Он проявляется в разнообразии по составу инверсий и числам добавочных микрохромосом. Обнаружены триплоидные формы. Отдельные популяции нацело состоят из особей только женского пола и, очевидно, являются партеногенетическими. Широкий инверсионный полиморфизм выявлен в популяциях малярийного комара *Anopheles messeae* (Стегний, Кабанова, 1978; Стегний, 1979). Для ряда инверсий показано наличие клинальной изменчивости.

На важность изучения кариотипов млекопитающих для разработки проблем кариосистематики и генетики популяций было обращено внимание Н. Н. Воронцовым (1966, 1968а; Воронцов, Ляпунова, 1976) и В. Н. Орловым (1974). Этими авторами и их сотрудниками собран огромный экспериментальный материал по данной проблеме. Особенно тщательно исследованы мышеобразные (*Muroidea*) грызуны, которые включают в свой состав около 60% ныне живущих видов млекопитающих. Аналогичный материал по рыбам обобщен В. С. Кирпичниковым (1979). В этих работах раскрыта картина микро- и макроэволюционных преобразований кариотипов на основе различного типа хромосомных перестроек.

С середины 60-х годов в популяционной генетике развернулись исследования по молекулярной генетике популяций. Возникновение этого направления связывают с работами американских ученых Дж. Хабби и Р. Левонтина (Hubby, Lewontin, 1966) на дрозофиле и английского генетика Г. Харриса (Harris, 1966) на человеке. Они применили метод гель-электрофореза, позволяющий осуществлять точные программы по оценке уровня гетерозиготности и частот аллелей, контролирующих структуру белков и ферментов. Открылась возможность резкого увеличения разрешающей способности генетического анализа на популяционном уровне. Отпали ограничения для включения в сферу популяционно-генетических исследований только тех объектов, частная генетика которых хорошо изучена.

Оказалось, что большинство ферментов и многие из белков, не обладающих ферментативной активностью, представлены у особей в популяции несколькими формами — аллозимами или аллоформами, контролируемыми аллелями одного гена. В результате десятилетнего исследования многими лабораториями на самых различных объектах было определено, что доля полиморфных локусов в популяциях растений составляет в среднем около 45%, в популяциях беспозвоночных — 40—50%, у позвоночных, включая человека, — 15—30%. Средние показатели гетерозиготности по структурным генам равны у растений 16—18%, у беспозвоночных животных — 12—15%, у позвоночных — 3—8% (Lewontin, 1974; Selander, 1976). Данные оценки давали качественно иную картину степени генотипической изменчивости природных популяций в сравнении с картиной, представлявшейся прежде.

Встал вопрос о природе такого широкого полиморфизма по белкам и о механизмах его становления и поддержания. Возникли острые дискуссии, участники которых, опираясь на новый фактический материал, обсуждали по существу старые проблемы: о соотносительной роли факторов эволюции, прежде всего отбора и генетического дрейфа, о природе генетического груза (классическая и балансовая гипотезы). Авторы гипотезы «нейтральной эволюции» (Kimura, Ohta, 1971; King, Jukes, 1969, и др.) выдвинули аргументы, доказывающие, что различия в структуре большинства белков представляют собой результат случайного закрепления под действием генетического дрейфа селективно нейтральных аллелей в процессе эволюции. Сторонники концепции селективной значимо-

сти белкового полиморфизма продолжали отстаивать ведущую роль естественного отбора (Richmond, 1970; Кирпичников, 1972; Ayala, 1975). Следует отметить, что количество фактов, свидетельствующих о различиях в отборной ценности генотипических классов, отличающихся по аллозимам, нарастает. Одновременно накапливаются данные о поливариантности адаптивной нормы, о специализации генотипов к гетерогенным условиям среды (Lewontin, 1974; Аронштам и др., 1977; Кирпичников, 1979).

В нашей стране исследования по белковому полиморфизму популяций были развернуты во второй половине 60-х годов. Ю. П. Алтухов с большой группой сотрудников, используя иммунологические и биохимические методы, провел тщательные исследования генетической структуры локальных стад ряда видов рыб, различающихся по экологии (Алтухов и др., 1972; Алтухов, 1974). Между всеми стадами в пределах вида обнаружена генетическая дивергенция, указывающая на их репродуктивную изоляцию. В то же время каждое отдельное стадо характеризуется существенной наследственной разнородностью и своей структурой (системой субпопуляций). Отдельные стада рыб обнаруживают устойчивость во времени и пространстве, несмотря на постоянную изменчивость слагающих их структуру субпопуляций. Такие же закономерности характеризуют бисексуальные виды других систематических групп (Алтухов, Рычков, 1970). Все эти факты имеют не только теоретическое, но и важное практическое значение для планирования путей использования и воспроизводства природных ресурсов.

Привлекают внимание исследования белкового полиморфизма, осуществленные на рыбах В. С. Кирпичниковым (1979). На нерке (*Oncorhynchus nerka*) им установлена четкая клинальная изменчивость по локусу лактатдегидрогеназы (Ldh). Частота аллеля B_1 данного локуса увеличивается по мере продвижения к северу как вдоль азиатского, так и американского побережий Тихого океана. Изменение частоты аллеля Ldh—B_1 коррелировано с температурными условиями обитания молоди нерки в пресных водах, до ее ската в океан. На этом же объекте показан моногенный гетерозис при сочетании различных аллелей локуса Pgm-1 (фосфоглюкомутаза). Продемонстрировано непосредственное действие естественного отбора на изменение частот аллелей в популяциях рыб. Заражение карпов краснухой приводит к сдвигам в частотах аллелей локусов Tf и Est-F. Кирпичников был организатором нескольких всесоюзных совещаний, посвященных биохимическому и кариологическому полиморфизму рыб.

В комплексных исследованиях популяций разных видов млекопитающих, осуществляемых Воронцовым с сотрудниками, важное место занимает анализ полиморфизма по белкам. Использование этого метода способствует выяснению вопроса о генетической дивергенции и обособленности как отдельных популяций, так и более крупных внутривидовых группировок (Воронцов и др., 1977).

С конца 60-х годов в отечественной литературе стали появляться работы, посвященные белковому полиморфизму сельскохозяйственных животных и поиску корреляций между наличием тех или иных молекулярных форм ферментов, принадлежности к тому или иному серотипу и продуктивными качествами животных. Как показали работы В. А. Тихонова, Л. В. Богданова, О. А. Ивановой, Н. Н. Колесника и др., обнаружение таких корреляций оказалось делом нелегким, однако заслуживающим того, чтобы им заниматься.

Оригинальные подходы в изучении физиологического и генетического гомеостаза популяций разрабатывает Б. П. Ушаков. Им и его сотруд-

БОРИС ЛЬВОВИЧ АСТАУРОВ
(1904—1974)

никами в исследованиях на лягушках (*Rana temporaria*), а также на других объектах показано, что тепловая акклимация вызывает снижение интенсивности термального отбора, которое ярче выражено при его малых дозах и слабее при сильных. Направленный отбор особей по наследственно закрепленной теплоустойчивости оказывается малоэффективным. Адаптация идет на основе функционального гомеостаза популяции, направленного на поддержание постоянства ее численности и генетической структуры при обитании животных в условиях колеблющейся температуры (Ушаков и др., 1977, 1978).

Новое направление в эволюционно-морфологических и популяционных исследованиях — популяционную морфологию и фенетику, развивает А. В. Яблоков (1976, 1980). В ее задачу входит анализ частотного распределения возможно большего числа (десятков) дискретных признаков. При этом возникает возможность выделения внутри популяции групп особей, связанных более тесным генетическим родством, а также определения границ между популяциями. Фенетические исследования приобретают все больший размах, о чем свидетельствуют результаты работы нескольких совещаний, организованных Яблоковым.

В последнее время усилились исследования в области генетики популяций растений, хотя их масштаб остается ограниченным по сравнению с генетикой популяций животных. В этих исследованиях учитывались результаты экспериментального изучения внутривидовых единиц — биотипов, экоэлементов, изореагентов, экотипов — методами экспериментальной систематики и генэкологии.

Систематические исследования наследственного потенциала земляники проводила Т. С. Фадеева (1975). В ее работах получили дальнейшее развитие методические подходы для анализа изменчивости растительных видов. С. И. Малецкий с сотрудниками (Малецкий и др., 1970) при изучении генетического контроля несовместимости в популяциях сахарной свеклы разработали пути преодоления несовместимости. Авторами получены инбредные линии свеклы с гаметофитным контролем несовместимости, что облегчило селекцию этого объекта на гетерозис. Значительный вклад в разработку данной проблемы в исследованиях на ржи внесли И. М. Суриков, В. С. Федоров, В. Г. Смирнов и С. П. Соснихина. Три последних автора создали богатейшую генетическую коллекцию диплоидных и тетраплоидных форм ржи (Смирнов и др., 1978). Данная коллекция послужила, в частности, основой для создания синтетической популяции тетраплоидной ржи. Интенсивная селекционная работа с этой популяцией в течение многих лет завершилась созданием сорта Ленинградская тетра.

Генетический полиморфизм по системам опыления в популяциях растений и его значение в эволюции и селекции — предмет изысканий В. К. Шумного.

Значительный вклад в разработку вопроса о растительной популяции как естественноисторической структуре и о популяционной структуре вида внесли работы Н. В. Глотова с соавторами, которые изучали дубовые леса Северо-Западного Кавказа. Популяционные методы феногенетики количественных признаков растений разрабатываются М. М. Магомедмирзаевым.

Плодотворно развивались за последние 15—20 лет исследования по генетике количественных признаков и генетическим последствиям отбора. Широкую известность получили работы Л. В. Хотылевой, В. А. Драгавцева и Н. В. Глотова по генетике количественных признаков растений. Следует упомянуть в этой же связи работы А. А. Жученко с соавторами. Крупный вклад в разработку данной проблемы внесли З. С. Никоро и П. Ф. Рокицкий со своими сотрудниками.

Основываясь на результатах своих экспериментов по генетике и селекции тутового шелкопряда, В. А. Струнников (1974) выдвинул представление о механизме возникновения гетерозиса вследствие формирования компенсационного комплекса генов в скрещиваемых линиях. Компенсационный комплекс генов (ККГ) формируется при наличии в линии мутаций вредного действия и направлен на подавление последних. В состав ККГ входят полудоминантные и доминантные гены положительного действия. Их позитивный эффект проявляется особенно ярко у гибридов F_1 от межлинейных скрещиваний, когда вредные рецессивные гены переходят в гетерозиготное состояние.

Выводы Струнникова нашли подтверждение в селекционно-генетических исследованиях на дрозофиле, осуществленных Л. З. Кайдановым (1979). Кайданов предложил метод регулярного выделения мутаций, затрагивающих жизнеспособность и другие адаптивно важные свойства, из инбредных линий, длительно селектируемых по физиологическим признакам. Были раскрыты интенсивно протекающие процессы преобразования мутационного состава линий в зависимости от направления отбора. Сам процесс отбора предложено рассматривать как процесс накопления мутаций, приводящий к формированию генного баланса селектируемой линии. Положительный генный баланс линии, обусловливающий ее широкие селективные возможности, характеризуется преобладанием мутаций, повышающих жизнеспособность и другие адаптации.

Математическую теорию популяционно-генетических процессов ус-

шенно разрабатывают А. Д. Базыкин, Н. В. Глотов, Л. А. Животовский, Р. А. Полуэктов, В. А. Ратнер, Ю. М. Свирежев и др.

В 60—70-х годах изданы монографии отечественных авторов, в которых были обобщены результаты исследований факторов эволюции и проблем популяционной и эволюционной генетики (Дубинин, 1966; Дубинин, Глембоцкий, 1967; Полянский и др., 1967; Шмальгаузен, 1968, 1969; Тимофеев-Ресовский, Воронцов, Яблоков, 1969; Тимофеев-Ресовский, Яблоков, Глотов, 1973; Алтухов, 1974; Рокицкий и др., 1977). Под редакцией Воронцова вышли четыре тома сборников «Проблемы эволюции». Большое количество работ по популяционной и эволюционной генетике было опубликовано в журнале «Генетика», «Журнале общей биологии», в других изданиях. Данная проблематика получила широкое представительство на III и IV съездах Всесоюзного общества генетиков и селекционеров им. Н. И. Вавилова (Ленинград, 1977; Кишинев, 1982) и на XIV Международном генетическом конгрессе (Москва, 1978). Таким образом, популяционная генетика в нашей стране на современном этапе разрабатывается весьма интенсивно. Исследования проводятся на многих объектах. Углубилась дифференциация популяционной генетики, возросло число проблем, которые подлежат решению с помощью ее методов.

Популяционная генетика по-прежнему играет ключевую роль при изучении микроэволюционных процессов и процессов видообразования. Она занимает ведущее место в комплексной биологической дисциплине, которая теперь формируется, — популяционной биологии (Тимофеев- Ресовский и др., 1973). Исключительно велико прикладное значение генетики популяций для разработки селекционных проблем и в защите окружающей среды.

Генетика популяций в нашей стране опирается на традиции, созданные и получившие развитие в трудах отечественных генетиков — С. С. Четверикова, Н. И. Вавилова, Н. В. Тимофеева-Ресовского, А. С. Серебровского, Д. Д. Ромашова, Н. П. Дубинина, С. М. Гершензона, Н. Ф. Рокицкого, Ю. М. Оленова, А. А. Малиновского и др. Она вобрала в себя опыт мировой науки. Трудные задачи, которые стоят перед популяционной генетикой, могут быть решены при дальнейшем углублении этих традиций и разработке новых подходов и методов, соответствующих современному этапу развития науки.

ГЛАВА 9. МОДИФИКАЦИОННАЯ ИЗМЕНЧИВОСТЬ И ЕЕ РОЛЬ В ЭВОЛЮЦИИ

Как было показано в предыдущих главах, начало XX в. ознаменовалось быстрым развитием генетики, и прежде всего созданием хромосомной теории наследственности. В середине 20-х годов появились первые исследования по генетике популяций. Изучение естественных популяций дрозофилы и других организмов показало, что они содержат множество наследственных вариаций, по большей части рецессивных, не проявляющихся у гетерозигот. Возникло убеждение в том, что эволюционный процесс основан на отборе рецессивных мутаций, накапливающихся постепенно в популяциях и служащих как бы скрытым резервом для сравнительно быстрых эволюционных преобразований, происходящих при изменении условий существования. Такие представления об эволюционном процессе в особенно яркой форме были развиты в классической статье С. С. Четверикова (1926) и в последующих работах многих отече-

ственных и зарубежных ученых (Тимофеевы-Ресовские Е. А. и Н. В., 1927; Fisher, 1930; Wright, 1931; Дубинин, Ромашов, 1932; Dobzhansky, 1937, и др.).

Хромосомная теория наследственности полностью опровергла ламарковский принцип унаследования благоприобретенных (модификационных) изменений организмов и концепцию «прямого» приспособления. В борьбе с ламаркизмом генетики, придерживавшиеся дарвиновских позиций, стали вообще отрицать какое бы то ни было эволюционное значение ненаследственных приспособительных реакций. Эволюция представлялась в виде отбора случайно возникших изменений генов, мало связанных друг с другом и действующих почти всегда на какой-либо один признак — генных мутаций, в подавляющем большинстве случаев понижающих жизнеспособность. Лишь у некоторых исследователей мы находим утверждения (мало подкрепленные фактами) о существовании так называемых малых мутаций, почти не влияющих на жизнеспособность, а иногда даже положительных (Шмальгаузен, 1939; Mather, 1943; Кирпичников, 1944а, и др.).

Генетики того времени не отрицали многочисленных фактов, свидетельствующих о способности организмов приспосабливаться к меняющимся условиям существования. Эту способность к адаптивным модификационным изменениям рассматривали, однако, лишь как результат эволюции, как «норму реакции», созданную в ходе естественного отбора — приспособление, способствующее лучшему выживанию организмов и тем самым даже замедляющее эволюцию.

Естественной реакцией на механоламаркизм всех оттенков и на формальное, упрощенное толкование эволюционного процесса большинством генетиков-популяционистов было появление ряда теоретических и экспериментальных исследований, посвященных эволюционной роли приспособительных модификаций. Работы в этом направлении были одновременно начаты в СССР в середине 30-х годов несколькими учеными, среди которых прежде всего надо назвать выдающегося эволюциониста И. И. Шмальгаузена. Одна из главных задач этих работ заключалась в объяснении с дарвиновских позиций широко распространенного в природе параллелизма наследственной и ненаследственной изменчивости. Этот параллелизм всегда являлся одним из главных козырей ламаркистов. В то же время необходимо было доказать, что отрицание эволюционной роли адаптивных модификаций является серьезной ошибкой, что такие модификации могут иметь большое, даже определяющее значение в эволюционных преобразованиях видов. В ходе полемики, возникшей между различными сторонниками этой концепции, была сформулирована и теория стабилизирующего отбора (Шмальгаузен, 1939, 1946б и др.).

ПРОИСХОЖДЕНИЕ И КЛАССИФИКАЦИЯ ПРИСПОСОБИТЕЛЬНЫХ МОДИФИКАЦИЙ

Основной предпосылкой всех работ, опубликованных в 30-е и 40-е годы по проблеме адаптивных модификаций, являлся постулат о том, что способность организмов целесообразно реагировать на изменения среды и, в частности, образовывать обратимые и необратимые приспособительные морфологические и физиологические модификации — результат предшествующего отбора на приспособляемость. Такой отбор происходит всегда, у всех животных и растений (включая микроорганизмы). Отбор непрерывно совершенствует и видоизменяет адаптивную «норму реакции», увеличивая выживаемость всех живых существ в постоянно меняю-

щихся условиях существования. Шмальгаузен (1946) разбивает приспособительные реакции на несколько групп. Подчеркивая условность своей классификации, он различает:

а) модификации общефизиологического значения, охватывающие весь организм в целом;

б) «физиогенные» модификации, заключающиеся в изменении отдельных органов (систем) и обычно тесно связанные с изменением какого-либо одного «средового» фактора;

в) функциональные модификации, возникающие в результате усиления или ослабления работы данного органа.

Обратимые, быстро преходящие функциональные изменения организма, а также модификации поведения Шмальгаузен не рассматривает совсем.

Согласно Е. И. Лукину (1942), модификации могут быть классифицированы несколько иначе, а именно:

а) изменения, приспособительные к тем факторам среды, которые их вызвали (собственно адаптивные модификации);

б) изменения, не приспособительные по отношению к действующим средовым факторам, но необходимые для нормального онтогенеза (см. также: Машковцев, 1936);

в) коррелятивные или «косвенные» изменения.

Как и Шмальгаузен, Лукин упоминает обратимые физиологические изменения, но не анализирует их значение в эволюции. Согласно В. С. Кирпичникову (1944б), эти последние играют не меньшую эволюционную роль, чем более устойчивые морфофизиологические адаптивные модификации. В приспособлении организмов к меняющимся условиям жизни должны принимать участие и обратимые изменения белков, в частности ферментов в процессе их работы (Кирпичников, 1948).

Модификационные системы общефизиологического значения вырабатываются в течение длительных периодов эволюции при наличии постоянных, обычно периодически повторяющихся изменений в среде обитания; они могут приобретать характер широких комплексных адаптаций, перестраивающих по существу весь организм, например таких, как регуляция вольтинизма у насекомых (Лукин, 1942; Шмальгаузен, 1946; Эфроимсон, 1948; Кирпичников, 1948). В случае обитания особей вида в двух или более контрастных средах на их основе возникает и поддерживается устойчивый модификационный полиморфизм.

Вторым бесспорным постулатом, защищаемым всеми исследователями адаптивных модификаций, является утверждение, что при наличии приспособительной реакции организма на изменение среды, ход и интенсивность естественного отбора изменяются. Это положение было подтверждено и некоторыми экспериментальными исследованиями. В опытах, поставленных на парамециях, была обнаружена интересная закономерность: чем меньше наследственная устойчивость исходных штаммов парамеций к повышенной солености, тем больше их способность к модификационному приспособлению (Смарагдова, Гаузе, 1939; Гаузе, 1940а, 1940б, 1941а). Налицо как бы общий предел возможности приспособления, определяемый наличием единой физиологической системы адаптации. В последующих опытах с парамециями было показано, что наличие хорошо выраженной адаптивной модификации способствует более интенсивному отбору на приспособляемость и дальнейшему расширению нормы реакции (Смарагдова, 1940; Гаузе, 1941б).

ГИПОТЕЗЫ НАСЛЕДСТВЕННОГО ЗАКРЕПЛЕНИЯ МОДИФИКАЦИЙ

На рубеже XIX и XX столетий три американских исследователя почти одновременно разработали гипотезу замены в ходе эволюционного процесса приспособительных модификаций сходными с ними наследственными вариациями (Morgan, 1896; Baldwin, 1896; Osborn, 1897). Л. Морган и Д. Болдуин считали, что эта замена — «органический» или совпадающий отбор — происходит благодаря преимуществу наследственных вариаций перед ненаследственными. По Осборну, накопление «совпадающих» вариаций — случайный процесс, не связанный с отбором, а сама приспособляемость отражает изначально присущую живой материи пластичность. Гипотеза американских ученых, поддержанная некоторыми их современниками, была вскоре забыта. Подробный разбор сущности этой гипотезы содержится в ряде работ (Шмальгаузен, 1939 и др.; Кирпичников, 1944б, 1947, 1974).

Во второй половине 30-х годов советскими учеными, независимо от упомянутых выше работ американских исследователей, были предложены три гипотезы наследственного закрепления модификаций: косвенного отбора, замены модификаций сходными по проявлению мутациями и закрепления модификаций в результате стабилизирующего отбора.

Основная идея гипотезы о косвенном отборе (Кирпичников, 1935, 1940, 1944б) заключалась в том, что при наличии адаптивной модификации, затрагивающей какой-либо орган, естественный отбор будет ее совершенствовать, так как любая адаптивная реакция не является идеальной. Совершенствование должно идти за счет изменения наименее пластичных органов (или формообразовательных реакций), связанных с адаптивно измененным органом. Отбор мутаций, меняющих эти менее пластичные структуры (или реакции), приведет к тому, что при обратимости условий полного возврата модификации к исходному состоянию не произойдет и она окажется наследственно закрепленной. Закрепление будет результатом отбора, и только отбора, а не прямого унаследования благоприобретенного изменения. При таком закреплении норма реакции может сужаться, но может оставаться такой же широкой, как вначале, и даже расшириться, если новые условия среды окажутся очень изменчивыми.

Анализируя характер и значение географической изменчивости организмов, Лукин пришел к заключению, что приспособительные модификации должны заменяться постепенно соответствующими мутациями (Лукин, 1935, 1936б, 1939в, 1940). Преимущество мутаций перед модификациями заключается в следующем (Лукин, 1942):

а) бóльшая независимость (автономизация) развития наследственного признака;

б) готовность органа (признака) к началу его функционирования;

в) возможность большей специализации функций.

Замена модификаций мутациями, согласно Лукину, происходит далеко не всегда. Многие связи со средой (модификационного характера) могут оказаться настолько выгодными, что будут сохраняться в течение долгого времени, продолжая совершенствоваться. Это относится к некоторым сезонным адаптациям и приспособлениям к непериодическим, но частым и исторически устойчивым вариациям среды. Не происходит замены и в тех случаях, когда изменения в средовых факторах становятся как бы необходимыми звеньями нормального онтогенеза.

Г. Ф. Гаузе (1940б, 1941а, 1941б) присоединился к Лукину, утверждая, что модификации замещаются в процессе эволюции мутациями. Эти мутации, однако, не повторяют адаптивные модификации; отбираются па-

следственные изменения, построенные на совершенно другой основе и только в некоторых отношениях (чисто внешне) сходные с соответствующими модификациями.

Подобной точки зрения придерживался и Л. В. Крушинский при анализе соотношения приобретенной и врожденной (инстинктивной) формы поведения животных. Он писал, что при «... возникновении биологически полезной формы поведения создаются условия для действия естественного отбора в направлении замены внешних факторов... внутренними» (1944, с. 281).

Шмальгаузен еще в 1934 г. не только полностью поддержал гипотезу о закреплении модификаций отбором в ходе эволюционного процесса, но и отметил большое, по его словам, даже «ведущее» значение адаптивных модификаций в эволюции. Его взгляды на модификационную изменчивость были впервые опубликованы через четыре года (Шмальгаузен, 1938). Шмальгаузен допускал тогда три возможных механизма закрепления модификаций:

а) косвенный отбор, по Кирпичникову;

б) замена непаследственных изменений наследственными, по Лукину;

в) закрепление модификаций благодаря выпадению ненужных приспособительных реакций в результате беспорядочного накопления мутационных изменений.

Процесс закрепления модификаций, которому уже в то время Шмальгаузен придавал решающее значение, позднее (Шмальгаузен, 1939, 1941а, 1941б) получил название стабилизирующего отбора — отбора, охраняющего норму и отсекающего все уклонения от нее. Шмальгаузен отмечал, что закрепление модификаций в ходе стабилизирующего отбора должно идти значительно быстрее, чем косвенный отбор в понимании Кирпичникова. Закрепление модификаций рассматривалось Шмальгаузеном как неизбежный результат стабилизации нормы благодаря вымиранию уклоняющихся от нее особей, тогда как по Лукину (1940, 1942) модификационные изменения становятся наследственными вследствие преимуществ наследственно-обусловленных признаков.

Подчеркивая уже в первых своих книгах и статьях по теории эволюции ведущую роль адаптивных модификаций, Шмальгаузен отмечает, что они как бы предваряют эволюцию, прокладывают путь эволюционным преобразованиям. Приспособляемость, создаваемая в ходе отбора и захватывающая нередко многие органы и признаки одновременно (модификационные системы широкого профиля), облегчает создание комплексных, иногда очень сложных систем адаптаций к меняющимся условиям жизни. Наличие таких модификационных систем ускоряет эволюционный процесс.

СТАБИЛИЗИРУЮЩИЙ ОТБОР И ЕГО МЕСТО СРЕДИ ФАКТОРОВ ЭВОЛЮЦИИ

Подробное обоснование теории стабилизирующего отбора было сделано Шмальгаузеном в книге «Факторы эволюции», опубликованной в 1946 г. на русском языке и тремя годами позже — на английском. Естественный отбор, по Шмальгаузену, осуществляется в двух формах — ведущей (движущей) и стабилизирующей. Ведущая форма отбора представляет собою сохранение в борьбе за существование индивидов, уклоняющихся (по отбираемому признаку) от нормы в какую-либо одну сторону; в ходе такого отбора норма реакции сдвигается в этом же направлении. Стабилизирующая форма отбора, как мы уже говорили, —

сохранение нормальных, средних по выражению признака особей за счет «...элиминации всех уклонений от установившихся „адаптивных норм“» (Шмальгаузен, 1968, с. 114). «Обе формы естественного отбора действуют всегда совместно, так как, с одной стороны, внешняя среда постепенно, неуклонно меняется и, следовательно, могут быть обнаружены ведущая роль отбора и наследственное изменение нормы, но, с другой стороны, это — процесс медленный, и стабилизирующий отбор всегда и непрерывно ведет к развитию регуляторных механизмов, охраняющих эту медленно меняющуюся норму от нарушающих ее внешних влияний» (там же, с. 117). Стабилизирующий отбор действует всегда и среди всех организмов, даже при мало изменяющихся условиях существования, так как «норма» всегда лучше приспособлена к жизни в средних, наиболее часто встречающихся условиях и охранение этой средней нормы от случайных воздействий имеет первостепенное значение. Стабилизация нормы означает уменьшение зависимости развития от среды и является постоянно действующим фактором. Эволюционный процесс сопровождается автономизацией развития, а точнее — переносом влияний среды на все более и более поздние стадии.

Такова сущность основных положений теории стабилизирующего отбора. Эта теория признана сейчас большинством биологов-эволюционистов, она позволяет понять многие особенности действия отбора в природе и выяснить главные его последствия. Разработка теории стабилизирующего отбора является одним из самых крупных достижений эволюционной мысли XX столетия.

Следует отметить, что одновременно с Шмальгаузеном представления о стабилизации развития путем «охраняющего» норму отбора развивались Г. Д. Муретовым (1939, 1941) и некоторыми другими учеными. Согласно Муретову, в популяциях постоянно накапливаются мутации, не вызывающие заметного изменения фенотипа, и это приводит к совершенствованию нормы реакции и к косвенному фиксированию модификаций. Развитие стабилизируется за счет изменения систем пороговых реакций и улучшения работы регуляторных механизмов.

О снижении в ходе эволюции влияния средовых факторов на развитие ряда органов писал также А. А. Машковцев (1936). Он отмечал, что каждый орган высших животных в своем развитии проходит через стадии лабильной детерминации, самодифференцировки, химически-гормональной стимуляции и функционального совершенствования. В эволюции наблюдается общее повышение роли внутренних факторов развития, увеличивается значение первых двух и отчасти третьей стадии онтогенеза. Хотя различные органы эволюционируют с различной скоростью, можно условно выделить несколько этапов эволюции онтогенеза: от этапа превалирующего значения средовых факторов и функций (некоторые низшие животные, многие растения) через химически-гормональный этап к этапу самодифференцировки, с полной автономизацией морфогенеза (многие насекомые). Большинство высокоорганизованных животных, однако, еще очень далеки от последнего, по Машковцеву, «старческого» этапа автономизации развития, роль функции и гормональных факторов в развитии органов у всех хордовых весьма значительна, и это способствует быстрому возникновению хорошо адаптированных форм при изменении среды (Машковцев, 1936).

Заслуга Шмальгаузена состоит в том, что в теории стабилизирующего отбора он показал, какие механизмы лежат в основе постепенной автономизации развития организмов — общей эволюционной тенденции, отмеченной ранее многими исследователями. Впоследствии наличие стабилизирующего отбора было показано во многих работах, проведенных

на различных растениях и животных (см., например: Зеликман, 1946; Р. Берг, 1956, 1958; Barnes, 1968; Gibson, Bradley, 1974; Камшилов, 1974а, и др.).

Для объяснения наследственного закрепления модификаций К. Уоддингтон предложил гипотезу «генетической ассимиляции». В ходе эволюции среда нередко становится своего рода «переключателем стрелок», под влиянием средового фактора развитие направляется в ту или другую сторону, как бы «канализируется». Замена средовых раздражителей генетическими выгодна, так как в этом случае необходимые структуры (органы) образуются раньше и их образование не зависит больше от непостоянных воздействий среды. Уоддингтон назвал процесс такой замены «генетической ассимиляцией» (Waddington, 1942). В ходе ассимиляции реактивность сначала «канализируется» (регуляторный тип развития), а потом роль стрелочного механизма переходит от среды к генетическому фактору и признак становится генетически закрепленным.

Воззрения Уоддингтона близки к уже рассмотренным представлениям о замене в эволюции модификаций мутациями, т. е. о нарастающей автономизации развития.

ЭКСПЕРИМЕНТАЛЬНЫЕ ДОКАЗАТЕЛЬСТВА ФИКСИРОВАНИЯ МОДИФИКАЦИЙ

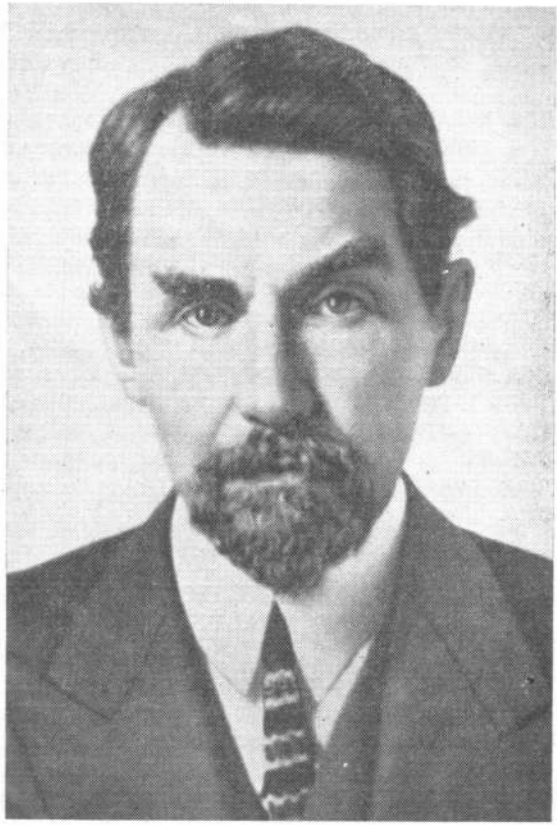
Поставить опыты, подтверждающие наличие в природе совпадающего, косвенного или стабилизирующего отбора, замены модификаций мутациями или генетической ассимиляции, нелегко. Отбор обычно действует медленно, на протяжении очень большого числа поколений; уловить его действие в сравнительно короткие отрезки времени трудно, а иногда и просто невозможно.

Первые отчетливые результаты по проверке гипотез закрепления модификаций были получены на простейших. При отборе туфелек (*Paramecium aurelia* и *P. caudatum*) на повышение резистентности к солености (на фоне адаптивной модификации) выживают преимущественно клоны с наследственно увеличенной солеустойчивостью (Гаузе, 1939б; Смарагдова, Гаузе, 1939).

Отбор на уменьшение размеров туфелек в условиях повышенной солености (снова на фоне приспособительной модификации), проведенный на *Euplotes vannus*, дал сходные результаты. Отобрались клоны с наследственно уменьшенной величиной особей (Гаузе, 1940а, 1941в). Еще более убедительными оказались опыты с *Paramecium bursaria*. В этом случае размеры тела уменьшались при повышении температуры, и это модификационное изменение можно считать несомненно адаптивным (Гаузе, 1941б). Отбор в условиях повышенных температур привел также к сохранению относительно мелких клонов (Смарагдова, 1940, 1941; Гаузе и др., 1942).

Подобных же опытов с многоклеточными животными было проведено немного. М. М. Камшилов (1939б) изучал проявление признака «безглазие» (eyeless) у *Drosophila melanogaster*. Было показано, что степень зависимости этого признака от среды может быть изменена в ходе отбора. В. А. Науменко (1941) провела отбор на усиление модификации, выражавшейся в изменении жилкования у дрозофилы. Были довольно быстро получены линии с наследственно измененным жилкованием.[1]

[1] Подробный анализ опытов по проверке гипотезы стабилизирующего отбора см. в гл. 15.



ГРИГОРИЙ АНДРЕЕВИЧ ЛЕВИТСКИЙ
(1871—1942)

Уоддингтон (Waddington, 1953), используя температурный шок (помещая куколок дрозофилы на 4 ч в условия температуры 40 °С), отметил появление у части особей модификации жилкования крыла типа crossveinless. Отбор наиболее измененных особей привел к постепенному увеличению их числа и к появлению этого дефекта у большинства мух без применения шока, при 18 °С (Milkman, 1951; Waddington, 1953, и др.). Сходные эксперименты с различными дефектами жилкования были предприняты и другими исследователями (Bateman, 1956, 1959а, 1959б, и др.). В одном из опытов удалось добиться наследственной фиксации изменения в строении торакса дрозофилы (Waddington, 1956, 1957).

Наиболее существенные опыты были проведены с изменением у дрозофилы длины анальных папилл. При добавлении в пищу соли (до 6—7%) папиллы увеличивались. Естественный отбор на протяжении 21 поколения привел наряду с резким увеличением солеустойчивости личинок к наследственному закреплению модификации — удлиненные папиллы сохранялись и при выращивании личинок на среде без добавления соли (Waddington, 1959).

Во всех опытах с отбором по признаку «жилкование» исследователи имели дело с фиксацией явно неприспособительной модификации. В опыте с анальными папиллами наблюдалось наследственное закрепление изменения, очевидно носившего адаптивный характер. Папиллы имеют прямое отношение к регуляции осмотического давления гемо-

лимфы, хотя точные данные о том, как происходит такая регуляция, отсутствуют (Waddington, 1961).

Среди попыток добиться закрепления модификаций отбором наибольшую убедительность имеют опыты Гаузе с изменением размеров инфузорий и опыты Уоддингтона с увеличением длины анальных папилл у дрозофилы. В обоих случаях была достигнута наследственная фиксация адаптивной модификации. Эта фиксация у инфузорий (а возможно, и у дрозофилы) не сопровождалась сужением нормы реакции. Наоборот, как отмечал Гаузе (1941б), отобранные клоны отличались даже повышенной приспособляемостью. Возможно, что более длительный отбор привел бы постепенно к стабилизации признака (в стабильной среде), но во всяком случае фиксация адаптивной модификации на первых этапах отбора не означает замену модификационного изменения мутационным (в понимании Лукина); происходит лишь сдвиг нормы реагирования, а не ее ограничение.

ОБЩЕЕ ЗНАЧЕНИЕ ПРИСПОСОБИТЕЛЬНЫХ МОДИФИКАЦИЙ

Работы, опубликованные в СССР и в Англии в 30-е и 40-е годы, показали, какое большое значение должны иметь адаптивные модификации в эволюционном процессе. Являясь результатом постоянно идущего отбора на приспособляемость (на соответствие нормы реакции условиям окружающей среды), модификации, в особенности сложные модификационные системы, охватывающие многие органы, обеспечивают достаточно высокую выживаемость вида при меняющейся среде обитания. При наличии адаптивных модификаций эволюция ускоряется, так как они облегчают возникновение новых комплексных приспособлений, как бы предваряют эволюцию (Шмальгаузен, 1939, 1946 и др.; Кирпичников, 1944б). В ходе отбора модификационные изменения фиксируются, возврат к исходному состоянию становится невозможным. Эволюционный процесс в целом характеризуется постепенным увеличением роли внутренних (генетических) факторов развития, т. е. его автономизацией, и этот процесс в значительной степени связан с деятельностью стабилизирующего отбора, охраняющего норму. Вместе с тем фиксация далеко не всегда означает замену модификации мутацией (стабилизацию признака), часто она представляет собою лишь сдвиг нормы реакции при сохранении большой зависимости развития органа от среды (Кирпичников, 1940, 1944б; Лукин, 1942 и др.). Закрепление модификаций отбором позволяет легко объяснить широкое распространение в природе параллелизма наследственной и ненаследственной изменчивости и у растений, и у животных, не прибегая к допущению наследования благоприобретенных признаков. Наконец, модификационные изменения могут стать в ряде случаев важным фактором изоляции родственных форм, фактором, способствующим видообразованию.

Приспособление к изменяющимся условиям жизни у всех живых организмов осуществляется двумя путями — приспособительным реагированием в пределах выработанной ранее нормы реакции и изменением генотипа в ходе отбора. По-видимому, эти два процесса теснейшим образом переплетаются и взаимодействуют. Наличие модификаций изменяет направление и силу действия отбора и облегчает отбор; отбор в свою очередь непрерывно совершенствует и изменяет модификации. Высокая гетерогенность популяций животных и растений, установленная сейчас в результате интенсивного изучения биохимического полиморфизма, способствует достаточно быстрому приспособлению вида к новым условиям

среды; но эта быстрота приспособления была бы невозможна без наличия широкой приспособляемости модификационного типа, присущей всем организмам без исключения. В этом, на наш взгляд, заключается главный итог всех исследований, посвященных оценке значения адаптивных модификаций в эволюции.

ГЛАВА 10. ПОВЕДЕНИЕ КАК ФАКТОР ЭВОЛЮЦИИ

В новейших сводках по этологии термин «поведение» вводится без определения, как интуитивно очевидный (см.: Хайнд, 1975). В соответствии с логикой развития современных исследований поведение можно рассматривать в качестве динамической системы, слагающейся по крайней мере из трех подсистем: подсистемы рецепторов, подсистемы физиологических процессов внутри организма и подсистемы «ответа на выходе» (Панов, 1977). Из них третья подсистема предстает в виде непосредственно наблюдаемой собственной активности организмов, которой А. Н. Северцов (1922), а затем И. И. Шмальгаузен (1946) придавали значение важного фактора эволюции.

В аспекте рассматриваемой темы мы хотели бы подчеркнуть такую особенность поведения, как возможность выбора в альтернативной ситуации и отсюда способность организмов к формированию новых видов деятельности, даже в относительно неизменных условиях среды. Фигурально выражаясь, стратегия поведения достаточно детерминирована, тогда как тактика «рассчитана» на импровизацию. Выбор индивидом того или иного тактического решения отнюдь не всегда оптимален, поскольку далеко идущие последствия данного выбора не могут быть доподлинно известны в настоящий момент. Однако минусы сделанного выбора почти всегда могут быть компенсированы принятием новых, подчас совершенно нестандартных решений.

Чтобы перейти к вопросу, в каком смысле поведение можно рассматривать в качестве фактора эволюции, необходимо обратиться к проблеме факторов эволюции вообще. К сожалению, единой общепринятой системы классификации факторов эволюции до сих пор не разработано. В последнее время намечается тенденция к выделению среди них двух главных категорий: «поставщики» эволюционного материала (Тимофеев-Ресовский и др., 1969) и действующие на него механизмы. К первой категории относят наследственную изменчивость и колебания численности популяций. Во вторую категорию включают борьбу за существование, естественный отбор и, вероятно, изоляцию.

Сначала рассмотрим аспекты поведения, которые делают его поставщиком материала для эволюционных преобразований, затем роль поведения в качестве механизма борьбы за существование и отбора. В заключение кратко коснемся значения поведения в антропогенезе.

ПОВЕДЕНИЕ КАК «ПОСТАВЩИК» МАТЕРИАЛА ДЛЯ ЭВОЛЮЦИОННЫХ ПРЕОБРАЗОВАНИЙ

Любая форма поведения представляет собой неразрывный комплекс наследственно обусловленных и индивидуально приобретенных компонентов. Из них первые формируют стратегическую основу поведения, которая на протяжении жизни индивида обогащается множеством тактических новинок. Именно с них будет целесообразно начать анализ эволюционной роли поведенческого разнообразия.

Индивидуально приобретенные компоненты поведения и их вероятная роль в эволюционном процессе. Анализируя общие закономерности эволюционного процесса, А. Н. Северцов в 1931 г. писал, что одна из важнейших задач состоит в том, чтобы понять, как именно «... над наследственной приспособляемостью организма у него появилась огромная надстройка индивидуальной приспособляемости поведения» (1949, с. 214). Очевидно, под индивидуальной приспособляемостью здесь понимался уход от первоначальной жестко детерминированной, стереотипной, формы реагирования и приобретение способности к принятию решения, к активному выбору линии поведения в постоянно меняющихся условиях внешней среды.

У одноклеточного жгутиконосца *Chlamydomonas reinhardii* все особи дикого типа реагируют на свет с механическим единообразием: фототаксис растет при усилении силы света до 10^3 эрг·см$^{-2}$с$^{-1}$, постоянно уменьшается при ее дальнейшем увеличении, а при значении 10^4 эрг$\times$ $\times$см$^{-2}$с$^{-1}$ положительная реакция на свет сменяется отрицательной (Квитко и др., 1978). Столь жестко запрограммированная, высоко предсказуемая и прямолинейная зависимость ответа организма на внешний стимул совершенно не типична для более высокоорганизованных многоклеточных животных, у которых основной характеристикой их поведения является как раз его нестационарность, возможность свободы выбора.

Экспериментальные исследования И. П. Павлова с 1903 г. пробудили реальную надежду понять тонкие механизмы индивидуальной приспособляемости организма средствами его собственной активности, его поведения. «Индивидуальное приспособление, — писал Павлов, — существует на всем протяжении животного мира. Это и есть условный рефлекс, условная реакция» (1951, с. 182). Основная идея учения об условных рефлексах заключалась в том, что любой первоначально нейтральный для животного раздражитель, сочетаясь во времени с жизненно важными событиями (поедание пищи, уход от опасности и т. п.), быстро становится для индивида недвусмысленным сигналом таких событий. Это позволяет животному не только создавать свой собственный, подчас уникальный, мир внешних стимулов, адекватно отвечающий условиям существования, но и руководствоваться сигнальными стимулами, отобранными из множества поступающих извне воздействий как предвестниками еще не наступивших изменений во внешней среде. Такое «опережающее отражение действительности» (Анохин, 1963) должно неизмеримо повышать потенции организма к выживанию.

Сейчас мы знаем, что классический павловский условный рефлекс — это лишь один из многих способов формирования ассоциативных связей на основе индивидуального опыта (Крушинский, 1977). Однако практически все они, за исключением, быть может, импринтинга, относятся к категории так называемых временных связей. В этом обозначении как нельзя лучше отражена их самая существенная особенность — преходящий характер и обратимость во времени. Способность организма быстро отказываться от однажды сложившихся привычек, если последние не дают преимущества в новых условиях, свойство «забывать» ненужное, отказываться от приобретенных навыков в пользу новых, насущных в данный момент, — все это несомненно мощный регуляторный механизм повышения надежности существования индивида.

Наша задача состоит в том, чтобы понять, как описанная временная лабильность поведения индивида воплощается в поступательных эволюционных изменениях свойств популяции.

Для объяснения механизмов передачи приобретенного опыта последующим поколениям было высказано две гипотезы. Согласно первой из

них, условные рефлексы, приобретенные индивидами-родителями, попросту наследуются их потомками. Эта точка зрения была высказана Павловым. При этом он основывался на экспериментах своего сотрудника Н. П. Студенцова (1924). Несколько позднее, в 1927 г., Павлов (1951б) писал, что вопрос о наследовании условных рефлексов остается совершенно открытым и, по существу, отказался от прежней трактовки. Позже опыты Студенцова были признаны некорректными (Бляхер, 1971б). Это не помешало многим видным исследователям павловской школы (Д. А. Бирюков, К. М. Быков и др.) утверждать, что Павлов признавал и доказывал наследование индивидуальных поведенческих признаков. В 1960 г. Бирюков (1960а) писал, что в противном случае все павловское учение о приспособительном значении условных рефлексов лишается смысла. Возразим на это словами Д. К. Беляева (1968), что наследование условных рефлексов было бы в высшей степени трагично для судьбы особей, живущих в изменчивых условиях внешней среды.

Многочисленные попытки доказать наследование индивидуально приобретенных поведенческих особенностей служат естественным следствием временного усиления в нашей стране в 30—50-е годы ламаркистских, эктогенетических, позиций. Несомненным следствием этого является также почти полная монополия в эти годы рефлексологической теории (см. ниже), отголоски которой были слышны еще совсем недавно (см., например: Судаков, 1967).

Другая гипотеза по поводу возможных способов наследственной передачи индивидуального опыта была выдвинута М. Е. Лобашевым (1961, 1969). Этот автор ввел понятие «сигнальной наследственности», согласно которому «потомство в порядке подражательного рефлекса перенимает приспособительные реакции, приобретенные за время жизни родителей» (Лобашев, 1969, с. 601). Передача индивидуального опыта при взаимодействии неродственных особей названа «групповым обучением» (Мантейфель, 1970). Предполагают, что явление группового обучения может быть использовано в целях управления поведением животных (Ильичев, Вилкс, 1978). Описанная система взглядов вполне допустима логически и может быть подкреплена отдельными эмпирическими данными. Однако доводы в ее пользу носят пока что в целом умозрительный характер. Именно это имел в виду Д. В. Радаков, когда писал, в частности, о стайном поведении рыб: «... соображения об „условнорефлекторном фонде“ стай, о его передаче и роли в этом стайного поведения рыб является лишь гипотезой, которая требует разносторонней проверки и уточнения» (1972, с. 111).

Гипотеза Лобашева встречает немало серьезных трудностей. Одна из них состоит в том, что временный характер любых ассоциативных связей делает весьма ненадежной их эстафету по череде поколений. Далее, относительная кратковременность периода контакта между родителями и потомством у многих видов животных препятствует передаче опыта в тех сферах поведения, которые наиболее существенны в зрелом возрасте.

Основная слабость гипотезы сигнальной преемственности состоит в том, что она не решает проблемы перехода модификационных изменений поведения в генетические изменения. Признав сигнальную преемственность главным механизмом передачи поведенческих новообразований, мы должны будем постулировать эволюцию поведения путем фенотипических преобразований, без изменений генетической конституции популяции и вида.

Вероятно, подвижность поведенческого фенотипа оказывается важ-

ным эволюционным фактором прежде всего потому, что она поддерживает генетическое разнообразие популяции. Давая возможность индивиду (потенциально наиболее уязвимому по отношению к эпизодической элиминации) с опережением реагировать на это воздействие и уходить от него, поведение сохраняет в фонде популяции генотипы, которые могут оказаться наиболее преуспевающими в иное время. Многообразие индивидуальных поведенческих тактик как бы выравнивает шансы генотипически различных особей, разными путями выводя их из-под элиминирующего воздействия постоянно меняющихся давлений отбора, и тем самым поддерживает генетическое разнообразие по признакам, не относящимся непосредственно к сфере поведения.

Какие же долгосрочные изменения может претерпевать при этом само поведение? Принято считать, что в рамках описанной гипотетической ситуации максимальные преимущества получат индивиды с наиболее подвижной психикой. Как полагал Северцов (1922), при неожиданных отрицательных изменениях жизненных условий выживут организмы наиболее «умные» и «способные» — «изобретатели» новых способов поведения. Однако психические потенции выживших особей смогут быть реализованы в плане последующего жизненного успеха популяции лишь в том случае, если поведенческие новообразования имеют под собой определенную генетическую основу. Здесь мы попадаем в область наиболее интересных и менее разработанных проблем генетики поведения.

Наследственно-обусловленные компоненты поведения. Изучение закономерностей филогенетически обусловленных форм поведения находится в ведении особой дисциплины — этологии. Последняя не только исследует данный феномен на поведенческом и экологическом макроуровнях, но и — что особенно важно — поставляет первичный эмпирический материал для генетики поведения (см.: Трут, 1978).

Среди видных представителей отечественной науки можно назвать имена истинных родоначальников этологии. Одним из них является В. А. Вагнер, работы которого (1910—1913, 1924—1929) были выполнены в период становления этологических исследований на Западе, но совершенно независимо от них (см.: Панов, 1975). Вагнер собрал большой фактический материал по поведению разных видов паукообразных, насекомых и птиц, обобщив его в солидном двухтомном труде и в ряде статей. Но особенно важно то, что Вагнер был одним из первых, кто попытался создать целостную теорию инстинктивной деятельности животных (подробнее см. гл. 30).

К сожалению, работы Вагнера не смогли получить развития и оформиться в самостоятельное этологическое направление в СССР. Пренебрежение этологической проблематикой в 30—50-е годы не могло не затормозить и исследований по генетике поведения.

В 1963 г. В. Н. Черниговский указал на важность развития этологии. «Не считаться с ней невозможно. Не знать о ней просто неприлично. Не разбирать ее — очень серьезное упущение...» (с. 630). Время оживления этологических исследований совпало с возрождением работ по генетике поведения в Московском университете (Крушинский), в Ленинградском университете (Лобашев), в Институте цитологии и генетики АН СССР в Новосибирске (Беляев). Мы остановимся лишь на вопросе, непосредственно касающемся эволюционной роли некоторых филогенетически обусловленных форм поведения.

Речь идет о так называемой элементарной рассудочной деятельности (ЭРД), сущность и механизмы которой исследуются Крушинским с сотрудниками начиная с конца 50-х годов (Крушинский, 1958а, 1958б,

1958в и др.). В недавней обобщающей сводке Крушинский (1977) специально и неоднократно подчеркивает генетически запрограммированный и филогенетически обусловленный характер этого феномена. В отличие от своих более ранних работ на эту тему он отказывается в общей характеристике рассматриваемого явления от понятия «экстраполяционный рефлекс», тем самым сильно сужая возможную сферу применения рефлексологической терминологии. По его словам, при анализе ЭРД им широко использовались подходы и методы этологии (1977). Крушинский считает, что ЭРД неправомерно сводить к механизмам условного рефлекса, равно как и к другим формам индивидуально приобретенного опыта (обучения). Сложные ансамбли поведения (унитарные реакции) слагаются из трех компонентов различной природы: инстинкта, обучения и разумного поведения, или ЭРД. При этом автор указывает на известное родство ЭРД с такими категориями, как инсайт (буквально «прозрение» — термин, введенный основоположником гештальт-психологии В. Кёллером), как психонервная деятельность (Беритов, 1947, 1961), а также с некоторыми особенностями поведения приматов, служившими предметом пристального изучения русской зоопсихологической школой (Войтонис, 1949; Ладыгина-Котс, 1955, 1959; Тих, 1970).

Интересный вопрос о парадоксальных взаимосвязях между обучением и ЭРД детально разобран в книге Крушинского (1977). Коснемся кратко представлений этого автора о путях становления ЭРД в филогенезе. Крушинский показал отсутствие тесной зависимости между способностью к ЭРД и филогенетическим уровнем развития того или иного таксона позвоночных. Этот вывод отчасти перекликается с подобным же заключением (Воронин, 1957; Лопатина, 1971) по поводу возможности и скорости выработки условных рефлексов у представителей разных филогенетических групп позвоночных и беспозвоночных. Однако при более широких масштабах сравнения прогресс в развитии индивидуального приспособительного поведения все же заметен. Упомянем, в частности, что у одноклеточных животных до сих пор не доказана возможность даже таких простейших способов обучения, как условный рефлекс (Северин, 1978).

Каковы же могут быть пути прогрессивного развития поведения как максимально подвижной стратегии принятия решений? Крушинский считает, что в разных таксонах позвоночных разными способами повышалась избыточность структурного субстрата, ответственного за способность к обучению и за ЭРД. Речь идет об увеличении *«резерва избыточных нейронов* с многообразной системой контактов между ними» (1977, с. 235; курсив наш, — *Е. П.*). Этот путь развития по крайней мере среди позвоночных коррелирует с общим увеличением размеров мозга, которое в свою очередь обусловлено тенденцией к увеличению размеров тела в процессе филогенеза (Симпсон, 1948). Подчеркивая роль избыточных нервных структур в реализации поведенческих новоприобретений, Крушинский проводит мысль об имманентном усложнении потенциально возможных функций с увеличением общей структурной сложности организма. Такой ход рассуждений позволяет рассматривать проблему с позиций общей теории организации и управления.

Индивидуальная вариабельность способности к ЭРД у особей данного вида или данной генетической линии определяется наследственными факторами (Крушинский, 1977, с. 125), что создает почву для отбора. Однако тот факт, что ЭРД не является частным приспособлением, ставит вопрос, какими средствами может происходить отбор по данному признаку.

Хотя практически любое эволюционное событие осуществляется путем изменения генетической конституции популяции, сами эти изменения подготавливаются и происходят на основе взаимодействий реальных индивидов с абиотической средой и друг с другом. Пластичность поведенческого фенотипа, особенно ярко проявляющаяся в межиндивидуальных взаимодействиях, и создает ту реальную среду, в которой самыми различными способами апробируется жизненная пригодность генотипических вариантов.

Детализируя эту мысль, можно сказать, что внутрипопуляционное сообщество выступает по отношению к индивиду не только как селективное (элиминирующее), но и как формирующее начало. На ранних стадиях онтогенеза среда формирует фенотип, фиксируя в нем те варианты нормы реакции, которые наиболее адекватно отвечают сиюминутным проявлениям внутрипопуляционной обстановки. В последующие периоды жизни особи полученные ею потенции могут оказаться в согласии с существующей внутрипопуляционной обстановкой, и тогда особь реализует шансы на выживание и оставление потомства. И напротив, дефекты раннего развития индивида резко снижают его возможности внести свой вклад в генофонд популяции.

Способы, посредством которых поведение может выступать в качестве механизмов элиминации и отбора, почти столь же многообразны, как и само поведение. Хорошо известно такое явление, как элиминирующая роль хищников, избирательное поведение которых способствует отбору по тем или иным защитным, в том числе поведенческим, признакам у их жертв. Здесь мы коротко рассмотрим некоторые вопросы, связанные с эволюционной ролью поведенческих взаимодействий между особями внутри популяции.

Ранний опыт и формирование фенотипа. В своей посмертно опубликованной работе С. С. Шварц (1980) писал: «Из постулата „отбор идет по фенотипам“ следует, что в *равных* условиях среды животные, прошедшие свое развитие в *разных* условиях, подвергаются разным силам отбора» (с. 124). В контексте обсуждаемой темы эта мысль приобретает особенно важное звучание, если вспомнить, что характер поведенческих взаимодействий индивида с другими особями (родители, сибсы и т. д.) в ранние периоды его онтогенеза может оказывать решающее влияние на процессы формирования фенотипа данного индивида. Наиболее очевидный пример — кастовый полиморфизм (полиэтизм) у общественных перепончатокрылых насекомых. В частности, у муравьев один и тот же генотип самки может воплотиться в двух принципиально различных фенотипах. Судьба каждой данной диплоидной личинки определяется особенностями поведения кормящих ее рабочих муравьев — «нянек», которое в свою очередь зависит от сиюминутного социального климата в муравейнике. При избытке секрета лабиальных желез в фондах семьи развитие личинки с большой вероятностью приведет к формированию плодущей самки, при недостатке этого секрета — к формированию рабочей особи (Захаров, 1972).

Исследуя влияние «эффекта группы» на развитие молоди рыб, амфибий и других животных, Шварц с соавторами (1976) показали, что в условиях переуплотнения выделяемые в воду метаболиты оказывают весьма существенное воздействие на морфогенез и физиологию индивидов. В частности, у лягушек *Rana camerani*, выросших в экспериментальных популяциях с повышенной плотностью, заметно изменяются пропорции задних конечностей (Шварц, 1980). С. Н. Хаютин и Л. П. Дмитриева (1981)

выявили, что специфика взаимодействий между гнездовыми птенцами мухоловки пеструшки *Muscicapa hypoleuca* приводит к синхронизации их развития. Создавая смешанные выводки из птенцов разного возраста, эти исследователи обнаружили интересный эффект «акселерации», благодаря которому младшие птенцы к моменту вылета оказываются столь же развитыми, как и старшие.

Особенности раннего опыта индивида оказывают несомненное воздействие на характер его поведения в зрелом возрасте. Так, для самок большой песчанки *Rhombomys opimus*, выращиваемых в условиях изоляции или вместе с другими самками (без самцов), в дальнейшем характерны повышенная агрессивность и некоторые другие формы самцового поведения (Гольцман, 1977).

Можно было бы привести и другие, подчас весьма эффектные, примеры психофизиологических модификаций онтогенеза, источником которых служит специфика межиндивидуальных отношений. Эта категория явлений весьма разнородна по своим биологическим механизмам. В частности, сюда же относится и феномен импринтинга, исследуемый в нашей стране Слонимом и его коллегами (Слоним, 1976), а также в лаборатории орнитологии Московского университета (Тихонов, 1976, 1977).

Трудно согласиться с попыткой Кайданова и Новикова (1975) рассматривать импринтинг и зависимость индивидуальной конкурентоспособности от раннего опыта в качестве проявления сигнальной преемственности. Сигнальная преемственность основана на подражании животного действиям других особей, тогда как ни импринтинг, ни прочие типы психофизиологических модификаций онтогенеза не связаны с прямым подражанием, имея гораздо более сложную природу.

Неповторимость и уникальность межиндивидуальных взаимодействий в любой группировке животных приводит к тому, что на базе сходных генотипов за счет разнообразия индивидуального опыта могут развиваться совершенно несходные фенотипы. Как показала Н. В. Башенина (1972), различия между будущими доминантами и «подчиненными» особями в потомстве данной пары у грызунов проявляются у детенышей в еще не распавшемся выводке. Ранний индивидуальный опыт, усиливая проявление генотипической разнокачественности индивидов, способствует поддержанию поведенческого полиморфизма в популяции. Последний, как принято полагать, играет важнейшую роль в динамике демографических свойств популяции, в первую очередь ее плотности и численности.

Роль поведения в регуляции плотности и численности популяции. Анализ преобразований популяции на относительно коротких отрезках времени является совершенно необходимой предпосылкой для понимания долговременных процессов эволюции. В результате синтеза генетики и популяционной экологии в 40—50-е годы сложилось представление о популяции как о динамичном единстве частично разобщенных подсистем, периодически обменивающихся генетическим материалом. Ареал каждой географической популяции не является сплошным: внутри него выделяются ареалы так называемых локальных популяций, разъединенные в периоды невысокой численности, но имеющие тенденцию к слиянию при возрастании численности. Смены максимумов и депрессий имеют в целом циклический характер. Пока численность локальной популяции невысока, незначительный обмен генетическим материалом с другими популяциями осуществляется немногочисленными мигрантами. С ростом численности происходит увеличение ареалов локальных популяций, вплоть до их слияния, а также резко возрастает интенсивность эмиграции и иммиграции. Происходит «перемешивание» локальных популяций, в ходе которого генетические новообразования, полученные ими за время изо-

ляции, поступают в общий генофонд географической популяции и становятся источником новой комбинаторики. Период панмиксии сменяется новой фазой частичной изоляции.

Не следует забывать, что в приведенной схеме динамики численности эмпирически обоснованной является в основном ее феноменологическая картина, детально описанная Н. П. Наумовым и его сотрудниками (Наумов, 1948, 1954). Что касается эволюционно-генетических интерпретаций, они пока представляют собой лишь правдоподобную дедуктивную гипотезу. Так или иначе, но поведение несомненно играет в описанной последовательности событий динамики численности огромную роль. По существу внешние воздействия в чистом виде могут определить лишь начало подъема численности, вероятного при значительном улучшении климатических и кормовых условий. Однако регулярный характер популяционных циклов, например 4-летние циклы у *Microtinae* (Краснощеков, 1975; Чернявский, 1975), наводит на мысль об относительно автономном характере даже этих, казалось бы, внешне обусловленных событий. Что же касается причин, приводящих к возвращению популяции в фазу умеренной численности, их следует искать во внутренней, этологической структуре популяции и в собственной активности слагающих ее особей.

Здесь следует перечислить некоторые основные авторегуляторные функции поведения. Прежде всего это система территориальных отношений между особями, которая привязывает животных к определенным угодьям, делая их членами частично изолированных друг от друга, относительно замкнутых общностей, или «парцеллярных группировок» (Наумов, 1967, 1972). В основе второго важного механизма лежит способность животных отрицательно реагировать на переуплотнение внутри парцеллы (или дема), отвечая на него сначала прекращением размножения, а затем эмиграцией. Эмигранты могут лишь эпизодически добиться успеха, если им удастся иммигрировать в другие парцеллы. В основном же они гибнут от внешних воздействий среды или остаются в популяции на положении резервных нетерриториальных аутсайдеров. Механизмы психофизиологического и социального стресса, связанные с переуплотнением популяции, детально рассмотрены И. А. Шиловым (1977).

При выборе индивидуальной стратегии в условиях меняющейся численности и плотности каждая особь ориентируется на некую систему внешних по отношению к ней, социально обусловленных детерминантов. Этот комплекс внешних стимулов, обязанных деятельности других членов популяции, Наумов (1977) назвал «биологическими сигнальными полями». Последние представляют собой интегральный итог жизнедеятельности дема, суммируя в себе все многообразие поступающих от его членов акустических (Мальчевский, 1958а; Ильичев, 1972), химических (Соколов и др., 1976; Корытин, 1979), оптических (Панов, 1978) и даже электромагнитных (Протасов, 1978) сигналов.

В настоящее время у нас в стране и за рубежом особенно большое число экспериментальных данных собрано по вопросу о механизмах блокирования беременности самок при переуплотнении популяций у грызунов. Основная роль здесь отводится поступающим от других членов популяции сигналам химической природы — феромонам (см.: Соколов, Котенкова, 1976). Явление блокирования беременности относится, вероятно, к тому классу внутривидовых адаптаций, которые были названы С. А. Северцовым (1951) «конгруэнциями». Говоря о конгруэнциях, он имел в виду, в частности, такие формы индивидуального поведения, которые обеспечивают нормальную жизнедеятельность группы (семьи, общины и т. п.), иногда даже во вред самой особи.

Однако, как писал А. С. Серебровский в 1939 г. (1973), понятия «польза» и «вред» весьма относительны. Эта же мысль высказывалась К. М. Завадским (1961): не может быть никаких безусловных границ между позитивными и негативными внутрипопуляционными отношениями, в частности между конкуренцией и сотрудничеством. Явления поведения, представляющиеся, на первый взгляд, всецело адаптивными, могут под другим углом зрения выглядеть как дефекты внутрипопуляционной организации, которые в дальнейшем могут снизить жизненный потенциал популяции и даже привести к ее вымиранию. В последние годы эта тема разрабатывается автором настоящей главы и его сотрудниками (см., например: Панов и др., 1980).

Половой отбор и репродуктивная изоляция. Неоднократно отмечалось, что та часть творческого наследия Дарвина, которая известна под названием теории полового отбора, встречала наименьшее сочувствие даже у его ортодоксальных последователей. В основу представлений о половом отборе была положена мысль, что самки, руководствуясь неким эстетическим «вкусом», выбирают в качестве своих половых партнеров самцов с наиболее развитыми вторичными половыми признаками и тем самым способствуют накоплению и дальнейшему усилению этих признаков в последующих поколениях. Среди крупных биологов, выступавших против этой теории, можно назвать на Западе Э. Копа, Т. Моргана, А. Уоллеса, в нашей стране С. А. Бутурлина, Б. М. Житкова, Д. Н. Кашкарова, М. А. Мензбира, В. В. Станчинского. В частности, Житков писал: «...теория полового отбора, основываясь на известном психическом понятии, т. е. на совершенно немеханических воззрениях, стоит в противоречии с самим духом учения о естественном отборе, хотя на первый взгляд и является как бы необходимым его дополнением» (1910, с. 96).

Один из активных защитников теории полового отбора в СССР Л. Ш. Давиташвили в 1948 г. ввел новое понятие «перигамические признаки», обозначив им такие структуры и особенности поведения, которые, по его мнению, развиваются под действием полового отбора. Позднее Давиташвили (1961) дал интересный обзор такого рода явлений, обнаруженных у современных и ископаемых форм. Пытаясь связать всевозможные эксцессивные структуры (рога, кожные выросты и пр.) вымерших животных с особенностями их брачного поведения, Давиташвили возрождает традиции палеоэтологии, возникшей в трудах Л. Долло. К сожалению, аргументация Давиташвили в защиту теории полового отбора, основывалась скорее на внутреннем убеждении, нежели на неоспоримых доказательствах.

Серебровский представил интересную гипотетическую схему эксцессивного развития рогов как турнирного оружия без участия отбора со стороны самок, а лишь на основе «противоречия внутривидового преимущества» (1973, с. 79). С нашей точки зрения эта модель лучше теории полового отбора в ее первоначальном виде.

Явление избирательности по отношению к внешним стимулам в момент приобретения брачного партнера получает новое освещение при анализе межвидовых отношений. Особенности окраски, вокализации и поведения (и у самцов, и у самок данного вида) принято сегодня рассматривать в качестве так называемых видовых опознавательных признаков, обеспечивающих репродуктивную изоляцию между таксономически близкими видами. Эти идеи впервые в нашей стране были высказаны А. Б. Кистяковским (1958). Исходя из представлений о ведущей роли этологической изоляции в дивергенции близких форм ранга полувидов, мы детально проанализировали соответствующую литературу и

ГЕОРГИЙ ДМИТРИЕВИЧ КАРПЕЧЕНКО
(1899—1942)

несколько природных ситуаций в зоне географического контакта между подобными формами (Панов, 1968, 1972, 1973, 1980). Это дало нам основание отказаться от существующей детерминистической позиции, в соответствии с которой любое различие во внешней морфологии и в поведении у форм, в принципе способных к гибридизации, следует рассматривать в качестве потенциального изолирующего фактора (Панов, 1978).

Вероятно, следует отличать активную избирательность от полной индифферентности к внешнему стимулу. Если особи другого вида ни при каких обстоятельствах не вызывают у индивида хотя бы малейшей попытки вступить с ними в контакт, едва ли имеет смысл говорить о действии неких специальных изолирующих механизмов. В противном случае к этой категории следовало бы отнести индифферентность в отношениях между особями из совершенно неродственных таксонов. С этой точки зрения многие проанализированные случаи «этологических барьеров» между симпатрическими видами — это не причина становления последних, а результат их длительной дивергенции в предшествующие периоды географической изоляции.

«Синтезогенез» и поведение. Завадский (1968) назвал синтезогенезом видообразование путем объединения двух и более первоначально самостоятельных систем (видов) в единую самовоспроизводящуюся систему. Наиболее очевидным способом синтезогенеза является гибридизация (см. гл. 6).

Гибридизация у высших животных обычно рассматривается как результат нарушения этологической изоляции, или «несовершенство» этологических барьеров. В этой традиционной трактовке гибридизация выступает как преходящее и, в общем, нежелательное явление, приводящее к разрушению высоко интегрированных генных комплексов. Такого рода оценки, основанные на абсолютизации альтернативы «вред—польза», грешат несомненным субъективизмом. Мы видим в явлении гибридизации один из способов проявления животными активности, выходящей за пределы типичной видоспецифической нормы. Активный поиск «суррогатного» брачного партнера может привести к реализации репродуктивных потенций индивида, а при известных обстоятельствах — и к основанию гибридной популяции с новыми генетическими свойствами. Такая популяция может оказаться даже более приспособленной, чем родительские виды. Примеры вытеснения гибридной формой родительских видов известны среди растений (Завадский, 1968, с. 311—312).

Другой вариант синтезогенеза — это симбиогенез (см.: Хахина, 1979). Формирование нового типа организации путем непосредственного объединения индивидов, относящихся к разным таксонам, можно рассматривать как результат поведенческих взаимодействий. Существует точка зрения, что первым шагом на пути формирования подобных комплексных организмов был паразитизм — явление, которое во многих случаях сопровождается развитием специальных поведенческих адаптаций как у паразита, так и у хозяина. В частности, весьма тесная поведенческая интеграция между паразитом и хозяином наблюдается в высоко специализированных случаях энтойкии, или «квартирантства» в теле хозяина (Наумов, 1963).

Обсуждая эволюцию поведения животных, Ю. К. Рощевский (1978) поставил интересный вопрос о возможности формирования целостных организмов путем интеграции многоклеточных индивидов. В качестве иллюстрации он приводит пример внутривидового «паразитизма» у рыб-удильщиков *Ceratoidei*, у которых карликовый самец сначала прикрепляется зубами к самке, а затем буквально срастается с ней. При этом кровеносные сосуды самца оказываются как бы продолжением кровеносной системы самки, так что самец превращается в своего рода придаточный орган, вырабатывающий сперму.

В заключение отметим важнейшую роль поведения в качестве фактора антропогенеза. Использование орудий, трудовая деятельность и возможность передавать индивидуальный опыт поколениям средствами сигнальной преемственности — вот, вероятно, главные движущие силы, превратившие предчеловека в Человека разумного. Вклад советских биологов в решение этих вопросов подробно освещен в специальной главе настоящего издания (см. главу 30).

Итак, поведение предстает перед нами как универсальный регулятор всех тех отношений организма со средой, которые зависят от собственной активности индивидов и их группировок. Здесь и уход от неблагоприятных воздействий среды, и поиск пропитания и полового партнера, и забота о потомстве, и приспособление к внутрипопуляционному климату. Как возникли в филогенезе все эти сложнейшие функции, как они влияют на эволюцию видов? Многое в решении этой проблемы остается еще неясным. Тем не менее достижения этологов, в том числе советских исследователей, позволяют приблизиться к ее выяснению.

ГЛАВА 11. ЗАКОНОМЕРНОСТИ ГЕОГРАФИЧЕСКИХ ИЗМЕНЕНИЙ ОРГАНИЗМОВ

Некоторые закономерности в географических изменениях организмов были подмечены натуралистами очень давно (см. статью Г. П. Дементьева, 1935), но обстоятельное изучение их началось в первой трети XIX в. Историю проблемы можно разделить на четыре периода: первый — 30—50-е годы XIX в.; второй — последние четыре десятилетия XIX в. и первые два десятилетия XX в.; третий — 20—40-е годы XX в.; четвертый — 50—70-е годы XX в.

КРАТКАЯ ХАРАКТЕРИСТИКА ПЕРИОДОВ РАЗРАБОТКИ ПРОБЛЕМЫ

Для первого периода характерно развитие биологических и других естественных наук, что привело в начале следующего периода к победе эволюционной теории. В 1833 г. вышла книга К. Глогера (Gloger, 1833) «Изменение птиц под влиянием климата». В ней показано, что окраска европейских птиц становится более интенсивной и яркой в направлении с севера на юг (правило Глогера), в результате чего виды названных птиц распадаются на климатические вариететы, принимаемые отдельными орнитологами за самостоятельные виды. Глогер указал, что аналогичным изменениям подвержены и млекопитающие. Это был первый обстоятельный труд по закономерностям географических изменений организмов.

В 1847 г. опубликована работа К. Бергмана (Bergmann) «Об отношении экономии тепла животных к их величине». На основании соображений о балансе тепловой энергии в теле гомойотермных животных он пришел к заключению, что в северном полушарии размеры тела последних должны возрастать к северу (правило Бергмана). Справедливость этого вывода Бергман подтвердил, сопоставляя величины тела некоторых хищных европейских птиц с их географическим распространением.

Данные Глогера могли послужить доказательством эволюционного возникновения новых видов из климатических вариететов, а соображения Бергмана о приспособительном значении географических изменений величины тела гомойотермных животных могли способствовать обоснованию теории естественного отбора. Однако оба ученых не были эволюционистами и не пытались найти естественное объяснение возникновению новых форм организмов.

Ч. Дарвин, будучи в 1831—1836 гг. участником экспедиции на корабле «Бигль», не зная исследований Глогера, обратил внимание на постепенные изменения различных признаков у разных животных на южноамериканском материке в направлении с севера на юг. Эти факты вместе с данными по палеозоологии Южной Америки и составу фауны Галапагосских островов способствовали тому, что Дарвин стал убежденным эволюционистом. После возвращения из путешествия и до выхода в свет «Происхождения видов» Дарвин разрабатывал теорию естественного отбора, уделяя при этом внимание и географическим изменениям диких и домашних животных. Он отмечал, что многие из подобных изменений адаптивны и возникли в результате естественного отбора. Таким образом именно Дарвин заложил основы глубокого эволюционного анализа рассматриваемой проблемы в свете теории естественного отбора.

Второй период начался после опубликования «Происхождения видов». Он характеризуется, во-первых, возрастанием интересов биологов к внутривидовой дифференциации организмов, во-вторых, новыми иссле-

дованиями, выявляющими географические закономерности в изменении организмов.

Исследования внутривидовой дифференциации приводили к выводу о возможности превращения разновидностей в новые виды. Начало развиваться учение о том, что виды состоят из географических рас (или подвидов), каждая из которых занимает определенную часть видового ареала, отличающуюся особенностями среды. Географический метод в систематике растений и животных получал все большее распространение и в конце XIX—начале XX в. стал господствующим в систематике высших групп органического мира: млекопитающих, птиц, рыб, моллюсков, насекомых, цветковых растений и некоторых других групп организмов. В зарубежных странах развитию географического метода содействовали Ф. Гейнке (Heincke, 1878), М. Вагнер (Wagner, 1889), Р. Веттштейн (Wettstein, 1898), Д. Гулик (Gulick, 1905), Д. Аллен (Allen, 1906), Э. Гартерт (Hartert, 1910—1921), О. Клейншмидт (Kleinschmidt, 1926), а в России С. И. Коржинский (1892), В. Л. Комаров (1901, 1940), А. П. Семенов-Тян-Шанский (1910), Л. С. Берг (1910, 1922), В. Л. Бианки (1916) и др.[1]

В числе важнейших исследований этого периода следует назвать работу Д. Аллена. На большом материале по млекопитающим и птицам Северной и Центральной Америки он подтвердил правила Бергмана и Глогера и установил правило, согласно которому величина придатков тела (ног, крыльев, ушных раковин и др.) возрастает к югу и, следовательно, у южных рас увеличивается поверхность тела по отношению к его объему. Исследования Берга, Гейнке, Джордана (Jordan, 1905) выявили географические закономерности в изменении общей величины тела, количества позвонков, числа лучей в плавниках и других признаков морских и пресноводных рыб. Много данных о географических изменениях величины тела и других признаков водных беспозвоночных приводится в разных сводках по зоопланктону (Воронков, 1913), общей гидробиологии (Зернов, 1934), экологической зоогеографии (Hesse, 1924). Сведения о географических закономерностях в изменениях наружного и внутреннего строения растений из разных групп в систематизированном виде можно найти в различных широко известных сводках по морфологии и экологии растений, вышедших в начале нынешнего века.

Победа эволюционной идеи стимулировала изучение географических изменений организмов. В то же время нужно отметить и значительные недостатки и пробелы в развитии проблемы, характерные для второго периода ее изучения. Большинство авторов объясняло возникновение географических изменений ламаркистской концепцией унаследования особенностей, приобретенных организмами в результате прямого воздействия на них факторов внешней среды. Так, Аллен писал, что «...условия среды более действительны в вызывании определенного класса изменений, чем ненадежное действие естественного отбора...» (цит. по: Лукин, 1940, с. 87). Такой же точки зрения придерживались в ясной или слегка завуалированной форме Веттштейн, Гейнке, Семенов-Тян-Шанский и др. Некоторые авторы, подобно Гессе, пытались сочетать теорию естественного отбора с ламаркистской концепцией (см.: Лукин, 1940).

Кроме теоретических ошибок, в этот период были и методические недостатки в исследованиях.

1. Внимание ученых было в основном сосредоточено на изучении высших групп животных и растений.

---

[1] Более подробные сведения о времени издания этих работ см. в книге Лукина (1940).

2. Изучались главным образом общая величина организмов, их наружные особенности (в том числе окраска покровов), значительно реже — внутреннее строение. Физиологические же и биохимические признаки, процессы размножения и развития оставались вне поля зрения исследователей.

3. Заключения о закономерностях в изменении признаков нередко формулировались на основании изучения небольшого материала или без достаточно надежной статистической обработки исходных данных.

4. Во многих работах отсутствовали более или менее достоверные сведения о том, с какими именно факторами среды связано возникновение изучаемых изменений, а высказывались лишь самые общие соображения по этому вопросу.

Особо нужно отметить неясность представлений о наследственной природе внутривидовых форм. Преобладало мнение, что особенности последних чаще всего ненаследственны, т. е. принадлежат к числу модификаций. Правда, особенности географических внутривидовых форм (но не других экологических форм) многими авторами на основании различных соображений считались наследственными. Однако экспериментальные доказательства наследственной закрепленности признаков географических рас отсутствовали. Между тем решение этого вопроса имело большое значение для понимания природы закономерных географических и других экологических изменений организмов и их возникновения в свете теории естественного отбора. В значительной степени отмеченные недостатки были устранены в течение третьего периода.

Третий период связан с успешным развитием генетики, экспериментальной экологии и теории динамики популяций. Широкое использование их достижений на основе главных положений теории естественного отбора, организация обширных многолетних исследований внутривидовой дифференциации и закономерных географических изменений разных групп организмов (в том числе бактерий), применение методов более точной обработки полученных данных в соответствии с требованиями статистики и биометрии характерны для этого периода. Происходило постепенное преодоление антидарвинистских концепций и была доказана плодотворность теории естественного отбора. Однако в начале этого периода и в меньшей степени в последующие годы упрощенные, ламаркистские (а также автогенетические) толкования были еще довольно сильно распространены. Очень поучительна эволюция взглядов двух известных ученых — американского экспериментального зоолога Ф. Семнера (Sumner, 1932) и немецкого зоолога Б. Ренша (Rensch, 1939). В течение длительного времени они были убежденными ламаркистами, а затем в результате собственных исследований, истолкованных в свете достижения генетики, полностью признали теорию естественного отбора.

Из работ зарубежных биологов нужно отметить экспериментальные исследования экологических форм растений Г. Турессона (Turesson, 1922а, 1922б, 1925), внутривидовой дифференциации львиного зева Э. Баура (Baur, 1924), географических рас непарного шелкопряда Р. Гольдшмидта (Goldschmidt, 1934). В них была доказана наследственная закрепленность и приспособительное значение особенностей внутривидовых форм и четко продемонстрирована ведущая роль естественного отбора в возникновении последних. Исследования советских биологов того же периода, как будет показано дальше, сыграли выдающуюся роль в развитии проблемы и в методологическом, и в методическом отношениях. Они во многом проложили новые пути в разрешении основных вопросов внутривидовой дифференциации и закономерных географических изменений организмов.

Четвертый период (50—70-е годы) характеризуется дальнейшим, более углубленным изучением ранее разрабатываемых вопросов и постановкой новых. Широко привлекаются новейшие достижения биохимии, генетики, биоценологии и других наук, значительно увеличивается количество видов, подвергаемых изучению, применяются новые методики экспериментальных и полевых исследований, более точно и наглядно оформляются итоги большинства работ. Советские биологи выполнили в течение этого периода ряд весьма серьезных исследований.

ИССЛЕДОВАНИЯ ЗАКОНОМЕРНЫХ ГЕОГРАФИЧЕСКИХ ИЗМЕНЕНИЙ ОРГАНИЗМОВ В СССР В 20—40-е ГОДЫ

Закономерности географических изменений растений. Наиболее обширные исследования в этой области были проведены по культурным и дикорастущим растениям во Всесоюзном институте растениеводства под руководством Н. И. Вавилова. Особый интерес представляют результаты организованных им географических опытов на огромном протяжении нашей страны в 115 пунктах, из которых крайние были разделены в долготном направлении — 107°, а в широтном — 30°. Бóльшая часть опытов была проведена в течение четырех лет (1923—1926) на 185 чистолинейных сортах, принадлежащих к 40 видам. Многие пункты были расположены в горных местностях на большой высоте. В опытах были установлены закономерные изменения морфологических и биохимических признаков растений, продолжительности вегетационного периода, приспособлений к продолжительности дневного освещения и др. Главная задача опытов была чисто практическая: выяснить, в каких условиях подопытные сорта более продуктивны и меньше подвергаются отрицательному воздействию различных факторов среды. Вместе с тем полученные данные представляли большой общебиологический интерес. Во-первых, было продемонстрировано, что закономерным географическим изменениям подвержены самые разнообразные признаки и процессы растений. Во-вторых, было установлено, с какими именно факторами среды были связаны эти изменения. В-третьих, выяснение приспособительного значения отмеченных изменений могло служить для доказательства их возникновения в результате естественного отбора.

Большое значение имеет изучение химического состава растений (белков, жиров, углеводов, ферментов и др.), проведенное под руководством Н. Н. Иванова и отраженное в многотомной «Биохимии культурных растений» (1935—1940), ибо в приспособлении организмов к внешней среде биохимические процессы должны играть очень важную роль. Подобные исследования были организованы еще до Октябрьской революции и проводились до 30-х годов включительно С. Л. Ивановым (1924, 1937 и др.), который, изучив закономерные географические изменения жиров у многих дикорастущих, а отчасти культурных видов растений, высказал интересные соображения об адаптивном значении установленных изменений.

Адаптивный характер географических изменений растений четко выражен в их отношении к продолжительности светового периода суток (фотопериодизм). Обстоятельные исследования фотопериодических адаптаций ряда видов разного географического происхождения были проведены В. Н. Любименко совместно с О. А. Щегловой (1922), А. В. Дорошенко и В. И. Разумовым (1929 и др.) и Е. Н. Синской с сотрудниками (1927 и др.).

Разнообразные полевые и экспериментальные исследования продемонстрировали со всей очевидностью наследственную закрепленность осо-

бенностей географических и других внутривидовых форм. Образцовые многолетние исследования были выполнены в Ленинградском университете М. А. Розановой, автором книг «Современные методы систематики растений» (1930) и «Экспериментальные основы систематики растений» (1946). Весьма важные исследования, в частности по изучению географических изменений растений в связи с приспособлением их к жизни в сообществе с другими растениями, провела Синская с сотрудниками. Результаты исследований она обобщила в большой статье «К познанию видов в их динамике и взаимоотношениях с растительным покровом» (1931) и в книге «Динамика вида» (1948).

Закономерности географических изменений различных признаков животных. Значительную роль в изучении географических изменений организмов уже в первые годы рассматриваемого периода сыграл В. В. Алпатов (1924, 1927; Алпатов, Тюнин, 1925). Его исследования были посвящены установлению географических закономерностей в изменении длины хоботка, общей величины тела и некоторых других признаков домашней пчелы. Он показал, что изменение хоботка имеет приспособительное значение и происходит в соответствии с изменениями строения цветов, нектар которых сосут пчелы. Алпатов настойчиво пропагандировал применение точных биометрических методов в изучении изменчивости организмов.

Г. Ф. Гаузе изучил географические изменения у инфузорий и выяснил их закономерный адаптивный характер. Он экспериментально доказал, что наследственные изменения более адаптивны, чем аналогичные ненаследственные изменения. Этот вывод имеет существенное значение для опровержения ламаркистской интерпретации рассматриваемой проблемы (см. гл. 9).

Н. И. Калабухов на протяжении многих лет экспериментально исследовал (вначале в лаборатории Алпатова) эколого-физиологические особенности млекопитающих (грызунов и хищных), принадлежащих к подвидам одного вида или к близким видам, обитающим в разных условиях. В частности, сравнивались разные географические, а также равнинные и горные популяции. Эти исследования сочетались с внимательным изучением условий обитания и поведения животных. Они показали, что отличия между подвидами одного и того же вида и между близкими видами имеют приспособительный характер. Было подтверждено, что различия между популяциями одного и того же вида, обитающими в разных частях ареала, наследственно закреплены. Калабухов отмечал, что «эколого-физиологические особенности близких форм... всегда представляют собой сложную интеграцию» (1950, с. 252), обеспечивающую организму поддерживание его энергетического баланса. Для понимания приспособительного значения особенностей подвидов и близких видов важен вывод, что «... поддержание энергетического баланса осуществляется не только путем изменения физиологических функций и реакций поведения, оно тесно связано также со всеми морфологическими особенностями животных (форма и размеры тела, структура конечностей и покровов, их окраска и т. п.)» (там же [2]). В работах Калабухова многократно отмечалась ведущая роль естественного отбора в возникновении особенностей внутривидовых форм и близких видов.

Закономерности географических изменений окраски и величины тела животных. Географические изменения окраски птиц изучал П. В. Серебровский (1925). По его словам, им просмотрены почти все виды Палеарктики и их разновидности, а также большое число птиц Китая, Индии

[2] В этой книге Калабухова подведены итоги исследований, проведенных им в 30-х и 40-х годах.

и островов, прилежащих к Евразии. Он отмечал, что количество фактов, подтверждающих правило Глогера, тысячи, а отрицающих его — десятки. Некоторые исключения из правила объясняются историческими причинами, в частности тем, что птицы, обитающие на определенной территории, вселились на нее недавно с мест, отличающихся другими климатическими условиями. Изученные изменения Серебровский объясняет прямым воздействием факторов среды на пигментацию и унаследованием вызванных изменений. Напомним, что такой же точки зрения придерживался Аллен, а одновременно с Серебровским немецкий орнитолог К. Гёрнитц (Görnitz, 1923) и позднее Ренш. Следует заметить, что Гёрнитц изучал не изменения окраски как таковой, а изменения обусловливающих ее различных пигментов: меланинов и липохромов.

Географическим изменениям окраски посвящены работы Г. П. Дементьева. Была предложена гипотеза (Дементьев, Ларионов, 1944), согласно которой окраска сама по себе не адаптивна, но ее возникновение и изменения связаны с деятельностью щитовидной и других желез внутренней секреции. Функции же последних меняются в зависимости от приспособления организма как целого к условиям существования. Защитная (криптическая) окраска возникает вторично и существенного значения не имеет. На основании упомянутой гипотезы обсуждаются причины возникновения окраски, характерной для птиц и млекопитающих Арктики и пустынь (Дементьев, 1948а). Побеление арктических животных объясняется выработкой таких специфических черт обмена, которые приводят к высокому уровню окислительных процессов. Последние же, в особенности в суровой Арктике, чрезвычайно важны для нормальной жизнедеятельности в связи с терморегуляцией. Усиление окислительных процессов (связанное с повышенной деятельностью щитовидной железы) вызывает разложение меланина, в результате чего и возникает белая окраска арктических животных. Покровительственное значение этой окраски, по мнению Дементьева, не доказано, и во всяком случае не ему принадлежит ведущая роль в эволюции покровов арктической фауны. Летняя белая окраска в арктическом ландшафте скорее выдает, чем скрывает носителя. Пустынные же животные отличаются низким уровнем жизнедеятельности и слабой интенсивностью процессов обмена. Окисление у них пропигмента (меланинов) при образовании покровов также останавливается на низком уровне. И в данном случае криптическое значение окраски признается вторичным явлением, не играющим ведущей роли в жизни описываемых животных. В соответствии с упомянутой гипотезой он предложил следующую формулировку правила Глогера: «У видов позвоночных с постоянной температурой тела определенному типу климата соответствует и определенный тип меланиновой окраски, обусловленный различиями в окислении пропигмента. Эти отличия определяются конституциональными особенностями популяции (подвида или географической расы), приводящими в соответствие энергетический баланс организма и внешние (климатические) условия его существования» (Дементьев, 1948, с. 32). В этой формулировке ничего не говорится о конкретных факторах среды, с которыми связаны географические изменения окраски птиц и млекопитающих, не указывается, в чем именно заключаются изменения окраски.

И. Б. Волчанецкий детально исследовал изменения окраски трехпалого дятла на всем протяжении обширного ареала вида (1940, 1948, 1959). Он подтвердил правило Глогера, но отметил, что к периферии ареала в любом географическом направлении окраска дятлов становится более светлой. Это объясняется тем, что на периферии ареала условия существования более трудные, что влечет за собой усиление функции щитовидной железы. Таким образом, независимо от Дементьева Волчанецкий попы-

тался связать открытые им явления с деятельностью эндокринной железы.

Выяснению географических, биотопических, сезонных и годовых закономерностей встречаемости меланистических форм в популяциях хомяка на Украине и в Башкирии посвящены работы С. М. Гершензона (1946). Они отличаются точным статистическим анализом огромного материала (около 3 млн. животных) с учетом требований популяционной генетики. Увеличение численности черных хомяков в популяциях Башкирии происходит в зоне влажной лесостепи и, по-видимому, в аналогичных условиях в ряде областей Украины. В засушливых и горных местах численность меланистов мала или они полностью отсутствуют. Это происходит в одних и тех же популяциях в течение сезонов одного года и на протяжении ряда лет. Гершензон убедительно показывает, что установленные закономерности могут быть объяснены только естественным отбором. Однако он не высказывает предположений, какие особенности черных хомяков способствуют увеличению их численности в определенных условиях и играет ли сама окраска определенную роль в процессах отбора. В частности, им не затронут, как и раньше С. В. Кириковым (1934), вопрос о возможном криптическом значении окраски как типичных (т. е. более светлых), так и меланистических форм этого грызуна. Не ставится также вопрос, подтверждают ли выявленные закономерности правило Глогера. Увеличение численности черных хомяков в более влажных местах как будто находится в согласии с названным правилом, но, по-видимому, какие-то другие факторы ослабляют его проявление.

Ф. Г. Добржанский (Dobzhansky, 1924, 1933 и др.) обобщил данные о географических изменениях нескольких видов семейства жуков *Coccinellidae* на территории СССР и сопредельных стран, а также Северной Америки. Потемнение окраски этих насекомых наблюдается во влажных и сравнительно холодных частях их ареалов, а депигментация — в засушливых, жарких местах и пустынях. Считая, что эти изменения обусловлены изменениями влажности и температуры, Добржанский большое значение придавал первому фактору. Таким образом, географические изменения окраски у насекомых во многом сходны с аналогичными изменениями у птиц и млекопитающих. В пользу этого говорят и результаты других исследований энтомологов, выполненные в рассматриваемом периоде (см. их обзор: Лукин, 1940).

Обширные исследования географических изменений размеров тела, количества позвонков, относительной величины антеанального пространства, величины икринок и личинок, абсолютной плодовитости (т. е. количества производимых личинок) рыб северных морей, принадлежащих к семи семействам, были проведены Т. С. Рассом (1941). Главный вывод автор сформулировал следующим образом: «Общая картина различий арктических и бореальных видов по всем рассмотренным нами семействам настолько сходна, что единственно возможный путь истолкования этих различий лежит в допущении параллельных путей эволюции арктических видов разных семейств, выработавших в процессе эволюции сходные приспособления к условиям жизни в арктических морях» (1941, с. 43). Этот вывод согласуется с рядом работ по географическим изменениям гомойотермных животных. Расс отмечал, что изученные рыбы достигают максимальных размеров на стыке умеренных и арктических вод. В более теплых (южнобореальных и т. д.) и в более холодных (арктических) водах величина тела организма, как правило, меньше. Отмеченная закономерность, по мнению Расса, подтвердила правило Бергмана. В действительности же в данном случае речь идет о замене правила Бергмана правилом оптимума, как это предлагал П. В. Терентьев.

Терентьев изучал изменения величины тела позвоночных животных. Он пришел к заключению, что «правило Бергмана и многие ему подобные суть только частные случаи давно известного экспериментаторам (в частности, физиологам) правила оптимума» (Терентьев, 1946, с. 110). Поэтому правило Бергмана, сведенное к правилу оптимума, применимо и к пойкилотермным животным, для доказательства чего автор ссылался на результаты исследований Расса и своих исследований географических изменений размеров змей и бесхвостых земноводных (Терентьев, 1951). В одной из поздних работ он так формулировал свое отношение к правилу Бергмана: «...Бергман прав, когда отмечает наличие корреляции абсолютных размеров с климатической температурой, и не прав в форме связи, а также, когда ограничивает вопрос только гомойотермными животными. На самом деле регрессия величины тела на температуру не линейна: сперва имеет место возрастание, а потом падение» (Терентьев, 1965, с. 15). Факты, изложенные в работах других авторов (см., например: Rensch, 1938, 1939; Лукин, 1939б, 1940, 1965), не подтверждают выводы Терентьева. Общая критика последних в кратком виде дана нами в 1965 г.

Полученные автором в 30-е годы обширные данные по изучению географических закономерностей величины тела широко распространенного клопа *Pyrrhocoris apterus* позволили сделать вывод, что размеры этого насекомого возрастают там, где условия его питания более благоприятны. Такие условия могут наблюдаться и в северных, и в южных частях ареала (Лукин, 1939б, 1940). Проведенные одновременно изучения величины тела пирокорисов в разных по кормности биотопах привели к аналогичному выводу (Лукин, 1939а). Поскольку особенности географических и биотопических форм наследственно закреплены, нельзя говорить о прямом влиянии условий питания на размеры изученного вида. В биотопах, менее обеспеченных пищей, мелкие особи имеют преимущество по сравнению с крупными, так как, несмотря на менее экономный обмен веществ, они нуждаются в меньшем количестве пищи, и это позволяет поддерживать достаточную численность особей в популяциях. К таким же выводам пришел позднее В. И. Цалкин (1944) в отношении величины тела песцов. Аналогичные мнения высказали С. С. Шварц (1959), С. М. Успенский (1963) и другие авторы.

Комплексное изучение разных внутривидовых изменений (биотопических, географических, сезонных, годовых) помогает установить, с какими факторами среды связаны эти изменения, а это облегчает выяснение их адаптивного значения (Лукин, 1939б, 1940, 1965). Возникновение географических и биотопических форм путем естественного отбора не подлежит сомнению, но популяции могут меняться в течение сезонов одного года тоже в результате отбора определенных генотипов, обуславливающих лучшее приспособление к меняющимся особенностям среды (Лукин, 1939а; Тимофеев-Ресовский, 1940б; Гершензон, 1941б, и др.).

Закономерности географических изменений почвенных бактерий. Интересные исследования были проведены Е. Н. Мишустиным с сотрудниками. Они изучали многочисленные пробы почвенных бактерий из разных мест нашей страны. Результаты исследований изложены в ряде работ начиная с 1925 г. и обобщены в монографии «Эколого-географическая изменчивость почвенных бактерий» (1947). Б. Л. Исаченко в предисловии к названной монографии писал, что в ней «...впервые в крупном плане поднят вопрос о влиянии климатических и экологических условий на свойства бактерий, что позволило распространить закономерности, установленные при изучении географической изменчивости высших существ, на мир микроорганизмов. Тем самым еще раз подтверждается торжество

идей Дарвина, впервые поднявшего вопрос об адаптивной изменчивости под влиянием климата животных и растений» (1947, с. 3). Было показано, что у почвенных бактерий четко выражены различия в отношении к температуре среды в зависимости от их географического происхождения: оптимальная и максимальная температуры, при которых происходит развитие бактерий, постепенно повышаются в направлении с севера до крайнего юга нашей страны. Такая же картина наблюдается в изменении осмотического давления внутри клеток бактерий в зависимости от изменения влажности почвы. Изучение бактерий разного географического происхождения в одинаковых лабораторных условиях подтвердило, что различия между ними наследственно закреплены. Показательно, что зависимость особенностей географических рас бактерий от внешних условий выражается очень просто: если на оси ординат проставить оптимальные температуры развития бактерий, а на оси абсцисс — средние годовые температуры воздуха, то полученная линия будет чрезвычайно близка к прямой и изгибы ее можно игнорировать (Мишустин, 1939). Следовательно, у этих организмов нет такого значительного количества исключений из географических правил, как у более высокоорганизованных существ, которые могут адаптироваться к одним и тем же условиям разными способами. Сходный вывод можно сделать и в отношении наследственной закрепленности географических особенностей бактерий. Поскольку размножаются они очень быстро, замена ненаследственных изменений наследственными происходит в результате отбора быстрее, чем у медленнее размножающихся организмов. Изучение закономерных географических изменений почвенных бактерий представляет, с одной стороны, общий интерес для анализа рассматриваемой проблемы, а с другой — показывает, что географические и другие экологические изменения в разных группах организмов имеют свои особенности.

Закономерности географических изменений домашних млекопитающих. Эти исследования были начаты Н. Н. Колесником в конце 20-х годов по предложению Н. И. Вавилова. Одна из задач их состояла в выяснении роли естественного отбора в формировании пород домашних млекопитающих. Многолетнее изучение пород крупного рогатого скота на территории Азиатской части СССР (а также в Монголии) позволило сделать вывод, что эти животные тоже подвергаются закономерным географическим изменениям (Колесник, 1948). В частности, было отмечено, что малорослый сибирский (якутский) скот имеет эйрисомное телосложение с более короткими придатками тела. Благодаря этому уменьшается отношение поверхности тела к его объему и, следовательно, уменьшается теплоотдача. Позднее Колесник, рассматривая этот вопрос более широко, отметил, что «...в южных теплых районах Азии большинство видов домашних животных, в том числе крупный рогатый скот, в результате определенного действия естественного отбора упорно сохраняют свои адаптивные особенности в отношении общих размеров тела и типов телосложения» (Колесник, 1951, с. 6). Эти интересные положения опытного животновода показывают, какое существенное значение имеет рассматриваемая проблема для разрешения практических вопросов.

В этой связи следует отметить, что немецкий зоолог Г. Бёттихер, автор обстоятельной работы о правиле Бергмана (Boetticher, 1915), отрицал приложимость этого правила к домашним животным, поскольку последние находятся в искусственных условиях, созданных человеком. Конечно, по мере создания животноводческих комплексов роль естественных факторов будет уменьшаться, но они все-таки сохранят свое значение. Что касается культурных растений, то их зависимость от природных факторов выра-

жена более сильно, как это неоднократно отмечалось в исследованиях Вавилова и его сотрудников.

Обобщающие работы по проблеме, опубликованные в 20—40-х годах. Первой такой работой была книга Ренша «Принцип географических кругов рас и проблема видообразования» (Rensch, 1929). Большая часть ее была посвящена применению географического метода в систематике животных, значительно меньше внимания было уделено их закономерным географическим изменениям. Главный недостаток книги в том, что Ренш во время ее издания был ламаркистом и к эволюционным проблемам подходил на основе гипотезы передачи по наследству приобретенных организмами изменений. Впоследствии Ренш проделал значительную работу по установлению новых географических правил и более детальному обоснованию ранее сформулированных правил, но новой сводки не опубликовал.

На основе анализа отечественной и зарубежной литературы и собственных исследований нами была написана книга «Дарвинизм и географические закономерности в изменении организмов» (Лукин, 1940). Во «Введении» излагается сущность проблемы и подвергается критике широко распространенное мнение об отождествлении географических рас и других внутривидовых форм с изменчивостью. В действительности же эти формы являются отрезками эволюционного пути, сформировавшимися в результате естественного отбора на основе индивидуальной изменчивости. В первой части книги критически проанализирована история проблемы. Подробно рассматриваются взгляды М. Вагнера и Д. Гулика на роль географической изоляции, кратко излагаются начальные этапы становления географического метода в систематике растений и животных. Подвергаются критике антидарвинистские взгляды ряда последователей этого метода и показывается, как в результате развития биологии в 20-х и 30-х годах XX в. были преодолены ламаркистские и автогенетические концепции.

Вторая часть книги содержит обзор исследований проблемы, предпринятых в XIX и в начале XX в. Особое внимание уделено работам сотрудников Всесоюзного института растениеводства, а также других советских ученых. Приведенные факты позволили сделать вывод, что закономерным географическим изменениям подвержены самые разнообразные внешние и внутренние признаки как низших, так и высших организмов.

В третьей части книги рассмотренные материалы обобщаются с позиции теории естественного отбора. Излагаются общие свойства географических рас и рассматривается вопрос об их происхождении селективным путем. Подробно анализируется с дарвинистских позиций проблема параллелизма ненаследственных и наследственных изменений организмов. Рассматриваются общие свойства географических рядов форм и резюмируются критические замечания об автогенетических, ламаркистских и так называемых физиологических попытках решить проблему, которой посвящена книга.

Со времени ее издания сводки о закономерных географических изменениях организмов не появлялись, хотя с тех пор были проведены в нашей стране и за рубежом интересные исследования, имеющие большое значение для дальнейшей разработки проблемы. Следует также отметить, что в 1939 г., когда книга автора находилась в печати, Дж. Гексли (J. Huxley, 1939) опубликовал статью, в которой он дал интересный анализ закономерных географических изменений организмов с точки зрения теории естественного отбора, предложил классификацию этих изменений и термин clines для наименования последних. Этот термин получил широ-

кое распространение в научной литературе. Много места уделил Гексли анализу этих изменений в своем известном труде «Эволюция. Современный синтез» (Huxley, 1942), рассматривая их возникновение в свете данных генетики популяций и теории естественного отбора.

ИССЛЕДОВАНИЯ ЗАКОНОМЕРНЫХ ГЕОГРАФИЧЕСКИХ ИЗМЕНЕНИЙ В СССР В 50—70-Х ГОДАХ

Ниже дана очень краткая характеристика некоторых основных направлений в развитии данной проблемы. Весьма интересные исследования А. Д. Слонима и его школы здесь не рассматриваются, так как они носят в основном физиологический характер.

Эволюционно-экологические исследования внутривидовой дифференциации животных были начаты С. С. Шварцем с изучения закономерных географических изменений животных в конце 40-х годов в Ленинграде и затем развернулись в Свердловске с начала 50-х годов и продолжались в течение четверти века. Руководимый Шварцем коллектив целеустремленно и согласованно изучал внутривидовую дифференциацию наземных позвоночных (преимущественно млекопитающих и птиц) Субарктики (от Урала до Таймыра) и некоторых других районов страны. Для этих исследований характерны: а) детальное изучение образа жизни каждого вида в тесной связи с условиями его среды обитания; б) разнообразные эколого-физиологические исследования в лабораториях; в) изучение изменений состава отдельных популяций в течение разных сезонов года и ряда лет; г) анализ полученных данных с учетом обширной литературы, отражающей новейшие достижения науки в нашей и зарубежных странах. Во всех работах большое внимание уделяется проблеме адаптации, разрешаемой с дарвинистских позиций. Результаты работ изложены в многочисленных статьях и монографиях (Шварц, 1959, 1969; Большаков, 1972, и др.). Непосредственное значение для анализа закономерных географических изменений имеет книга Шварца «Некоторые вопросы проблемы вида у наземных позвоночных животных» (1959), в которой освещается ряд основных вопросов внутривидовой дифференциации, сущность природы географических рас, условия их возникновения, наличие переходных зон между ними, условия превращения некоторых рас в новые виды и др.

Благодаря эколого-эволюционному подходу Шварц и его сотрудники смогли показать, что нарушения географических правил, число которых значительно, объясняется биоценотическими факторами. При этом большое значение имеет борьба за существование между разными по своей экологии группами животных.

Необходимость дифференцированного подхода к анализу факторов, в связи с изменением которых возникают закономерные географические изменения организмов, обосновывает Ю. И. Чернов в книге «Природная зональность и животный мир суши» (1975). Как и Шварц, и некоторые другие биологи, он указывает на значительную роль биотических факторов в формировании направленных географических изменений животных. При этом необходимо учитывать вероятные центры происхождения видов, откуда идет их распространение, о чем писал еще Аллен, а в последнее время Н. И. Ларина (1965 и др.), М. Н. Денисова (1969, 1971) и другие авторы. В книге подвергаются критике ламаркистские тенденции, свойственные некоторым современным систематикам и экологам. Сам автор в своих утверждениях исходит из теории естественного отбора.

Отправными работами для исследований географических изменений теплоустойчивых животных, выполненных Б. П. Ушаковым, А. В. Жир-

ЮРИЙ АЛЕКСАНДРОВИЧ ФИЛИПЧЕНКО
(1882—1930)

мунским и их сотрудниками, послужили известные публикации Д. Н. Насонова и В. Я. Александрова (1940) о реакции живого вещества на внешние воздействия.

Основной вывод исследований Ушакова гласит: «Сравнение теплоустойчивости клеток и белков животных одного вида, но принадлежащих к разным популяциям... показало, что в 82.5% изученных видов обнаружить различия между популяциями по этому признаку не удается» (1964, с. 56). И только у 17.5% видов были установлены различия в теплоустойчивости между популяциями из разных географических пунктов. В то же время между видами существуют четкие различия по рассматриваемому признаку, тем большие, чем существенней различия в температуре обитания и размножения сравниваемых видов. Таким образом, географические закономерности в изменении теплоустойчивости у пойкилотермных животных хорошо проявляются на видовом уровне и слабо выражены или отсутствуют между географическими формами одного и того же вида. В этих исследованиях было изучено очень большое количество видов, принадлежащих к разным группам животных (кишечнополостные, кольчатые черви, членистоногие, моллюски, иглокожие, оболочники, рыбы, земноводные и рептилии), с учетом онтогенетических и сезонных колебаний теплоустойчивости. Поэтому приведенные выводы следует признать убедительными.

Жирмунский изучал теплоустойчивость клеток в связи с обитанием

донных животных в разных условиях в верхних зонах моря. На обширном материале (коралловые полипы, двухстворчатые и брюхоногие моллюски, морские ежи, асцидии) из морей Дальнего Востока, Баренцева, Белого, Черного, Азовского и Адриатического морей и пролива Ламанша Жирмунским и его сотрудниками были установлены закономерные изменения данного признака в зависимости от широты и вертикального распределения. Показатели теплоустойчивости «... уменьшаются в ряду: тропические, субтропические, бореальные, бореально-арктические, арктические виды» (Жирмунский, 1971, с. 47). Аналогичная картина наблюдается при переходе из верхних слоев моря в более глубокие.

Особый интерес представляет вывод о том, что теплоустойчивость клеток систематически отдаленных видов, характерных для одного и того же биоценоза или для сходных по температурным условиям биотопов из разных морей и океанов, как правило, близка.

Как и Ушаков, Жирмунский подчеркивает консерватизм теплоустойчивости видов, что дает возможность использовать это свойство для выяснения истории фауны, в частности, для определения тех температурных условий, при которых происходило ее формирование.

Очень интересные с общебиологической точки зрения и важные в практическом отношении исследования закономерных географических изменений фотопериодических адаптаций велись и ведутся в нашей стране. Не останавливаясь на фотопериодизме растений, у которых впервые были обнаружены эти явления (см. сводку Б. С. Мошкова «Фотопериодизм растений», 1961), напомним прежде всего о работах кафедры энтомологии Ленинградского университета, осуществленные А. С. Данилевским и его сотрудниками с конца 40-х до 70-х годов. Наблюдения в природе в разных районах страны и очень трудоемкие экспериментальные исследования показали, что в пределах каждого изученного вида насекомых, а также наземных видов клещей (общим числом до 100) наблюдаются закономерные географические изменения фотопериодических адаптаций внутривидовых популяций, зависящие от изменений продолжительности светового дня. Этим обеспечивается наступление диапаузы в наиболее выгодные для популяции сроки. Особенности фотопериодических адаптаций популяций одного вида наследственно закреплены. Дальнейшие исследования были направлены на выяснение тонкого механизма осуществления этих адаптаций. Результаты их были отражены в ряде статей и книг, из которых особо нужно отметить монографию Данилевского «Фотопериодизм и сезонное развитие насекомых» (1961), переведенную в Англии (1965) и в Японии (1966). Эти исследования после кончины Данилевского продолжаются в университете и в Зоологическом институте АН СССР (В. А. Заславский, В. Р. Дольник).

Исследования процессов размножения и развития животных в зависимости от их географического происхождения на морских рыбах принадлежат Рассу (1957, 1977), по морским беспозвоночным — Свешникову (1959), Милейковскому (1960) и др. Было показано на многих видах из разных групп, что периоды размножения и развития животных, населяющих одну и ту же акваторию, происходят в разные времена года в зависимости от их географического происхождения. Так, в Японском море, заливе Петра Великого (входящих в состав южнобореальной подобласти) зимой нерестятся рыбы, в основном обитающие в Охотском и Беринговом морях, весной — рыбы, центры ареалов которых находятся в холодных бореальных районах Тихого океана, летом — рыбы с ареалами в районе более теплых вод и т. д. (Расс, 1977). Таким образом, в то время, как у взрослых форм выработались приспособления к обитанию в условиях, сильно отличающихся от условий их родины, процессы размножения и

развития оказались, как правило, более консервативными. По мнению Расса (1957, с. 22), консерватизм названных процессов объясняется тем, что «...икринки и личинки не могут сами менять свое местонахождение. Они вынуждены существовать при тех условиях, где выметывается икра взрослыми особями, и эти условия изыскиваются взрослыми особями при приближении времени размножения...». Милейковский (1961) считает, что сохранение различными географическими популяциями вида единой видовой температурной точки нереста обеспечивает то, что их молодь при выходе во внешнюю среду попадает в условия, аналогичные таковым в исходном ареале вида, к которым она в достаточной мере приспособилась в процессе естественного отбора.

Однако известны факты, когда у ряда видов животных в ходе эволюции вырабатываются новые приспособления к размножению и развитию при заселении других мест обитания и нет единой температурной точки нереста (Korringa, 1957). Но таких фактов значительно меньше, чем описанных выше. Очевидно, явления, о которых идет речь, нуждаются в более широком эволюционном объяснении. По мнению автора (Лукин, 1964, с. 1114—1118), сохранение животными периодов размножения, характерных для мест их происхождения, обеспечивает им в новых местах обитания в очень ответственный период жизни дивергенцию с видами местными и вообще с видами другого географического происхождения. Принцип дивергенции — основное положение теории Дарвина, имеющее ведущее значение для всей проблемы закономерных географических изменений организмов.

Краткий очерк исследований закономерных географических изменений организмов, выполненных в нашей стране после 1917 г., свидетельствует о больших, в значительной степени новаторских достижениях советских ученых в разработке этой общебиологической проблемы, тесно связанной с основными вопросами эволюционной теории и имеющей большое практическое значение.

Эти исследования, как правило, производились путем тщательного изучения обширных материалов в соответствии с требованиями биометрии и собранных в течение ряда лет в различных местах Советского Союза и за его пределами. Были изучены закономерные географические и другие экологические изменения многих видов, принадлежащих к разным группам, от самых низших до самых высших, обитающих на суше, в морях и пресных водоемах. Серьезное внимание было уделено изучению культурных растений и домашних животных. Широкое применение экспериментальных методов дало возможность более точно выяснить сущность рассматриваемых изменений и подтвердить возникновение их в результате воздействия различных форм естественного отбора. Успешная разработка в СССР проблемы, которой посвящена данная глава, объясняется именно тем, что советские биологи, за исключением немногих авторов, разделявших ламаркистские и автогенетические воззрения,[3] настойчиво стремились выяснить приспособительный характер особенностей внутривидовых форм и близких видов. Благодаря этому было доказано возникновение закономерных географических изменений организмов в результате естественного отбора адаптивных мутаций.

Ясно, что дальнейшая разработка проблемы возможна только на основании теории естественного отбора, постоянно развивающейся благодаря новым достижениям разных разделов науки о жизни.

---

[3] Работы этих авторов относятся главным образом к 20-м годам.

ГЛАВА 12. ИССЛЕДОВАНИЕ ФАКТОРОВ ЭВОЛЮЦИИ В ГЕНЭКОЛОГИИ РАСТЕНИЙ И ЭВОЛЮЦИОННОЙ ЭКОЛОГИИ ЖИВОТНЫХ

Одним из основных путей формирования современной эволюционной теории была интеграция дарвинизма с генетикой и экологией. Особая роль принадлежала генэкологии, сформировавшейся в результате объединения экспериментальных методов генетики с наблюдениями экологов в природной обстановке. Генэкология помогла преодолеть «неясности в проблеме элементарных факторов адаптациогенеза и видообразования» и изучить «субстрат эволюционных преобразований — географические и экологические расы и местные популяции, их организацию и ее значение как самостоятельного фактора эволюции» (Завадский, 1973, с. 370).

Генэкологическое направление, будучи очень близким к эволюционной экологии, экологической генетике и микросистематике по предмету и методам исследования, отличается спецификой задач. Особенность этого направления заключалась в том, что здесь предметом исследования оказался целый комплекс генетических и экологических факторов. Анализ структуры вида и популяции стал главным способом выявления удельного веса отдельных факторов и их взаимодействия в микроэволюционных преобразованиях. В центре внимания была сложная система абиотических условий, экологических факторов миграции и изоляции, а также модификационной и генотипической изменчивости, взаимодействие между которыми через процессы естественного отбора отражалось в экологической структуре вида. Исследователи экологической дифференциации вида внесли существенный вклад в анализ комплексных изменений, возникающих в процессе адаптивной радиации на начальных ее этапах, подобно тому как изучение географической изменчивости позволило выяснить селективную основу ее возникновения и существования.

Работы в области генетики популяции были посвящены преимущественно изучению отдельных признаков. Экологи изучали комплексные приспособительные различия между видами и группами видов без учета их генетической природы. В генэкологии сочетались генетический эксперимент с анализом наследственной фиксированности и наблюдения экологов в природе с оценкой адаптивного значения комплексов признаков.

В специальных главах, посвященных исследованиям строения вида у растений и животных, подробно рассматриваются результаты генэкологических и эволюционно-экологических работ в познании структуры вида, здесь же мы остановимся лишь на главных этапах и тенденциях в развитии этих направлений и на их значении для познания факторов микроэволюции.

ВОЗНИКНОВЕНИЕ И РАЗВИТИЕ ГЕНЭКОЛОГИИ. ТЕНДЕНЦИИ РАЗВИТИЯ ЭВОЛЮЦИОННОЙ ЭКОЛОГИИ ЖИВОТНЫХ

Элементы генэкологии начали складываться еще в прошлом веке. К ним относятся изучение мелких внутривидовых форм из разных местообитаний в условиях питомника (работы Е. Алмквиста, А. Жордана, А. Декандоля), выделение групп особей со сходной фенотипической реакцией на внешние факторы — «изореагенты» (К. Раункиер), «сезонные

расы» (Р. Веттштейн и Н. В. Цингер), «расы» и «фреквенции» (И. К. Пачоский), «биологические виды» (Н. А. Холодковский и Ю. А. Филипченко). В работах М. А. Мензбира, Б. А. Келлера неоднократно подчеркивалась необходимость исследования экологических факторов для решения проблем систематики и эволюционной теории.

Основателем генэкологии в ботанике считается Г. Турессон (Turesson, 1922а, 1922б, 1923). Он сформулировал ее задачи и методы, ввел основные понятия (экотип, экофен, эковид, генэкология). Развитие генэкологии за рубежом в основном было сосредоточено в трех центрах: в Швеции во главе с Турессоном, в Англии (Дж. Грегор с сотрудниками, У. Туррил, Д. Хеслоп-Харрисон, Д. Валентайн) и в США (Дж. Клаузен, Д. Кек, Ф. Клементс, У. Хизи, Х. Холл). Среди скандинавских ученых (Т. Бехер, А. Густафсон, К. Ларсен, М. Мюнтцинг, О. Хагеруп) наиболее сильной оказалась тенденция генетико-кариологических исследований дифференциации вида. В работах английских исследователей центральное место заняло изучение постепенных последовательных изменений отдельных признаков растений в соответствии с градиентом условий среды (клинальная изменчивость), а также проблемы описания и классификации внутривидовых таксонов (биосистематика). В США проводилось не только наиболее комплексное изучение объектов на уровне «подвид—экотип», но и разработка концепции адаптивной структуры популяции. Значительную роль при этом сыграла организация серии стационаров в разных климатических и высотных зонах, возможность проведения физиологических экспериментов в контролируемых условиях.

Публикации первых генэкологических работ советских исследователей (Е. Н. Синской — по крестоцветным, М. А. Розановой — на лютиках) появились в 1922—1924 гг. На первых порах в них иллюстрировались уже описанные Турессоном закономерности. Но так как начало их исследований относится к 1920—1921 гг., а на направленность их работ повлияли идеи Н. И. Вавилова и Ю. А. Филипченко, Синскую и Розанову по праву относят к числу основателей генэкологии. Генэкологическое направление оказалось наиболее подходящим для реализации уже оформившихся замыслов.

В 1928—1930 гг. Синская и Розанова выступили с теоретическими обобщениями, намечавшими два пути развития «аналитической» или «экспериментальной» систематики. Розанова считала основной задачей исследование закономерностей географической дифференциации вида, а Синская — процессов формирования новых экотипов и видов. Данные различия отразились на вкладе этих ученых в развитие генэкологии.

За исключением своей первой работы о лютиках, итоги которой Розанова подвела в монографии (1932б), в дальнейшем она практически занималась описанием географической изменчивости по отдельным признакам, гибридными формами, кариосистематикой (на видах родов *Rubus*, *Fragaria* и др.). Генэкологию Розанова рассматривала как один из методов исследования проблемы «вид и среда», включая ее вместе с другими направлениями (морфолого-географическим, кариологическим и пр.) в цитогенетические основы экспериментальной систематики.

Синская на крестоцветных, злаках, бобовых исследовала особенности и состав их популяций в разных частях ареала, разных биотопах, у диких и в разной степени окультуренных представителей (см. подробнее гл. 19). Она разработала классификацию экотипов (1928), изучила различия в изменчивости разных признаков и разделила их на группы по адаптивному значению (1933), развивала представления об экологической структуре местных популяций (1938, 1939), предложила концепцию «растительной конституции» (1946). Многие эволюционисты подчеркивали важ-

ное значение генэкологических исследований Синской и ее школы для развития эволюционной теории (Розанова, 1946; Шмальгаузен, 1946; Завадский, 1957, 1968, 1973; Дубинин, 1966; Тахтаджян, 1970). Ее творчеству посвящены специальные статьи (Аверьянова, 1973, 1975; Борковская, Аверьянова, 1973).

Идеи генэкологии довольно быстро нашли отклик у советских ботаников. В 20—30-х годах появились работы сотрудников Всесоюзного института растениеводства (З. Н. Жеребина, В. Т. Красочкин, А. И. Куцов, М. К. Рубашевская, М. С. Щенкова и др.). Представления об эколого-географической дифференциации вида нашли отражение в классификации культурных растений, создаваемой на основе изучения мировых коллекций и отраженной в многотомном издании «Культурной флоры СССР» и в отдельных публикациях (например: Пальмова, 1935). Экотипы некоторых дикорастущих растений были описаны сотрудниками Розановой — В. А. Королевой, А. П. Соколовской, О. С. Стрелковой, а также Г. И. Поплавской. Перспективность изучения экологии для характеристики видов и более мелких таксонов показал Е. П. Коровин (1928, 1940).

Переход от классических морфологических методов к экспериментальной систематике значительно медленнее происходил в зоологии. Основатель советской школы экологов Д. Н. Кашкаров с сожалением отмечал: «Лишь некоторые работы имеют, хотя и слабый, уклон в этом (генэкологическом, — *Н. Р.*) направлении, не ставя, однако, перед собой вопроса так четко, как это делает Турессон и некоторые другие ботаники, а занимаясь им между прочим» (1933, с. 191). Наиболее близки к генэкологии работы, посвященные изучению «биологических рас» паразитов, фитофагов (см. обзоры: Thorpe, 1930; Арнольди, 1941; Кожанчиков, 1941, 1948). Однако и в этих работах генетические основы наблюдаемых различий не изучались. Сделанные (и частично опубликованные) в 20—40-е годы работы Ф. Г. Добржанского, Я. Я. Луса и Н. В. Тимофеева-Ресовского по изучению природных популяций божьих коровок и дрозофилы были прежде всего генетическими, хотя и содержали анализ некоторых физиологических адаптивных особенностей описываемых форм. Зоологических исследований экологической дифференциации вида в этот период почти не было. В основном изучались межвидовые (или подвидовые) адаптивные различия. Все же история эколого-эволюционного направления в зоологии заслуживает внимания, тем более что до сих пор она не была достаточно проанализирована.

Первоначальный интерес к экологической характеристике вида у русских зоологов возник под несомненным влиянием идей М. А. Мензбира (1882), призывавшего к изучению «образа жизни» видов для понимания их истории, а также истории фауны. Учениками Мензбира были В. В. Станчинский и Д. Н. Кашкаров. В орнитологических работах Станчинского (1923, 1926, 1927б, 1927в) проанализировано влияние основных экологических факторов на становление границ ареалов, «экологическая дивергенция» видов и подвидов при расселении или при изменении условий среды (например, в результате деятельности человека). Станчинский описывал различия близких видов и подвидов по поведению (характер питания, гнездования), по морфологическим признакам, соответствующим условиям занимаемых ими биотопов. У широко расселенных видов он отмечал различия в сроках миграции, гнездования, в числе и размерах кладок. Приводимый им фактический материал относится преимущественно к территориально разобщенным формам. Работы Станчинского были первыми в орнитологии попытками анализа роли экологических факторов в дифференциации вида. Позднее в работах А. Н. Промптова (1933, 1934а, 1934б, 1936) развивались некоторые идеи Станчинского. Теоретические

взгляды Станчинского основывались на ошибочных взглядах, характерных для многих зоологов в этот период. Признавая ведущую роль естественного отбора в эволюции, он категорически возражал против рассмотрения мутаций как основного материала для отбора. Станчинский считал, что наблюдаемая в природе «массовая групповая наследственная изменчивость» — явление совершенно иного порядка и иной природы, чем лабораторные мутации.

Кашкаров, начавший путь исследователя как «чистый» морфолог, уже с первых своих работ отмечал необходимость конкретного анализа механизма возникновения целесообразных морфологических структур вместо общих слов «о действии всемогущего отбора» (1926, с. 74). Позднее он постоянно подчеркивал значение экологии для эволюционной теории. «Эволюция, — писал он, — происходила и происходит под контролем двух основных моментов: наследственности и среды. Генетика имеет дело преимущественно с первой, экология — со второй. И обойти экологию, не применить экологического метода исследования эволюционист ни в коем случае не должен» (1933, с. 186). В книгах «Среда и сообщество» (1933), «Основы экологии животных» (1938) Кашкаров развивает свои представления о взаимоотношении экологических исследований и эволюционной теории. Высоко оценивая работы Турессона и Синской, он приводит данные, которые по его мнению, можно интерпретировать как «экотипы в зоологии», подробно разбирает работы американских зоологов И. Гринелла (Grinell, 1922), Ж. Линсдэла (Linsdale, 1928) и Ф. Сэмнера (Sumner, 1917, 1920, 1932), показывающие адаптивный характер различий между близкими видами и подвидами по размерам, окраске, пропорциям отдельных органов. По собственным наблюдениям автора, пустынные формы (виды, подвиды) многих птиц отличаются от лесных и прочих своими размерами и окраской (горная куропатка, славка-завирушка, большая синица и др.). Аналогичные различия отмечены Кашкаровым у горных и равнинных популяций косули, кабана. А. М. Судиловская (1935) наблюдала это явление у горных, горно-пустынных и пустынных популяций синички расписной. Виды, начинающие заселять пустыню и различные биотопы в ней: пески, глинистые участки, заросли саксаула и пр., отличаются от исходных форм пропорциями конечностей, окраской, характером суточной активности (гекконы — Шнитников, 1928; быстрая ящерка — Кашкаров, 1933). Различия по активности отмечены у близких видов сусликов В. И. Тихвинским и М. Ф. Сосниной (1939). Кашкаров приводит по публикациям Станчинского (1927а, 1927 г), Л. М. Шульпина (1932), Промптова (1933, 1936) многочисленные примеры переселения в необычные местообитания и соответствующие им изменения в поведении, характере питания, гнездования и пр. Наконец, явно экологический характер имеют различия рас рыб, описанные Л. С. Бергом (1934), и аналогичные им формы иссыккульского османа, популяции маринки в реке и в озере Сары-Чилек. К экотипам относит Кашкаров и биологические расы насекомых (работы Буковского, 1933; Мейера, 1938, 1941; Старка, 1939). Кашкаров отмечает определенный параллелизм экологической дифференциации пустынных видов грызунов в Средней Азии и в США.

Особо следует отметить разработанные Кашкаровым и Коровиным (1931, 1934) представления об экологических механизмах миграции видов. По существу это было обоснование роли экологической изоляции и экологической пластичности в процессах расселения видов. Авторы считали необходимым различать: а) миграцию при расселении по доступной территории вместе с другими видами, характерными для определенного ценоза, — «сукцессионную» и б) миграцию с освоением новых

для вида биотопов — «автономную». Кашкаров наметил те направления экологических исследований, которые важны для разработки, уточнения, обоснования общих положений эволюционной теории. Среди них — установление роли экологической изоляции, наблюдения за изменчивостью организмов в природе со сравнением разных частей ареала в разные годы, изучение взаимосвязи эволюции видов и ценозов. Центральное место он отводил проблеме адаптивности «видовых» признаков, которая могла быть решена путем изучения процесса формирования адаптаций от его первых шагов — образования мелких систематических единиц внутри вида. Он критически оценивает данные о так называемых приспособительных окрасках, с одной стороны, не всегда являющихся адаптивными, с другой — не обеспечивающих абсолютной защищенности. Возвращаясь к более ранней своей работе (1926), Кашкаров указывает, что под контролем отбора могут находиться не только определенные признаки организмов, но и сама способность к наиболее целесообразным изменениям. Вопрос об оценке адаптивности эволюции и отражении ее в современной таксономии, о сравнительной роли этологических, физиологических и морфологических признаков на разных этапах дивергенции был поставлен Кашкаровым в программной статье 1939 г.

Развиваемые Кашкаровым идеи впоследствии нашли отражение в исследованиях Н. И. Калабухова и А. Д. Слонима. На основании экспериментального эколого-физиологического изучения близких видов лисиц, некоторых грызунов, а также горных и равнинных подвидов лесной мыши (*Apodemus sylvaticus*) Калабухов (1950) пришел к выводу, что начальные этапы дивергенции у животных прежде всего сводятся к изменению физиологических механизмов поддержания энергетического баланса. В работах Слонима и его сотрудников (1952, 1961, 1962, 1971) изучались физиологические различия животных, связанные с особенностями образа жизни, экологией. Основное содержание этих работ сводилось к дополнительной эколого-физиологической характеристике таксонов видового и надвидового ранга, описанных ранее по морфологическим особенностям. Тем самым было показано как адаптивное значение морфологических признаков видов, так и несводимость видообразования к структурным изменениям.

Ближе к генэкологии стоят исследования советских ихтиологов. «Озимые» и «яровые» сезонные расы рыб, а также проходные и жилые, обычные и карликовые формы, первоначально описанные Бергом (1934, 1948—1949), были затем подробно изучены с применением методов физиологии, эмбриологии, расшифрованы механизмы гормональной регуляции ритмов их роста и полового созревания (Гербильский, 1950, 1957, 1962; Баранникова, 1962), на разнообразных объектах показан наследственный характер их различий (например, Летичевский, 1958; Эрик, 1957, и др.). Своеобразие экологической структуры вида у рыб и некоторых гидробионтов в дальнейшем использовалось как материал для обсуждения возможностей симпатрического видообразования (Медников, 1963). Традиции экологического подхода к анализу структуры вида в ихтиологии сохранились и до последнего времени (Смирнов, 1975; Коновалов, 1980; Решетников, 1980, и др.).

Эколого-физиологическое и морфометрическое изучение структуры вида и локальных популяций у наземных позвоночных (преимущественно млекопитающих) стало основным направлением работ ученика Кашкарова — С. С. Шварца (1960, 1969, 1980). Сравнительный анализ морфофизиологических различий между локальными популяциями и близкими видами вместе с расшифровкой их функционального значения подтвердил мнение Калабухова о значимости механизма поддержания энергетиче-

ского баланса на начальных этапах дивергенции, а также вскрыл существенные различия в этих преобразованиях. Наиболее простым способом поддержания энергетического баланса в изменяющихся условиях являются структурные и функциональные преобразования отдельных органов (их относительных размеров, значений морфофизиологических индикаторов и т. п.). Дальнейшее совершенствование адаптаций происходит за счет более существенных преобразований, происходящих на тканевом, биохимическом уровне.

Работы зарубежных зоологов в 20—30-е годы по изучению значения экологических факторов для внутривидовой дифференциации посвящались в основном различиям более или менее территориально разобщенных внутривидовых форм или близких видов. Интересны в этом отношении работы Ф. Сэмнера (Sumner, 1917, 1920, 1932), Л. Дайса (Dice, 1930, 1940, 1949), С. Бэнсона (Benson, 1933). Они, как и ботаники-генэкологи, занимались изучением в природе сравнительно мелких адаптивных внутривидовых форм, определением их генетической основы. Эти исследователи в дальнейшем специализировались на изучении покровительственной окраски. Некоторое внимание уделялось и особенностям поведения, но все же комплексный характер экологической дифференциации вида при этом не являлся предметом специального анализа.

Таким образом, эволюционно-экологические исследования зоологов в рассматриваемый период ограничивались в основном описанием и общим анализом адаптивной природы подвидовых и видовых различий. Представители генэкологического направления в ботанике перешли от географических подвидов и экотипов разных масштабов к изучению более тонкой структуры вида, а затем — местных популяций. Широкое применение в их работах нашел экспериментальный метод, генетический анализ. Преимущественным объектом изучения у ботаников оставались изменения комплексных особенностей, скоррелированных сочетаний признаков. Возможно, различие в развитии экологического анализа структуры вида в ботанике и зоологии в некоторой степени объясняется специфическими особенностями изучаемых объектов. По мнению Э. Майра, у растений «формы местообитаний», т. е. экологические расы, экотипы, имеют большее распространение и характеризуются не только физиологическими, но и морфологическими особенностями; по крайней мере они более четко, более явно выражены. «У животных, в особенности у теплокровных животных с сильно развитыми механизмами морфогенетического гомеостаза и значительной степенью независимости от внешних условий, локальная генетико-физиологическая изменчивость обычно не проявляется в видимом фенотипе и наблюдается тенденция к значительному фенотипическому единообразию на обширных пространствах» (1968, с. 288). Вместе с тем Майр отмечает, что «изучением экологических рас у животных до сих пор странным образом пренебрегают» (там же, с. 287).

Бóльшая распространенность и более явная выраженность экологической дифференциации вида у растений послужили объективной основой для разработки генэкологических представлений об адаптивной структуре вида и местной популяции в первую очередь ботаниками.

РАЗВИТИЕ ПРЕДСТАВЛЕНИЙ О ФАКТОРАХ ЭВОЛЮЦИИ

Изучение видов и внутривидовых форм в природной обстановке показало, что многие морфологические различия тесно связаны с особенностями образа жизни и имеют непосредственное адаптивное значение. Вместе с тем оказалось немало морфологических признаков, которые свя-

заны с условиями местообитания косвенно, через корреляции с физиологическими особенностями. Наконец, существуют и неадаптивные морфологические различия, как бы «сопровождающие» адаптивную радиацию — «признаки-попутчики» (Кашкаров, 1939), нейтральные или вредные, но сохраняющиеся в эволюции благодаря компенсирующему эффекту совпадающих с ними физиологических изменений.

Проблема адаптивности морфологических признаков обсуждалась Розановой и Синской при изучении внутривидовой изменчивости. Первоначально Синская (1928) разделяла все признаки на адаптивные (признаки экотипов) и экологически безразличные. К последним относятся, например, детали окраски, опушения, формы отдельных органов. Однако в тех случаях, когда такая изменчивость специально исследуется, удается обнаружить соответствующие ей (и не выявляемые при поверхностном морфологическом описании по отдельным признакам) физиологические различия. Например, формы с разным типом окраски семян в популяциях яровой вики характеризуются разной мощностью роста и развития. В других случаях хотя и не установлено прямое соответствие между морфологией и факторами среды, но сам характер распределения по ареалу форм с исследуемым признаком позволяет предположить его адаптивное значение. Наконец, некоторые различия — мелкие детали формы лепестков, окраска корнеплодов у культурных крестоцветных и т. п. характеризуются «неэкологической» изменчивостью и образуют ряды параллельных форм в разных частях ареала. При этом отмечается, что один и тот же признак в разных таксонах может иметь различное значение.

Адаптивность микроэволюционных изменений доказывалась не только многочисленными примерами, но и разнообразием проявления экологической радиации внутривидовых форм (Синская, 1928, 1931, 1948). Экотипы разделялись прежде всего в зависимости от формирующих их факторов среды на климатические, эдафические и биотические или синэкотипы (синэкотипы уподобления, синэкотипы дифференциации и сезонные расы). Второй принцип разделения — по масштабам: от крупных территориально разделенных форм (региональные экотипы) до сосуществующих в одной зоне (локальные экотипы) или в одной популяции (экоэлементы) (подробнее см. гл. 19). Подчеркивая связь структуры вида с экологическими факторами и условность разделения экологических и географических форм, Синская привлекала внимание исследователей к изучению начальных этапов эволюции с учетом единства факторов и механизмов экологической дивергенции.

Как уже отмечалось выше, в зоологии экологи занимались исследованием подразделений сравнительно более крупного масштаба. Но и на этом уровне исследование приводило к новой трактовке старых таксономических описаний, построенных на морфологической основе. Например, упомянутые выше приспособления гекконов, ящерок, жуков к характеру субстрата (изменение размеров и пропорций конечностей, окраски) по существу являются эдафическими экотипами; формы, различающиеся по ритму активности, по срокам наступления половой зрелости и размножения, по времени спячки и т. п. (описанные у рыб, сусликов, насекомых и др.), соответствуют сезонным расам. Адаптивность изучаемых форм подтверждается тем, что разные виды в сходных условиях образуют сходные по определяющим признакам — параллельные — экотипы (например, альпийские, пустынные).

Исследования генэкологов доказали наследственный характер различий между внутривидовыми экологическими формами. В зоологии это было подтверждено позднее в работах Дайса с Блосомом, Калабухова, Сэмнера. Изучение Турессоном, а затем Клаузеном, Розановой, Синской

многочисленных дикорастущих и в разной степени окультуренных образцов в условиях питомника при различных экспериментальных воздействиях позволило оценить степень константности их особенностей, сравнить адаптивные модификации (экады, экофены) и «истинные» экотипы. Было обнаружено, что внешне фенотипически однородная популяция может состоять из смеси модификантов с наследственно фиксированными формами (например, «пастбищные» экотипы у некоторых злаков, форма листьев у лютиков при различных условиях освещенности и влажности и т. п.).

Внутривидовые экологические формы различаются как по размаху, так и по конкретному выражению нормы реакции. В первом случае, при совместном произрастании, это приводит к фенотипическому уподоблению растений с более широкой нормой реакции — более стабильным растениям. Несовпадение нормы реакции приводит к образованию «псевдопараллельных» модификаций (Розанова, 1930а), т. е. к сходству по фенотипу разных экологических форм, находящихся в разных, иногда даже контрастных условиях. Более глубоко наследственную природу стабилизированных и формирующихся за счет нормы реакции адаптаций генэкологи не исследовали, так как это требовало проведения специальных генетических экспериментов. Однако и такие данные способствовали более обоснованному анализу значения адаптивных модификаций и вообще модификационной изменчивости в эволюции.

На первых порах развития генэкологии, в том числе в работах самого Турессона, экотип и экотипическая популяция рассматривались как наименьший объект анализа. Изучаемые образцы зачастую собирали в достаточно контрастных местообитаниях. В дальнейшем исследователи английской школы от типологического изучения экотипов перешли к анализу все более мелких постепенных изменений, вплоть до описания клинальной изменчивости между соседними популяциями и в пределах относительно протяженных популяций. По этому поводу Клаузен указывает, что «клины... являются очень упрощенными абстракциями, которые относятся лишь к изменчивости отдельных признаков» (Clausen, 1951, с. 28). Борьба различных точек зрения на степень непрерывности изменений в пределах вида продолжается до настоящего времени. Она выразилась, в частности, в критике реальности понятия «подвид» (Терентьев, 1967) и утверждении условности любых таксонов рангом ниже вида. Действительно, изучение пространственной изменчивости отдельных признаков в ареале вида как будто бы свидетельствует о правомерности такой точки зрения. Вторым доказательством условности разграничения внутривидовых форм является «независимость» клинов, соответствующих разным признакам. Однако более детальное изучение показывает: 1) различия в темпах изменения одного и того же признака на разных участках ареала, 2) изменение самих закономерностей этой изменчивости (например, различия в регрессионных коэффициентах) в разных популяциях. Кроме того, до сих пор не проведено специального исследования характера изменения в ареале коадаптированного комплекса признаков (если не считать предпринимаемые с иными целями и ставшие в последнее время довольно многочисленными сравнения внутривидовых форм методами многомерной статистики). Разумеется, не стоит рассматривать как полностью взаимоисключающие друг друга концепции клинальности и ступенчатости внутривидовой изменчивости: по-видимому, и постепенность, и некоторая прерывистость присутствуют одновременно, в разных сочетаниях.

Характер разнообразия в пределах отдельной популяции первоначально не был предметом специального анализа в генэкологии. Так,

например, в работе Розановой на лютиках (1932) описана внутрипопуляционная изменчивость в условиях природных местообитаний и при выращивании пересаженных растений и их семенных потомств в разных условиях эксперимента. Автор выделяет несколько форм («биотипов»), различающихся по форме листьев, описывая амплитуду их изменчивости и представленность таких форм в разных биотопах. Тем не менее в дальнейшем, обсуждая полученные данные, она оценивает их лишь с точки зрения систематической значимости исследованных признаков, а характеристику популяций дает по «среднему изореагенту», т. е. по наиболее часто встречающейся в данной популяции форме. Сами выделенные формы для Розановой — лишь «комбинации признаков». Придав слишком большое значение арифметической операции «усреднения» и рассматривая сочетания признаков как результат чисто случайной их комбинаторики, Розанова не обращает внимания на явную сопряженность изменчивости (например, признаков формы листьев, размеров стебля и срока цветения) и, что еще более важно, не рассматривает возможного адаптивного значения состава популяций.

В первых работах Синской высказывались примерно такие же идеи независимости случайных сочетаний признаков, изменяющихся в популяции неадаптивно. Но уже в 1938 г. она приходит к представлениям об экологической структуре популяций, о разных типах внутрипопуляционного полиморфизма. Она разделяет все популяции по их составу на однородные и полиморфные. Однородные популяции обычно приурочены к суровым условиям с интенсивной элиминацией. Полиморфизм в пределах популяций может быть экологически безразличным и выражаться в сравнительно широкой амплитуде изменчивости по отдельным неприспособительным признакам («разлитой» полиморфизм). В других случаях популяция представлена несколькими более или менее четко выраженными адаптивными формами (экологический полиморфизм). Популяции с «разлитым» полиморфизмом обитают, как правило, в сравнительно однородных и благоприятных условиях. Популяции, заселяющие местообитания с неоднородными и, самое существенное, нестабильными условиями, имеют определенную экологическую структуру. Экологическая структура популяции — отражение многозначности ее приспособления к среде. Ярким примером популяций с хорошо выраженным экологическим полиморфизмом являются многие горные травянистые растения, в том числе изученные Синской и Щенковой популяции злаков Лорийской долины (Синская, 1948).

В дальнейшем Синская приходит к выводу, что адаптивный внутрипопуляционный полиморфизм (в широком смысле слова) — весьма распространенное явление. В пределах полиморфных популяций с «разлитым» полиморфизмом Синская считает возможным различать только изореагенты,[1] а в популяциях с экологической структурой наряду с ними — «зачаточные экотипы» или «экоэлементы». «Разница между экотипами и экоэлементами состоит главным образом в том, что различия между экоэлементами слабее выражены... Экоэлементы отличаются от изореагентов тем, что изореагенты — это отдельные уклонения или по мелким неприспособительного характера признакам или даже по нескольким морфологическим и физиологическим признакам более или менее случайно распределенные внутри популяции... Экоэлементы — это не отдельные уклонения, а уже целые сформировавшиеся конституции. Эко-

[1] Синская, так же как и Розанова (см. выше), использует введенный Раункиером термин «изореагент» в довольно произвольном смысле, обычно называя так мелкие внутрипопуляционные формы неясного адаптивного значения.

МИХАИЛ ЕФИМОВИЧ ЛОБАШЕВ
(1907—1971)

элемент — это уже результат работы отбора по созданию целостной конституции растительного организма» (Синская, 1948, с. 167). Новое понятие, вводимое здесь Синской (впервые она обратилась к нему в 1938 г., затем развивала в специальной статье 1946 г.), — растительная конституция, т. е. скоррелированный комплекс физиологических и морфологических признаков. Конституция (противопоставляемая случайной комбинации признаков) характеризуется прежде всего общими особенностями роста и развития растений, определяющими интенсивность, направленность, сроки осуществления конкретных этапов морфогенеза — этапов жизненного цикла, следовательно, адаптацию к определенному специфическому «образу жизни». В первую очередь для растений это приспособления к сезонным изменениям среды, затем — к особенностям водного режима и пр. Стержневая группа признаков в свою очередь обусловливает особенности общего габитуса, довольно часто — и разную степень устойчивости к неблагоприятным условиям; менее тесно связаны с основным «ядром» конституции детали морфологии.

Относительная наследственная константность внутривидовых экологических форм, проявляющаяся и при выращивании в контролируемых условиях, и при скрещиваниях, в первую очередь характерна для основных признаков конституции (стержневых). Комплексность, скоррелированность признаков проявляется и в согласованности их модификационной изменчивости, и в сцепленности наследования, наблюдающемся при расщеплении гибридного потомства.

Синская неоднократно подчеркивала, что для лучшего познания структуры и динамики популяций необходимо изучать не изменчивость отдельных признаков, как это чаще всего делают генетики, а комплексные различия адаптивных форм. Поэтому очень важной проблемой является исследование корреляций между конституциональными признаками, анализ формирования этих корреляций в филогенезе, их наследования в поколениях (наиболее подробно об этом: Синская, 1948, 1963).

Первый этап формирования связей между признаками, по мнению Синской, — образование селективных корреляций (термин О. Тедин) в результате одновременного параллельного отбора по отдельным исходно независимым признакам (например, по опушению и по рассеченности листовой пластинки). Следующим этапом является выработка генетических корреляций, обеспечивающих устойчивое воспроизведение определенных сочетаний признаков. Ссылаясь на работы М. М. Камшилова, А. А. Малиновского, Ю. М. Оленова, Синская обсуждает роль хромосомного аппарата как материальной основы корреляций (группы сцепления, плейотропия). Она считает возможным, что характер полового процесса оказывает определенное влияние на формирование связей между признаками. По крайней мере у близких видов лапчаток, исследованных Клаузеном и Хизи (Clausen, Hiesey, 1958), мозаичное наследование признаков экотипов отмечено у апомиктического вида, а «слитное» — у вида с нормальным половым процессом. По-видимому, необходимость «охраны» выработанного адаптивного комплекса от разрушения при рекомбинации обусловила более высокую скоррелированность элементов генотипа. Синская указывает, что «слитность», сопряженность наследования групп признаков имеет существенное значение для обеспечения функционирования организма как целостной системы, для определения особенностей и направления перестройки этой системы в эволюции. Наибольший интерес, по ее мнению, представляет анализ этой проблемы на основе сравнения корреляций у эволюционно близких форм. Возможно формирование растительной конституции (ее адаптивного комплекса признаков) на основе корреляций разной природы, причем независимый тип развития, обеспеченный жесткой, генетически закрепленной системой корреляций, не обязательно является высшей ступенью эволюции, по крайней мере для покрытосеменных растений, так как «...в процессе эволюции происходит не автоматизация процессов развития, а изменение форм зависимости одной части от других частей» (1948, с. 233). По-видимому, это высказывание отражает несогласие Синской со всеобщностью автономизации как основного направления эволюции. Впрочем, и сам автор этой концепции — И. И. Шмальгаузен — считал, что для высших растений и сидячих животных более характерен лабильный тип приспособлений. У этих организмов целостность адаптивных комплексов реализуется за счет согласованности их модификационной изменчивости (Шмальгаузен, 1946б).

Синская отмечает, что проблема взаимосвязей в индивидуальном и эволюционном развитии в этот период более серьезно разрабатывалась зоологами (А. Н. Северцов, И. И. Шмальгаузен) и генетиками. Она попыталась объединить анализ корреляций, построенный на принципах эволюционной морфологии (индивидуальные корреляции и филетические координации Северцова—Шмальгаузена) с представлениями Ю. А. Филипченко (1927) о корреляциях в изменчивости особей и групп. Указав на специфичность каждого из этих типов корреляций, она отмечает: «Филетические корреляции вырабатываются в ходе времени на основе переработки отбором индивидуальных и внутригрупповых корреляций...» (Синская, 1948, с. 223).

Разобраться в закономерностях и механизмах этого процесса можно, изучая и сравнивая корреляции в группах разных масштабов, но обязательно на членах единого эволюционного ряда или исследуя изменения корреляций в процессе отбора. Поставленные Синской задачи не решены до сих пор. Современная биология только начинает приближаться к постановке подобных исследований с помощью точных количественных методов (корреляционные плеяды Терентьева, изучение биологических систем разных уровней организации с помощью многомерного математического анализа и т. п.).

В современной генетике наряду со все большим углублением в тонкие детали аппарата наследственности достаточно явно проявляется интерес к проблеме организации системы генотипа (системы модификаторов, влияние генотипической среды и пр.). Особенно это характерно для исследователей, работающих в пограничных областях биологии. Клаузен неоднократно указывал на значение исследования «когерентности» признаков; полученные им и его сотрудником В. Хизи данные о корреляциях признаков в гибридном потомстве от скрещивания экологических рас *Potentilla* и *Mimulus* (Clausen, Hiesey, 1958; Hiesey, Nobs, Milner, 1961) были существенным вкладом в развитие этого направления. Чрезвычайно характерна в этом отношении и недавно появившаяся книга американского ботаника и генетика В. Гранта (Grant V. Genetics of flowering plants, 1975), в основном посвященная обзору и интерпретации данных о различных генетических механизмах, лежащих в основе формирования адаптивных комплексов признаков, поддержания их сохранности (сцепление признаков, сцепление функциональных генных систем, сцепление адаптивных генных комбинаций и т. д.). Действие различных генетических систем, обеспечивающих «генетическую когерентность», рассматривается в связи с особенностями жизненного цикла и занимаемого местообитания. Основной вывод, который делает Грант: на современном этапе необходимо заняться исследованием форм организации генотипа у высших организмов.

Данные экологических исследований позволили на новом уровне подойти к проблеме видообразования, рассматривая в качестве первых этапов эволюции адаптивную экологическую радиацию в пределах вида. Наряду с уже известной пространственной изоляцией выдвигается представление об изоляции экологической, препятствующей скрещиванию даже при довольно близком территориальном соседстве. В работах Турессона и ранних публикациях Синской формирование экотипов рассматривалось как результат отбора части наиболее приспособленных форм (биотипов) из их первоначального разнообразия. Таким образом, при расселении и освоении новых биотопов состав исходных популяций постепенно обедняется. В дальнейшем Синская отходит от такого упрощенного представления и формулирует концепцию «спиральной эволюции». Она считает, что начальные этапы эволюции осуществляются в пределах отдельных популяций: это образование экоэлементов. При изменении условий или переселении могут произойти дальнейшие преобразования, выражающиеся в выделении отдельных экоэлементов, увеличении степени их дивергенции по основным признакам конституции. Весьма существенным является то, что уже на этой фазе отбором оцениваются не различия по отдельным признакам, а конституция организма в целом. В процессе отбора изменяется характер связей между признаками, некоторые из них «включаются» в конституцию (Синская, 1948, 1963, 1979).

Исследования Синской и других сотрудников ВИР по вертикальным и широтно-меридиональным изменениям популяций люцерн, эспарцетов, рыжика, ежи сборной, овсяницы, тимофеевки и многих других растений

показали, что в их составе происходят: а) постепенный сдвиг в сторону количественного преобладания тех или иных экоэлементов, б) выпадение некоторых экоэлементов, в) преобразование самих экоэлементов. Внешне сходные экоэлементы из отдаленных популяций не тождественны по своим биологическим особенностям. При этом возможно как обеднение состава популяций, так и усложнение их структуры, появление новых признаков и новых экоэлементов, отсутствовавших в очаге возникновения и расселения вида. Направление изменений в популяциях определяется не только наличием или отсутствием гибридизационных процессов, но и характером изменения условий среды. Интересно отметить, что представления Синской о преобразовании экологической структуры популяций первоначально основывались на сравнении разных видов фалькатных люцерн на Кавказе, а впоследствии нашли подтверждение при исследовании внутривидовых локальных популяций.

Какие же признаки первыми вовлекаются в микроэволюционные преобразования, происходящие в популяциях? По мнению Кашкарова, у животных прежде всего изменяются особенности поведения, затем физиологические признаки и только на более поздних этапах дивергенции — морфологические экстерьерные признаки. Калабухов к наиболее коренным преобразованиям, изменяющим всю систему адаптации и приводящим к необратимым эволюционным сдвигам, относит изменение способа поддержания энергетического баланса. Уже расхождение групп особей по особенностям поведения создает первичную экологическую изоляцию («экоизоляты» по: Промптов, 1934б). При дальнейшей радиации форм за счет потери половой аттракции, физиологических, психофизиологических, а затем и генетических механизмов степень изоляции увеличивается, образуются «экогенотипы» (экотипы, — *Н. Р.*) и новые виды (Промптов, 1934б; Арнольди, 1941). Шварц считает, что изменения энергетических механизмов за счет тканевых и еще более тонких биохимических перестроек вызывают как следствие биохимическую несовместимость и препятствуют успешной гибридизации.

Синская считала, что у растений на первых этапах формирования внутривидового экологического полиморфизма происходят изменения в регуляции роста и развития (реакция на температуру, фотопериод), в отношении к влажности. Различия между зачаточными экоэлементами в пределах популяции могут не обнаруживаться в обычных условиях, поэтому для исследования и выявления внутрипопуляционного полиморфизма необходимо применение специальных «анализирующих» воздействий (необычные сроки посева, фотопериод и т. п.). «Скрытые» (при внешнем фенотипическом однообразии) или «зачаточные» экоэлементы могут быть весьма лабильными и почти не иметь способности к самовоспроизведению. В потомстве от них воспроизводится популяция в целом, иногда с некоторым преимуществом материнской или обеих родительских форм. Однако уже на этом этапе начинает возникать первичная изоляция между такими экоэлементами во времени из-за сдвигов по срокам цветения и в пространстве, так как они могут занимать несколько различные ярусы в ценозе. Дальнейшая работа отбора выражается на уровне особи — в стабилизации конституционного комплекса признаков, на уровне групп — в постепенном обособлении экоэлементов, а затем и экотипов, в повышении степени доминирования их свойств и способности передачи их целостного комплекса из поколения в поколение.

К выводу о постепенном увеличении степени ограниченности рекомбинации признаков родительских форм в процессе экологического обособления пришел на основании своих экспериментов и Клаузен. По его мнению, механизмы сцепления и естественный отбор способствуют со-

хранению специфичности экологических внутривидовых форм, даже если они занимают соседние ниши и дают фертильное потомство при скрещивании. Эта обособленность может достигать разной степени, но характерна для всех уровней экологической дифференциации: от локальной популяции до вида.

Попытаемся кратко сформулировать основные достижения эволюционно-экологического и генэкологического направлений в развитии представлений о факторах эволюции.

1. На обширном и разнообразом материале продемонстрирована адаптивность структуры вида и популяции, приспособительный характер микроэволюционных процессов. Наряду со всеобщностью, универсальностью адаптивной внутривидовой радиации отмечается и исследуется специфика экологических форм разных масштабов, образующихся под воздействием разных факторов среды.

2. В ходе генэкологических исследований было выработано представление об экологической структуре популяции, о внутрипопуляционных микроэволюционных преобразованиях, об их системном (конституциональном) характере.

3. Начатое генэкологами изучение согласованности внутривидовой экологической изменчивости свидетельствует о том, что уже на первых этапах микроэволюции в пределах популяции происходит формирование скоррелированных целостных адаптивных комплексов. Сбалансированность этих комплексов, механизмы ограничения рекомбинаций развиваются в процессе дальнейшей дивергенции.

4. Исследования экотипов и экоэлементов позволяют сделать вывод о возможности возникновения некоторой степени первичной экологической изоляции в пределах единой территории.

5. Подробное изучение конкретных природных популяций показывает, что первые результаты отбора в большинстве случаев выражаются не во внешних особенностях морфологии, а в физиологических признаках, в изменениях «образа жизни». Морфологические различия могут быть как структурным выражением биологических особенностей, так и функционально независимыми от них нейтральными «признаками-попутчиками».

ЧАСТЬ III. ДВИЖУЩИЕ СИЛЫ ЭВОЛЮЦИИ

ГЛАВА 13. ЭКСПЕРИМЕНТАЛЬНОЕ ИЗУЧЕНИЕ БОРЬБЫ ЗА СУЩЕСТВОВАНИЕ

Борьба за существование представляет собой комплексную биологическую проблему. Она интенсивно изучается биологами различных специальностей. Если, например, эколога и биоценолога больше всего интересует изучение самого процесса борьбы за существование или его влияние на изменение численности и продуктивности популяции, на состав и динамику экосистемы, то при изучении эволюционных аспектов интересны те следствия борьбы за существование, которые связаны с избирательным выживанием и воспроизведением организмов в популяциях, т. е. с действием естественного отбора.

Прежде чем перейти к анализу работ советских биологов-эволюционистов по изучению борьбы за существование, необходимо кратко сказать о развитии данной проблемы в мировой науке и охарактеризовать тот период, который предшествовал советским исследованиям. Изучение борьбы за существование как фактора эволюции подразделяется на четыре крупных этапа (Галл, 1976).

Первый этап (1837—1859) заключался в постановке проблемы борьбы за существование как фактора эволюции в трудах Ч. Дарвина.

Второй этап (вторая половина XIX в.—начало 20-х годов XX в.) длился целое шестидесятилетие, в течение которого делалось много попыток разработать проблему преимущественно чисто логическим путем, а не экспериментально и не путем систематических наблюдений в природе.

Третий этап (20—50-е годы) характеризуется расчлененным изучением отдельных компонентов борьбы за существование при помощи экспериментальных и математических методов.

Четвертый этап (от 60-х годов до современности) знаменуется переходом от изолированного изучения отдельных компонентов борьбы за существование к моделированию их взаимодействия в процессе микроэволюции.

КРАТКАЯ ХАРАКТЕРИСТИКА ПЕРВЫХ ДВУХ ЭТАПОВ

Многие натуралисты и философы высказывались о борьбе за существование до Дарвина, но не рассматривали ее в качестве фактора эволюции. Более того, реальность процессов борьбы за существование в природе служила, пожалуй, одним из сильнейших аргументов против идеи эволюции органического мира. Во втором томе своего классического труда «Принципы геологии» Ч. Лайель (Lyell, 1832) собрал большой фактический материал о борьбе за существование, но он считал, что она ведет к вымиранию или к эколого-географическому распределению видов. В борьбе за существование, по его мнению, виды поги-

бают, и это якобы не способствует развитию новых приспособлений в ответ на изменения среды.

То же самое относилось и к трактовке естественного отбора. Многие ученые высказывались о естественном отборе до Дарвина (Zirkle, 1941; Соболь, 1962). Но естественный отбор трактовался как фактор, уничтожающий организмы, уклоняющиеся от «среднего типа», и тем самым поддерживающий status quo. Такого мнения придерживался, в частности, Э. Блит.

Уже на этом фоне видно, что сделал Дарвин. Все те естественные факторы, которые ранее трактовались как научный аргумент против эволюционного процесса, в его концепции были логически скомбинированы таким образом, что стали главными причинами эволюционного процесса.

Под борьбой за существование Дарвин понимал всю совокупность сложных отношений, в которые вступают между собой организмы, принадлежащие к одному и тому же виду, к разным видам одного сообщества, а также разнообразные зависимости организмов от неживой природы. В результате борьбы за существование возникает не случайное, а избирательное уничтожение более или менее значительной части населения вида и преимущественное выживание и оставление потомства другой ее частью (естественный отбор). При анализе сложных экологических связей Дарвин склонялся к мысли, что в действительности борьба за существование очень часто выступает даже не столько как простая совокупность разнообразных отношений, сколько как некоторое их интегральное выражение. Иначе говоря, в природных условиях отдельные процессы борьбы за существование (внутривидовая и межвидовая конкуренция, хищничество и др.) не действуют в изолированном виде, а находятся в тесном взаимодействии. Идея о взаимодействии процессов, ведущих к естественному отбору, как раз и была вложена Дарвином в обобщающее понятие борьбы за существование. Однако отсутствие прямых доказательств эволюционной роли борьбы за существование свидетельствовало о том, что во времена Дарвина эта концепция представляла собой лишь вероятную гипотезу.

Среди важнейших задач, стоявших перед эволюционной теорией во второй половине XIX в., первоочередной была проверка гипотезы Дарвина о роли борьбы за существование и естественного отбора в эволюции. Однако развитие проблемы борьбы за существование пошло по другому пути. В этот период начали широко обсуждаться классификация форм борьбы за существование, роль перенаселения и взаимопомощи в эволюции и др. В решении этих вопросов самое активное участие приняли отечественные биологи (см. гл. 2).

Крайне слабая фактическая обоснованность вопроса о значении борьбы за существование в эволюции создала почву для критики. Многие биологи того времени не приняли дарвиновское понимание борьбы за существование и высказали иные трактовки ее эволюционного значения. Борьба за существование рассматривалась исключительно как консервативный фактор эволюции, лишь охраняющий адаптивную норму вида (С. Майварт, Н. Я. Данилевский, Л. Кено, Л. С. Берг и др.). В ряде работ борьба за существование признавалась как фактор, ведущий к взаимоугнетению, к нивелировке различий между организмами и даже к массовой неизбирательной гибели организмов (К. Негели, П. А. Кропоткин, В. Н. Любименко). Наконец, отстаивалась мысль, что внутривидовая борьба в природе якобы отсутствует, а происходит борьба только между видами (Г. де Фриз).

Все эти положения, включая и дарвиновское, многим биологам казались тогда равновероятными. Возможно, что лишь тезис де Фриза об

отсутствии внутривидовой борьбы был наиболее шатким, так как против него говорили уже имеющиеся данные из лесоводческой и растениеводческой практики. В целом же для проверки имевшихся гипотез требовался переход к планомерным экспериментальным и полевым исследованиям. В частности, для подтверждения дарвиновской трактовки борьбы за существование в ходе экспериментальных исследований необходимо было доказать, что в результате борьбы за существование происходит избирательная элиминация, особенно элиминация, ведущая к сдвигу адаптивной нормы вида, и что в этих процессах ведущую роль играют мелкие индивидуальные различия.

ТРЕТИЙ ЭТАП. ОСНОВНЫЕ НАПРАВЛЕНИЯ ИЗУЧЕНИЯ ПРОЦЕССОВ БОРЬБЫ ЗА СУЩЕСТВОВАНИЕ И ИХ ЭВОЛЮЦИОННЫХ ПОСЛЕДСТВИЙ

Систематическое и углубленное изучение борьбы за существование экспериментальными и математическими методами началось в 20—30-е годы благодаря усилиям многих ученых и научных коллективов из СССР, Англии, США, Италии и Франции. Разработка этой проблемы шла по множеству направлений в различных биологических науках. Сюда входят многочисленные исследования от изучения химических взаимодействий у микроорганизмов до сложных поведенческих реакций в семьях высших млекопитающих. Однако далеко не во всех исследованиях, посвященных борьбе за существование, изучались ее эволюционные следствия. Так, в книге американских экологов Ф. Клементса, Д. Уивера и Г. Хенсона «Конкуренция у растений» (Clements, Weaver, Hanson, 1929) излагается огромный фактический материал, показываются разнообразные оригинальные методики изучения борьбы за существование, но о ее роли в эволюции упоминается лишь вскользь. В обзоре А. Кромби (Crombie, 1947) приводится свыше 100 работ о борьбе за существование, выполненных в 20—40-е годы, однако, за исключением опытов Ф. Л'Еритье и Ж. Тесье по исследованию конкуренции и отбора в популяциях *Drosophila melanogaster*, нет ссылок на работы по изучению эволюционных аспектов проблемы борьбы за существование. Поэтому вывод, что большинство зарубежных работ по борьбе за существование в 20—30-е годы имело в основном экологический и биогеоценологический, а не эволюционный характер (Шенников, 1939; Завадский, 1947), следует признать справедливым.

Далее будет показано, что в СССР во многих исследованиях проблема борьбы за существование изучалась с ясным сознанием ее значения для теории эволюции (Шенников, 1939). В 20—30-е годы советскими учеными были разработаны методики изучения борьбы за существование, на базе которых сложилось несколько научных направлений, систематически разрабатывавших данную проблему на растениях, микроорганизмах и животных.

Существовало три направления изучения эволюционной роли борьбы за существование: экспериментальное, математико-экспериментальное и комплексные наблюдения в природе. Особую роль сыграл экспериментальный метод, который все время совершенствовался и взаимодействовал с другими методами познания.

Местный сорт как модель для изучения селективных следствий борьбы за существование. Еще Дарвин (1939, т. 3, с. 324) высказал предположение, что факты, доказывающие селективное значение борьбы за существование, могут быть получены при изучении динамики сорто-

смесей. Но по существу лишь в начале 20-х годов нашего столетия были опубликованы исследования, в которых сообщались точные цифровые данные о преобразованиях состава местных сортов. Такие опыты обычно ставились на однолетних культурных растениях и продолжались в течение поколений. Размах этих исследований в нашей стране был очень велик, они практически велись на всех опытных сельскохозяйственных станциях. Так, на пшеницах исследования выполняли А. А. Сапегин (1922, 1931), В. Е. Писарев (1923), Н. Н. Кулешов (1922), В. Г. Батыренко (1926, 1930), С. О. Воробьев (1928, 1929) и др. Борьба за существование изучалась на культурных ячменях (Баранский, 1926, 1930а, 1930б; Кулешов, 1926; Бауман, 1930; Орлов, 1930; Писарева, 1930, и др.), на льнах (Ренард, 1927, 1928), на овсах (Рего, 1927; Петропавловский, 1930), на бобовых (Воейков, 1930) и на других объектах. Во многих перечисленных работах применялись разнообразные методы. Наряду с изучением изменения числовых соотношений между ботаническими формами или чистыми линиями в пределах данного физико-географического района во многих исследованиях выяснялись закономерные перестройки данного местного сорта — популяции при культивировании его в других районах — или же проводилось сравнение состава популяций различных географических районов.

В 1922 г. А. А. Сапегин опубликовал результаты четырехлетнего изучения «перерождения» искусственной сортосмеси пшеницы в Одесской области. Смешанная популяция состояла из равного количества (25%) четырех чистых линий, урожай которых каждый год разделялся на четыре группы и обмолачивался отдельно. Посев производился зерном в полученном соотношении. Из опытов Сапегина явствует, что борьба за существование протекала очень интенсивно, и в результате произошло уменьшение численности одной линии до 1.9% и увеличение другой до 48%. У двух других линий процент численности был примерно на одном уровне. Независимо от исследований Сапегина данные по преобразованию состава сортов — популяций яровой пшеницы — были получены Н. Н. Кулешовым на Харьковской опытной станции и В. Е. Писаревым в Восточной Сибири на Тулунской опытной станции.

Опыты Сапегина, Кулешова и Писарева по «перерождению» сортосмесей привлекли внимание биологов-эволюционистов, которые видели в них прямые доказательства естественного отбора (Холден, 1935; Камшилов, 1947; В. Полянский, 1947, и др.). Важно и то, что сами авторы упомянутых опытов при истолковании причины преобразования популяций обращались к дарвинизму.

В ряде других исследований содержались принципиально важные данные для понимания борьбы за существование и естественного отбора, но по каким-то причинам они остались вне поля зрения биологов-эволюционистов.

Хорошим примером того, как интенсивная конституциональная борьба через естественный отбор может в адаптивном направлении изменять состав популяции, служат данные С. О. Воробьева (1929) и А. А. Янаты (1929) о катастрофической гибели посевов озимых пшениц на Украине зимой 1927/28 г. Воробьев установил, что в холодную зиму старые популяционные сорта Крымка старая и Банатка, состоящие из генетически разнообразных особей и прошедшие длительное действие естественного отбора, погибли лишь на 30—40%. Далее Воробьев установил, что погибшими оказались засухоустойчивые биотипы, а морозоустойчивые биотипы обладали преимуществом в условиях интенсивной борьбы, т. е. произошел адаптивный сдвиг состава популяции в сторону более зимостойких форм.

Значительный интерес имеют шестилетние эксперименты В. Г. Батыренко (1930) по изучению динамики сортосмесей яровой пшеницы. Из его опытов следует вывод, что борьба за существование в гетерогенных популяциях может вести к различным эффектам естественного отбора. В тех случаях, когда различия между генотипами были сравнительно большими и соответственно резкой была их селективная неравноценность, происходило быстрое вытеснение или сильное уменьшение плодовитости части линий. В то же время между селективно равноценными линиями «устанавливается как бы устойчивое равновесие с одинаковым или близким соотношением в смеси компонентов» (Батыренко, 1930, с. 55). Таким образом, раньше генетиков, работавших на дрозофиле, Батыренко сформулировал мысль о том, что в результате естественного отбора может устанавливаться динамическое равновесие между компонентами полиморфной популяции и показал как именно при изменении внешних условий меняется направление естественного отбора.

Существует мнение, что первые опыты по конкуренции и отбору на культурных ячменях были выполнены в 1938 г. американскими учеными Г. Харлан и М. Мартини (Stebbins, 1949). Результаты этих опытов приводятся во многих работах по теории эволюции (Dobzhansky, 1951; Дубинин, 1966; Шмальгаузен, 1969). Однако намного раньше многолетние опыты на подобных объектах были выполнены Д. И. Баранским (1926, 1930а, 1930б). Не менее важно и то, что экспериментальные исследования Баранский дополнял широкими наблюдениями в природе, что отсутствовало в работе Харлан и Мартини. Между тем работы Баранского остались забытыми.

Исследования Баранского были стимулированы обнаружением слабой полиморфности форм культурных ячменей, распространенных в Одесской области. Бедность состава форм ячменей, объясняется тем, что «все слабые, не приспособленные к почвенно климатическим особенностям формы отпадали... вероятно, только в силу естественного отбора и создавалась та монотонность форм, которую приходится констатировать» (Баранский, 1926, с. 81). Его исследования не только подтвердили это предположение, но и выявили те эколого-физиологические особенности растений, которые определяют результат борьбы за существование и направления естественного отбора. Баранский пришел к заключению, что направление этих процессов обусловливается экологической пластичностью (т. е. различной способностью линий реагировать на изменения экологических факторов в неблагоприятных условиях вегетации) и величиной плодовитости при оптимальных условиях. При этом к толкованию самой экологической пластичности Баранский подошел с позиций дарвинизма. Под пластичностью он понимал способность форм при ухудшении условий существования сохранять устойчивость таких жизненно важных свойств, как плодовитость, и объяснял ее эволюцию борьбой за существование и естественным отбором.

Таким образом, в многочисленных опытах отечественных селекционеров по «перерождению» сортосмесей вскрывались процессы, характерные для первых шагов микроэволюционных преобразований в гетерогенных популяциях. Эти опыты отчетливо подтвердили дарвиновскую трактовку борьбы за существование как фактора естественного отбора.

Исследования В. Н. Сукачева и его школы в 20—30-е годы. В начале 20-х годов В. Н. Сукачев и А. П. Шенников выступили с программными работами по развитию экспериментальной фитоценологии, включив в качестве ее первоочередной задачи всестороннее изучение борьбы за существование. В частности, в программе Сукачева (1925) предлагалось два возможных пути экспериментального изучения борьбы за существо-

вание: первый — создание одновидовых и смешанных насаждений с целью выяснения действия порознь и в комбинации на процессы борьбы за существование таких факторов, как плотность, качественный состав популяции, особенности почвы, климата, освещенности; второй — работы в естественной обстановке, путем изменений условий среды или видового состава фитоценоза. В круг экспериментальных работ Сукачев включал изучение величины и характера элиминации в зависимости от действия различных биотических факторов, установление селективной роли мелких индивидуальных различий, влияние плотности популяции на индивидуальное развитие и др. Чтобы установить общие закономерности борьбы за существование у растений, Сукачев считал важным использовать в опытах как однолетники, так и многолетники.

По намеченной программе в 1924 г. Сукачев с сотрудниками приступили к работе. Опыты Сукачева (1927, 1935а) велись с одуванчиком (*Taraxacum officinale*) и овсяницей (*Festuca sulcata*). Исследовалось шесть биотипов одуванчика различного географического происхождения. В одном из опытов Сукачев высаживал корневые черенки в густотах 3×3 и 18×18 см. Опыт ставился со смесями двух биотипов (А и В), контролем служили чистые посадки. Через два года, сравнивая количество посаженных экземпляров каждого биотипа и число их к моменту уборки, обнаружили, что выживаемость биотипов изменялась. Так, биотип В в густой чистой культуре обладал 50%-ной выживаемостью, а в густой смешанной популяции — 80%-ной. Изменялись также интенсивность и характер элиминации при различных плотностях популяции: биотип А при редких посадках обладал 100%-ной выживаемостью, а при густом стоянии — 30%-ной. Сукачев исследовал затем репродуктивные возможности выживших биотипов. Учитывая число формирующихся корзинок и количество семян в них в условиях интенсивной конкуренции, он обнаружил, что биотип А дал в среднем 27 цветков на растение, В — 38. Этими опытами доказывалась дифференциация популяции по вегетативным и репродуктивным признакам в условиях борьбы за существование. Впоследствии в опытах с овсяницей, выполненных по сходной методике, Сукачев подтвердил ранее полученные выводы. В густых посадках всегда обнаруживалась сильная дифференциация организмов. Попарное расположение биотипов в посадках различной плотности позволило Сукачеву на основе биометрических методов убедительно подтвердить положение, что по поведению биотипов при редком стоянии растений нельзя судить об их судьбе в густых насаждениях, иными словами, селективная ценность биотипов меняется с увеличением интенсивности борьбы за существование и с изменением сочетания биотипов. Сукачев предполагал, что результаты борьбы за существование определяют мелкие эколого-физиологические различия между биотипами, которые экспериментатором даже не улавливаются.

При оценке указанных опытов прежде всего обращает на себя внимание выбор объектов исследования. Если селекционеры доказали эволюционное значение борьбы за существование на культурных растениях, то Сукачев убедительно доказал на природных популяциях, что внутривидовая конкуренция в гетерогенных популяциях ведет к естественному отбору и что мелкие биотипические различия достаточны для его эффективного действия. Опыты Сукачева опровергали недарвиновские трактовки борьбы за существование, во всяком случае для тех густот, с которыми он работал. Работы Сукачева сразу же привлекли внимание биологов-эволюционистов из разных стран. Дж. Холдейн (Haldane, 1932) и Дж. Гексли (Huxley, 1942) рассматривали их как лучшее доказательство естественного отбора. В книге Ф. Добржанского (Dobzhansky, 1951)

КИРИЛЛ МИХАЙЛОВИЧ ЗАВАДСКИЙ
(1910—1977)

«Генетика и происхождение видов» опытам Сукачева уделено большое внимание. И по сей день исследования Сукачева воспроизводятся в литературе по эволюционной теории и популяционной биологии (Яблоков, Юсуфов, 1976; Grant, 1977; Harper, 1977).

Кроме работ Сукачева, во второй половине 20-х годов были опубликованы результаты экспериментальных исследований его учеников — В. Б. Сочавы (1926а, 1926б), Л. И. Успенской (1926, 1929) и Е. А. Смирновой (1928). Опыты ставились с культурными однолетними (горчица, гречиха, лен, подсолнечник, бобы, пшеница) и многолетними растениями (райграс высокий, тимофеевка луговая и др.). Была принята единая методика этих опытов: растения высаживались в питомнике с амплитудой густот от 2×2 до 54×54 см. Несколько раз за сезон измерялись такие признаки, как высота и диаметр стебля, число листьев, вес растения и семян, число соцветий и плодов. Таким образом выявлялась изменчивость каждого признака на протяжении вегетационного периода. Учет многих характеристик в этих работах позволил установить ряд важных фактов и закономерностей процесса борьбы за существование. Были обнаружены специфические для каждого вида зоны оптимальных плотностей, в пределах которых обеспечивается высокоэффективное развитие популяций. Многие данные свидетельствовали о том, что усиление интенсивности борьбы за существование увеличивает внутрипопуляционную дифференциацию по всем основным показателям. Особенно сильная дифференциация растений по способности к плодоношению наблюдалась в опытах Со-

чавы с дикорастущими видами: плодовитость колебалась от 7.1% генеративных кустов на густых делянках до почти 100% — при редком стоянии растений.

В исследованиях Сочавы, Успенской и Смирновой рассматривался также вопрос о влиянии борьбы за существование на индивидуальное развитие. Он имеет фундаментальное значение для выявления механизмов, обусловливающих дифференциальную плодовитость и элиминацию. Оказалось, что интенсивная борьба за существование у однолетних растений ускоряет прохождение фенофаз, а у многолетних — наоборот. На основании детальных наблюдений за развитием многолетних растений луговых фитоценозов Северо-Запада европейской части СССР к такому же выводу пришла И. Д. Богдановская-Гиенэф (1926). В 40—50-е годы эти факты были подтверждены и легли в основу широких обобщений в учении о борьбе за существование.

Особого внимания заслуживают работы В. П. Кушниренко (1928а, 1928б). Выполняя программу Сукачева, она провела обширные исследования по борьбе за существование, которые включали посевы в питомнике и полевые наблюдения. Была поставлена задача сравнительного изучения реакции различных однолетних растений на загущение. Обнаружились интересные факты: люцерна при плотности стояния в одно растение на 1 см^2 дала 7% гибели, а бобы — 83.4%. При больших загущениях у яровой пшеницы и люцерны значительно уменьшились размеры средней особи, но сохранялась способность к плодоношению, в то время как у бобов даже при небольшой густоте резко падала урожайность за счет увеличения числа стерильных растений. Кушниренко впервые поставила вопрос о причинах различного поведения видов в борьбе за существование и дала ему объяснение с позиций дарвинизма: «Способность данного растительного вида переносить ту или иную степень фитосоциального воздействия, по-видимому, можно рассматривать как одно из приспособлений к борьбе за существование, которое выработалось у данного вида в процессе длительного произрастания в сообществе определенной степени сомкнутости» (1928б, с. 289).

Таким образом, Кушниренко еще в конце 20-х годов обратила внимание на адаптивный характер реакции растений на плотность и предвосхитила идеи, развивавшиеся через 20—25 лет. Работы Кушниренко были опубликованы в трудах Всесоюзного съезда ботаников, который состоялся в Ленинграде в январе 1928 г., но на них не было обращено должного внимания. Идея о всеобщем угнетении организмов в борьбе за существование казалась вполне приемлемым объяснением падения уровня ростовых процессов у растений при высоких плотностях популяции. Кушниренко не только отказалась от этой идеи, но и показала, что рассматриваемая проблема может быть интерпретирована в рамках дарвиновских представлений о причинах эволюции.

В целом же следует сказать, что в работах школы Сукачева впервые учитывались промежуточные фазы развития популяции. Это позволило перейти от констатации результатов к изучению самого процесса борьбы за существование. Исследования Сукачева и его учеников были продолжены в последующие годы, и о них будет сказано в соответствующих разделах.

Борьба за существование у микроорганизмов. В 1932—1941 гг. в лаборатории экологии биологического факультета Московского университета, которую возглавлял В. В. Алпатов, одним из авторов статьи были использованы методы математического и экспериментального моделирования для точного анализа взаимоотношений между видами. К этому времени уже был создан математический аппарат, необходимый для проведе-

ция таких работ, в форме систем дифференциальных уравнений итальянского математика Вито Вольтерра (Volterra, 1926, 1931) и американского статистика Альфреда Лотка (Lotka, 1925, 1932). Независимо друг от друга Лотка и Вольтерра сформулировали следующее положение: два вида не могут сосуществовать в равновесии, если они используют общие энергетические ресурсы, находящиеся в ограниченном количестве. Математиками были изучены многие условия взаимодействия хищника и жертвы, паразита и хозяина. Математические исследования показали, что в процессе взаимодействия сопряженных популяций происходят периодические колебания их численностей.

Однако до 1932 г. математическое моделирование еще не сочеталось с экспериментальными исследованиями, и имеющиеся здесь совершенно новые возможности точного анализа взаимоотношений между видами не были использованы. В связи с этим проведенные работы привлекли к себе большое внимание и стимулировали многие последующие исследования. В описанных исследованиях приняли также участие В. В. Алпатов, А. А. Витт и Н. П. Смарагдова.

Работы выполнялись на микроорганизмах, простейших и беспозвоночных (клещах). Первые опыты были поставлены с двумя видами дрожжей (*Saccharomyces cerevisiae* и *Schizosaccharomyces kephir*) на искусственной среде при аэробных и анаэробных условиях (Гаузе, 1934а). Предполагалось, что между видами в смешанных культурах происходит конкуренция, поскольку рост их численностей сильно изменялся в связи с присутствием другого вида. При этом оказалось, что при анаэробных условиях рост численности *Schizosaccharomyces kephir* идет чрезвычайно медленно, даже при наличии большого количества пищи. Было обнаружено, что, помимо пищи, лимитирующим фактором роста численности популяции могут быть и продукты жизнедеятельности организмов, причем метаболиты (этиловый спирт и близкие к нему соединения) конкурента оказались в три раза токсичнее продуктов своего вида. Этот вывод имеет большое значение для понимания разнообразных механизмов конкуренции между видами и проблем популяционной микробиологии. Такие исследования могут представить определенный интерес для разработки количественных методов в области экологии.

Опыты по конкуренции между видами были продолжены на простейших (Гаузе, 1934б, 1935). Принципиальное значение имели опыты по изучению экологических ниш четырех видов инфузорий (*Stylonychia mytilus, Paramecium aurelia, P. caudatum, P. bursaria*) в условиях совместного культивирования. В первой серии опытов изучалась конкуренция между *S. mytilus, P. aurelia* и *P. caudatum*. Пищей инфузорий служил один вид дрожжей, и они обитали в одном и том же пространстве. В соответствии с теоретическими расчетами процесс конкуренции между видами всегда заканчивался вытеснением одного из них (рис. 1). Рассматриваемый процесс трактовался как отражающий принадлежность видов к одной экологической нише и составил фактическую основу следующей закономерности: виды, принадлежащие к одной экологической нише, не могут длительное время сосуществовать. Это положение вошло в литературу в виде закона Гаузе, или принципа конкурентного исключения (см. подробней: Абросов, Ковров, 1977; Гиляров, 1978; Галл, 1979).

В другой серии опытов изучалась конкуренция между такими комбинациями видов: *P. aurelia*+*P. bursaria; P. caudatum*+*P. bursaria*. На этот раз пищей служил смешанный корм, состоящий из одного вида дрожжей и одного вида бактерий. Хотя и в этих опытах имела место конкуренция за одну и ту же пищу и пространство, вытеснения одного вида другим не наблюдалось, и они могли сосуществовать неопределенно долгое время.

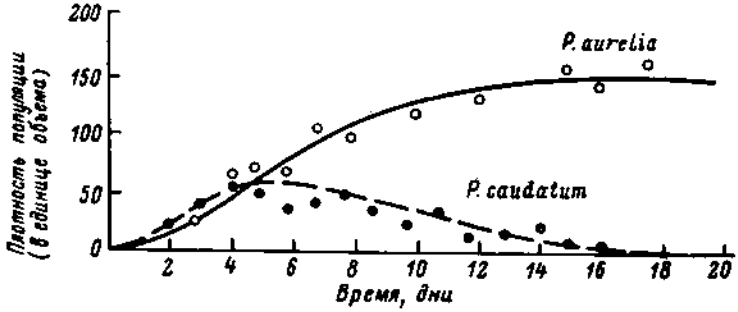


Рис. 1. Конкуренция между двумя видами *Paramecium*. Виды непосредственно конкурируют между собой в экспериментальной культуре, и численность одного из них снижается до полного исчезновения (по: Гаузе, 1934).

Сосуществование видов объяснялось тем, что *P. bursaria* держалась преимущественно на дне пробирки и питалась в основном оседающими на дно дрожжевыми клетками, а ее конкуренты находились в верхних слоях жидкости и питались преимущественно бактериями. Более того, был поставлен еще один опыт с *P. bursaria* и *P. aurelia* на корме, состоящем из одних дрожжевых клеток. И в этих опытах достигалось равновесие между видами, поскольку каждый из них имел преимущества в разных частях пространства. Эти данные интерпретировались как пример принадлежности видов к различным нишам. Они показывают, какие тонкие различия существуют между конкурирующими видами: виды, конкурирующие за одну и ту же пищу и находящиеся в одном микрокосмосе, могут принадлежать к различным нишам.

Математическая теория борьбы за существование предсказывала, что процесс взаимодействия хищник—жертва при постоянстве внешних факторов должен приводить к периодическим колебаниям численности обоих видов. Характер этих колебаний определяется лишь свойствами компонентов систем и вовсе не зависит от других факторов. Была выполнена серия опытов по проверке этой теории. Опыты с инфузориями *Didinium nasutum* (хищник) и *Paramecium caudatum* (жертва) показали, что в ограниченном микрокосмосе периодические колебания численностей сопряженных популяций возникают очень редко. Обычно имели место колебания, при которых взаимодействие не является периодическим и ведет к исчезновению обоих компонентов (релаксационные колебания). Синусоидального характера кривой удалось добиться лишь при усложнении экологической обстановки (рис. 2). Был сделан вывод, что периодический характер колебаний в экологических системах типа «хищник—жертва» определяется многими переменными факторами (иммиграция, наличие убежищ для жертв, наличие паразитов и конкурентов у хищников и жертв и пр.). Эта закономерность была подтверждена на других видах простейших (Гаузе, 1934б), а также на клещах (Гаузе и др., 1936). Кроме того, экспериментальный материал послужил основой для разработки математической теории «релаксационных колебаний» (Гаузе, Витт, 1934, 1935). В дальнейшем исследования по борьбе за существование у простейших оказали влияния на последующие работы, в которых изучались эволюционные аспекты проблемы (Лэк, 1949; Майр, 1968).

Работы же по борьбе за существование у микроорганизмов были продолжены в 40—50-е годы и до настоящего времени (см.: Гаузе и др., 1979). Результаты их свидетельствуют о том, как, казалось бы, чисто теоретические исследования могут стать руководством к действию в широких прак-

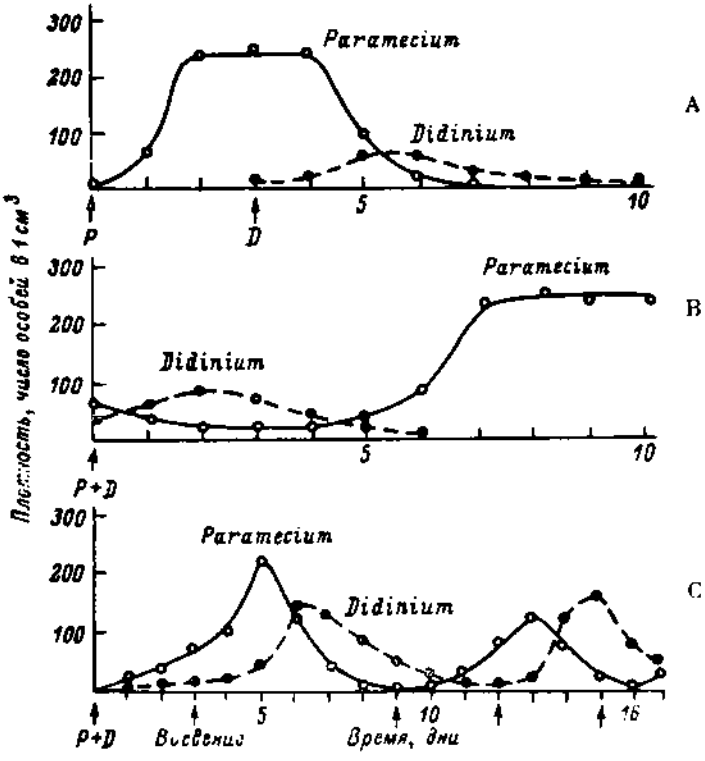


Рис. 2. Взаимодействие по типу хищник—жертва между *Paramecium* и *Didinium*.

A. Введение *Paramecium* (P) и *Didinium* (D) в культуру при отсутствии убежища для *Paramecium*. B. *Paramecium* и *Didinium* вносятся одновременно (P+D) плюс осадок, играющий роль убежища для *Paramecium*. C. *Paramecium* и *Didinium* вводятся одновременно каждые три дня, что препятствует вымиранию одного из видов и способствует возникновению циклических колебаний системы хищник—жертва (по: Гаузе, 1934, с изменениями).

тических интересах. Так, изучая процесс борьбы за существование у микроорганизмов, удалось из бактерии *Bacillus brevis* выделить антибиотик грамицидин, который быстро был внедрен в практику советского здравоохранения и уже в 1943 г. широко использовался на фронтах Великой Отечественной войны для лечения ран (Гаузе, 1943). Открытие антибиотиков и их широкое использование в медицине, сельском хозяйстве и в других областях может служить образцом для исследования взаимосвязи теории эволюции и практики, а также свидетельствует о триумфе дарвиновской идеи борьбы за существование.

Различные формы борьбы за существование. Размах исследований по различным аспектам проблемы борьбы за существование был очень велик. Многими ботаниками выполнялись работы по межвидовой конкуренции, поскольку ее изучение было тесно связано с решением таких важных практических задач, как борьба с сорняками, получение устойчивых травосмесей, переход диких растений в культурные, создание смешанных лесных насаждений и др. (см.: Струве, 1926; Лещенко, 1928; Красовская, 1928, 1931; Смирнова, 1928; Быстриков, 1931, 1933; Снигирева, 1936; Куприцов, 1948). Не меньший объем исследований был выполнен зоологами. В ряде работ проблема борьбы за существование была тесно связана с изучением плотностей и динамики численностей популяции животных, хищничества и паразитизма. Эти исследования имели выход в прикладную энтомологию и ихтиологию, эпидемиологию, охотоведение и шелководство

(Калабухов, 1933; Алпатов, 1934, 1935; Смирнов, Полежаев, 1934; Формозов, 1934, 1947; Владимирова, Смирнов, 1938; Шорыгин, 1946; Ивлев, 1947). Накоплен огромный фактический материал, доказывающий реальность внутривидовой и межвидовой конкуренции у растений и животных. И хотя в этих исследованиях специально не изучались эволюционные аспекты проблемы борьбы за существование, они убедительно свидетельствовали о том, что мелкие эколого-физиологические различия между организмами вполне достаточны, чтобы определить исход борьбы за существование.

Ряд исследований этого периода представляют интерес для эволюционной теории, и на них следует остановиться несколько подробнее. Комбинированное изучение внутривидовой и межвидовой борьбы у галофитных растений проводилось С. Ф. Закарян (1930, 1934). Опыты ставились в естественной обстановке в 47 дециметровых квадратах для восьми видов и их комбинаций в разнообразных экологических условиях. Каждые семь дней велся учет количеств особей в квадратах и производилось картографирование всходов. Была установлена зависимость между характером и величиной элиминации растений и колебанием температуры воздуха, количества атмосферных осадков, освещенности, засоленности почвы. Так, например, на густых делянках за первые три недели погибло 12% солянки сведы, за два месяца — 59%, за пять месяцев — 91.5%; при этом элиминация носила избирательный характер, так как выжившие растения отличались от погибших по мощности развития надземных частей и корневых систем. Работы Закарян ценны тем, что в естественной обстановке она наблюдала много микронасаждений, сильно различающихся по начальной плотности растений, вела учет, давший возможность изучать динамику численности за вегетационный период, и особенно тем, что четко доказала действие естественного отбора в природе как результата борьбы за существование.

А. А. Шахов (1947) продолжил начатое Закарян изучение борьбы за существование у галофитных растений. Им была детально изучена динамика численности отдельных видов сведы, солероса, лебеды, мари, астры солончаковой, полыни и других видов в различающихся по составу фитоценозах на протяжении вегетационного периода и в ряду поколений. Изучая процессы борьбы за существование в двух-, трех- и четырехвидовых фитоценозах, он показал, что при оценке способности к конкуренции видов в фитоценозах необходимо учитывать комплекс биотических и абиотических факторов. Шахов также выявил, что изменение видового состава фитоценоза меняет способность к конкуренции слагающих его видов.

Сравнительная приспособленность конкурирующих видов *Drosophila melanogaster* и *D. funebris* при различных температурах изучалась Н. В. Тимофеевым-Ресовским (1933, 1935). Природные линии *D. funebris* различного географического происхождения сравнивались с одной и той же линией *D. melanogaster*. В целом жизнеспособность особей *D. funebris* оказалась ниже особей *D. melanogaster*. Но более детальный анализ показал, что при самой низкой принятой в опытах температуре (15 °С) *D. funebris* «северного» происхождения почти не уступали в способности к конкуренции особям *D. melanogaster*. Вероятно, эти опыты впервые показали генетические различия между особями одного вида по межвидовой конкурентной приспособленности.

Из многочисленных исследований по полевой экологии позвоночных животных особенно своей эволюционной направленностью выделяются работы С. А. Северцова 30—40-х годов. В них подход, основанный на широких наблюдениях, дополнялся математическими построениями в виде исчисления коэффициентов видовой смертности, плодовитости и продолжительности жизни как показателей степени адаптированности организ-

мов и интенсивности борьбы за существование. Сравнительный анализ типов динамики численности многих видов птиц и млекопитающих позволил установить, что коэффициенты смертности организмов специфичны для каждого вида и каждой возрастной группы. При этом оказалось, что чем выше развита забота о молоди, тем ниже коэффициент смертности. Оригинальна попытка Северцова рассмотреть проблемы динамики численности животных в тесной связи с направлениями морфологического прогресса. На разнообразном фактическом материале Северцов показал, что интенсивность и формы борьбы за существование могут сами изменяться в ходе прогрессивной эволюции. В итоге наиболее прогрессивные и быстро эволюционирующие группы (птицы и млекопитающие) характеризуются падением коэффициентов смертности организмов и возрастанием продолжительности жизни. При этом степень адаптированности организмов в ходе эволюции возрастает в несколько раз.

Работы С. А. Северцова свидетельствовали о том, что сравнительно-экологические исследования борьбы за существование могут дать ценный материал как для познания причин эволюции, так и для исследований особенностей филогенеза.

Перенаселение и его роль в эволюции. Роль перенаселения в эволюции так или иначе рассматривалась в предшествующих разделах. Но есть основания рассмотреть отдельно исследования, посвященные непосредственно выяснению эволюционной роли перенаселения. Во-первых, по вопросу о роли перенаселения в эволюции со времен Дарвина были высказаны самые различные точки зрения: от полного отрицания его эволюционного значения до утверждений о перенаселении как необходимом условии действия естественного отбора. Во-вторых, советские ученые внесли весомый вклад в решение вопроса о роли перенаселения в эволюции. И, наконец, в-третьих, при изучении перенаселения делались попытки экспериментально обосновать недарвиновские трактовки борьбы за существование. В середине 40-х годов в нашей стране возникла острая дискуссия о реальности самого явления перенаселения и внутривидовой конкуренции, в которой приняли участие биологи самых разных специальностей.

Первые экспериментальные работы по изучению роли перенаселения в эволюции были выполнены с позиций недарвиновских представлений о борьбе за существование. Идея о всеобщем угнетении организмов, о нивелировке различий между ними в условиях высоких плотностей популяции оказалась живучей и, более того, послужила теоретической базой для ряда экспериментальных исследований. Наиболее известна работа В. Н. Любименко с сотрудниками (1925). В опытах с просом, горчицей, гречихой, клевером и ячменем исследовались лишь очень большие загущения. Во многих опытах семена располагались друг подле друга и даже в два-три слоя. В условиях таких сверхзагущенных посевов происходила массовая элиминация растений (проса и клевера погибло 98%, овса — 92%, горчицы — 85%). При этом у выживших растений наблюдалось резкое падение веса, размеров и особенно плодовитости. Из этих данных был сделан вывод, что в условиях перенаселения «...вместо победы наиболее сильных получается активное уничтожение всех участников борьбы, если не в первом поколении, то в последующем» (Любименко и др., 1925, с. 311). К идее взаимоугнетения организмов под воздействием борьбы за существование пришел также лесовод С. А. Самофал (1931). На основании данных об уменьшении размеров одновозрастных сосен в густых посадках он сделал вывод, что борьба за существование приводит к общей «притупленности организмов».

Критический анализ работы В. Н. Любименко с сотрудниками (1925) был дан А. П. Шенниковым (1939) и К. М. Завадским (1947). Шенников

отметил, что указанные авторы получили данные, опровергающие их общетеоретический вывод и подтверждающие наличие естественного отбора: в вариантах с минимальными густотами, принятыми в этих опытах (1 см², 2 см²), смертность клевера упала до 53%, овса — до 49%, а горчицы погибло всего 7%. При этом сохранившиеся растения нормально развивались и завершили свой цикл развития плодоношением. Завадский указал на необоснованность выбора столь сверхвысоких загущений и отсутствия вариантов с меньшими плотностями посева.

Для понимания эволюционной роли перенаселения очень важной была небольшая статья В. Н. Сукачева (1941). В опытах с типичным двулетником *Trinia henningii* он обнаружил, что в загущенном посеве (3×3 см) продолжительность жизни этого растения увеличивается до четырех лет. В опытах с однолетниками (гречиха, подсолнечник, дурман, марь белая) при аналогичных условиях наблюдалось ускорение темпов роста и индивидуального развития. У однолетников и многолетников под влиянием изменений плотности насаждения реакции хотя и различны, но способствуют сохранению вида. По мнению Сукачева, эти реакции следует рассматривать как адаптивные. Таким образом, в статье 1941 г. Сукачев с позиций дарвинизма объяснил факты, издавна привлекавшиеся для доказательства концепции об угнетении растений при высоких плотностях произрастания.

Вопрос о реальности внутривидовой конкуренции и перенаселения до середины 40-х годов в работах отечественных биологов не вызывал сомнения и не обсуждался. Впервые он возник после выступления, в котором резкой критике подверглось учение Дарвина и заявлялось, что внутривидовой конкуренции и перенаселения «в природе, как правило, не было, нет и не может быть» (Лысенко, 1946, с. 6). Эти взгляды пытались подкрепить данными опытов с гнездовыми посевами кок-сагыза, дуба, свеклы и других видов (Лысенко, 1946, 1948; Нейман, 1947; Пряхин, 1947; Ивановская, 1948, 1950, и др.). Вывод Лысенко об отсутствии внутривидовой конкуренции оказался настолько парадоксальным, что методика опытов, экспериментальные данные при изучении гнездовых посевов кок-сагыза привлекли внимание биологов и стали предметом критического анализа, а также стимулировали проверочные опыты. Ошибочность методики этих опытов была показана многими учеными (Жуковский, 1946; Сукачев, 1946, 1956, 1958; Сабинин, 1947; Завадский, 1947, 1954, 1957).

В ноябре 1947 г. на заседании Ученого совета биологического факультета МГУ с докладами, посвященными проблеме внутривидовой конкуренции, выступили И. И. Шмальгаузен, А. Н. Формозов, Д. А. Сабинин. Содержание этих выступлений отражено в сборнике «Внутривидовая борьба у животных и растений» (1947). В декабре 1947 г. в Отделении биологических наук АН СССР обсуждался вопрос о внутривидовой борьбе среди организмов. В нем приняли участие В. Н. Сукачев, И. И. Шмальгаузен, Е. Н. Павловский, П. А. Баранов, С. Я. Соколов, В. В. Васнецов, С. Г. Крыжановский, П. П. Бондаренко, И. И. Новинский, Т. Д. Лысенко. В решении Бюро Отделения отмечалось, что огромный фактический материал, накопленный разными биологическими науками, не оставляет сомнения в реальности внутривидовой конкуренции. Вместе с тем указывалось на необходимость развертывания широких исследований по выяснению эволюционной роли различных форм борьбы за существование (см.: Вестник АН СССР, 1948, с. 106).

По инициативе Московского государственного университета в начале февраля 1948 г. была проведена конференция по проблемам дарвинизма. В центре внимания конференции оказалась проблема борьбы за существование и ее роли в эволюции. Аргументированная критика представлений

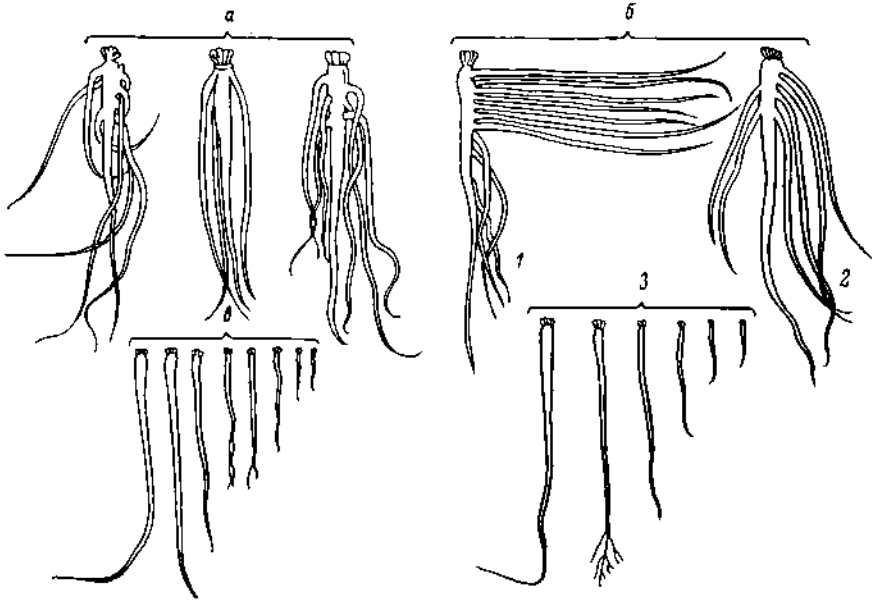


Рис. 3. Изменение формы корневой системы кок-сагыза в зависимости от условий выращивания.

а — одиночные особи, *б* — из гнезд с большим числом особей, *в* — из середины метровки с числом особей 10 000. *1* — с края гнезда, *2* — угловой, *3* — из середины гнезда (по: Завадский, 1954).

об отсутствии внутривидовой конкуренции была дана в докладах В. Н. Сукачева, И. И. Шмальгаузена, К. М. Завадского, А. Л. Зеликмана, М. М. Камшилова, А. И. Куприна, Е. И. Лукина, А. А. Парамонова, В. И. Полянского, И. М. Полякова, С. Я. Соколова и др.

В экспериментальных исследованиях Завадского (1947, 1954, 1957) было проверено действие внутривидовой конкуренции в гнездовых загущенных посевах кок-сагыза. Было установлено, что причиной изреживания первично густых гнездовых насаждений являлась внутривидовая конкуренция в процессе роста растений. В результате внутривидовой конкуренции возникла избирательная элиминация и естественный отбор растений, обладающих большей скоростью роста корней или розеток листьев в первые недели жизни, большей стойкостью к иссушению и обеднению почвы, большей сосущей способностью корней и т. п. (рис. 3). Наличие внутривидовой конкуренции и естественного отбора при высоких плотностях посевов дуба было показано С. Н. Карандиной (1953), М. В. Колесниченко (1954), В. Г. Карповым (1955, 1956). Кроме того, в упомянутых работах Завадского получили дальнейшее развитие идеи Сукачева, сформулированные в статье 1941 г. Опыты с кок-сагызом, марью белой, пшеницей, подорожником, свеклой и другими видами проводились на природных и модельных популяциях, различающихся составом, густотой посева, величиной элементарного насаждения (разные размеры гнезд и куртин), условиями среды (длина дна, условия минерального питания и водоснабжения) и другими показателями. Завадскому удалось обнаружить три следствия перенаселения — избирательная элиминация и естественный отбор; адаптивное реагирование растений путем торможения ростовых процессов, общая элиминация растений (образование «кольцевых насаждений»). При этом в зависимости от степени перенаселения, состава популяций и величины элементарного насаждения действие естественного отбора

может протекать в различных направлениях (на скорость роста корневой системы, на скорость образования розетки листьев, на увеличение продолжительности покоя семян и др.). Исследования показали, что в результате интенсивной борьбы за существование в условиях перенаселения может возникнуть отбор на увеличение пластичности роста, расширение нормы реакции, т. е. в сторону накопления признаков прогрессивной организации (см. таблицу). Основываясь на экспериментальном материале,

ТАБЛИЦА

Плодовитость и урожайность мари белой в зависимости от плотности насаждения при равномерном размещении семян на делянке (по: Завадский, 1954)

№ делянок	Численность семян, высеянных на 1 м²	Средняя численность всходов на 1 м² (через 3 нед после первых всходов)	Средняя численность убранных растений на 1 м²	Средняя плодовитость (число семян на одно растение)	Урожайность (число семян на 1 м²)
1	10000	7.102	6.328	56	354368
2	10000	6.654	6.130	67	392230
3	10000	7.213	6.552	48	334496
4—8	50	31	26	13258	349708
9—13	10	5.6	4.8	68535	328970
14—23	5	2.8	2.3	170260	381598

Завадский уточнил представления об эволюционных следствиях перенаселения. Так, он предложил объективные критерии для оценки степени перенаселения, заключающиеся не в измерении расстояния между особями, а в учете характера реагирования самих растений на плотность. Завадским было убедительно показано эволюционное значение перенаселения, разработана система понятий для объяснения этого сложного явления. Из его работ следовал вывод, что гипотеза об угнетении организмов в борьбе за существование фактически построена на абсолютизации одного из возможных следствий самой высокой степени перенаселения.

Большой фактический материал, свидетельствующий об адаптивном реагировании растений на загущение, был получен Т. А. Работновым (1946, 1960, 1974). Он показал, что травянистые многолетники, нормально цветущие на второй год, при интенсивной борьбе за существование могут годами находиться как бы в ювенильном состоянии, не теряя в будущем способности к плодоношению. Например, порезник горный (Libanotis montana), ведущий себя в питомнике как двулетник, на лугах зацветал в возрасте 7 лет, а в ряде фитоценозов субальпийского пояса растения этого вида зацветали только в возрасте 20—30 лет, некоторые особи — в 45—50 лет. У дуба черешчатого, клена татарского и ясеня пушистого в условиях высоких загущений резко замедлялись темпы прохождения фенофаз (Карпов, 1955, 1956).

Зоологи также изучали влияние высоких плотностей популяций на ее рост и развитие. Фундаментальное значение имели работы американского ученого Р. Перля с сотрудниками (Pearl, Parker, 1922; Pearl, 1925; Pearl, 1932), которые экспериментально на *Drosophila melanogaster* установили, что рост популяций идет в соответствии с логистической кривой (закон Ферхульста—Перля). В опытах Перля было уделено много внимания изучению влияния плотности популяции на продолжительность жизни отдельных особей. В частности, была установлена оптимальная плотность, при которой продолжительность жизни особей является наибольшей. Причем

оптимальная плотность не совпадает с наименьшей плотностью. Так, опыты велись при плотностях от двух особей в банке до 256. Оптимальная же плотность равнялась 32 особям в банке.

После публикации работ Перля начались исследования по влиянию плотностей на различные стороны жизни популяции и с различными животными. В нашей стране такие исследования выполнялись на гусеницах шелковичного червя (Мануйлова, Козьмина, Алпатов, 1931), на пчелах (Калабухов, 1933), комнатной мухе (Смирнов, Кузина, 1933), тополевой моли (Полежаев, 1934) и др. Изучение плотностей популяций как важнейшего экологического фактора подытожил В. В. Алпатов (1934).

Для эволюционной теории особый интерес представляют данные, которые были получены А. Л. Зеликманом и А. К. Гейнрих (1948, 1959) с циклопами (*Eucyclops serrulatus*). Как и ботаники, эти авторы показали, что в условиях перенаселения происходит внутрипопуляционная дифференциация, в частности по скорости постэмбрионального развития особей, осуществляется возрастная избирательная элиминация. Оказалось, что наиболее интенсивная элиминация идет среди молодых особей, а у половозрелых она падает на первый период повышения плотности (9—12 сут). Зеликман и Гейнрих пришли к выводу, что реакцию животных на плотность популяции (элиминация, скорость индивидуального развития и отдельных его стадий) следует рассматривать как предпосылку для действия естественного отбора.

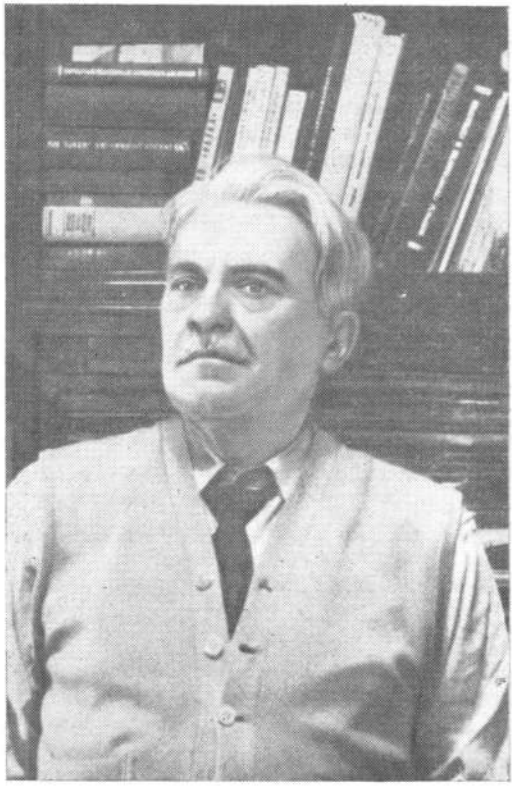
Итак, благодаря многочисленным исследованиям по изучению высоких плотностей популяции стала возможной дарвиновская интерпретация материалов, которые ранее интерпретировались с позиции концепции о всеобщем угнетении организмов в борьбе за существование.

ЧЕТВЕРТЫЙ ЭТАП. СОВРЕМЕННОЕ СОСТОЯНИЕ ПРОБЛЕМЫ

Переход от изолированного изучения отдельных факторов эволюции к моделированию их взаимодействия представляет собой характерную черту развития современной эволюционной теории (Майр, 1968; Завадский, 1973). В области изучения борьбы за существование также наметилась эта тенденция.

Обычно среди исследований, положивших начало изучению взаимодействия внутривидовой и межвидовой конкуренции в процессе эволюции, называются работы И. Лернера с сотрудниками, выполненные на *Tribolium* (Lerner, Ho, 1961; Lerner, Dempster, 1962). Думается, что в числе основополагающих работ по комбинированному изучению внутривидовой и межвидовой конкуренции с использованием генетических приемов должны быть названы и исследования Сукачева (1959) над биотипами двух видов ив (*Salix viminalis, S. purpurea*). Методика опытов Сукачева заключалась в посадке черенков двух видов ив на делянках с разной площадью питания — 36×36, 18×18 и 9×9 см. В смешанных посадках ряды биотипов различных видов чередовались. Мерилом интенсивности борьбы за существование служил средний прирост длины всех прутьев с одного растения. Опыты Сукачева показали, что в чистых редких посадках (18×18 см) прутьевидная ива росла лучше, чем пурпурная, однако в таких же загущенных посадках эти различия в росте не проявлялись. Не было обнаружено резких различий в росте биотипов разных видов и в смешанных редких посадках.

Иная картина наблюдалась Сукачевым в одновидовых и смешанных посадках с площадью питания 9×9 см. В первых посадках у прутьевидной ивы явно снизился прирост прута, в то время как у пурпурной ивы



ВЛАДИМИР ВЛАДИМИРОВИЧ АЛПАТОВ
(1898—1979)

не обнаружилось реагирования на загущение. В смешанных же посадках шли противоположные процессы. Обнаружив различное поведение видов в борьбе за существование, Сукачев поставил проверочные опыты. Один экземпляр каждого из видов он окружил на расстоянии 15 и 20 см двумя рядами экземпляров разных видов (такое расположение особей гарантировало для серединного экземпляра влияние на него особей того же вида или другого). Результаты предыдущего опыта подтвердились. Таким образом Сукачев показал, что существуют генетические различия в межвидовой и внутривидовой конкурентной приспособленности биотипов. В этом отношении опыты Сукачева были новаторскими и открывали новые пути в изучении борьбы за существование как фактора эволюции.

Идея взаимодействия внутривидовой и межвидовой конкуренции в процессе естественного отбора проверялась в экспериментах Дж. Пайментела с сотрудниками (Pimentel et al., 1970). В опытах с комнатной и мясной мухами было показано, что в условиях конкуренции комнатная муха доминировала в течение 50 нед. Затем имело место увеличение численности мясной мухи, которая доминировала от 57 до 65 нед, в то время как численность комнатной мухи резко уменьшалась. Эти опыты отчетливо показали не только различия генотипов взаимодействующих популяций по внутривидовой и межвидовой конкурентоспособности, но и изменение вектора естественного отбора в зависимости от частоты генотипов (межвидовой частотнозависимый отбор).

Благодаря современным эколого-эволюционным исследованиям накапливается все больше данных, подтверждающих сложность и тонкую ура-

вновешенность отношений, охватываемых понятием борьбы за существование. Так, Г. А. Викторов (1970) на примере паразитов вредной черепашки показал, что отношения паразитизма и конкуренции буквально переплетаются друг с другом. Хорошим примером сложного характера отношений между видами в природе служат данные по трем видам наездников (род *Megarhyssa*), которые паразитируют на одном и том же виде рогохвостов. Оказывается, что такое сосуществование видов достигается за счет их различий в длине яйцеклада и благодаря этому они используют хозяев, находящихся на разной глубине в древесине. Подобные исследования показывают исключительную плодотворность мыслей Дарвина об интегральном характере действия разнообразных отношений между организмами в эволюционном процессе, обозначенных одним выражением — «борьба за существование».

Для современного этапа познания борьбы за существование как фактора эволюции характерно изучение эволюции симпатрических видов и экологических ниш, роли конкуренции и других биотических факторов в экологической дивергенции видов и в направлениях действия разных форм естественного отбора. В связи с возрастающим интересом к познанию механизмов эволюции на уровне экосистем и биосферы в целом научная ценность широких дарвиновских представлений о борьбе за существование становится все более актуальной.

В качестве общего итога следует сказать, что советскими биологами внесен выдающийся вклад в изучение борьбы за существование как фактора эволюции. Во многом благодаря отечественным исследованиям дарвиновская трактовка борьбы за существование получила прочное экспериментальное и теоретическое обоснование. На разнообразных растительных и животных объектах была доказана реальность внутривидовой конкуренции и установлена ее эволюционная роль в качестве фактора естественного отбора. Показана необоснованность взглядов антидарвинистов, отрицавших реальность внутривидовой конкуренции или считавших борьбу за существование исключительно консервативным фактором эволюции. Были разработаны комплексные математико-экспериментальные подходы к изучению межвидовой конкуренции, хищничества и пр. При изучении перенаселения установлены его критерии и эволюционные следствия. И наконец, были выполнены комплексные исследования, в которых изучалось совместное действие разных форм борьбы за существование в процессе микроэволюции.

История данной проблемы убеждает, что идея борьбы за существование выражает самые современные интегральные тенденции в учении о причинах эволюции. Борьба за существование — это результирующая элементарных факторов и непосредственная причина естественного отбора.

ГЛАВА 14. ИССЛЕДОВАНИЯ ПО ЕСТЕСТВЕННОМУ ОТБОРУ

Естественный отбор в разных аспектах рассматривался в ряде глав (гл. 7, 8). В данной главе ставится цель в концентрированном виде показать многообразие исследований по естественному отбору, которые выполнялись советскими учеными. Последующее изложение располагается в зависимости от его значения для освещения какого-либо аспекта исследования естественного отбора, в рамках выделенных направлений материал излагается во временном разрезе.

Подводя итоги изучения естественного отбора с 1859 г. до середины 20-х годов нашего века, К. М. Завадский писал: «При анализе таких сложных и многосторонних научных образований, как теория естественного отбора, чрезвычайно трудно найти момент его перехода от стадии рабочей гипотезы к стадии прочно установленной научной теории» (1973, с. 320). Действительно, экспериментальное изучение естественного отбора, начавшееся с 80-х годов XIX в., практически не останавливалось. На протяжении всего столетнего периода можно наблюдать постоянное расширение и совершенствование методик изучения естественного отбора и поиска методических удобных объектов. Но одно дело современный логический анализ пройденного пути, а другое — отношение к полученным результатам и их интерпретация в разные исторические периоды.

РАЗВИТИЕ УЧЕНИЯ О ЕСТЕСТВЕННОМ ОТБОРЕ ДО СЕРЕДИНЫ 20-х ГОДОВ XX ВЕКА

Систематическое изучение естественного отбора было начато английской школой биометриков-натуралистов (В. Уэлдон, Г. Бемпес, Е. Паультон и др.). Непосредственно в природе была показана избирательная элиминация организмов под воздействием различных факторов среды. Однако работы биометриков сразу же подверглись резкой критике В. Бэтсоном в 1894 г., а после переоткрытия законов Менделя — и другими генетиками (подробнее см.: Provine, 1971; Галл, Рубцова, 1975). Один из главных аргументов критиков состоял в том, что опыты по естественному отбору велись, как правило, на основе изучения непрерывной изменчивости, которая якобы носит ненаследственный характер и не имеет эволюционного значения. В пору неизученности генетических основ непрерывной изменчивости критика менделистов выглядела вполне убедительной. Теперь же известно, что она в значительной мере несправедлива (см.: Mather, Jinks, 1971). Непрерывная изменчивость носит наследственный характер, но она обладает полигенной природой.

В период с 1900 по 1925 г. был выполнен ряд хорошо известных исследований естественного отбора (А. Чеснола, Г. Крэмптон, У. Гаррисон и др.). Особое место занимают классические опыты и наблюдения Н. В. Цингера, который на торице, рыжике и погремках показал преобразующее действие отбора, ведущего к видообразованию. Вместе с тем понимание естественного отбора как главной причины эволюции не было доминирующим. Имело место довольно широкое распространение мутационистских концепций различного толка. Как и во времена Дарвина, решающей оставалась проблема источника генетического многообразия, с которым естественный отбор может работать. Из опытов В. Иоганнсена, свидетельствовавших о неспособности отбора сдвинуть признак в пределах чистых линий, был сделан ошибочный вывод о неэффективности естественного отбора как причины эволюции. Из-за незнания величины и характера наследственной изменчивости в природных популяциях опыты Иоганнсена почти четверть века рассматривались как разрушившие дарвиновскую теорию естественного отбора. Начиная с работ Т. Моргана и его школы, стали накапливаться данные о большой распространенности в природных популяциях мутаций с малыми фенотипическими эффектами. Но интерпретация их роли в эволюции в работах самих генетиков не была достаточно ясной. А многие натуралисты по-прежнему эклектически объясняли видообразование, сочетая дарвинизм и ламаркизм.

С появлением классических работ С. С. Четверикова, Р. Фишера

Дж. Б. С. Холдейна и С. Райта, в которых был осуществлен синтез генетики и дарвинизма, а также многочисленных исследований по структуре вида, ранее истолковывавшихся в духе ламаркизма, громадный систематический материал стал осмысливаться с позиций учения о малых мутациях и естественном отборе. Таким образом, синтез генетики и дарвинизма представлял собой в обновленной форме возрождение дарвиновского учения о естественном отборе. Малые мутации стали пониматься как основной источник для его действия.

Теоретические исследования по генетике популяций автоматически не повлекли за собой всеобщего признания теории естественного отбора. Надо было воплотить в практику биологических исследований новые теоретические схемы генетиков. А сама реальность оказалась шире и богаче теоретических схем, и работы по естественному отбору вышли далеко за рамки генетики популяций.

МУТАЦИИ И ЕСТЕСТВЕННЫЙ ОТБОР

В теоретических работах по генетике популяций было показано, что эволюционный процесс может успешно совершаться на основе естественного отбора малых мутаций. Это вызвало необходимость перейти к изучению частоты возникновения и распространения мутаций в природных популяциях. Такие исследования должны были дать ответ на вопрос о мутациях как достаточном материале для действия естественного отбора.

В конце 20-х—первой половине 30-х годов были выполнены основополагающие работы по изучению генетической структуры популяций дрозофилы, в которых было показано, что природные популяции буквально насыщены рецессивными генными и хромосомными мутациями (подробнее см. гл. 7). Эти исследования имеют непреходящее значение для укрепления теории естественного отбора. После установления большого генетического разнообразия природных популяций возникли еще более трудные вопросы. Могут ли обнаруженные мутации составить пригодный материал для адаптивной эволюции и какова роль естественного отбора в поддержании и в динамике генных частот в популяциях. Теоретические расчеты о возможных скоростях мутационного процесса и отбора в природе не могли в этом убедить широкие круги биологов. Прежде всего разнообразные исследования по выявлению полезности мутаций должны были доказать плодотворность союза генетики и дарвинизма. Практически не было данных о том, что доминантные мутации могут хотя бы не уступать по жизнеспособности дикому типу. В 1934 г. появилась важная работа Н. В. Тимофеева-Ресовского, в которой были опубликованы результаты исследований по жизнеспособности шести типов мутаций и их комбинаций при различных температурах у *Drosophila funebris*. Жизнеспособность мутаций зависела от внешних (температура) и внутренних (генотипическая среда) условий. Так, мутация eversae при 15—16 и 28—30 °С оказалась менее жизнеспособной, чем дикий тип, но при температуре 24—25 °С мутантная особь превосходила представителей дикого типа. Не меньшее значение имели испытания комбинации мутаций. Комбинация таких мутаций, как miniature и bobbed, почти не уступала в жизнеспособности представителям дикого типа, в то время как каждая из них в отдельности была значительно ниже по жизнеспособности. А комбинация eversae-signed превосходила по жизнеспособности дикий тип.

Хорошие возможности для экспериментального изучения взаимодействия мутаций и естественного отбора появились в 1933—1934 гг., когда французские генетики Ж. Тесье и Ф. Л'Еритье изобрели популяционный

ящик, при помощи которого выполнили серию опытов по естественному отбору (см.: Назаров, 1981).

Адаптивное значение мутаций особенно ясно было показано в опытах с популяцией *Drosophila melanogaster*, состоящей из обычных мух и особей с рецессивным геном vestigial (vg), фенотипическое проявление которого состоит в рудиментации крыльев. Популяцию поместили на открытой террасе, где часто бывает ветреная погода. Под действием ветра произошел отбор, благоприятствующий бескрылым гомозиготным особям. Их численность увеличилась до 67% (L'Heritier et al., 1936).

З. С. Никоро и С. Н.Гусев (1938) культивировали смесь мутантов и особей дикого типа *D. melanogaster*. В целом результаты их опытов совпали с данными Л'Еритье и Тесье. Но из-за малого размера экспериментальной популяции (в каждом поколении бралось 100 куколок для закладки новых культур) эффективность действия естественного отбора была установлена менее отчетливо. Интересно, что опыты Никоро и Гусева ставились с целью экспериментально доказать действие генетико-автоматических процессов. В большинстве вариантов их опыта стохастические процессы, как правило, перекрывались давлением естественного отбора.

Д. Д. Ромашов показал не только адаптивное значение резко выраженных мутаций, но и возможность на их основе расообразования в природе (Дубинин, Ромашов и др., 1937, с. 338). На Михайловском перевале в Крыму наблюдалось образование своеобразного экотипа *D. melanogaster* по признаку «расставленные крылья» (divergent). В ямах с остатками переработанных фруктов Ромашов нашел большое число особей, гомозиготных по гену divergent. Лишенные способности летать, они создали эндемичный очаг, вытесняя нормальные особи. В данном случае наглядно демонстрировалась способность естественного отбора не просто элиминировать неприспособленные особи, а в адаптивном направлении изменять генетическую структуру популяции.

Используя ящичные культуры, С. Я. Бессмертная в 1939—1940 гг., вероятно впервые на *D. melanogaster*, выявила возможность большего переживания инверсированых гетерозигот по сравнению с гомозиготами (см.: Дубинин, Тиняков, 1947).

Начиная со второй половины 30-х годов был выполнен ряд исследований по изучению судьбы мутантных особей, интродуцированных в природные популяции. Ю. М. Оленов с сотрудниками (1937, 1948) наблюдал интенсивный отрицательный отбор против введенных в природные популяции *D. melanogaster* особей с доминантными мутациями Bar, white, aristopedias. В лабораторных же условиях все три мутации обладали высокой жизнеспособностью. С. М. Гершензон, Н. Л. Захарченко и М. К. Скарбан (1940) изучали судьбу введенных в природную популяцию *D. fasciata* (*D. melanogaster*) носителей пяти различных доминантных аутосомных мутаций (строение крыла). Носители мутаций yellow и Analis incompletus (укорочение анальной жилки) в течение нескольких лет не только сохранялись в больших популяциях, но их численность даже возросла. Это дало повод авторам высказать предположение, что в некоторые периоды жизненного цикла популяции мутации имеют положительное адаптивное значение, что уравновешивает их элиминацию в другие периоды.

Среди примеров адаптивно нейтральных признаков часто приводились мелкие изменения жилкования крыла у двукрылых (см.: Shull, 1936). Гершензон (1941) поставил цель изучить, носит ли элиминация по данному признаку избирательный характер в популяции *D. virilis*. Интродуцированная недалеко от Киева популяция состояла из мутантных особей с рецессивным аутосомным признаком veinlet (укорочение жилок крыла).

Анализ показал, что этот признак в среднем более резко выражен у контрольных мух, чем у мух, пойманных на приманках, т. е. вероятность гибели особей с более резким выражением признака возрастала. Гершензон сделал вывод, что в мутантной популяции veinlet шел интенсивный отбор и изучаемый признак не является адаптивно нейтральным. В исследованиях Р. Л. Берг (1942а) также наблюдался отбор против мутаций, затрагивающих жилкование крыла.

П. О. Ситько (1941) ввел много генных и хромосомных мутаций в природную популяцию *D. melanogaster* близ Киева. Опыты показали, что большинство мутаций с различными частотами сохраняется в природных популяциях лишь в гетерозиготном состоянии, а инверсия W^{m4} встречалась у самок даже в гомозиготном состоянии. Адаптивность мутаций, по мнению Ситько, может быть объективно установлена лишь в природе, где имеется большое разнообразие условий существования. Например, на границах ареала вида с резко отличающимися условиями мутантные формы могут выявить свою высокую адаптивность.[1]

В опытах и наблюдениях по изучению адаптивной ценности мутаций, выполненных на *Drosophila* и других животных, чаще всего демонстрировалось действие отрицательного отбора. Как правило, доминантные мутации элиминировались из популяции, а если они и сохранялись при малых частотах, то очень трудно было установить, в чем же состоит их адаптивная ценность. Убедительные прямые доказательства полезности мутаций были получены в 40-е годы в связи с крупными достижениями в области генетики микроорганизмов. Значимость генетико-микробиологических исследований была велика и потому, что проблемы изменчивости и адаптации у микроорганизмов сравнительно долго интерпретировались в ламаркистском духе. Положение изменилось после появления замечательных работ С. Луриа и М. Дельбрюка (Luria, Delbrück, 1943). Они поставили опыты с культурами *Escherichia coli*, которые атаковались бактериофагами, вызывая гибель или лизис бактерий. Однако в ходе опыта несколько клеток кишечной палочки выжили и образовали колонию, оказавшуюся резистентной к бактериофагу. Луриа и Дельбрюк показали, что резистентность возникла путем мутаций со скоростью 2×10^{-8} на поколение. Роль бактериофага в выработке адаптации к нему у *E. coli* заключалась в том, что он выступал в качестве селективного фактора, разрушая все немутантные клетки. Эти опыты показали, что в присутствии бактериофага адаптивная ценность нормальных бактериальных клеток равнялась нулю и лишь мутанты выживали и воспроизводились. Уже в 40—60-х годах много убедительных доказательств в пользу высокой селективной ценности бактериальных мутантов было получено в связи с открытием и широким использованием различных химиотерапевтических препаратов, и прежде всего антибиотиков (см.: Wolstenholme, O'Connor, 1957).

Важные селекционно-микробиологические исследования были выполнены советскими учеными. Еще в 1924 г. Е. Н. Мишустин начал обширные исследования по географической изменчивости у микроорганизмов. Автор не только в целом дал дарвинистское объяснение возникновению географических рас у почвенных бактерий, но и сам выполнил эксперименты по проверке своих эволюционных взглядов (Мишустин, 1947). Было установлено, что различные географические расы *Bacillus mycoides* на жидких и твердых питательных средах по-разному развивались в при-

[1] Сейчас все больше данных о том, что в периферических популяциях растений и животных может накапливаться множество мутаций, и прежде всего парацентрических инверсий, способных даже вызывать репродуктивную изоляцию (см.: White, 1978).

сутствии больших концентраций NaCl. Лучше всего развивались бактерии из краснодарской почвы. Эти расы были способны переносить более высокое осмотическое давление в окружающей среде по сравнению с московскими и харьковскими. Проверочные опыты показали, что большие концентрации NaCl переносились лишь отдельными мутантными клетками. Во второй серии работ Мишустин изучал механизмы адаптации бактерий к температуре. Адаптация популяции к повышенным температурам достигалась путем естественного отбора термоустойчивых клеток. При максимальной температуре (37 °С) развивалось не более 3% клеток от исходной численности. О дарвиновской позиции автора свидетельствует его общий вывод: «Адаптация бактерий к повышенной концентрации какого-либо фактора среды происходит путем отбора отклоняющихся форм» (Мишустин, 1947, с. 275).

Много мутаций с высокой селективной ценностью в 30—40-е годы было обнаружено помимо микроорганизмов у культурных растений, имеющих практическое значение (см. обзор: Густафсон, 1977).

Новые возможности в изучении взаимодействий мутагенеза и отбора появились после бурного развития в 40—50-е годы генетики количественных признаков. Современные трактовки этого вопроса связывают с именами К. Мазера, И. Лернера, Д. Фальконера, З. С. Никоро, П. Ф. Рокицкого.

И. Ф. Рокицкий с сотрудниками при длительном отборе по количественным признакам у дрозофилы (число абдоминальных щетинок, длина груди) наблюдали внезапное повышение его интенсивности, т. е. в поле действия отбора могут вовлекаться все новые мутации (Рокицкий и др., 1977). Таким образом, длительный отбор может стать своеобразным индикатором выявления мутаций, как бы идущих в направлении отбора и установления возможного спектра их действия.

В тщательных исследованиях В. А. Струнникова (1974) на тутовом шелкопряде было продемонстрировано, что появление в процессе отбора вредных мутаций служит толчком к накоплению или активации из резерва мутаций противоположного типа. Возникает своеобразный компенсационный комплекс генов, не только снимающий эффект отрицательных мутаций, но даже превосходящий нормальное развитие признака (гетерозис). Разработанным им методом мейотического партеногенеза удалось перевести практически все гены в гомозиготное состояние. Выживали лишь особи, у которых наряду с множеством летальных и полулетальных мутаций имелись сильные супрессоры, гены эпистатического действия и супервитали (Струнников, 1976). Исследования Струнникова позволяют по-новому осветить давно известный факт насыщенности природных популяций полулетальными мутациями. Их эволюционная роль может быть шире, чем лишь в качестве элемента мобилизационного резерва, проявляющегося при комбинировании с другими мутациями. Особенно в малых изолированных популяциях полулетали могут стать причиной отбора, формирующего компенсационный комплекс генов.

Значение компенсационного комплекса генов для успеха процесса отбора показал Л. З. Кайданов (1979) на дрозофиле. В опытах по отбору на половую активность самцов было обнаружено, что наряду с накоплением вредных мутаций возникали супервитальные мутации, обладающие супрессорным эффектом. Далее в экспериментах по отбору, идущему по хорошо изученному количественному признаку (число брюшных щетинок на теле мух), еще раз было продемонстрировано, что не отдельные мутации, а формирование компенсационного комплекса генов и генетическая структура материала в целом определяют эффективность отбора (Хугуто, Глотов, Кайданов, 1980).

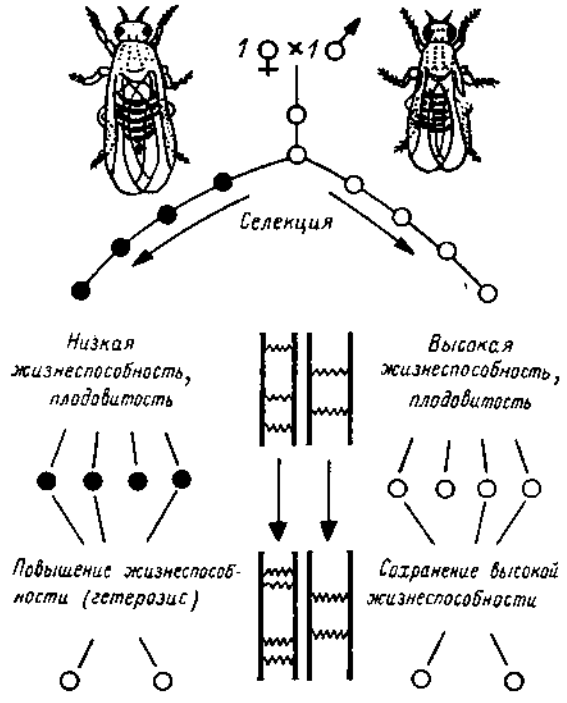


Рис. 1. Перемещение мдг 1 при селекции инбредных линий мух на высокую и низкую жизнеспособность.

Волнистые линии показывают локализацию мдг I в хромосоме (по: Георгиев, Гвоздев, 1980).

Новые пути открываются для изучения механизмов отбора в связи с открытием мобильных диспергированных генов (мдг) у эукариот (см.: Георгиев, Гвоздев, 1980). Особенность их состоит в том, что они разбросаны по всему геному, не имеют строгой локализации в хромосомах и обладают высокой активностью. В совместных опытах В. А. Гвоздева и Л. З. Кайданова на линиях мух, различающихся по адаптивной ценности, было обнаружено перемещение этих генов в зависимости от направления отбора (рис. 1).

Итак, во многих исследованиях было показано, что отдельные мутации и комплексы генов являются источником для действия естественного отбора. Но многие вопросы еще не были решены.

ЕСТЕСТВЕННЫЙ ОТБОР И ГЕНЕТИЧЕСКИЙ ПОЛИМОРФИЗМ

В рассмотренных исследованиях по естественному отбору чаще всего единичная мутация полностью вытесняла «старые» гены с более низкой приспособленностью. Но во многих работах было установлено, что природные популяции растений и животных были насыщены многими мутациями. На первых порах факты насыщенности природных популяций мутациями послужили поводом усомниться в эффективности естественного отбора и искать причины поддержания генетической изменчивости популяций в мутагенезе, миграции, генетико-автоматических процессах. В этой связи С. М. Гершензон в начале 40-х годов писал: «Мы до сих пор не только не имеем экспериментальных данных относительно тех изменений, которые вызываются в генетической структуре популяций действием есте-

ственного отбора, но даже не можем сказать, имеют ли какое-либо положительное или отрицательное адаптивное значение те многочисленные мутанты и гены, которыми насыщены природные популяции. Это положение, связанное с недооценкой роли естественного отбора многими современными генетиками, представляет собой большую преграду для построения правильных представлений о роли генетических процессов в эволюции» (1941б, с. 4).

Правда, еще в 1922 г. Фишер писал о возможности существования стабильного полиморфизма популяции по дискретным признакам, обусловленного действием баланса селективных сил на разные формы, или на основе большей приспособленности гетерозигот по сравнению с обеими гомозиготами (сверхдоминирование) (Fisher, 1922). Но в то время генетический полиморфизм рассматривался как очень редкое явление. Главное внимание генетики уделяли анализу действия естественного отбора на единичные мутации (скорости их элиминации или вытеснение мутантными формами представителей дикого типа), хотя в старых работах натуралистов указаний на существование полиморфизма у самых различных видов было предостаточно. Вскоре перед генетиками с неизбежностью встал вопрос о механизмах поддержания полиморфизма, выявления его эволюционной роли. В этой важной области исследования сложились многочисленные научные коллективы в СССР (Н. П. Дубинин, С. М. Гершензон, Д. Д. Ромашов, Я. Я. Лусис), в США (Ф. Добржанский и его многочисленные ученики), в Англии (Е. Форд, Г. Кеттлуэлл, Ф. Шеппард, К. Кларк, А. Кэйн и др.), во Франции (Ж. Тесье, Ш. Боккэ, Э. Безигер, М. Лямот), в Австралии (М. Уайт). В их работах оформилось мнение, что генетический полиморфизм представляет собой сложную адаптацию популяционно-видового ранга, дающую возможность популяции выжить в разнообразных и часто меняющихся средах, и в то же время он может служить источником новых эволюционных преобразований.

Рассмотрим путь к созданию современных представлений о роли естественного отбора в формировании и поддержании генетического полиморфизма. С 1929 г. Тимофеев-Ресовский изучал полиморфную популяцию божьих коровок *Adalia bipunctata*, состоящую из двух основных групп форм: черная с красными пятнами и красная с черными пятнами на элитрах (1940). Генетический анализ различных вариаций, выполненный Лусисом (1928, 1932), установил, что красные и черные формы наследуются по типу простого моногибридного расщепления, причем доминантными являются черные формы. Многолетние наблюдения Тимофеева-Ресовского показали, что весной в популяции преобладали красные формы (60—70%), а осенью — черные (50—70%). Автор высказал предположение, что циклические изменения генотипического состава популяции совершаются под действием естественного отбора. Хотя прямых доказательств различий в степени адаптированности обеих форм в разные времена года не имелось, учитывая столь направленное изменение генотипического состава популяции *A. bipunctata* по сезонам, позднее вполне логично был сделан вывод о том, что данный тип полиморфизма носит адаптивный характер (Тимофеев-Ресовский, Свирежев, 1966) и поддерживается противоположными давлениями естественного отбора на эти формы в разные сезоны (сезонный отбор). Лусис (1961) поставил задачу выяснить причины, которые дают преимущества разным формам *A. bipunctata* в сезоны года и при географической изменчивости. С большой долей вероятности он предположил, что половая активность самцов различна в разные времена года в природных условиях. Черные формы более часто копулируют в весенне-осенний период, а красные — в более поздний. Это скорее всего связано

с физиологическим значением окраски. Темные формы в летний период быстрее прогреваются и становятся более активными, но красные более длительное время сохраняют тепло и в зимний период температура их тела менее подвержена колебаниям, что ведет к более благополучной зимовке.

Наблюдения Тимофеева-Ресовского стимулировали многие исследования популяций божьих коровок, которые велись в различных климатических районах. Исследования И. А. Захарова и С. О. Сергиевского (1980) показали отсутствие сезонной динамики форм. Опираясь на идею Добржанского (Dobzhansky, 1971) о «жестком» и «гибком» полиморфизме, авторы пришли к выводу, что одинаковое давление естественного отбора в одних случаях вызывает перестройку популяции, а в других — нет. В популяциях с таким нестабилизированным генофондом (как это имело место в исследованиях Тимофеева-Ресовского) легко осуществляется перестройка состава популяции под воздействием сезонного изменения давления отбора. В случае же более стабилизированного генофонда популяции изменений в ее генетической структуре может не быть. Таким образом, в зависимости от степени стабилизированности одного и того же типа полиморфизма действие естественного отбора проявляется в противоположных результатах.

Е. И. Лукин (1939а) в течение нескольких лет изучал сезонную и биотопическую изменчивость размеров тела клопа-солдатика (*Pyrrhocoris apterus*) на популяциях, живущих в разных местностях. В 1962—1964 гг. исследования были продолжены (1965). Наряду с временной изучалась и пространственная динамика форм в популяциях. Лукин утверждал, что ведущим фактором, влияющим на изменения соотношения форм в популяциях различного географического происхождения, было изменение величины пищевых ресурсов. Крупные формы преобладали в периоды больших запасов пищи, а малые — при ее резком сокращении. Различные климатические факторы воздействовали косвенно, через изменения запасов пищи. В связи с тем, что соотношение форм в популяциях менялось направленно в различные времена года, Лукин поддержал идею Тимофеева-Ресовского о существовании «сезонного отбора» (Лукин, 1965, с. 43).

Н. Н. Калабухов (1941а) проанализировал большой материал, добытый полевыми экологами по изучению динамики численности популяций мышевидных грызунов, выясняя, как изменяется соотношение различных форм в разные сезоны. Он пришел к выводу, что во все периоды динамики численности популяций проявляется действие естественного отбора. Так, северокавказские популяции домовой мыши (*Mus musculus*) в периоды массового размножения состояли из примерно одинакового числа светлой и темноокрашенных форм. В условиях же «депрессии» численности популяции соотношение форм изменяется строго закономерно. В периоды массовых размножений грызунов, по мнению Калабухова, действует естественный отбор, поскольку всегда проявится влияние какого-либо лимитирующего фактора (хотя бы плотность популяции) и в этих условиях инфекции выступают мощным селективным фактором.

Роль естественного отбора в распространении и в динамике меланистических форм у хомяков была показана в обширных исследованиях Гершензона (Гершензон, 1945, 1946). Сравнительный анализ генетического состава популяций *Cricetus cricetus* из многих районов Украины и Башкирии показал широкое распространение меланистических форм. Гершензон изучил популяции, когда меланисты были «вкраплены» единичными экземплярами до их полного преобладания. Исследовалась пространственная и временная (сезонная и годичная) динамика форм. Анализируя возможные причины поддержания генетического полиморфизма

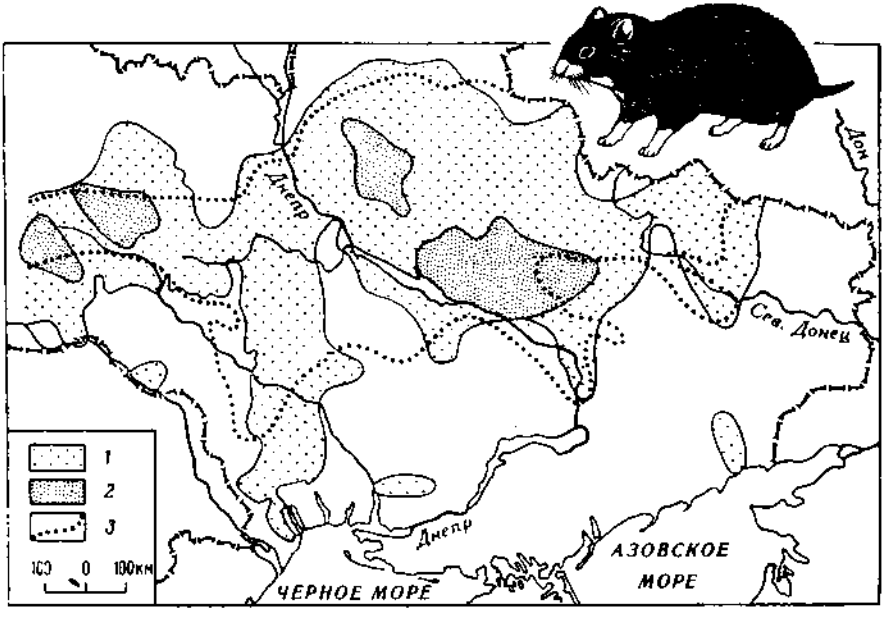


Рис. 2. Ареал черных хомяков (*Cricetus cricetus*) на Украине.

1 — участок со сравнительно невысокими частотами меланистов; *2* — четыре очага высокой частоты меланистов; *3* — граница лесостепи (по: Гершензон, 1946).

(мутационный процесс, миграции, генетико-автоматические процессы), Гершензон пришел к выводу, что главным фактором является естественный отбор. В пользу этого свидетельствовали четкие зависимости между наличием меланистических форм в популяции и метеорологическими условиями (температура, влажность), почвенными условиями (черноозем), растительностью (лесостепь) и самой плотностью популяции. Так, во влажных низменных лесостепных районах Украины число меланистов при высоких плотностях популяции достигало 15—30% (рис. 2).

Гершензон изучил случай балансированного полиморфизма, когда в разные сезоны селективным преимуществом обладали различные формы. Количество меланистов возрастало зимой и снижалось летом. Во время зимней спячки они подвергались меньшей гибели. В Башкирии он наблюдал образование популяций, в которой преобладали меланистические формы (90%) (рис. 3). В данном случае произошло преобразование полиморфизма вплоть до возникновения нового мутантного экотипа.

Гершензон дал глубокую эколого-эволюционную интерпретацию генетическому полиморфизму. «...Образование диморфных или полиморфных по данному признаку популяций, где мутационные особи сосуществуют с нормальными — является своеобразным приспособлением вида, направленным к наиболее полному использованию варьирующей среды обитания. В то же время такой адаптивный диморфизм или полиморфизм повышает эволюционную пластичность вида, обеспечивая возможность его быстрой перестройки в случае внезапного изменения среды» (Гершензон, 1946, с. 125). Позднее аналогичная трактовка генетического полиморфизма была дана Добржанским (Dobzhansky, 1953).

Работы Тимофеева-Ресовского и Гершензона убедительно показали, что именно отбор доминантных мутаций поддерживает генетический полиморфизм. При этом коэффициенты отбора в природе оказались в десятки раз выше, чем это предполагалось в теоретических исследованиях.

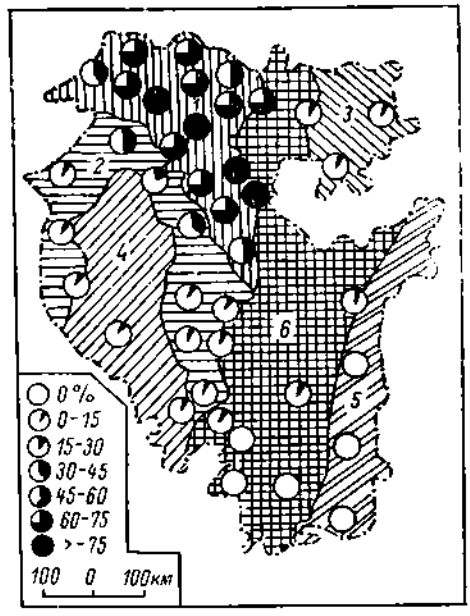


Рис. 3. Распространение черных хомяков (*Cricetus cricetus*) в Башкирии.

1 — влажная лесостепная зона; *2* — сухая лесостепная зона; *3* — горная лесостепная зона; *4* — степная зона Предуралья; *5* — степная зона Зауралья; *6* — горно-лесная зона. *Кружками* отмечена частота меланистов (по Гершензон, 1946).

Другой тип полиморфизма — хромосомный — начал изучаться в середине 30-х годов в СССР Дубининым с сотрудниками, а в США Добржанским на различных видах *Drosophila*. В результате многолетних исследований был всесторонне изучен тип полиморфизма, поддерживаемый естественным отбором, действующим в пользу гетерозиготных кариотипов. В эти годы инверсии в природных популяциях рассматривались как адаптивно нейтральные перестройки. В начале же 40-х годов американским и советским ученым удалось установить роль естественного отбора в распространении и поддержании инверсий в природных популяциях различного географического происхождения. Так, Добржанским в популяциях *D. pseudobscura* была обнаружена селективная природа сезонных изменений в частотах разных инверсий. Носители различных типов инверсий помещались в разные температурные условия. Жизнеспособность и приспособленность (показатель — плодовитость) инверсий существенно менялась в условиях различных температур (21 и 16 °С), что хорошо согласовывалось с процессами, которые наблюдались в природных популяциях (Dobzhansky, 1943).

Н. П. Дубинину и Г. Г. Тинякову (1946в) удалось не только изучить действие отбора, контролирующего циклические изменения многих инверсий в популяциях *D. funebris*, но и исследовать интересный случай — возникновение новых рас на основе хромосомных перестроек. В городских популяциях *D. funebris* содержалось 50—70% инверсий, а в отдельных популяциях их концентрация равнялась 90%. В сельских же местностях популяции содержали лишь 1.5% инверсий. Было установлено, что в условиях более коротких сроков «зимовки» изучаемые инверсии в гетерозиготном состоянии превосходили нормальные формы. При длительных же сроках «зимовки» (2.5 мес) выживали лишь единичные носители инверсий. Учитывая, что в городских условиях в среднем температура выше, чем в сельских, «...кариотипическая дифференциация популяций *D. funebris* на городские и сельские расы...» и динамика «...по месяцам сезонного цикла является ярким проявлением действия естественного отбора» (Дубинин, Тиняков, 1946в, с. 718). Наконец, Дубинин и Тиняков (1947) непосредственно в природе поставили эксперимент по изучению естественного отбора, действующего в пользу гетерозигот. 10^5 особей *D. funebris*, несущих инверсию II-I, были выпущены в начале лета в сельскую популяцию. Через два месяца численность инверсии резко возросла (от 0.35% до 40%). В популяции шел интенсивный отрицательный отбор против нормальных и инверсионных гомозигот. Зимой же шел общий отрицательный отбор против инверсий (гомо-

и гетерозигот). Летом изменился вектор отбора и концентрация инверсий преимущественно в гетерозиготном состоянии вновь возросла. Вывод авторов о формировании в городских условиях своеобразных кариотипических рас *D. funebris* подтвердился в исследованиях Т. С. Ростовцевой (1948). Анализируя кариотипический состав популяций новых индустриальных центров, она обнаружила, что в центре города количество гетерозигот по инверсиям в несколько раз выше, чем в окрестностях городов и близлежащих сел. А спустя 20 лет А. И. Борисов (1969) изучил хромосомный полиморфизм у популяций данного вида в Москве и Подмосковье. Из-за увеличения территории Москвы ареал городской расы расширился с 25 до 800 км². Еще раз была продемонстрирована роль естественного отбора в дифференциации вида, поскольку имелись резкие различия в концентрации инверсий между городскими и сельскими популяциями, расположенными в 6—8 км друг от друга.

Дубинин и Тиняков внесли весомый вклад в изучение роли кариотипической структуры популяции в эволюции и роли естественного отбора в создании и поддержании этой структуры. В 1948 г. исследования прекратились. В США же сложилась научная школа Добржанского, специально изучавшая проблему хромосомного полиморфизма во всем многообразии ее аспектов. Именно изучение хромосомной изменчивости в природных популяциях прежде всего составило фактическую основу для развития новых представлений о балансирующей генетической структуре популяции и балансирующем отборе (см.: Wallace, 1968; Dobzhansky, 1970).

Стало совершенно ясно, что большая изменчивость природных популяций может поддерживаться естественным отбором, действующим в пользу гетерозигот. Одновременно подобные исследования проливали свет на проблему отношений мутаций и естественного отбора. Прямые эксперименты и наблюдения в природе свидетельствовали о том, что во многих случаях не только отдельные мутации, но и рекомбинации играют большую роль в эволюции. В этой связи следует упомянуть о многочисленных и очень скрупулезных исследованиях по изменчивости жилкования крыла (аберративный полиморфизм) у видов дрозофил и других насекомых, выполненных в 40-е годы Д. Д. Ромашовым и В. Н. Беляевой, многие из них остались неопубликованными (см. обзор: Балкашина и др., 1975). В течение нескольких лет были обследованы популяции 54 видов из девяти различных семейств подотряда *Brachycera* и просмотрено более 280 000 мух. Было установлено, что изменчивость географически отдаленных популяций различных видов носит сходный характер, затрагивает определенные области крыла; как правило, преобладали изменения в добавочном жилковании (Беляева, 1946; Ромашов, Беляева, 1946). Большинство обнаруженных в природе изменений носило характер малых мутаций, и их доминирование было неполным. Исследователи поставили вопрос о селективном значении этих явлений. Они высказали предположение, что аберративный полиморфизм является балансированным и поддерживается разнонаправленными давлениями естественного отбора (Беляева, Ромашов, 1946).

В дальнейшем исследования по добавочному жилкованию крыла у дрозофилы были продолжены Дубининым (1948) и легли в основу исключительно плодотворной идеи о формировании естественным отбором интегрированных генетических систем, поддерживающих физиологический гетерозис. Было показано, что массовая изменчивость по добавочному жилкованию крыла, включая и мутацию «сеть жилок», основана на комплексе полигенов и генов-модификаторов. В силу плейотропных эффектов генов, входящих в интегрированные комплексы, обеспечивается

высокая жизнеспособность гетерозигот. Этим и объясняется адаптивное значение изменчивости. Дубинин предположил, что изучаемая изменчивость поддерживается естественным отбором на таком уровне доминирования, который обеспечивает оптимальное протекание физиологических процессов.

Исследования Дубинина вместе с идеями Добржанского о коадаптации генов еще более расширили понимание роли естественного отбора в создании и поддержании генетического полиморфизма популяций. Объектами естественного отбора могут быть не только мутации и рекомбинации, но и разнообразные межаллельные взаимодействия, комплексы генов и в конечном итоге весь генотип в целом.

Изучение генетического полиморфизма популяции до сих пор служит важнейшим источником разработки современных представлений о формах и механизмах естественного отбора. Открытие и фактическое обоснование таких форм естественного отбора, как отбор в пользу гетерозигот, частотно-зависимый и частично дизруптивный отбор, связаны с изучением механизмов поддержания и преобразования генетического полиморфизма популяций. Возможно, наибольшее значение исследований по генетическому полиморфизму, как отмечал один из лидеров этого направления Форд, заключается в открытии больших скоростей действия естественного отбора, чтобы поддержать или сформировать адаптацию организмов в природных условиях (Ford, 1971).

На примере полиморфизма видно, какую ценность приобретают генетико-эволюционные представления, если они тесно связаны с экологией, систематикой. Широким кругам биологов стало ясно, что мутации и рекомбинации действительно представляют собой источник адаптации популяции и видов. Но и генетики поняли, что без знания экологии и биологии популяций и видов чисто генетико-эволюционные представления выглядят абстракцией. Именно изучение проблем полиморфизма наиболее убедительно показало всю значимость генетико-популяционных представлений в эволюционной теории. На уровне организма проблема полиморфизма неразрешима.

ЕСТЕСТВЕННЫЙ ОТБОР И ОНТОГЕНЕЗ. ОТБОР В МЕНЯЮЩИХСЯ СРЕДАХ

Еще в дарвиновские времена законы и причины индивидуального развития, и в особенности сравнительное изучение последовательностей онтогенетических дифференцировок у различных организмов, составили важнейший источник для разработки закономерностей и направлений филогенеза. Вместе с тем слабая изученность преобразований популяций и видов и полный разрыв, существовавший между этими и онтогенетическими исследованиями, служили серьезным препятствием для дальнейшего развития эволюционной теории. В 20—30-е годы положение в этой области не улучшилось. Более того, именно в это время были предложены понятия «микро-» и «макроэволюция», которыми в ряде работ было выражено стремление узаконить этот разрыв. Трудно было представить себе, что отбором мелких мутаций, меняющих окраску тела животного, можно объяснить происхождение высших таксонов и органогенез. Еще в 1940 г. Р. Гольдшмидт, сделавший очень многое для изучения механизмов микроэволюции, продолжал утверждать, что макроэволюция идет на базе крупных мутаций, резко меняющих ход онтогенеза. И если такой взгляд опровергался хотя бы тем, что в природных популяциях крупные мутации элиминировались, а в лабораторных усло-

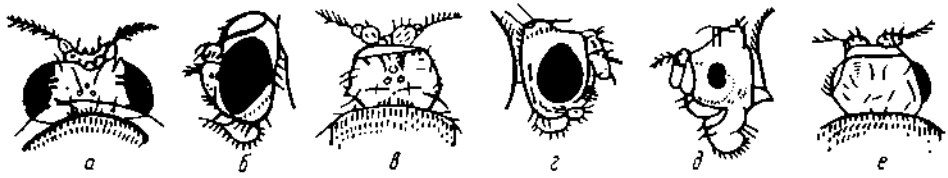


Рис. 4. Изменчивость проявления мутации безглазия у мухи дрозофилы.
а, б — головы с нормальными глазами, *в—е* — мутации безглазия (по: Камшилов, 1939а).

виях часто были нежизнеспособны, то и простая механическая экстраполяция результатов изучения естественного отбора генетико-популяционными методами на весь ход филогенеза не выглядела убедительной. Необходимо было выявить связи между онтогенетическими и генетико-популяционными исследованиями.

В 20—30-е годы закладывались предпосылки для будущих исследований, позволивших по-новому поставить проблемы взаимосвязи онто- и филогенеза, что в конечном итоге сделало представление об естественном отборе как универсальном факторе эволюции более доказательным и убедительным. Интенсивно развивались феногенетика, экспериментальная эмбриология и экология, в которых шло накопление очень важных данных (см.: Гаузе, 1947; Астауров, 1968; Мирзоян, 1974; Тимофеев-Ресовский, Гиитер, Иванов, 1977; Gould, 1977; Баглай, 1979). Речь идет о взаимосвязи генотипа и фенотипа, о перестройке корреляционных систем онтогенеза, о параллелизме наследственной и ненаследственной изменчивости, об экспериментальном получении адаптивных модификаций и др. На первых порах этот разнообразнейший материал не использовался для познания движущих сил эволюционного процесса с позиций учения об естественном отборе. Многое из этого материала уже давно использовалось ламаркистами для доказательства того, что разнообразные онтогенетические изменения прямо превращаются в наследственные различия. Чтобы осознать всю значимость указанных исследований для изучения естественного отбора, необходимы были принципиально новые концепции, выходившие за рамки исключительно генетических представлений о механизмах действия естественного отбора и в то же время опирающиеся на уже прочно достигнутый генетико-эволюционный фундамент. Зарождение таких подходов произошло в середине 30-х годов. Наиболее широкие обобщения в данном направлении были выполнены И. И. Шмальгаузеном и К. Уоддингтоном (конец 30-х—40-е годы). Шмальгаузен разработал концепции организма как целого в индивидуальном и историческом развитии, а также стабилизирующего отбора (подробнее см. гл. 15). Работы Шмальгаузена стимулировали многие экспериментальные исследования.

Еще в 1934—1935 гг. М. М. Камшилов начал экспериментальные исследования по теме «Отбор в различных условиях проявления признака», которая оказалась очень перспективной для выявления взаимосвязи онтогенеза и естественного отбора. На основе обобщения ряда экспериментальных исследований по фенотипическому проявлению мутаций (Морган, Тимофеев-Ресовский, Астауров, Беляев, Балкашина, Промптов) Камшилов сформулировал положение о фенотипической форме наследственной изменчивости. В нем нашел отражение ряд установленных закономерностей о фенотипическом проявлении мутаций, которые были использованы в экспериментальных исследованиях.

Вначале Камшилов изучал у дрозофилы влияние изменившихся внешних условий на направление и интенсивность естественного отбора.

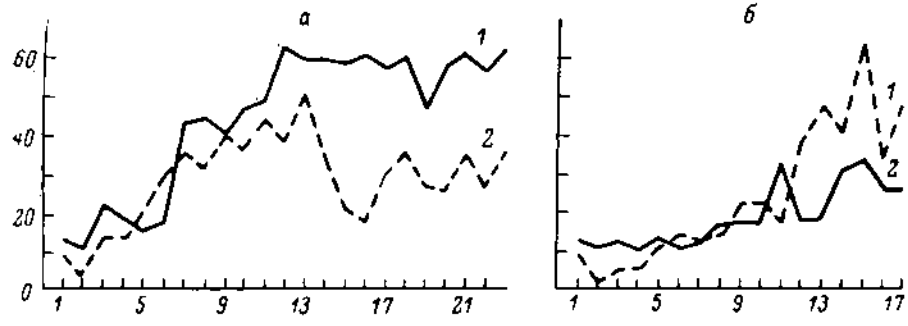


Рис. 5. Отбор в различных условиях проявления признака.

а — в первые дни вылупления, *б* — в последние дни вылупления; *сплошная линия* — проявление в первые дни, пунктирная — проявление в последние дни; *по оси абсцисс* — поколения отбора, *на оси ординат* — процент проявления безглазия (по: Камшилов, 1939а).

Наиболее наглядно это было показано в опытах с особями, несущими мутантный признак eyeless (Камшилов, 1939б). В 1929 г. Морган показал, что признак eyeless в своем проявлении сильно зависит от внешних условий. В первые дни вылупления мух он всегда проявляется сильнее (рис. 4). Он объяснил это явление тем, что на степень проявления признака влияет влажность корма. Камшилов экспериментально решил вопрос о том, может ли отбор усилить проявление признака в изменившихся условиях развития. Путем отбора ему удалось добиться более сильного проявления признака eyeless в последние дни вылупления мух по сравнению с первыми (рис. 5). Учитывая, что в последние дни вылупления мух среда изменилась (продукты жизнедеятельности, подсыхание корма), автор пришел к выводу, что именно отбор изменил характер зависимости признака от колебаний внешней среды. Признак, зависимый в своей реализации от внешней среды, путем отбора превратился в независимый. Рассмотренные эксперименты подтверждают предсказание теории стабилизирующего отбора об автономизации онтогенеза в филогенезе, достигаемой путем стабилизации признака. В рамках тех же опытов Камшилов обсудил вопрос об эволюции доминантности. Как и Шмальгаузен, он пришел к выводу, что адаптивная эволюция и эволюция доминантности должны совпадать. В силу этого эволюция доминантности должна рассматриваться как одно из следствий естественного отбора. Это и наблюдалось в опытах по степени проявления мутации в различных условиях развития организмов.

В опытах Д. М. Шифриной (1941) на максимальное выражение доминантной мутации beadex (вырезки на крыле) у *D. melanogaster* также было выявлено, что изменение доминантности — результат обычного отбора. В дальнейшем непосредственно в природе было обнаружено, что адаптивность и доминантность лежат в одном векторе естественного отбора (см.: Шеппард, 1970; Ford, 1971; Митрофанов, 1977).

Если в опытах с мутацией eyeless Камшилов изучал роль отбора в разных условиях развития, то в экспериментах по изучению роли отбора в создании резистентности к холоду у дрозофилы было наглядно показано преобразование нормы реакции путем прямого отбора, что вело к созданию новой адаптации (Камшилов, 1941б). В первой серии экспериментов гетерогенные культуры и гибридные линии подвергались воздействию низкой температуры (0 °С) в течение различного времени. Резистентные формы возникли лишь в гетерогенных культурах. Чтобы установить причины формирования резистентности, одни популяции подвергались систематическому отбору на резистентность, а другие нет.

МИХАИЛ МИХАЙЛОВИЧ КАМШИЛОВ
(1910—1979)

Опыт показал, что именно отбор создает устойчивость популяции к низким температурам, так как в популяциях, которые культивировались без отбора, резистентность со временем падала. Интересно, что в ряде опытов велся отбор на общую жизнеспособность организмов, который одновременно привел к небольшому повышению холодоустойчивости.

Особенно наглядно творческая роль отбора была продемонстрирована Камшиловым в серии опытов, когда низкая температура, будучи сублетальной для родительской популяции, благодаря интенсивному отбору (30 поколений) превратилась в необходимый фактор развития. Явно возникло новое свойство, которого не было в исходной популяции. Камшилов убедительно показал, что наследственно детерминированная адаптация (новая норма реакции к новому фактору среды) достигалась путем естественного отбора, а не путем наследования приобретенных признаков.

Камшилов при участии Шифриной (1941б) изучал плейотропные коррелятивные последствия одностороннего отбора по определенному признаку. Так, в ряде опытов по отбору на максимальное проявление признака eyeless у *D. melanogaster* обнаружилось падение жизнеспособности и плодовитости. В опытах же на минимальное проявление данного признака плодовитость возрастала. Тесная взаимозависимость развития крыла с развитием глаза была продемонстрирована в опытах Камшилова и Шифриной с комбинациями мутаций eyeless (редукция глаз) и Beadex (вырезки на крыле). В опытах по отбору на максимальное проявление

мутации Beadex наблюдалось также ненормальное строение брюшка, слабые и искривленные конечности, уменьшение числа стерноплевральных щетинок. Далее, во все линии, несущие мутацию Beadex, при помощи специальной методики была введена мутация eyeless. Введенная мутация сильнее всего проявлялась в линиях, в которых велся отбор на минимальное проявление eyeless. Таким образом, мутация beadex, как сейчас говорят, обладала супрессорным эффектом.

Опыты Камшилова хорошо показали, что отбор у животных основан на гармонической адаптивной комбинации признаков и что селективная ценность какого-либо индивидуального признака зависит от его отношения к другим признакам. Именно мелкие мутации могут быть источником новообразований, которые способны адаптивно перестраивать коррелятивные связи и под воздействием естественного отбора совершенствовать организацию. Крупные же мутации, как правило, ведущие к полному разрыву корреляционных связей, могут быть источником дезинтеграции организации. Роль мелких мутаций и естественного отбора как причины эволюционных явлений различного ранга в таком контексте становится более понятной. Эксперименты Камшилова это подтверждают.

Все рассмотренные эксперименты по естественному отбору проводились по хорошо выверенной схеме: мутации или рекомбинации→отбор. Эта схема, будучи верной в принципе, не давала полного объяснения многообразия механизмов и форм действия естественного отбора, имеющих место в природе. Уже к середине 30-х годов стало ясно, что подобные подходы не только не исчерпывают все возможные пути изучения естественного отбора, но оставляют в стороне большой круг природных явлений, всегда привлекавшийся для ламаркистской интерпретации эволюционного процесса. Речь идет о способности организмов целесообразно реагировать на изменившиеся условия существования (адаптивные модификации). Они были обнаружены у самых различных организмов в ходе многочисленных исследований по географической изменчивости животных и экспериментов по интродукции растений в различные климатические районы (см.: Лукин, 1940; Майр, 1947; Rensh, 1947). Теории популяционной генетики не только не давали ответа на вопрос об эволюционной роли адаптивных модификаций, но и игнорировали это явление.

Нужно было найти иной путь изучения естественного отбора, чем предлагала генетика, — как бы от фенотипа к генотипу. Но это был обычный путь ламаркистских исследований. Казалось безнадежным делом увязать этот путь исследования с естественным отбором и генетикой. Е. И. Лукин, В. С. Кирпичников и И. И. Шмальгаузен не просто возродили старые гипотезы Болдуина, Л. Моргана, а предложили новые гипотезы о роли ненаследственной изменчивости в эволюции, интерпретируя данный вопрос в последовательно дарвинистском духе и в полном соответствии с господствующими генетическими представлениями (см. гл. 9). Прежде всего необходимо было экспериментально показать, что модификации являются не только результатом естественного отбора, но и пригодным материалом для его действия.

А. А. Стрелков и Ю. И. Полянский (1937) разработали оригинальную методику изучения внутривидовой морфологической изменчивости у комменсальных инфузорий семейства *Ophryoscolecidae*, обитающих в желудке жвачных (Полянский, Стрелков, 1938). Эти инфузории образуют своеобразную фауну в рубце и сетке копытных. Сущность новой методики состояла в том, что клоны инфузорий вносились в рубец стерильных козлят. Изучение клональной изменчивости показало, что она носит модификационный характер (рис. 6). Одним из основных факто-

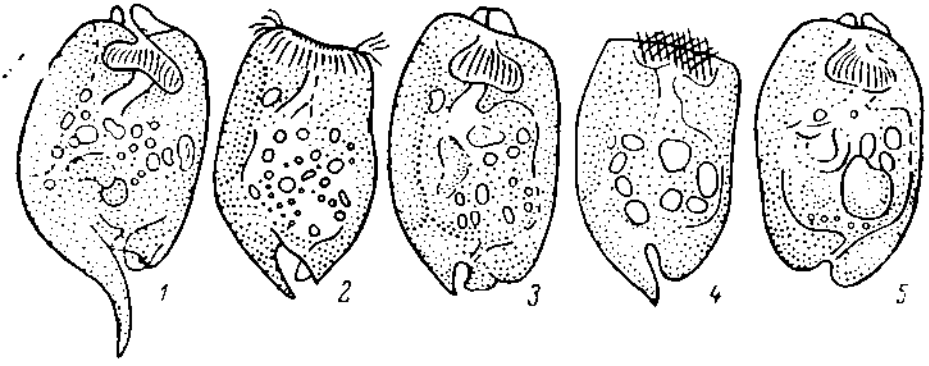


Рис. 6. Модификационная изменчивость в клоне *Entodinium caudatum*.

1—3 — форма *caudatum* (разная степень развития спинного шипа и брюшных лопастей); *4* — форма *Loboso spinosum* без брюшных лопастей; *5* — бесшипная форма «*simplex*» (по: Полянский, Стрелков, 1938).

ров, вызывающих модификационную изменчивость, являлся пищевой режим хозяина, отражающийся соответственно и на питании инфузорий.

Стрелков и Полянский (1937) использовали новую методику для изучения динамики численности сопряженных популяций (хищник—жертва) и механизмов действия естественного отбора. В рубец коз вводились два вида инфузорий — *Entodinium vorax* (хищник) и *Ent. caudatum* (жертва). Хищник уничтожал преимущественно типичных особей, которые не имели «шипов» (simplex). Таким образом, среди *Ent. caudatum* происходил естественный отбор, в ходе которого превосходство было на стороне особей с длинными острыми шипами (адаптивная модификация) (рис. 7). В следующих поколениях *Ent. caudatum* восстанавливался, как правило, в форме с мощно развитым шипом и становился недоступным для хищника. В таких ситуациях хищник вынужден был переходить на другой вид пищи.

Интересно, что наряду с видом *Ent. caudatum*, который в процессе фенотипической изменчивости дает бесшипную форму simplex, существуют генетически закрепленные формы *Ent. simplex*. В этой связи может идти речь о действии стабилизирующего отбора. Было бы интересно исследовать, не существует ли форма, у которой признак «длинный спинной шип» был бы закреплен генетически. Такой параллелизм наследственной и ненаследственной изменчивости дал бы возможность с большой долей вероятности обсуждать действие стабилизирующего отбора, поскольку адаптивное значение изучаемого признака очевидно.

Опыты Полянского и Стрелкова хорошо показали, что адаптивные модификации являются мощным средством адаптации организмов к биотическим факторам среды и дают их носителям полное преимущество в процессе естественного отбора. Теперь встал вопрос об экспериментальном изучении взаимосвязей мутаций и модификаций в процессе естественного отбора. Такой труд взяли на себя Г. Ф. Гаузе и Н. Н. Смарагдова, которые выполнили серию исследований в период с 1938 по 1944 г.

Эти опыты базировались на закономерности об обратной зависимости между приобретенными и врожденными свойствами организмов, установленной Гаузе и Алпатовым (1941): чем сильнее какой-либо признак закреплен генетически, тем меньшей оказывается возможная модификация этого признака при изменении условий среды, и наоборот, чем меньшей является величина генотипической детерминации признака, тем

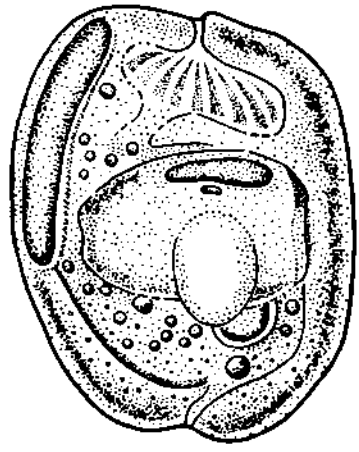


Рис. 7. *Entodinium vorax*, проглотивший бесшипную форму *E. caudatum* (форму simplex) (по: Полянский, Стрелков, 1938).

более мощной оказывается величина модификации. Существенно и то, что любой признак или фенотип в целом рассматривался как сложное явление, включающее генотипические и фенотипические компоненты. Поэтому для понимания механизмов действия естественного отбора и формирования адаптаций одинаково важны как мутации, так и модификации. Это положение было обосновано в многочисленных опытах Гаузе (1939а, 1939б; 1940а, 1940б), Смарагдовой и Гаузе (1939) и Смарагдовой (1940) с пресноводными (*Paramecium*) и солоноватоводными (*Euplotes*) простейшими. В качестве переменных факторов среды были выбраны соленость и растворы хинина. Причем если соленость была естественным фактором, с действием которого простейшие встречались в природе и соответственно выработали способность к созданию адаптивных модификаций, то хинин был фактором, с которым простейшие никогда не встречались в естественных условиях. Эти особенности изменчивой среды и предопределили принципиально различные направления адаптации организмов.

Вначале изучался процесс адаптации клонов и смешанных одновидовых популяций *Paramecium caudatum* и *P. aurelia* к постепенному повышению солености среды до 0.4%. Оказалось, что естественный отбор благоприятствовал клонам с повышенной способностью к выработке модификаций, а не с врожденной генотипической резистентностью (рис. 8). Зная, что конъюгация у инфузорий осуществляется между клонами, Гаузе и Смарагдова проследили, как определенные клоны полностью элиминировались из популяции, и именно те клоны, которые вырабатывали более слабую модификацию. Отсюда Гаузе сделал вывод, что при приспособлении парамеций к повышенной солености идет естественный отбор не просто особей с повышенной способностью к выработке модификаций, но и усиливающий способность к повышенному модифицированию посредством мутаций, рекомбинаций или других генетических факторов. Это явление было названо Гаузе (1940б) отбором на приспособляемость. Совсем иначе складывался процесс адаптации простейших к неспецифическому фактору — хинину. Здесь удельный вес модифика-

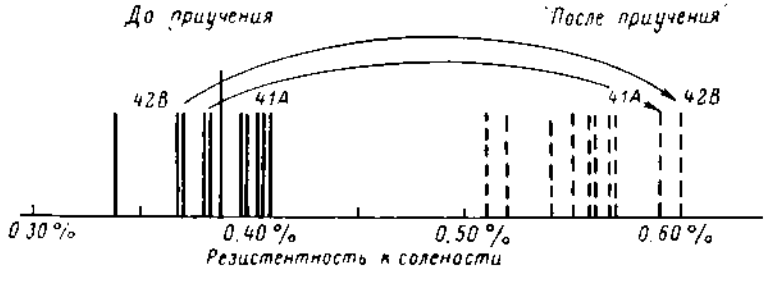


Рис. 8. Первоначальная и приобретенная резистентность отдельных линий *Parameicum caudatum* к повышенной солености среды через месяц после начала их приучения (по: Смарагдова, Гаузе, 1939).

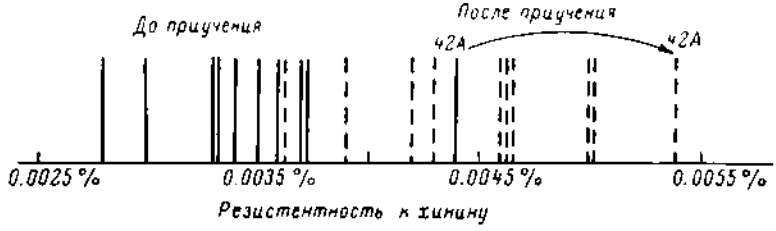


Рис. 9. Первоначальная и приобретенная резистентность отдельных линий *Paramecium caudatum* к растворам хинина (по: Смарагдова, Гаузе, 1939).

ций в выработке адаптации резко падал и селективным преимуществом обладали клоны с более сильной наследственной (генетической) резистентностью (рис. 9).

Путь адаптации через прямой отбор мутаций может стать опасным, так как может произойти сужение нормы реакции, и в случае изменений среды вероятность вымирания популяций, видов будет возрастать. Именно в этой связи Гаузе считал, что его эксперименты по изучению адаптации организмов к изменчивым условиям существования можно рассматривать как аналог макроэволюционных явлений. Речь идет о таких проблемах, как эволюционная пластичность и специализация. Еще палеонтолог Э. Коп в конце XIX в. пришел к выводу, что между специализацией и пластичностью в процессе эволюции имеется обратная зависимость. Гаузе полагал, что установленная им и Алпатовым обратная зависимость между приобретенными и врожденными свойствами организмов служит некоторым ее аналогом и позволяет вести эксперименты. Как раз опыты по адаптации простейших к солености и хинину служат иллюстрацией принципиально различных путей эволюции организмов.

Положение Гаузе о разных путях адаптации организмов, проверенное в совместных экспериментах со Смарагдовой, приобретает сейчас важное значение, когда в естественную среду обитания организмов в изрядных дозах попадают вещества антропогенного происхождения, с которыми организмы никогда не сталкивались в своем филогенезе. В этом направлении нужны дальнейшие исследования, базирующиеся на серьезной модельной методологии. Природа часто ищет компромиссные решения. Способы адаптации организмов, достигаемые за счет наследственных и ненаследственных факторов, могут каким-то образом взаимодействовать или сменять друг друга. Возможность таких ситуаций была продемонстрирована в опытах Гаузе (1940б) с солоноватоводными инфузориями рода *Euplotes* при изучении процесса их адаптации к повышению или резкому понижению солености среды.

Действие отбора на приспособляемость было убедительно показано в экспериментах с *Euplotes vannus* при адаптации к постепенному повышению солености среды от 2 до 5%. В опытах с клональными культурами и смешанными популяциями Гаузе получил данные, свидетельствовавшие о том, что во всех случаях имел место естественный отбор более мелких форм (адаптивная модификация). Более того, в гетерогенных популяциях шел отбор еще более мелких форм. Отсюда последовал вывод, что в данной ситуации действует стабилизирующий отбор, усиливающий приспособительные модификации отбором случайных наследственных изменений в том же самом направлении (Гаузе, 1940б).

Далее отдельные клоны с наиболее мощной способностью к выработке адаптивных модификаций переносились в среду, соленость которой равнялась 7%. В этих условиях наблюдалась картина массовой дегене-

рации и гибели особей. Такая же картина имела место при постепенном повышении солености среды от 2 до 7%. Таким образом, при изменении условий среды обитания организмов за определенные пределы отбор на приспособляемость оказывается неэффективным и не может обеспечить выживание популяции. Чтобы решить вопрос о возможности каких-либо иных механизмов адаптации организмов при действии неблагоприятных факторов крайней интенсивности, Гаузе поставил следующий эксперимент. В среду, соленость которой равнялась 7%, помещалась смешанная популяция, состоящая из потомков конъюгантов прошлого опыта. В ряде вариантов опыта на 15—17-е сутки часть популяции выживала. Причины этому, по мнению Гаузе, следует искать в том, что в результате конъюгации появляются рекомбинатные линии, некоторые из которых благодаря наследственным изменениям оказываются приспособленными к экстремальным условиям. В данной ситуации, как предполагал Гаузе, происходил прямой естественный отбор наследственных изменений. Таким образом, прямой и стабилизирующий отбор действуют как бы рука об руку в одной популяции, но эффективность их может проявляться поразному, в зависимости от размаха изменчивости внешних условий, степени генетической гетерогенности популяции и истории вида. Гаузе и Смарагдова перешли к изучению температурных адаптаций, являющихся наиболее вероятной моделью процессов, имевших место при возникновении географических рас. Работами Гаузе, Алпатова и Смарагдовой было установлено, что простейшие, как и другие животные, подвержены географической изменчивости. Анализ рода *Paramecium* (*P. caudatum*, *P. aurelia* и *P. bursaria*) показал, что представители северных рас более крупные по размерам, чем представители южных рас, и эти различия носят генотипический характер (Гаузе, Смарагдова, Алпатов, 1942). Кроме того, было установлено, что соответственно менялись и температурные оптимумы деления инфузорий различного географического происхождения, а также жизнеспособность конъюгантов. Чем более далекие географические расы «скрещивались» между собой, тем меньше была вероятность получить жизнеспособное потомство (Смарагдова, 1941).

Смарагдова (1941, 1944) показала, что при повышении температуры у клонов *P. bursaria* происходит уменьшение размеров тела — адаптивная модификация. В смешанных же популяциях, как и в случае адаптации к солености, идет отбор самых мелких форм — стабилизирующий отбор. Этот вопрос был изучен Гаузе (1941а, 1942) при помощи более совершенной методики. Конъюгирующие особи двух московских линий культивировались по 50 штук при 13 и 27 °С. Контролем служили чистые родительские линии. Опыт, продолжавшийся два месяца, показал, что выжившие потомки конъюгантов при низкой температуре оказались на 11,5% крупнее родительских линий, а при повышенной температуре на 7,6% мельче родительских линий. Этот опыт Гаузе наиболее убедительно доказывал, что естественный отбор мутаций и рекомбинаций в смешанных популяциях действует в сторону усиления ненаследственных температурных модификаций.

Эксперименты Гаузе и Смарагдовой по естественному отбору у *P. bursaria* подтвердили наличие лишь самого общего сходства между модификациями и мутациями. При отборе на приспособляемость (стабилизирующий отбор) у инфузорий происходило не только уменьшение величины тела, но и изменение его пропорций (узкотелость). Для дальнейшего изучения поставленного вопроса Гаузе была избрана малая комнатная муха *Fania canicularis*. В опытах сравнивались крымские и московские географические расы при температурах 21.6 и 28.5 °С. Крымские расы наследственно были более мелкими. Под влиянием принятой в опы-

тах высокой температуры у московских рас возникли температурные модификации, делавшие их даже мельче крымских форм. При возникновении модификации наряду с уменьшением размеров тела происходило увеличение относительной длины крыльев и относительной длины конечностей. В случае же наследственных географических различий эта закономерность отсутствовала. Таким образом, по мнению Гаузе, говорить о сходстве модификаций с генокопиями можно лишь в самом общем смысле. Но именно последние исследования Гаузе дали повод некоторым генетикам и другим биологам, большим энтузиастам генетической теории отбора, поставить под сомнение реальность стабилизирующего отбора и всю концепцию замены модификаций мутациями. Для этого нет оснований. Никто из сторонников концепции стабилизирующего отбора не полагает, что в нужном месте, в нужное время возникает мутация, точь-в-точь соответствующая модификации. Такое понимание замены модификаций мутациями критиковал Гаузе. Он писал, что замена модификаций генокопиями не совсем верна, а сам вывод о такой замене является слишком ответственным. Речь идет лишь о том, что в своем фенотипическом проявлении по некоторым параметрам мутации и модификации могут быть сходными. Это и иллюстрируют опыты Гаузе с географическими расами *P. bursaria* и *F. caniculatis*.

Вполне логично предположить, что признак — малые размеры тела у южных рас — вначале формировался в виде адаптивной модификации. Но длительно постоянные новые условия позволили стабилизирующему отбору закрепить его так, что в силу коррелятивных связей он реализовывался очень жестко и был автономен от других формообразовательных процессов. В случае, когда выживание организмов достигалось за счет мощных адаптивных модификаций и действия естественного отбора на приспособляемость, началось преобразование генотипа, нормы реакции и всего морфогенеза. Поэтому в опытах Гаузе и начали меняться соотношения между частями развивающегося организма. В этой связи становится ясным, почему отбор на приспособляемость Гаузе рассматривал в качестве модели действия стабилизирующего отбора.

Опыты Камшилова, о которых выше была речь, доказывают возможность такой окончательной стабилизации признаков на основе мутаций и отбора. Поэтому опыты Камшилова и Гаузе не следует противопоставлять, как это иногда встречается в литературе. Они хорошо дополняют друг друга и вместе дают целостное представление о реальных механизмах действия стабилизирующего отбора (переход на новый канал развития при помощи модификации по Гаузе и генетическая стабилизация нового канала развития по Камшилову). Исследования обоих авторов показали, что на всех этапах адаптации ведущая роль принадлежит естественному отбору. Важно и то, что модификационная стадия в приспособлении может иметь место и в случае «истинной» модификации, и в случае мутации, степень проявления которой зависит от генетической и внешней среды.

В настоящее время благодаря многочисленным исследованиям Ю. И. Полянского и его школы (см.: Суханова, 1968; Полянский, 1976б, 1977б, 1978) на многих видах простейших было установлено, что у клонов, обладающих способностью к созданию модификаций и выживающих при сублетальных и летальных температурах (от 34 до 40 °С), происходят глубокие изменения характера метаболизма (преобладание цианид-чувствительного дыхания, тогда как при снижении температуры имеет место сдвиг обмена в сторону гликолиза). При высоких температурах изменяется количество резервных запасных веществ в клетке (гликогена, нейтрального жира), изменяется чувствительность к спирту, глюкозе.

Таким образом, при «работе» в новом режиме происходят коррелятивные изменения не только морфологических структур, но и физиологических процессов.

К сожалению, до сих пор знания о природе модификаций остаются отрывочными и не существует целостных представлений. Формирование ряда модификаций связывается с изменением конформационной гибкости белковых молекул (Александров, 1975), активацией генов, уровень действия которых был ниже порога фенотипического проявления (Milcman, 1961), эпигеномной изменчивостью и наследственностью (см.: Полянский, 1977б), репрессией и депрессией генов и последовательностью их действия в процессе индивидуального развития (Hedric, McDonald, 1980) и др.

В целом же опыты Гаузе и Смарагдовой явились наиболее обширными по изучению взаимосвязи модификаций и мутаций в эволюции.

Результаты опытов Гаузе и Смарагдовой по изучению естественного отбора у простейших и насекомых были обобщены Гаузе в виде монографии «Экология и некоторые проблемы происхождения видов» (см.: Галл, 1981). Эта книга была подписана к печати в июне—июле 1941 г., но в условиях войны не была опубликована.

Основная значимость исследований советских ученых заключалась в показе того, что естественный отбор наряду с генетической основой имеет не менее фундаментальную экологическую, игнорируя которую нельзя понять механизмы и направления его действия. Только единство экологии и генетики дает возможность доказать, что естественный отбор является причиной формирования адаптаций.

ДАЛЬНЕЙШИЕ ИССЛЕДОВАНИЯ ПО СТАБИЛИЗИРУЮЩЕМУ ОТБОРУ. ДЕСТАБИЛИЗИРУЮЩИЙ ОТБОР

В 40—60-е годы были продолжены работы по изучению механизмов и способов стабилизации признаков и функций под воздействием естественного отбора. Наряду с экспериментальным изучением вопроса в лабораторных условиях были выполнены работы по изучению стабилизации и автономизации структур организмов в природе. В результате были найдены природные аналоги макроэволюционных последствий стабилизирующего отбора.

А. Л. Зеликман (1946) на циклопах (*Cyclops serrulatus*) экспериментально изучал действие стабилизирующего отбора на такой важный адаптивный признак, как плодовитость. Этот признак сильно варьировал в зависимости от количества корма. В первой серии опытов изучались степень изменчивости плодовитости в условиях различных режимов питания на протяжении семи поколений. Популяция, развивавшаяся в условиях голодания, резко снизила плодовитость, но в результате перевода ее на оптимальный режим питания величина плодовитости резко повысилась и равнялась контролю. Полная обратимость реакции свидетельствовала о том, что стабилизации нового признака не удалось добиться. В следующей серии опытов, продолжавшейся уже в течение 13 поколений и при более суровых условиях кормления, тоже наблюдалось снижение плодовитости (число яиц в кладке). Но при переводе особей в оптимальный режим питания прежний уровень плодовитости не восстанавливался (контроль — 38—40 яиц в кладке; экспериментальная популяция — 30—32 яйца в клетке). Наблюдаемое явление Зеликман интерпретировал как стабилизацию признака вследствие естественного отбора на узкую норму реагирования (один из эффектов стабилизирующего отбора).

Р. Л. Берг (1956, 1958) на 17 видах цветковых растений показала различия в степени стабильности разных органов растений и вскрыла условия стабилизации. Оказалось, что из всех органов и частей энтомофильных растений именно цветок является наиболее стабильным органом. В ходе сопряженной эволюции действует интенсивный отбор на размер, форму и соотношение определенных частей цветка (стандартизирующий отбор, термин А. Л. Тахтаджяна). Современными биометрическими методами удалось установить, что изменчивость размеров частей цветков, принимающих непосредственное участие в локализации пыльцы на теле насекомого переносчика, независима от изменчивости размеров вегетативных частей и соцветий растения (автономизация развития). Было выявлено, что степень стабильности таких частей и форм цветка, как цветочной трубки, длины тычиночной нити наиболее высока из-за наибольшей ответственности за контакт с насекомым опылителем. По этим структурам и идет наиболее интенсивный стабилизирующий отбор. Отсюда был сделан общий вывод, что чем более специализирована функция, выполняемая данной структурой, тем интенсивнее отбор на ее размерность и, следовательно, стабильность. Чтобы подтвердить это положение, проводились сравнительные исследования коррелятивной изменчивости других органов и других частей цветка растения. Так, например, пластинчатые части цветков, несущие вспомогательные функции при перекрестном опылении, находятся в условиях менее интенсивного стабилизирующего отбора и независимость их развития не так явно выражена. Вывод становится еще более достоверным, если сравнить энтомофильные растения с самоопыляемыми и ветроопыляемыми. У последних отсутствует независимость частей цветка и наблюдается большой размах коррелятивной изменчивости. В целом исследования по стабилизирующему отбору у растений с различным типом опыления выявили причинную основу неравномерности темпов эволюции и ее мозаичности (см.: Тахтаджян, 1966).

Идея о том, что каждому генотипу соответствует один оптимальный фенотип, явилась основой исследований по стабилизирующему отбору, выполненных С. С. Шварцем (1968). Это положение обосновывалось Шварцем путем энергетической интерпретации онтогенеза. Оптимальный фенотип — наиболее экономный путь развития. В силу этого и следует ожидать стабилизацию того канала развития, который ведет к реализации оптимального фенотипа. Это положение обосновывалось Шварцем на многочисленном материале по изучению коррелятивных связей между размерами надпочечников и сердцем, почками и сердцем у многих видов и подвидов мелких млекопитающих, обитающих в различных географических районах. В большинстве случаев обнаружились положительные корреляции, хорошо соответствующие образу жизни животных. У многих северных подвидов размеры почек и сердца были больше, чем у южных подвидов. Причем эти соотношения были высоко стабильными и необратимыми. Упомянутые признаки находились также в положительных коррелятивных связях с размерами животных, носящих явно приспособительный характер при географической изменчивости. Шварц также показал, что установленные корреляции носят фенотипический, а не генотипический характер. Это заключение проверялось путем сравнения особей одной популяции полевки-экономки, находящихся в различной степени родства (двоюродные, троюродные братья, генетически разнородная группа). Коэффициенты вариации оказались статистически недостоверными. Шварц привел много примеров признаков, функции (анатомическое строение кишечного тракта у грызунов, сроки линьки у млекопитающих), которые в ряде случаев не подвержены географической

изменчивости. По мнению Шварца, это обусловлено тем, что широко расселенные животные выбирают местообитания, которые способствуют реализации оптимального фенотипа. Выгодность стабилизации признаков состоит в том, что это наиболее экономный путь развития. Становится понятным, почему стабилизация признаков есть стратегический путь эволюции. В дальнейшем Шварцем (1980) и большим коллективом сотрудников возглавляемого им института были выполнены многочисленные исследования по изучению аллометрических показателей роста организмов (бесхвостые амфибии, млекопитающие), по уровню метаболизма в различных условиях развития. Эти исследования показали, что на базе одного генотипа имеется много альтернативных путей развития и среда выступает как переключатель каналов. В зависимости от фенотипической реализации наследственной изменчивости одинаковое давление естественного отбора приводит к различным результатам.

Хорошо известно, что селекционная практика была важнейшим источником формирования дарвиновской теории естественного отбора и долгое время служила единственной моделью, доказывающей ее справедливость. Но после развития методов изучения естественного отбора в природных и экспериментальных условиях данные по селекции и доместикации преждевременно перестали фигурировать в монографиях по эволюционной теории. Возможно, лучшим доказательством того, что селекционная практика, базирующаяся на достижениях многих отраслей современной биологии и теории стабилизирующего отбора, способна фундаментально обогащать современную эволюционную теорию, служат работы Д. К. Беляева с сотрудниками (Беляев, 1972, 1974, 1979; подробнее см. гл. 16) по доместикации и селекции пушных зверей (норки, лисицы), приведшие к формированию концепции дестабилизирующего отбора.

Хотя еще предстоит работа по изучению дестабилизирующего отбора в природе, уже сейчас ясно видна большая познавательная ценность этой концепции. Все больше крупнейших исследователей-эволюционистов приходят к выводу, что без изучения роли поведения в эволюции трудно понять формирование крупных эволюционных новшеств и ускорение темпов эволюции в сравнительно коротких интервалах геологического времени (Мауг, 1974). Именно поведение животных находится в контакте со средой и чутко реагирует на изменение вектора естественного отбора. А огромные последствия, которые вытекают при изменении генетических программ поведения, исследования Беляева доказывают убедительно. Концепция дестабилизирующего отбора Беляева еще более укрепляет и развивает современный дарвинизм. Даже резкие изменения хода онтогенеза и последующее закрепление нового пути развития хорошо объясняются малыми мутациями и разными эффектами отбора.

В целом же экспериментальные исследования по стабилизирующему и дестабилизирующему отборам коренным образом улучшили понимание универсальной роли естественного отбора в эволюции. Эксперимент позволил вплотную подойти к моделированию проблем макроэволюции. Идея о макромутациях, системных мутациях становится непужной. Малые мутации в соединении с естественным отбором, когда они перестраивают корреляционные системы онтогенеза, приобретают характер системных мутаций. Вероятность такого пути совершенствования организации становится еще более реальной, если учесть, что во многих случаях процесс перестройки организации может начаться под покровом адаптивной модификации. Начатая экспериментальная работа в данном направлении исследований должна быть продолжена. Хочется закончить данный раздел словами выдающегося ученого в области исследований онтогенеза: «Я твердо уверен, что именно решение проблемы

осуществления наследственной информации в процессах индивидуального развития, проблем генетики развития, стало сейчас направлением главного удара не только генетики, но и всей современной общей биологии» (Астауров, 1979, с. 261).

НАПРАВЛЕННОСТЬ ЕСТЕСТВЕННОГО ОТБОРА И ДИВЕРГЕНЦИЯ

В качестве селективного фактора среда всегда действует как целое. Но иногда можно вычленить отдельный специфический фактор и указать, какую роль он играет в формировании определенных признаков организмов и структуры популяций. Поэтому в любых исследованиях по естественному отбору так или иначе затрагивался вопрос о факторах отбора и направленности его действия. Но есть смысл отдельно рассмотреть ряд работ, ставивших своей задачей в природной обстановке выяснить роль отдельных биотических и абиотических факторов и их комплексов в процессе естественного отбора, ведущего к морфофизиологическим преобразованиям организмов и популяций. По времени появления исследования такого рода самые ранние. Достаточно вспомнить работы Уэлдона, Цингера, Бемпеса, Паультона. В 20—40-е годы роль различных абиотических факторов в создании внутривидовых форм (экотипы) изучалась Г. Турессоном, Ф. Сэмнером, Р. Гольдшмидтом, Н. В. Тимофеевым-Ресовским, Е. Н. Синской и др.

Роль температуры как фактора отбора была хорошо показана в исследованиях Гольдшмидта на *Limantria dispar*. Многочисленные физиологические признаки географических рас непарного шелкопряда имеют генетическую основу, и когда Гольдшмидт помещал линии из различных климатических районов в идентичные температурные условия, то они обладали различной выживаемостью.

Продолжая исследования Н. В. Цингера и В. Н. Хитрова, Е. Н. Синская и А. А. Бестужева (1931) пришли к выводу, что отбор семян рыжика (*Camelina sativa*) при отвеивании не является отбором ни по весу, ни по величине семян, а только по парусности, наиболее приближающейся к парусности тех форм льна, которые культивируются в данном районе.

Многочисленные доказательства естественного отбора, как и раньше, были получены при изучении покровительственной окраски у животных (см.: Поляков, 1939; М. Беляев, 1947).

М. М. Беляев (1927, 1940) с небольшими изменениями в методике повторил опыты Чеснолы с богомолами (*Mantis religiosa*). Еще раз была обнаружена селективная роль птиц и защитная роль окраски и высказано предположение, что в ходе естественного отбора большую роль играют биологические особенности и интенсивность действия отбирающих факторов.

Роль хищных птиц в качестве биотических факторов отбора в природных популяциях мелких грызунов и эволюционные последствия этого процесса изучались С. С. Фолитареком (1948). Он установил, что канюки (*Buteo buteo buteo*) ловят, как правило, взрослых полевок и преимущественно беременных самок. Среди водяных крыс, пойманных канюками, преобладали молодые особи, не принимавшие участия в размножении. Такой различной направленностью возрастной элиминации, по мнению Фолитарека, можно объяснить ряд морфофизиологических особенностей изучаемых видов грызунов. Для полевок характерно размножение в раннем возрасте, кроме того, хищники уничтожают преимущественно самок, достигших определенного веса и размеров. В этой связи становится понятным, почему у полевок вес самок на 25% меньше веса самцов и при этом увеличилась продолжительность их жизни и плодо-

витость. Это позволило обыкновенной полевке значительно ослабить давление хищников на наиболее важную и уязвимую воспроизводительную часть популяции. Исследования Фолитарека показали, как в природе разнонаправленные давления естественного отбора привели к принципиально различным морфофизиологическим адаптациям, как это и предсказывал Шмальгаузен (1939).

Взаимосвязь абиотических факторов естественного отбора с глубокой внутривидовой дифференциацией была явно видна в работе Н. В. Дубовского (1941) с *Ostracoda*. Так, у пресноводного рачка *Cypria curvifurcata* наблюдаются морфологические различия между популяциями, населяющими участки рек с более сильным течением и менее заиленным дном и популяциями на участках рек с более заиленным дном и слабым течением. У особей, обитающих на последних участках, были более длинные конечности и их придатки. Дубовский предположил, что наблюдаемые различия являются приспособлениями к разным условиям передвижения локальных форм *Cypria curvifurcata*. Приспособительный характер межпопуляционных различий и роль естественного отбора в их создании были доказаны в опытах Дубовского по смываемости рачков сильным течением воды в искусственных условиях. Биометрическими методами было показано наличие между смытыми и несмытыми формами статистически вполне достоверных различий по 12 признакам. Смытые формы по всем признакам более сходны с формами, заселяющими участки рек со слабым течением воды, а несмытые — с формами, собранными на участках с более сильным течением. Таким образом, опыт Дубовского сделал наиболее вероятным объяснение происхождения локальных форм пресноводных рачков путем естественного отбора.

На растениях роль абиотических факторов в качестве агентов отбора была изучена в работе В. М. Шмидта (1963). Природные популяции зубчатки (*Odontites serotina*) состоят из нескольких морфобиологических групп, различающихся по длительности периода вегетации. Это позволяет виду проникать в нетипичные для него местообитания, например в затопляемые береговые полосы. Шмидт показал, что в крайних условиях существования идет интенсивный отбор в пользу скороспелых морфобиологических групп, что обеспечивает популяции более раннее плодоношение до наступления осеннего затопления.

Изменение пищевого режима в качестве мощного фактора естественного отбора и причины дивергенции форм внутри вида хорошо было показано в ряде работ по изучению пищевой специализации у фитофагов. При вынужденном переходе монофагов или узких олигофагов на новый вид растения-хозяина последний создает сильные селективные эффекты, в результате которых происходит формирование новых форм насекомых (host selection principle; по: Hopkins, 1917). Такой путь дивергенции форм широко обсуждался в энтомологической литературе начиная с классических работ Уолша 60-х годов XIX в., на которые обратил внимание еще Дарвин. Однако первые убедительные эксперименты были выполнены лишь в начале 40-х годов (Кожанчиков, 1941). Щавелевый листоед (*Gastroidea viridula*) в природе является строгим монофагом, питающимся конским щавелем. В экспериментальных условиях Кожанчиков осуществил перевод этого вида на новый вид хозяина-растения — птичью гречишку. В первом поколении погибло около 50% личинок монофага, неспособных прижиться на новом виде растения. В следующем поколении процент гибели личинок уменьшился до 12. Приживание сопровождалось интенсивным отбором особей, способных адаптироваться к новым условиям питания. В течение двух поколений образовалась новая форма в результате интенсивного отбора особей определенного

физиологического типа. Опыты по скрещиванию между особями, жившими на щавеле конском и птичьей гречишке, свидетельствовали о предпочтении спариваний между особями, принадлежащими к одной биологической форме. Дальнейшие исследования Кожанчикова (1946) существующих в природе форм ивового листоеда (*Lachmea capreae*) еще более убедительно свидетельствовали о том, что смена кормового растения не ограничивалась лишь пищевой специализацией, а влекла за собой изменения целого комплекса признаков (плодовитость, половая активность, циклы развития). Причем чем более глубоко была специализирована форма в пищевом отношении, тем более глубокие различия выявились по другим признакам.

М. С. Гиляров (1945, 1955) проанализировал направления действия естественного отбора в связи со становлением комплекса вредителей культурных растений. Было установлено, что при сменах растительного покрова в результате севооборотов выживают более пластичные полифаги, а из олигофагов — виды с коротким циклом развития, способные к расселению. При этом способность у узких олигофагов к широким расселениям является важной видовой адаптацией, компенсирующей недостаточную пищевую пластичность в условиях изменяющейся среды. Изучение механизмов действия естественного отбора среди фитофагов при освоении целинных земель привело Гилярова к выводу, что у олигофагов идет одновременно интенсивный отбор на короткий (не более года) цикл развития.

Не меньший интерес представляет работа советских энтомологов Н. Ф. Мейера и З. А. Мейер (1946). Ученые ставили эксперименты с видами из рода *Chrisopa*, которые питаются тлями. Было обнаружено, что некоторые виды хищников из-за массового истребления тлей переходят в природе на питание червецом Комстока. Тогда авторы для экспериментирования избрали *Chrisopa vulgaris* — вид, который явно предпочитает тлю с чертополоха. При таком специфическом питании у *Chr. vulgaris* наблюдается максимальная выживаемость (98.4%) и минимальная продолжительность личиночного развития (8—9 дней). При переводе *Chr. vulgaris* на питание червецом Комстока выживало лишь 24% личинок, а продолжительность развития личинок возросла до 13—14 дней. Воспитание хризопа в течение четырех поколений на червеце дало такие результаты. В первом поколении окуклились лишь 24% личинок, а в четвертом — 54%. Процент появившихся взрослых насекомых в каждом поколении соответственно равнялся 18, 34, 40, 46. Таким образом, происходил рост количества особей, приспособившихся к новым условиям питания. Авторы пришли к следующему выводу: «Переход *Chr. vulgaris* к питанию червецом Комстока не объясняется ее многоядностью, а является вынужденным в результате массового истребления тлей — ее основной пищи. При таком переходе к питанию червецом Комстока наблюдается высокая смертность личинок хищника, что объясняется вымиранием особей, недостаточно приспособленных к изменению пищевого режима. Таким образом, имеется налицо факт естественного отбора особей определенного физиологического типа» (1946, с. 119).

Широкие и длительные исследования роли естественного отбора в возникновении адаптаций к новым хозяевам у тлей (*Homoptera, Aphidoidea*) были выполнены Г. Х. Шапошниковым (1961, 1965). Исследования велись на множестве клональных культур, что свидетельствовало о роли генотипических различий, обеспечивающих формирование новой адаптации. Было установлено, что при освоении нового хозяина-растения в зависимости от интенсивности и длительности естественного отбора возникали адаптации различной глубины, вплоть до таких, в которых

старая специфичность заменялась новой. Так, у *Dysaphis antrici* (*majkopica*) при адаптации к малопригодному корму погибло 58% особей в шести поколениях. Интенсивный отбор в течение 11 поколений у этой формы привел к полному освоению нового корма. Этот процесс сопровождался изменениями в строении органов питания, в утрате способности скрещиваться с особями исходной популяции и в утрате способности питаться на прежнем кормовом растении.

Сейчас накапливается все больше данных в пользу возможности симпатрического видообразования у фитофагов путем освоения новых пищевых ниш (Bush, 1966, 1975a, 1975б; Нарчук, 1979). Наиболее детальные исследования были выполнены на плодовых мушках из семейства *Tephritidae*, в особенности на нескольких полиморфных видах рода *Rhagoletis*, обитающих в Северной Америке (Bush, 1966, 1975a, б). Быстрое образование у мухи-пестрокрылки яблочной расы *Rhagoletis pomonella* и расы на культурной вишне у *Rh. indifferens* рассматривались автором как прямое доказательство симпатрического видообразования.

Было показано, что два вида пестрокрылок из рода *Procecidochares*, будучи симпатрическими в Техасе, отличаются по нескольким генным локусам, которые контролируют их способность обитать на различных видах сложноцветных (Huettel, Bush, 1972). Не случайно, ссылаясь прежде всего на работы энтомологов, Майр (Mayr, 1977) признал возможность симпатрического видообразования на основе естественного отбора мелких мутаций и хромосомных перестроек.

Итак, экспериментальные исследования, начатые советскими энтомологами, завершились развитием современных представлений о симпатрическом видообразовании путем естественного отбора.

Отбор на резистентность. Середина 50-х годов характеризуется началом интенсивных исследований по устойчивости вредителей к ядохимикатам. Наряду с решением практических задач в этих исследованиях накоплен большой и очень ценный материал для понимания закономерностей и механизмов действия естественного отбора, который еще нуждается в широком общебиологическом осмыслении.

Советские ученые также выполнили ряд исследований по данной тематике. Еще в 30—40-е годы, как было показано, проблема отбора на резистентность исследовалась в работах Гаузе и Камшилова. Здесь же следует сказать о работах Ю. М. Оленова и Е. М. Лучниковой, которые убедительно показали роль отбора и генотипа в выработке адаптаций к яду.

Оленов (1958а, 1958б) поставил задачу непосредственно в эксперименте выяснить роль отбора и прямого приспособления в повышении резистентности *D. melanogaster* к действию инсектицидов. Был применен двухэтапный эксперимент. На первом этапе на мух в течение нескольких поколений воздействовали малыми дозами ДДТ. Методика опытов исключала действие отбора. Роста резистентности совсем не наблюдалось. Эти данные находились в полном противоречии с теорией прямого приспособления, согласно которой воздействие неблагоприятного фактора должно ассимилироваться организмом и вести к росту его резистентности. Далее Оленов поставил задачу изучить возможность повышения резистентности насекомых без воздействия яда. Это позволило бы однозначно ответить на вопрос о роли генотипических факторов в процессе отбора на резистентность и тем самым полностью опровергнуть идею прямого приспособления. Была создана интересная методика. Вначале 20 лабораторных линий *D. melanogaster* проверялись на резистентность в условиях контакта с ДДТ. Затем была взята наиболее резистентная линия, но не имевшая контакта с инсектицидом, и из нее была отобрана наиболее устойчивая сублиния. Этот прием повторялся во многих поколениях, т. е. критерием

отбора служили особенности «сестер и братьев», но сами размножаемые и отбираемые индивиды ни в одном поколении не контактировали с ДДТ. Методом последовательного отбора (без контакта с ДДТ) удалось повысить резистентность к этому яду более чем в 100 раз! Результат выдающийся. Отсюда следовал однозначный вывод: ведущая роль в приспособлении насекомых к ДДТ принадлежит отбору и генетическим особенностям организмов, а концепция прямого приспособления является в корне ошибочной. Спустя четыре года Е. М. Лучникова (1964) изучила резистентные линии, с которыми работал Оленов, не имевшие контакта с ДДТ. Оказалось, что их резистентность сохранялась даже в отсутствие нормализирующего отбора, т. е. резистентность обусловливалась генетическими механизмами.

Благодаря современным исследованиям в ряде случаев удалось вскрыть биохимические механизмы устойчивости организмов к инсектицидам и другим факторам. В экспериментах по устойчивости *D. melanogaster* к этиловому спирту обнаружилось, что у резистентных форм наблюдалась повышенная активность энзима алкогольдегидрогеназы (АДН) (McDonald et al., 1977, 1978). При изучении резистентности домашней мухи (*Musca domestica*) к ДДТ у толерантных форм имело место увеличение количества дегидрохлореназы (Bendler, Gaensler, 1967). Наиболее вероятное объяснение заключается в изменении активности регуляторных генов — репрессия генов. Этим, по-видимому, и объясняется в ряде случаев быстрый темп адаптации организмов к ядам. Для упрочения представлений о возможности высоких темпов отбора в популяциях исследования по резистентности организмов к неблагоприятным факторам имеют не меньшее значение, чем работы по экологической генетике природных популяций.

НЕКОТОРЫЕ СОВРЕМЕННЫЕ ИССЛЕДОВАНИЯ ЕСТЕСТВЕННОГО ОТБОРА

Среди множества современных исследований целесообразно отметить работы, изучающие конкретные направления действия естественного отбора в природе.

На основе многочисленных исследований возрастной и пространственной структуры популяций многих видов бесхвостых амфибий и мелких млекопитающих была установлена ее селективная роль в стабилизации генетического состава (Шварц, 1970, 1980; Большаков, 1972; Ищенко, 1978). В итоге С. С. Шварц с сотрудниками предложили концепцию «косвенного» отбора, суть которой состоит в предсказуемом изменении генетической структуры популяции при изменении ее экологической структуры (Шварц и др., 1975). Исследованию экологических закономерностей действия естественного отбора на уровне популяция—биогеоценоз уделено внимание в ряде работ М. С. Гилярова (1959, 1980). Это направление исследований представляется особенно перспективным в связи со сравнительным изучением интенсивности действия естественного отбора на популяции одного вида, но входящие в различные биогеоценозы. Здесь также можно наметить программу конкретных исследований механизмов эволюции биогеоценозов.

Важным моментом в деле изучения естественного отбора в природных популяциях явилось развитие концепций и методов популяционной морфологии животных, позволяющих вести исследования по дискретным и непрерывным признакам, их комбинациям и коррелятивным связям. Шварц с сотрудниками (1960) и А. В. Яблоков (1966, 1968) поставили задачу изучения направленности действия естественного отбора в при-

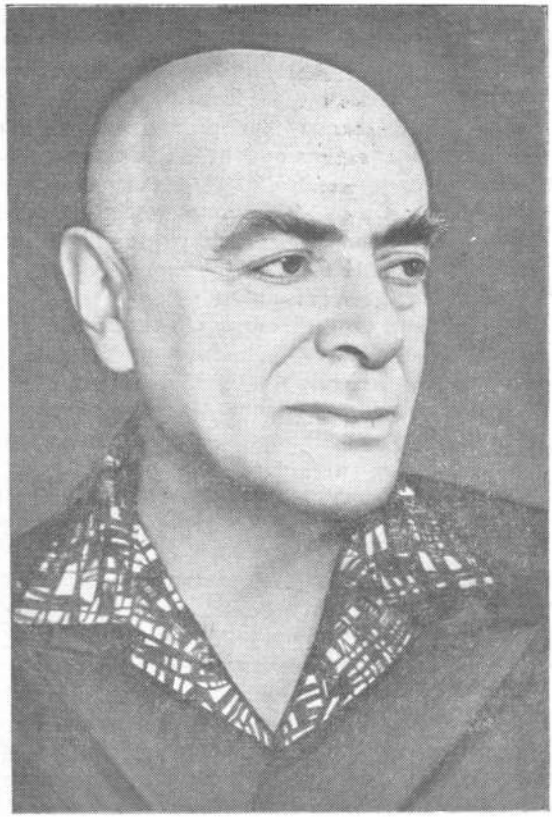
родных популяциях позвоночных животных на основе выявления характера изменчивости морфологических признаков. Асимметричность кривой распределения признака может служить показателем интенсивности и направленности действия естественного отбора. Это было положено в основу многочисленных исследований школы Шварца по сравнительному изучению морфофизиологических показателей многих видов наземных позвоночных, обитающих в условиях Субарктики по сравнению с родственными южными географическими расами и видами.

Ценность популяционно-морфологического подхода к изучению скоростей и направлений действия естественного отбора была показана К. Л. Паавером (см.: 1965, 1976) на основе изучения голоценовых субфоссильных популяций млекопитающих (барсук, бобр, лось) Прибалтики. На большом серийном материале ископаемых и ныне живущих популяций путем изучения множества остеометрических и краниологических признаков в ряде случаев удалось установить длительное и векторизированное давление естественного отбора, приводящего к возникновению подвидов. Взаимодействие нормализирующего и ведущего отбора и изменение их удельного веса в различные периоды времени вело к формированию специфических популяций в данной местности (Паавер, 1976).

В 60—70-е годы были продолжены исследования генетического полиморфизма популяций на самых различных объектах. Так, в результате изучения фенооблика многих природных популяций видов насекомых из разных отрядов (жуки, бабочки, перепончатокрылые) Ю. И. Новоженов (1980) показал, что типичной является ситуация, когда в популяции присутствует множество форм, сближающих по проявлению дискретную изменчивость с непрерывной. Благодаря этому не только имеется огромный материал для действия естественного отбора, но он легко доступен, поскольку имеющиеся в популяции мутации находятся в доминантном состоянии.

Новые возможности в изучении естественного отбора в природе намечаются в связи с развитием фенетики, методы которой позволяют по изменению одного или нескольких дискретных признаков улавливать генотипические преобразования популяций (Тимофеев-Ресовский, Яблоков, 1973; Яблоков, 1980). Развитие фенетических исследований даст возможность включить в изучение естественного отбора практически неограниченное число объектов.

Таким образом, советскими учеными были выполнены многочисленные и очень разнообразные по тематике, охватывающие практически все аспекты, исследования естественного отбора. Было установлено, что мутации и рекомбинации не только широко распространены в природных популяциях, но и являются пригодным материалом для действия естественного отбора. Во многих исследованиях была показана роль естественного отбора в создании и поддержании генетического полиморфизма популяций. Важным оригинальным элементом советских исследований стала разработка гипотез и экспериментальных методик изучения роли адаптивных модификаций в процессе естественного отбора. Это позволило существенно расширить понимание естественного отбора как причины формирования адаптаций, его действия на фенотипическом уровне и полностью устранить ламаркистские представления. Новым было также изучение роли естественного отбора в перестройке систем онтогенетических корреляций, стабилизации признаков. Это позволило создать экспериментальные модели изучения естественного отбора как причины совершенствования организации (макроэволюции), что укрепило дарвиновские представления о его универсальной роли. Фактически была по-



ЮРИЙ МИХАЙЛОВИЧ ОЛЕНОВ
(1907—1977)

казана несостоятельность макромутационистских и преформистских концепций о природе макроэволюции. Наконец, было начато экспериментальное решение труднейшей проблемы связи естественного отбора с видообразованием. Были разработаны представления о стабилизирующем и дестабилизирующем отборе, созданы разнообразные экспериментальные модели их действия. Были выполнены исследования по изучению балансирующего отбора, в особенности процессов и механизмов, связанных с селекционным преимуществом гетерозигот, и общей роли естественного отбора в интеграции генотипа и фенотипа. В целом же все исследования позволили внести вклад в современные представления о разных формах и функциях действия естественного отбора. Вполне закономерно, что исследования советских ученых по естественному отбору прочно вошли в фонд мировой науки.

ГЛАВА 15. ИССЛЕДОВАНИЯ ПРИЧИН ЭВОЛЮЦИИ В ТРУДАХ И. И. ШМАЛЬГАУЗЕНА

Академику Ивану Ивановичу Шмальгаузену принадлежит выдающаяся роль в создании современного дарвинизма. Его труды (1930—1950-е годы) представляли собой самый широкий синтез знаний о процессе эволюции. При разработке эволюционных проблем Шмальгаузеном

были использованы достижения всех фундаментальных биологических наук. В решение большинства крупных проблем эволюционной теории он внес оригинальный и неповторимый вклад. Многогранная деятельность Шмальгаузена в области эволюционной теории освещается в нескольких главах монографии. Но целесообразно особо остановиться на разработке им проблемы факторов и причин эволюции. В рассматриваемый период именно эта область знания была наиболее «горячей точкой» и сделанные здесь открытия и обобщения подняли эволюционную теорию на новый уровень развития.

В. Г. Гептнер справедливо указывал, что «Шмальгаузен, будучи сравнительным анатомом и эволюционистом классической морфологической школы, с удивительной проницательностью разглядел широкие перспективы, которые открывал новый микроэволюционный подход к проблеме эволюции, оценил важность нового круга фактов и идей и стал деятельно разрабатывать и пропагандировать это направление» (1968а, с. 10).

Теорию стабилизирующего отбора Шмальгаузена многие считают одним из самых крупных достижений эволюционной теории в XX в. (Waddington, 1967; Dobzhansky, 1970). Однако этим далеко не исчерпываются исследования Шмальгаузена в области каузальных основ эволюции.

УЧЕНИЕ ОБ ОНТОГЕНЕТИЧЕСКИХ ПРЕДПОСЫЛКАХ ЭВОЛЮЦИИ

Ламаркистские концепции базировались на представлениях, согласно которым эволюционный процесс осуществляется путем прямого наследственного закрепления модификаций. Генетические концепции эволюции 20—30-х годов устранили такое понимание роли индивидуальной изменчивости в эволюции, показав, что механизма прямого перехода фенотипической изменчивости в адекватную ей генотипическую не существует. Все внимание исследователей оказалось прикованным к генотипической изменчивости, которую рассматривали как исходный материал эволюции. Роль же ненаследственной изменчивости в эволюции или недооценивалась, или игнорировалась. Как отмечал Г. Ф. Гаузе, «интерес к изучению модификаций сильно упал, когда выяснилось, что они не передаются по наследству» (1941а, с. 193). Среди генетиков бытовало убеждение: если модификации и морфозы не передаются по наследству, то они не имеют эволюционного значения. Это был ошибочный вывод из правильной посылки.

Уже в первой книге по теории эволюции Шмальгаузен (1938) заложил основу правильного понимания роли ненаследственной изменчивости в эволюции: понятия о морфозах, об элементарных и адаптивных модификациях. Он обобщил многие работы о значении адаптивных модификаций для эволюции. Наконец, проанализировал более широкий круг вопросов об индивидуальной (морфологической, функциональной и поведенческой) приспособляемости. Развивая идеи А. Н. Северцова, он указал на возможность перестроек некоторых систем корреляций в процессе эволюции.

Проблему индивидуальной приспособляемости Шмальгаузен рассмотрел во всем многообразии ее аспектов: генетическом, онтогенетическом, филогенетическом, эколого-эволюционном. Он показал широкую распространенность явлений индивидуальной приспособляемости, обратив при этом внимание на эволюцию форм индивидуального реагирования (ростовые регуляции и структурные изменения у растений и сидячих животных, особенно у гидроидов, изменения окраски тела у насекомых, рыб, амфибий и, наконец, эволюция типов поведения у птиц и млекопитаю-

щих). В отличие от недарвиновских гипотез эволюции, считающих способность к выработке адаптивных модификаций первичным свойством живого, Шмальгаузен показал на разнообразном зоологическом и ботаническом материале, что их следует рассматривать как результат исторического развития норм реагирования (см.: 1938, с. 87). Адаптивный смысл ненаследственной изменчивости, по Шмальгаузену, состоит прежде всего в том, что она позволяет организму быстро реагировать на резкие изменения среды и тем самым обеспечивает его выживание.

Шмальгаузен подошел к решению вопроса о формировании адаптивных модификаций с позиций разработанной им концепции эволюции онтогенеза. Он высказал мысль, что становление адаптивных модификаций происходит путем дифференциации систем реакции общего значения на все более частные. Если адаптивная модификация постоянно необходима для выживания организмов, то происходит замена реакционных систем корреляционными, т. е. внешних факторов индивидуального развития внутренними (автономизация онтогенеза). Шмальгаузен уделил много внимания изучению генетических механизмов стабилизации признаков. Он предположил, что возможный генетический механизм перехода ненаследственных изменений в наследственные состоит в селективной замене адаптивных модификаций сходными по фенотипическому проявлению мутациями. Эти идеи и легли в основу его концепции стабилизирующего отбора, которая будет рассмотрена ниже. Поскольку адаптивные модификации в ходе эволюции замещаются мутациями, ясно видна их огромная эволюционная роль. «...Адаптивные модификации прокладывают то русло, по которому идет затем незаметный и внешне невидимый процесс наследственной перестройки организма через естественный отбор генокопий...» (1938, с. 113).

Такой подход к оценке эволюционной роли адаптивных модификаций позволил Шмальгаузену в ряде случаев рационально объяснять труднейшие проблемы эволюционной теории, например адаптацию к резко и часто меняющимся условиям внешней среды. Эти вопросы были им специально обсуждены в книге 1939 г.: «Индивидуальная приспособляемость дает в этом случае виду огромные преимущества, позволяя ему очень быстро приспособиться к новой обстановке и найти в ней возможные для себя условия существования (новую подходящую «нишу»). Это — первые шаги дальнейшего преобразования вида в более медленном процессе эволюции. Непосредственная индивидуальная приспособляемость организмов, возникающая в связи с изменчивостью условий существования вообще, приобретает особое значение при коренном изменении внешней среды, позволяя им пережить многие такие изменения (в модифицированном виде), пока не установятся более прочные наследственные изменения» (1939, с. 43).

Таким образом, Шмальгаузен заложил основы современного учения об онтогенетических предпосылках эволюции.

ГЕНЕТИЧЕСКИЕ ОСНОВЫ ЭВОЛЮЦИИ. МОБИЛИЗАЦИОННЫЙ РЕЗЕРВ ВНУТРИВИДОВОЙ НАСЛЕДСТВЕННОЙ ИЗМЕНЧИВОСТИ

Хотя синтез генетики и дарвинизма сложился в конце 20-х—первой половине 30-х годов, его общебиологическое значение не было сразу столь очевидным. Многие генетики по-прежнему отводили мутационному процессу ведущую роль в эволюции и отодвигали значение естественного отбора на второй план. Серьезные трудности возникли в эволюционной интерпретации данных по экспериментальному мутагенезу. В частности,

в опытах с *Drosophila* было получено множество мутантных форм, но, как правило, с пониженной жизнеспособностью, а то и летальных. Отсюда, казалось бы, вытекал вполне логичный вывод о том, что большинство мутаций должно элиминироваться отбором. Вероятность же появления благоприятной мутации оставалась очень низкой. Кроме того, искусственные мутации были получены в весьма специфических экспериментальных условиях, и было неизвестно, существуют ли подобные условия в природе. Все это вселяло сомнение в понимание роли мутационного процесса в создании изменчивости природных популяций как материала, пригодного для работы естественного отбора, и в конечном итоге порождало скептическое отношение ко всей мутационно-селекционной теории. Необходимы были новые фактические данные и новое толкование вопроса об эволюционной роли мутагенеза.

Шмальгаузен не только активно внедрял в эволюционную теорию и всю биологию достижения союза генетики и дарвинизма, но и сам разработал ряд фундаментальных генетико-эволюционных представлений. Во всех трудах по эволюционной теории Шмальгаузен защищал и развивал дарвиновский тезис о том, что «наследственная изменчивость есть необходимое условие эволюции, но не ее движущая сила». Далее он писал: «Только при вмешательстве процесса естественного отбора начинается подлинное творчество новых форм жизни на базе материала, подготовленного изменчивостью и наследственностью, скрещиванием и изоляцией» (1939, с. 36).

Обобщив многочисленные исследования по генетике природных популяций, естественному и индуцированному мутагенезу, Шмальгаузен выдвинул идею о комбинировании мутаций, об их переработке и обезвреживании в гетерозиготе под покровом доминантных аллелей. Он утверждал, что именно в результате этих процессов мутации становятся эволюционным материалом. Поскольку отрицательные фенотипические эффекты мутаций слабее проявляются у гетерозиготных особей (а часто и повышают жизнеспособность гетерозигот), то вслед за ведущими генетиками-эволюционистами Шмальгаузен пришел к выводу, что отбор в популяциях идет в основном по гетерозиготным особям. В результате скрещиваний в популяциях могут возникать благоприятные комбинации мутаций, которые будут поддерживаться и распространяться естественным отбором, а неудачные комбинации элиминироваться. «Материалом для естественного отбора являются, следовательно, не мутации сами по себе, а именно все новые комбинации, т. е. индивидуальные различия, возникающие в результате скрещивания генетически неодинаковых особей» (1946б, с. 166). Идеи Шмальгаузена о комбинировании мутаций, в результате которого происходит их обезвреживание, и о последующем отборе наиболее благоприятных комбинаций в природных популяциях с половым размножением решали проблему включения мутаций в эволюционный процесс.

В тесной связи с этими идеями И. И. Шмальгаузеном и С. М. Гершензоном была разработана концепция мобилизационного резерва внутривидовой наследственной изменчивости, которая в настоящее время получила прямое экспериментальное подтверждение и составила фундамент современной концепции генетической структуры популяции и ее эволюционной роли.

Еще в 1926 г. С. С. Четвериков выдвинул идею о виде как «губке». Согласно этой идее, и при фенотипической однородности природных популяций у гетерозиготных особей может накапливаться множество мутантных рецессивных аллелей и хромосомных изменений. Они и создают неисчерпаемый материал для действия естественного отбора. Этот вывод

Четверикова был блестяще подтвержден в работах его учеников и последователей (см.: Астауров, 1974; Рокицкий, 1975). Концепция мобилизационного резерва Шмальгаузена представляла собой дальнейшую конкретизацию и развитие идей Четверикова. Основы этой концепции были изложены Шмальгаузеном в работе «Пути и закономерности эволюционного процесса» (1939), а позднее всестороннее обоснование ее было дано в книге «Факторы эволюции» (1946). Согласно Шмальгаузену, мобилизационный резерв создается в результате постоянного мутирования и комбинирования генов в свободно скрещивающихся популяциях. Его составляют, как правило, малые мутации и комбинации, накапливающиеся в рецессивном состоянии. Шмальгаузен проанализировал условия, благоприятствующие созданию и вскрытию резерва. Он показал, что накопление резерва изменчивости зависит от скорости мутирования, остроты элиминации, интенсивности естественного отбора, а также от комбинирования мутаций, которые определяются величиной популяции и степенью ее изоляции. У позвоночных животных для накопления резерва создаются особенно благоприятные условия благодаря системе эпигеномных корреляций, способных блокировать действие летальных генов. В итоге в ходе прогрессивной эволюции возрастают возможности накопления фонда мутантных, в том числе и летальных аллелей. Какова же роль этих процессов в эволюции?

Самое общее эволюционное значение мобилизационного резерва состоит в том, что, умножая генетическую гетерогенность популяции, он увеличивает ее приспособительные возможности. Шмальгаузен пришел к принципиально важному выводу, что эволюционная пластичность вида зависит не от интенсивности мутационного процесса, а от способности к созданию резерва наследственой изменчивости. «Эффективность естественного отбора и темп эволюции определяются не прямо отбором изредка вновь появляющихся мутаций, а объемом накопленного резерва индивидуальной изменчивости с его разнообразными комбинациями мутаций. При этом существенно и то обстоятельство, что этот резерв составляется из мутаций, уже прошедших испытание естественным отбором, размноженных, обезвреженных и вошедших в более или менее гармоничные сочетания» (1946б, с. 191—192). Убедительным доказательством наличия мобилизационного резерва и его эволюционного значения, по мнению Шмальгаузена, служит быстрый темп эволюции культурных растений и домашних животных, у которых наблюдается расшатывание корреляционных систем онтогенеза, благоприятствующее проявлению скрытых мутаций.[1]

Концепция мобилизационного резерва Шмальгаузена обогатила понимание механизмов и закономерностей эволюционного процесса. Выяснилось, что адаптивная эволюция идет скорее на основе запаса генетического разнообразия, чем на базе вновь возникших удачных мутаций. Тем не менее и по сей день появляются работы, в которых игнорируется концепция мобилизационного резерва и обосновываются убеждения, что отбором ненаправленных мутаций нельзя объяснить весь ход эволюции. Авторы подобных представлений вынуждены постулировать существование каких-то чудотворных механизмов, благоприятствующих появлению направленных мутаций. Еще в 1946 г. Шмальгаузен показал, как следует решать эту проблему. При изменении вектора отбора происходит «...вскрытие резервов, главным образом в той их части, которая лежит в направлении действия естественного отбора. Это может произве-

[1] Именно анализ особенностей эволюции в условиях доместикации позволил Д. К. Беляеву в 60-е годы открыть новую форму естественного отбора — дестабилизирующий отбор (см. гл. 16).

сти впечатление направленного мутирования, тем более что к такому частичному вскрытию резервов присоединяется и выявление новых мутаций, в том же направлении» (1946б, с. 210).

Насколько далеко вперед смотрел Шмальгаузен, выдвигая концепцию мобилизационного резерва, наглядно видно при анализе дискуссий вокруг понятия генетического груза и более общей проблемы размаха генетической изменчивости природных популяций (см.: Dobzhansky, 1970; Lewontin, 1974). Основываясь на постулатах генетической теории отбора, которая рассматривала эволюцию как замещение отдельных генов в популяции, многие генетики-эволюционисты трактовали фонд рецессивных мутантных аллелей в популяции в качестве тяжкого бремени (генетический груз), которое по неизвестным причинам не было ликвидировано естественным отбором. Согласно теоретическим расчетам, популяции должны быть генетически мономорфными. Методами классической генетики (инбридинг) было показано существование рецессивных мутаций, но вопрос о величине изменчивости оставался открытым. Только новейшие достижения биохимической популяционной генетики создали возможность путем прямого эксперимента подтвердить правильность идей о большом запасе генетической изменчивости в природных популяциях (Lewontin, Hubby, 1966; Hubby, Lewontin, 1966). От понятия «генетический груз» многие отказались. Была подтверждена правильность тезиса, что генетический полиморфизм популяции является следствием естественного отбора и исходным материалом для дальнейшей эволюции.

Можно сказать, что спустя более чем 30 лет современная генетика пришла к тому эволюционному пониманию генетической изменчивости природных популяций, которое было сформулировано еще С. С. Четвериковым и в теоретико-эволюционном плане блестяще развито Шмальгаузеном в концепции мобилизационного резерва наследственной изменчивости.

Лишь в наше время можно по достоинству оценить также выдвинутую Шмальгаузеном (1940) концепцию об адаптивной норме, которая на популяционном уровне существенно развила понятие нормы реакции. По существу именно Шмальгаузен первый в ясной форме показал, что сложные полиморфные системы генотипов входят в рамки одной адаптивной нормы популяции, увеличивая ее экологическую и эволюционную пластичность. Важно то, что создатели современной балансовой гипотезы генетической структуры популяции сделали понятие адаптивной нормы в качестве одного из основных, отказавшись от прежнего представления об «оптимальном» и «лучшем генотипе» (Wallace, 1968; Dobzhansky, 1970; Майр, 1974).

ЕСТЕСТВЕННЫЙ ОТБОР И ЕГО ТВОРЧЕСКАЯ ФУНКЦИЯ

Успехи генетики, в особенности популяционной, создали возможность строго количественного подхода к изучению некоторых генетических процессов, протекающих в популяциях. В 20-е—начале 30-х годов возникла генетическая (или математическая) теория естественного отбора (Р. Фишер, Дж. Б. С. Холдейн, С. Райт), в рамках которой естественный отбор стал трактоваться как фактор, обусловливающий закономерное изменение частоты генов в популяции (подробнее см.: Provine, 1971). Первоначально генетическая теория естественного отбора по многим причинам игнорировалась биологами-эволюционистами (см.: Мауг, 1973; Галл, Конашев, 1979), но после того как Ф. Добржанский в 1937 г. показал, что генетическая теория отбора позволяет лучше и яснее понять такие традиционно трудные проблемы, как природа географических

рас, она стала активно проникать в теорию эволюции и родственные с ней области биологии.

Дальнейшее развитие эволюционного учения в известном смысле можно рассматривать как «триумфальное шествие» генетической теории отбора. Благодаря усилиям биологов разных специальностей, ее пытались превратить в современную общебиологическую теорию, которая во многих работах противопоставлялась дарвиновской трактовке естественного отбора (см.: Müller, 1949; Simpson, 1949). Вера во всемогущество популяционной генетики в изучении механизмов эволюции была настолько большой, что ей одной отводили роль науки, способной изучать сам процесс эволюции (Dobzhansky, 1937).

Быть может, одна из самых крупных заслуг Шмальгаузена как эволюциониста заключалась в позитивной критике генетической теории естественного отбора. Оценивая ее, Шмальгаузен писал: «Несмотря на большое значение уже достигнутых результатов подобные исследования не вскрывают всего механизма эволюции и не дают полного объяснения его закономерностей. При таком подходе в тени остается индивидуальное развитие организмов, ведущее к реализации фенотипа... И, наконец, самое главное, в генетической теории естественного отбора не видно организма как такового с его активной борьбой за свою жизнь. Понятие борьбы за существование, лежащее в основе теории Дарвина, совершенно выпало» (1968, с. 39). В генетической теории естественного отбора игнорировались онтогенетические и экологические аспекты эволюции.

Основываясь на генетической теории естественного отбора, некоторые из создателей современного учения о микроэволюции не включили борьбу за существование в систему факторов эволюции, оценивая ее в качестве устаревшего представления (Simpson, 1949; Dobzhansky, 1951). Шмальгаузен же рассматривал борьбу за существование как необходимый регулирующий фактор эволюции, без учета которого невозможно понять механизм и направление действия естественного отбора. В предшествующих публикациях (см.: Завадский, Галл, 1973; Галл, 1976) нами подробно проанализирован этот вопрос и сделан вывод, что именно взгляды Шмальгаузена на место борьбы за существование в системе факторов эволюции отражают самые современные, в значительной мере еще не реализованные тенденции в учении о факторах эволюции. Исключение же борьбы за существование из числа факторов эволюции по существу подрывает всю теорию естественного отбора, так как лишает селективный процесс пускового механизма. «В борьбе за существование, — писал Шмальгаузен, — коренится та динамика жизни, которая дает силу и направление естественному отбору и, таким образом, лежит в основе эволюционного процесса» (1946а, с. 245). Без понятия о борьбе за существование «...все построение (о факторах эволюции, — *Я. Г.*) лишено логической связи» (1973, с. 10). Разрабатывая кибернетическую модель эволюции и тем самым внедряя точные методы исследования в эволюционную теорию, Шмальгаузен не только не отбросил понятие «борьба за существование», но, напротив, в схеме регуляции процесса микроэволюции отвел ему основное место.

Многие представители экологической генетики и эволюционной экологии, такие как И. Лернер, Е. Демпстер, Г. А. Викторов, П. де-Бах, П. Дарлингтон, Д. Пайментель и др., пришли к тому пониманию механизмов микроэволюции, которое было предложено Шмальгаузеном еще в конце 30—40-х годов на основе дарвиновского учения о борьбе за существование. В значительной степени это вызвано тем, что в современной эволюционной теории осуществляется переход от изолированного изучения отдельных факторов эволюции к моделированию их вза-

имодействия. Без понятия борьбы за существование здесь трудно обойтись, поскольку оно отражает именно совместное действие (конкуренция, кооперация, хищничество и др.) факторов эволюции, а также активность организмов в их жизнедеятельности и эволюции.

Вместе с тем естественный отбор, действительно, не может быть полностью понят только на основе одной классической схемы как процесс избирательного выживания организмов. Столь же односторонне сводить естественный отбор к дифференциальному воспроизведению генов и генотипов, как это принимается в генетической теории отбора. Более глубокое понимание проблемы достигнуто благодаря объединению классической и генетической трактовок естественного отбора. Даже активные сторонники генетической трактовки естественного отбора стали думать по-другому: «Современная версия теории естественного отбора не заменяет выживаемость плодовитостью. Организмы должны выжить, чтобы воспроизводиться и должны воспроизводиться, чтобы выжить в следующих поколениях» (Dobzhansky, 1970, с. 97). Но такая современная версия естественного отбора отстаивалась и разрабатывалась советскими биологами еще в 30—40-е годы. Уже тогда Шмальгаузен писал: «Естественный отбор есть выражение избирательного переживания и избирательного размножения неравноценных особей данного вида» (1939, с. 14).

Разрабатывая концепцию организма как целого, Шмальгаузен в 1938 г. убедительно показал, что естественному отбору непосредственно подвергаются не признаки или гены, а целостные фенотипы. Действуя в каждом поколении на фенотипическом уровне, естественный отбор в чреде поколений приводит к направленным генетическим перестройкам. Лишь такое понимание естественного отбора позволяет раскрыть его творческую роль, проявляющуюся прежде всего в приспособительном характере эволюции. А, как известно, любая адаптация включает генотипические и фенотипические компоненты. Шмальгаузен дал блестящую характеристику творческой роли естественного отбора в филогенезе, в создании органического многообразия, образовании эволюционных новшеств, накоплении и встраивании их в сложившиеся корреляционные системы, в общем усовершенствовании организации (1939, с. 76—77).

Таким образом, основываясь на представлениях об онтогенетических предпосылках эволюции и дарвиновской идее борьбы за существование, Шмальгаузену удалось нарисовать более реалистичную картину механизмов эволюции, чем это было сделано в генетической теории естественного отбора.

ЕДИНСТВО МЕХАНИЗМОВ МИКРО- И МАКРОЭВОЛЮЦИИ

Согласно Э. Майру (1968), представления о единстве механизмов микро- и макроэволюции были разработаны в синтетической теории эволюции Б. Реншем (Rensh, 1947) и Дж. Симпсоном (Simpson, 1953). В. Грант (Grant, 1977) полагает, что современная, широко принятая концепция о природе макроэволюции впервые была сформулирована Дж. Симпсоном в 1944 г. (Simpson, 1944). Суть новой позиции состоит в том, что механизмы микроэволюции принимаются в качестве основы макроэволюции, но отвергается их простая экстраполяция. Макроэволюция — процесс, протекающий в масштабах геологического времени, на протяжении которого могло меняться действие разнообразных факторов (темп мутагенеза, широта распространения эволюционной группы и др.). В масштабах больших отрезков времени не исключена возможность появления уникальных событий с далеко идущими последствиями.

Думается, что начало разработке современных представлений о макроэволюции было положено не только в трудах Симпсона. Упомянутые авторы не назвали фундаментальные труды Дж. Гексли и И. И. Шмальгаузена.

Причем если в трудах Симпсона проблема надвидовой эволюции преимущественно разрабатывалась на основе синтеза учения о микроэволюции с данными палеонтологии, то Гексли и Шмальгаузен включили морфологический и эмбриологический материал в новый эволюционный синтез. Шмальгаузен также широко использовал данные биогеографии, палеонтологии, геологии и климатологии.

В 1938 г. Шмальгаузен обсудил вопрос о том, как факторы эволюции (модификации, морфозы, мутации, отбор) определяют филогенетические преобразования отдельных органов и эволюцию онтогенезов. В книге 1939 г. Шмальгаузен глубоко проанализировал направления и закономерности эволюционного процесса в тесной связи с его движущими силами.

Труд Гексли «Эволюция. Современный синтез» (Huxley, 1942), в котором обсуждаются подобные вопросы, вышел позднее. В статьях 1940 и 1943 гг. Шмальгаузен рассмотрел вопросы, касающиеся влияния борьбы за существование и естественного отбора на адаптивную радиацию и неравномерность темпов эволюции, а также возможные эволюционные последствия крупных геологических событий. Он убедительно показал, как разнообразные экологические и генетические факторы, а также сама организация особей воздействуют на скорость естественного отбора. В этих статьях по существу обсуждались многие вопросы, которые несколько позднее поднял Симпсон (Simpson, 1944).

Рассмотрим вкратце, как Шмальгаузен решал эти вопросы. Прежде всего он исходил из того, что эволюция есть единый процесс, управляемый естественным отбором. Как уже отмечалось, это было им показано при характеристике творческой роли естественного отбора. Естественный отбор лежит в основе как изменения окраски тела, так и в основе органогенеза (возникновение, например, сердца, глаза, мозга и т. п.). Любая организация (кровеносная система, скелет, легкие и т. п.) является в то же время адаптацией. Шмальгаузен показал, что в процессе прогрессивной эволюции, на базе комбинирования мутаций и отбора благоприятных комбинаций, происходит накопление таких признаков, которые приобретают значение широких адаптаций и из которых формируется то, что обычно называют организацией (1939, с. 76). «Организация всегда характеризуется именно наиболее широкими адаптациями, которые в конкретных видах организмов получают свое специализированное выражение и дополняются рядом индифферентных „признаков“» (там же).

Хотя борьба за существование и естественный отбор лежат в основе любых эволюционных преобразований, в реальных условиях они действуют в разных формах и по-разному взаимодействуют между собой и, следовательно, создают возможность эволюции по многим направлениям (ароморфоз, алломорфоз, гипоморфоз и др.). Во всех трудах по эволюционной теории, анализируя проблему форм борьбы за существование и естественного отбора, Шмальгаузен искал их связь с направлениями, закономерностями и темпами эволюции. В этом сила и особенность его исследований. Это позволяет нам рассмотреть вопросы, касающиеся форм борьбы за существование и естественного отбора в работах Шмальгаузена именно в этом разделе.

Шмальгаузен развил и углубил исследования Дж. Гулика, Л. Плате и других биологов, касающихся классификации форм борьбы за существование, элиминации и естественного отбора. Он поставил вопрос о спе-

цифических чертах эволюции при отборе на плодовитость, на экономичность обмена, на изменение плодовитости и на повышение общей жизнеспособности в разнообразных условиях. Эволюция любой группы организмов определяется всеми формами борьбы за существование и естественного отбора, но их удельный вес, по Шмальгаузену, у разных групп организмов может существенно меняться. Шмальгаузен обосновал положение, что направления и темп эволюции вида во многом определяются его местом в цепях питания, т. е. факторами биогеоценотического порядка. В частности, он сравнил направления и скорость эволюции у организмов, принадлежащих к низшим звеньям пищевой цепи, таких как планктон, бактерии, черви, ракообразные, многие насекомые, с эволюцией хищных птиц и млекопитающих, находящихся на вершине пищевой пирамиды. У организмов, занимающих нижние этажи пирамиды, часто лишенных средств защиты от хищников, преобладает интенсивная конституциональная и прямая межвидовая борьба. При таком характере борьбы за существование происходит, как правило, общая неизбирательная элиминация, и чисто статистически наиболее плодовитые особи будут иметь в этих условиях больше шансов выжить и оставить потомство. Здесь выживаемость скорее зависит от случая, чем от адаптивной ценности организмов. Шмальгаузен предположил, что при подобной ситуации, когда снижается давление отбора, ввиду бесконтрольного накопления мутаций эволюция может идти либо в сторону общей дегенерации, либо, при отборе на максимальную плодовитость, по линии гипер- и гипоморфоза.

Далее, анализируя особенности действия факторов эволюции на птиц и хищных млекопитающих, Шмальгаузен по существу построил модель арогенной эволюции. У этих групп в силу хорошей защищенности наблюдается активная индивидуальная и групповая внутривидовая и межвидовая конкуренция за пищевые ресурсы. Интенсивность элиминации падает, и одновременно возрастает ее избирательный характер. В этих условиях важную роль приобретает активность организмов в овладении жизненными ресурсами.

У птиц и млекопитающих эволюция идет в сторону увеличения продолжительности жизни, падения плодовитости, совершенствования органов чувств, повышения экономичности метаболизма и развития сложных типов поведения.[2] У них открываются возможности для быстрой прогрессивной эволюции. Вместе с тем Шмальгаузен тонко подметил, что в условиях отсутствия давления хищников возрастает вероятность эволюции по пути специализации, прежде всего пищевой. В число обязательных условий прогрессивной эволюции, по Шмальгаузену, входит наличие оптимального размера мобилизационного резерва изменчивости, а также возможности его вскрытия и эффективного использования. Поскольку макроэволюция совершается в масштабах геологического времени, то космические, климатические и геологические процессы, такие как изменение климата, горообразование, трансгрессии и регрессии морей, разделение вод мировых океанов, могут вносить подлинную революцию в мир органических существ. Однако Шмальгаузен был далек от того упрощенного подхода некоторых геологов и палеонтологов, которые видели причины эволюции исключительно в действии мощных абиотических факторов. «Не следует, однако, думать, что само изменение климата ответственно за появление новых форм» (Шмальгаузен, 1943,

[2] Среди современных исследователей большую популярность начинает приобретать концепция r и K-отбора, наиболее четко сформулированная в книге Р. Мак-Артура и Е. Вильсона (McArthur, Wilson, 1967). Совершенно справедливо среди создателей данной концепции упомянут Шмальгаузен (May, 1977).

с. 256). Основными факторами эволюции он считал биотические отношения. Значение же геологических процессов состоит в том, что они способствуют вымиранию одних групп организмов и экологической экспансии других.

Таким образом, идея современного дарвинизма о том, что эволюция в сторону прогресса базировалась на специфическом взаимодействии ныне действующих факторов эволюции в соединении с уникальными событиями прошлого, была воплощена Шмальгаузеном в одну из возможных моделей и, по-видимому, это было сделано впервые в истории науки.

Ряд вопросов, исследованных Шмальгаузеном, носит дискуссионный характер. Так, возможно, он излишне «жестко» связывал отдельные формы борьбы за существование и элиминации с направлениями эволюционного процесса. В последующих работах он отмечал, что не индивидуальный, а групповой отбор имеет ведущее значение для прогрессивной эволюции (см. подробнее: Завадский, 1971, с. 527).

Проблема движущих сил прогрессивной эволюции настолько казалась важной, что Шмальгаузен задумал написать на эту тему книгу под названием «Факторы прогрессивной (ароморфной) эволюции». К сожалению, эта книга осталась незавершенной, но ее конспект был недавно опубликован в сборнике «Закономерности прогрессивной эволюции» (1972). Работу по объединению многих интересных мыслей Шмальгаузена по теории ароморфозов в единое целое еще предстоит выполнить. Можно сказать, что Шмальгаузен был в числе первых, кто превратил постулат о единстве механизмов микро- и макроэволюции в научную концепцию. Поэтому его исследования в этом направлении заслуживают самого серьезного внимания.

УЧЕНИЕ О СТАБИЛИЗИРУЮЩЕМ ОТБОРЕ

Для преодоления существовавшего разрыва между исследованиями причин эволюции и ее закономерностей необходимо было разработать концепции, которые одновременно строились бы на достижениях генетики, экологии, морфологии, эмбриологии и палеонтологии. По существу речь шла о создании более широкого эволюционного синтеза, чем синтеза, который был достигнут развитием популяционной генетики. Поиски в этом направлении велись рядом выдающихся ученых (И. И. Шмальгаузен, Дж. Гексли, Дж. Симпсон, К. Уоддингтон, Б. Ренш). Исключительно плодотворной оказалась концепция стабилизирующего отбора, выдвинутая Шмальгаузеном. Вместе с ним еще с 30-х годов в создании теории стабилизирующего отбора и в экспериментальной проверке механизмов его действия приняли участие ряд советских биологов (Г. Ф. Гаузе, М. М. Камшилов, В. С. Кирпичников, Е. И. Лукин и др.) (подробнее см. гл. 8 и 14).

Основы учения о стабилизирующем отборе впервые были изложены Шмальгаузеном в книге «Организм как целое» (1938), но сам термин и специальный раздел, касающийся стабилизирующего отбора, появились в книге «Пути и закономерности эволюционного процесса» (1939). Книга Шмальгаузена «Факторы эволюции» (1946б) специально посвящена теории стабилизирующего отбора. Правда, в ряде работ эта теория изложена автором в несколько разных редакциях.

Разработка концепции стабилизирующего отбора была направлена Шмальгаузеном на решение проблемы исторических причин эволюции онтогенеза. В этой связи он писал: «Стабилизирующий отбор играет роль основного *интегрирующего фактора*, создающего в процессе эволюции це-

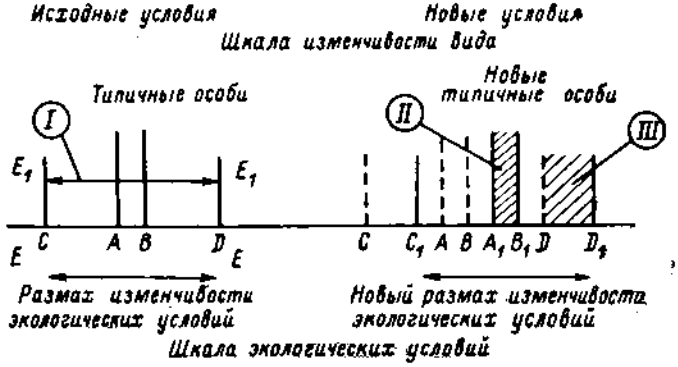


Рис. 1. Соотношение между стабилизирующим и прямым естественным отбором при изменении условий существования (по: Гаузе, 1941).

лостный и относительно автономный механизм наследственности и индивидуального развития» (1941а, с. 308). Решение данной проблемы неизбежно предполагало охват широкого круга микро- и макроэволюционных процессов (рис. 1). Так, важным компонентом теории стабилизирующего отбора стало исследование Шмальгаузеном эволюционных механизмов стабилизации признаков: через прямой отбор на узкую норму реагирования; через замену фенокопии генокопиями. В предшествующей главе было показано, каким образом эти идеи Шмальгаузена получили экспериментальное развитие.

В рамках теории стабилизирующего отбора Шмальгаузен разработал ряд проблем макроэволюции, и в особенности закономерности арогенеза. Это было обусловлено разработкой концепции автономизации индивидуального развития, которая прежде всего связана с идеями о совершенствовании в ходе эволюции корреляционных механизмов, обеспечивающих стабилизацию и надежность морфогенеза, о поддержании постоянства внутренней среды, о сдвигах порогов реагирования, призванных обеспечить защиту жизненно важных процессов, и др. При разработке этих вопросов Шмальгаузену удалось включить в теорию эволюции материалы по физиологическому гомеостазу и гомеорезису, наметить общие эволюционные закономерности в изменениях отношений между типами регуляции (от регуляций как ответа на внешние стимулы через гуморально-эндокринную и нейрорегуляцию к прямому генотипическому детерминированию признаков при мозаичном развитии) и показать возможность их оптимального сочетания.

Бесспорным достижением следует признать разработку концепций о гораздо более высоком филогенетическом консерватизме систем эпигеномных корреляций по сравнению с устойчивостью генотипа. Оказалось, что если в процессе эволюции вырабатывается оптимальный фенотип, неоднократно проверенный на пригодность, то эволюция идет в сторону глубоких преобразований генотипов, обеспечивающих изменения хода онтогенеза в направлении точной и надежной реализации этого фенотипа и его защиты.[3] Значимость этих идей возрастает, так как одной из труднейших проблем современной эволюционной теории остается поиск удовлетво-

[3] Сейчас имеется уже много данных о том, что стабилизирующий отбор, направленный на сохранение фенотипической нормы, непрерывно видоизменяет связь генотип — фенотип. Так, Ю. М. Оленов с сотрудниками (1939) показал, что в популяциях *Drosophila melanogaster* имеется несколько групп неидентичных мутаций, вызывающих очень близкий или даже одинаковый фенотипический эффект.

рительного объяснения несовпадения темпов эволюции на макромолекулярном, генном и фенотипическом уровнях.

Теория стабилизирующего отбора предсказывала, какими путями предшествующая история вида влияет на дальнейшую эволюцию онтогенеза и различных типов корреляций. В этой связи Шмальгаузен обсудил вопросы эволюции доминантности. Он считал, что происхождение доминирования через отбор генов-модификаторов или через отбор главных генов нормального типа нужно рассматривать в единстве с формированием интегрированных систем индивидуального развития, в обычных условиях существования надежно обеспечивающих доминирование «дикого типа».[4] Становится объяснимой и эволюция мутаций в сторону их глубокой рецессивности. Ф. Добржанский (Dobzhansky, 1951) назвал Шмальгаузена в числе основоположников учения об эволюции доминантности.

В целом теория стабилизирующего отбора показала, что знание закономерностей онтогенеза необходимо не только для разработки вопросов макрофилогенеза, но и для познания причин эволюции. Теория стабилизирующего отбора выводила всю проблему онто- и филогенеза на новый уровень познания (Мирзоян, 1974). До создания теории стабилизирующего отбора еще никогда науки, изучающие индивидуальное развитие, так тесно не сближались с исследованиями причин эволюции. В результате были открыты совершенно новые пути и возможности для развития целого комплекса биологических наук.[5]

Открытие того, что естественный отбор действует в разных формах и обладает многими функциями, представляет собой, быть может, самое крупное достижение современного дарвинизма. Не возникает сомнения, что решающий вклад в такое понимание естественного отбора внесла концепция стабилизирующего отбора, во многом разработанная Шмальгаузеном.

КОНЦЕПЦИЯ ЭВОЛЮЦИИ МЕХАНИЗМОВ ЭВОЛЮЦИИ. КИБЕРНЕТИЧЕСКИЕ ВОПРОСЫ ЭВОЛЮЦИИ

Лучшим доказательством того, что Шмальгаузен был далек от идеи механической экстраполяции данных, полученных при изучении микроэволюции, на процесс макроэволюции, служит разработка им вопросов об эволюции механизмов эволюции. Еще в работах начала 40-х годов он обсуждал вопрос об изменении действия различных форм борьбы за существование и естественного отбора. Позднее он писал об изменении интенсивности мутагенеза и способов его включения в эволюционный процесс, о значении возникновения таких новообразований, как мейоз, диплоидность, различные типы корреляций (см. гл. 17). В целом обсуждение Шмальгаузеном вопросов, относящихся к теме «Эволюция эволюции», свидетельствует о его большом чувстве нового в науке, стремлении к постановке проблем, значимость которых во всей полноте обнаружится лишь в будущем.

Крупным событием в науке явилось установление Шмальгаузеном контакта между теорией эволюции и кибернетикой. Переводя на язык кибер-

[4] Е. Форд (Ford, 1971) изучал генетический состав фенотипически неразличимых популяций молл *Triphena comes*, обитающих на островах Шотландии. Было доказано, что популяции отличаются генотипически и их фенотипическое сходство достигается различными генетическими средствами. Удовлетворительное объяснение, по-видимому, заключается в том, что в природных популяциях происходит постоянная перестройка генотипа без видимых фенотипических сдвигов.

[5] Между тем в новейшей исторической сводке по проблеме взаимосвязи онто- и филогенеза (Gould, 1977) не нашлось места для фундаментальных идей Шмальгаузена.

нетики систему понятий современного дарвинизма, Шмальгаузен открыл новые пути для использования математико-логических методов в эволюционной теории. Исследования именно в этом направлении позволили по-новому рассмотреть соотношения между преобразующим и стабилизирующим отбором. Так, им было показано, что направление изменений на популяционном уровне выступает как элемент регуляционного цикла на уровне экосистемы. На основе кибернетических представлений Шмальгаузен приступил к разработке таких важнейших вопросов теории эволюции, как понятия о генотипической и фенотипической информации, о механизмах интеграции биологических систем разных уровней организации, о биогеоценозе как арене эволюционных преобразований, ведущих через механизмы прямой и обратной связи к адаптациогенезу. Все эти вопросы, поставленные Шмальгаузеном, широко обсуждаются в современной литературе (Р. Л. Берг, Ляпунов, 1968; Водопьянов, 1974; Камшилов, 1974; Миклин, 1974; Гиляров, 1976; Смирнов, 1978, и др.).

Именно средства кибернетики позволили Шмальгаузену показать сопряженный характер эволюции в широком смысле слова и по существу одному из первых поставить проблему изучения механизмов эволюции на уровне биогеоценозов. В 50-е годы, когда еще усилия многих ученых были направлены на изучение механизмов действия естественного отбора на популяционном уровне, Шмальгаузен уже предвидел, что в будущем данная проблема во всей полноте должна решаться на уровне биогеоценозов.

КРИТИКА АНТИДАРВИНОВСКИХ ПРЕДСТАВЛЕНИЙ О ПРИЧИНАХ ЭВОЛЮЦИИ

В процессе создания современной эволюционной теории работа по устранению ошибочных концепций была насущно необходимой. Шмальгаузен в ряде работ показал несостоятельность ортогенетических, психоламаркистских взглядов на причины эволюции. Во многих исследованиях он критиковал ошибочность мутационистских гипотез, сводящих причины эволюции к мутагенезу. Особенно большое внимание Шмальгаузен уделил обсуждению гипотез, которые в его время представляли наибольшую опасность для развития дарвинизма — механоламаркизма и псевдодарвинизма.

По инициативе и под руководством Шмальгаузена в феврале 1948 г. в Московском университете состоялась конференция по проблемам дарвинизма. На этой конференции более половины докладов были посвящены критике псевдодарвинистских представлений об отсутствии внутривидовой конкуренции (см.: Галл, 1976).

Вместе с тем Шмальгаузен умел обнаружить в антидарвинизме ценные частные обобщения и смело включал их в канву создаваемого синтеза, как это было сделано, например, с теорией миграции. Не со всеми моментами критических работ Шмальгаузена сейчас можно согласиться. Вызывают, в частности, возражения отождествление неодарвинизма и мутационизма, оценка учения о преадаптации. Но критические оценки различных недарвиновских гипотез эволюции, разбросанные в разных трудах Шмальгаузена, представляют большую научную ценность и должны стать предметом специального исследования.

В заключение следует сказать, что тенденции к синтезу в эволюционной теории свидетельствуют о том, что путь, избранный Шмальгаузеном для объединения классических биологических наук (эволюционная морфология, эмбриология и др.) с новыми (популяционная генетика и экология) и с новейшими (биокибернетика, биогеоценология, молекулярная ге-

нетика) был наиболее продуктивным. Только такая широкая база современного синтеза в эволюционной теории может быть признана соответствующей требованиям науки сегодняшнего дня. Вот почему труды Шмальгаузена остаются в числе основополагающих не только для первой фазы этого синтеза, но и для его второй фазы, начавшей осуществляться в наши дни.

ГЛАВА 16. ДЕСТАБИЛИЗИРУЮЩИЙ ОТБОР

Отбор известен человечеству с незапамятных времен. Он всегда использовался в растениеводстве и животноводстве, а его действие в природе наблюдал каждый натуралист. Ч. Дарвин открыл значение отбора как решающего фактора формообразования в эволюции и селекции, и с тех пор проблема отбора заняла центральное положение в эволюционной теории.

Теория отбора, наполняясь все новым содержанием, обогащаясь фактами, добытыми в экспериментальных исследованиях, в настоящее время чрезвычайно дифференцировалась. Важное место в ней занимает вопрос о формах отбора. Уже Дарвин разделял отбор на естественный и искусственный, подчеркнув, что материалом для его созидательной деятельности служат мелкие наследственные изменения, возникающие главным образом под влиянием измененных условий жизни особей.

В современной эволюционно-генетической литературе проявление естественного отбора, которое исследовал Дарвин, относится обычно к категории движущего или ведущего отбора. В дальнейшем было выделено немало других форм отбора (консервирующий, дизруптивный и др.). Особенное значение имела концепция стабилизирующего отбора, разработанная И. И. Шмальгаузеном. Впервые в теории стабилизирующего отбора биология получила целостную систему представлений об эволюционных силах, формирующих онтогенез и охраняющих нормальный, т. е. оптимально адаптированный в данных условиях жизни, фенотип (см. подробнее гл. 14, 15).

Экспериментальные материалы, полученные нами в многолетнем опыте доместикации серебристо-черных лисиц (*Vulpes fulvus* Desm.), привели к выводу, что отбор в некоторых ситуациях может в кратчайшие сроки вызывать резкое повышение наследственной изменчивости и дестабилизировать сложные системы онтогенеза, сложившиеся в предшествующей эволюции под давлением стабилизирующего отбора. Такой отбор был назван дестабилизирующим (Беляев, 1974).

ГИПОТЕЗА О ВЕДУЩЕЙ РОЛИ ПОВЕДЕНИЯ В ДОМЕСТИКАЦИОННЫХ ПРЕОБРАЗОВАНИЯХ ЖИВОТНЫХ

С точки зрения биолога доместикация представляет собой эксперимент, главный результат которого состоит в громадном повышении темпа формообразования и размаха изменчивости организмов.

Многообразные последствия доместикации, с чрезвычайной полнотой и тщательностью рассмотренные Дарвином (1951), привлекали в дальнейшем внимание многих биологов (Zenner, 1963; Herre, Rohrs, 1973). Широкие исследования по эволюционным аспектам доместикации животных и растений проводились в нашей стране. На основе богатого материала по видовому и сортовому разнообразию культурных растений, собранных во время экспедиций ВИРа в районы древнего земледелия, Н. И. Вавилов (1926) сформулировал теорию центров происхождения культурных расте-

ний. В книге «Селекция как наука» (1934) Вавилов поставил задачу создать теорию эволюции растений и животных в условиях культуры. В этом отношении особенно важны исследования преобразований при переходе диких видов в культурные (Кущов, 1971).

Крупные эволюционные изменения при доместикации животных (общее возрастание изменчивости в результате ускорения мутационного процесса и вскрытия мобилизационного резерва, резкая морфофизиологическая дифференциация, параллелизм морфофизиологических изменений у разных видов и т. д.) описаны в работах С. Н. Боголюбского (1959), С. С. Шварца (1972) и других советских авторов.

Несмотря на обилие фактического материала, приведенного во многих работах, оставался неясным принципиальный вопрос: каковы генетические основы и механизмы доместикационного преобразования признаков и функций, не имеющих наследственного разнообразия у диких видов, вовлеченных в сферу доместикации?

Одним из таких признаков является ритмичность размножения. У диких предков современных домашних животных она характеризуется строгой сезонностью, самки же — представители этих видов — строго моноэстричны. В природе это свойство животных вполне адаптивно; оно сложилось под влиянием стабилизирующего отбора и стало наследственным. В условиях же доместикации это свойство оказалось чрезвычайно быстро реорганизованным. Возникал вопрос, каким образом домашние животные приобрели полиэстричность и способность размножаться практически в любое время года.

Более 25 лет тому назад мною была сформулирована гипотеза, что возможным механизмом реорганизации системы сезонного воспроизведения животных при доместикации послужил отбор животных на доместикационный тип поведения. Животные, поведение которых не допускало их сосуществования с человеком, прямые контакты с ним, жизнь и размножение в контролируемых человеком условиях (например, агрессивные животные или в такой степени стрессируемые, что подавлялась их воспроизводительная функция), устранялись человеком. Следовательно, предполагалось, что в популяциях предков домашних форм еще на первых этапах их доместикации существовало наследственно-детерминированное разнообразие (полиморфизм) по характеру поведения. Опираясь на этот полиморфизм, проявляющийся у животного в форме оборонительного поведения при контакте его с человеком, наш предок периода неолита осуществлял бессознательный отбор животных по их доместикационному поведению.

Предполагалось также, что такая селекция не могла не затронуть функционального состояния гипоталамо-гипофизарного аппарата, регулирующего воспроизводительную функцию. Основанием для такого предположения служили данные о подконтрольности оптико-вегетативной системы млекопитающих высшим отделам мозга, в частности коре. Такие взгляды развивались в отечественной литературе, в особенности Г. И. Маркеловым (1945, 1949).

Сформулированная гипотеза была изложена мною в ряде докладов, сделанных в Московском обществе испытателей природы, в Институте пушного звероводства и т. д., но из-за отсутствия фактических данных она длительное время не публиковалась. Однако в 1954 г. Г. И. Азимов по поводу этой гипотезы писал: «Нужно полагать, что домашние животные потеряли строгую сезонность размножения не только благодаря условиям кормления, но главным образом в связи с изменением их высшей нервной деятельности в процессе приручения (Беляев)» (с. 328).

ЭКСПЕРИМЕНТАЛЬНЫЕ ИССЛЕДОВАНИЯ ДЕСТАБИЛИЗИРУЮЩЕГО ЭФФЕКТА ОТБОРА ПО ПОВЕДЕНИЮ

Первое, что необходимо было исследовать при проверке предложенной гипотезы — выявить наличие генетически детерминированного полиморфизма по характеру оборонительного поведения животных в их контакте с человеком и связь поведения с воспроизводительной функцией. Специальное исследование, проведенное нами (Беляев, Трут, 1964а), на первых этапах работы показало, что в популяциях лисиц, разводимых на фермах экспериментального хозяйства Сибирского отделения АН СССР и не подвергавшихся специальной селекции по поведению, поддерживается определенный полиморфизм в отношении этого признака. У 30% лис было резко выраженное агрессивное отношение к человеку, 20% — трусливое, 40% — агрессивно-трусливое и лишь около 10% обнаруживало спокойно-исследовательскую реакцию, не проявляя к человеку ни злобности, ни трусливости.

Характер оборонительного по отношению к человеку поведения формируется в течение первых 2—2.5 мес жизни и сохраняется у подавляющего большинства животных как устойчивый признак особи. Выяснилось, что разнообразие оборонительного поведения имеет наследственную основу, благодаря этому возможна эффективная селекция по тому или иному характеру поведения. Была обнаружена фенотипическая и генетическая корреляция между характером оборонительного поведения самок и временем их воспроизводительной активности в пределах сезона размножения (Беляев, Трут, 1964б). У самок с относительно спокойным поведением явления активации воспроизводительной функции и спаривания осуществлялись в пределах сезона размножения (конец января—конец марта), раньше, чем у самок других типов поведения. Предполагалось, что благодаря этой корреляции селекция на усиление спокойного поведения может сдвинуть время размножения селекционируемых животных за границу сезона и, возможно, сформировать способность к двукратному размножению, т. е. диэстричность.

Главная задача эксперимента, проводившегося совместно с Л. Н. Трут, состояла в том, чтобы путем селекции лисиц на усиление спокойного по отношению к человеку поведения получить животных, в какой-то степени приближающихся по поведению к домашней собаке. Лисицы оценивались по их реакции на контакт с человеком в раннем возрасте. Для размножения отбирались лисицы, устойчиво проявлявшие спокойное поведение по отношению к человеку, а затем, по мере усиления эффекта селекции, проявляющие активное желание контактировать с ним. Отбор был достаточно жестким; в экспериментальную популяцию вовлекалось не более 15—20% протестированных животных. В эксперименте использовалась гомогенная в отношении поведения система скрещивания в режиме аутбридинга. Для того чтобы исключать вероятность повышения гомозиготности вследствие неконтролируемого инбридинга в экспериментальную популяцию время от времени вводились отобранные по поведению, но не родственные между собой животные из разных ферм, поэтому уровень гомозиготности в селекционируемой группе удерживался в пределах 2—5%. Инбридинг использовался только в специальных случаях для создания линий. Всего протестировано с целью оценки поведения около 10 тыс. лисиц. Степень выражения доместикационного поведения, так же как степень агрессивности лисиц оценивались в баллах (от 1 до 4).

Не имея возможности коснуться генетического анализа поведения, следует отметить, что селекция оказалась вполне эффективной (рис. 1).

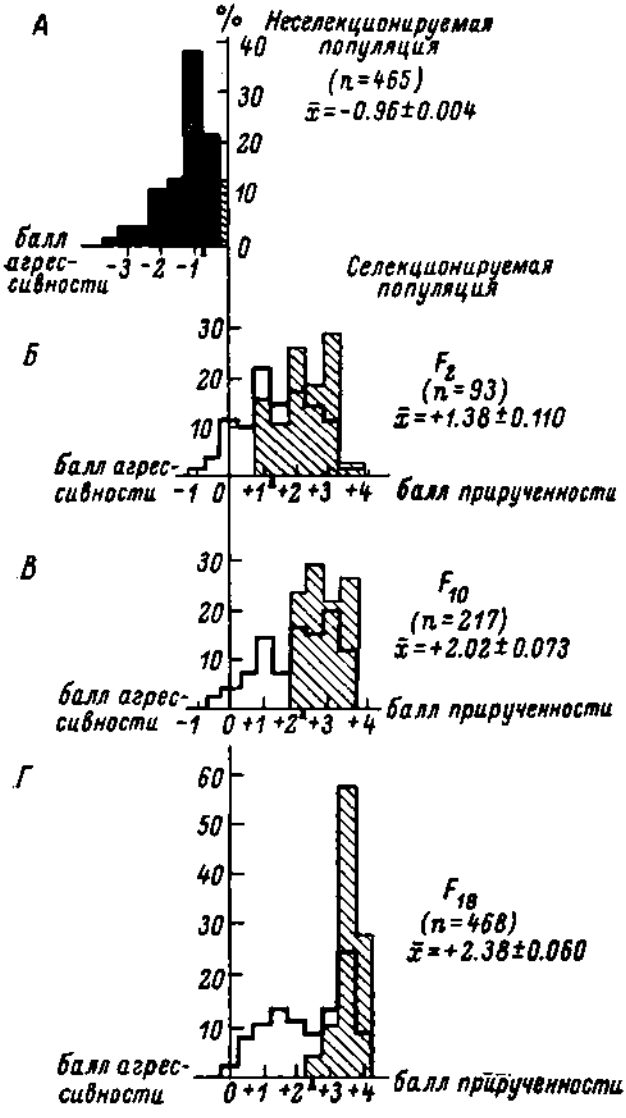


Рис. 1. Распределение лисиц неселекционируемой популяции (*А*) и разных поколений селекции (*Б*, *В*, *Г*).

Заштрихована часть популяции, используемая в качестве исходной (*А*) или для дальнейшей селекции (*Б*, *В*, *Г*). *Стрелкой* показан средний балл поведения: *по оси абсцисс* — балл приручённости (+) или агрессивности (—); *по оси ординат* — число агрессивных или приручённых лисиц, %.

По поведению экспериментальные животные резко отличаются от лисиц, разводимых на обычных фермах, и от исходной популяции. Они не только не боятся человека, но проявляют активно положительную реакцию по отношению к нему, реагируя на свои клички. Такое поведение сформировалось не в результате какой-либо тренировки или дрессировки, а в процессе селекции, т. е. как результат изменения их генотипа. В результате селекции у лисиц возникли и совершенно новые признаки, не свойственные даже самым спокойным животным, разводимым на обычных фермах: подобно собаке, они ищут контакта со знакомым им человеком и стремятся быть около него. У отдельных животных возникла сторожевая

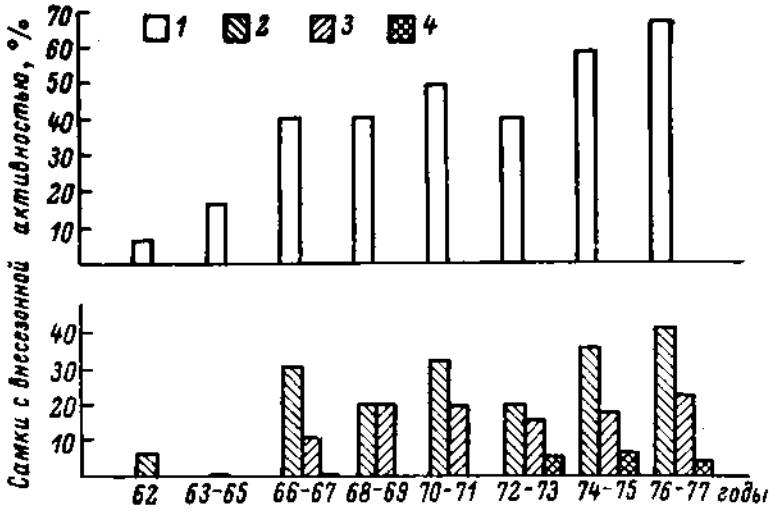


Рис. 2. Динамика внесезонной эстральной активности у ручных лисиц разных лет рождения.

1 — различные стадии эструса; *2* — ранний проэструс; *3* — поздний проэструс; *4* — эструс.

форма поведения, даже голос в моменты эмоционального возбуждения у некоторых, наиболее ручных лисиц сходен с собачьим.

Весь комплекс изменения поведения возник у лисиц не сразу. В генеалогических группах, наиболее продвинутых в отношении поведенческой доместикации, рождаются потомки, которые в условиях содержания в клетках без непосредственных контактов с человеком проявляют признаки поведения, характерного для доместицированных животных.

Как и предполагалось в начале работы, изменение поведения сказалось на воспроизводительной функции животных. Уже у лисиц 1962 г. рождения в пятом поколении отбора по поведению (в октябре—ноябре) была обнаружена активация половой сферы, соответствующая пока лишь начальной стадии проэструса. У лисиц 1963—1965 гг. рождения была зафиксирована значительно более интенсивная активация, соответствующая фазе позднего проэструса, а у самок 1972—1973 гг. рождения отмечена сильная активация, соответствующая или близкая состоянию эструса. Нарастающая по поколениям динамика внесезонной эстральной активности у самок свидетельствует о наследственном характере внесезонной активации их воспроизводительной функции и о возможности ее усиления селекцией (рис. 2).

Изменение воспроизводительной функции у ручных лисиц сказалось в существенном расширении границ сезона размножения. В 1976—1977 гг. у наиболее ручных самок спаривания наблюдались уже 20 декабря — на уровне самого короткого светового дня. Некоторые из этих самок дали приплод и затем вновь спаривались в марте-апреле. Хотя число таких самок в экспериментальной популяции еще невелико (10 животных), однако сам факт реорганизации системы размножения уникален. В совокупности полученные данные говорят о том, что перестройка функции размножения у строго моноэстричных животных (дающих потомство только раз в год) в сторону диэстричности и утрата строгой сезонности размножения осуществляются как коррелированный ответ на селекцию по поведению.

Вместе с тем для многих самок с внесезонной активацией воспроизведения характерны значительные аномалии в размножении в течение есте-

ственного сезона спаривания. От 30 до 40% таких самок в нормальный сезон размножения по разным причинам не дают приплода, либо поедают его.

Таким образом, мы наблюдаем сложное доместикационное изменение системы размножения животных — возникновение диэстричности. Эта перестройка означает не что иное, как дестабилизацию нормальной функции размножения, эволюционно сформировавшейся в качестве важнейшего свойства вида в ходе предшествующей эволюции под действием стабилизирующего отбора.

Селекция по поведению вызвала и некоторые другие — физиологические и морфологические изменения животных, в частности сдвиги в сроках линьки: у ручных лисиц она более растянута во времени. Особенно заметны изменения времени линьки у самок с осенней активацией воспроизведения. У них линька в отчетливой форме начинается уже в январе-феврале, тогда как в норме — не ранее апреля. Здесь мы вновь наблюдаем дестабилизацию важнейшей приспособительной функции животных.

У ручных лисиц в различных не родственных семьях появились совершенно новые морфологические признаки, характерные для некоторых пород собак: положение хвоста, бурые пятна в области ушей, лопаток и на шее, обычное для собачьих щенков положение ушей. Анализ показал, что эти признаки наследуются как рецессивные с неполной пенетрантностью и варьирующей экспрессивностью (см. таблицу).

Интересным доместикационным изменением представляется многократно возникавшая в экспериментальной популяции специфическая пегость, названная нами «звездочка». Она наследуется как неполно доминантный признак с разной степенью фенотипического выражения и с разной частотой проявления гена. Однако гетерозиготные формы хорошо отличаются от гомозиготных. Пегость подобного рода характерна для многих домашних животных, относящихся к разным отрядам.

Характер расщепления в потомстве
гетерогенных и гомогенных скрещиваний аберрантных животных

Самки	Самцы	Общее число потомков	Нормальных (%)	Аберрантных (%)
Нормальные С висячими ушами	С висячими ушами Нормальные	66 28	86.4 89.3	13.6 10.7
	Итого	94	87.2	12.8
С висячими ушами	С висячими ушами	27	51.9	48.1
Нормальные С бурой пегостью	С бурой пегостью Нормальные	14 73	100.0 91.8	— 8.2
	Итого	87	93.1	6.9
С бурой пегостью	С бурой пегостью	24	50.0	50.0
Нормальные С загнутым хвостом	С загнутым хвостом Нормальные	189 52	82.0 80.8	18.0 19.2
	Итого	241	81.7	18.3
С загнутым хвостом	С загнутым хвостом	61	79.7	21.3

Известно, что явления гомологичной изменчивости Вавилов (1922) объяснял мутированием гомологичных генов в пределах близких систематических групп. Правомерность подобного объяснения подтверждена многочисленными фактами, в том числе полученными в исследованиях закономерностей экспериментально-индуцированного мутагенеза у растений (Енкен, 1965).

Однако частота возникновения описанных выше аберрантных форм селекционируемой по поведению популяции равна 10^{-2}—10^{-3}, т. е. она на два-три порядка выше частоты спонтанного мутирования, что заставляет сомневаться в мутационной природе этих аберраций. У некоторых животных одновременно проявляются разные аберрации, что статистически невозможно при мутационной природе этих изменений. Данные показывают, что гомологичная изменчивость в отношении ряда признаков и функций возникла в процессе отбора животных по характеру оборонительного поведения, т. е. в той эволюционной ситуации, которая, несомненно, была характерна для всех без исключения видов животных, вовлекаемых человеком в сферу доместикации. Приходится поэтому полагать, что в самой природе такого отбора содержится нечто такое, что порождает высокий темп изменчивости, в частности гомологичной изменчивости в том смысле, как ее понимал Вавилов.

РОЛЬ НЕЙРОГУМОРАЛЬНОЙ СИСТЕМЫ В ПРОЦЕССАХ ДЕСТАБИЛИЗАЦИИ

Причины темпа и характера наблюдаемой изменчивости надо искать в специфике той функциональной системы, которая непосредственно стала объектом отбора и состояние которой служило главным критерием селекции животных на самых первых этапах их доместикации.

Из-за весьма сложной морфофункциональной связи между нервной и эндокринной системой отбор животных по поведению может автоматически изменить их гормональный статус либо затронуть рецепторную систему тех или иных клеток, а следовательно, и специфику их биохимической, прежде всего ферментативной, активности со всеми вытекающими отсюда последствиями для процессов онтогенеза. Нейрогуморальная система у высших позвоночных, а у млекопитающих в особенности, играет ключевую роль в регуляции онтогенеза. Это связано с тем, что гормоны служат важнейшими регуляторами функции генетического аппарата — индукторами биохимической активности генов и синтеза ферментов.

Эти соображения послужили основой для серии проведенных в нашем Институте исследований гормональной системы у лисиц, селекционируемых на доместикационный эффект поведения и не селекционируемых по этому признаку (Трут и др., 1972). Было установлено, что у самок и самцов, селекционируемых по поведению, уровень гормонов надпочечника — 11-оксикортикостероидов в периферической крови достоверно отличается от неселекционируемых контрольных (рис. 3). При этом выяснилось, что селекция на доместикационный эффект поведения серьезно затронула не только собственно секреторную активность надпочечника, но и его морфологическую структуру (Колаева и др., 1975). В целом эти факты свидетельствуют о том, что процесс поведенческой селекции привел к серьезным изменениям всей гипоталамо-гипофизарно-надпочечниковой системы у доместицированных лисиц. Изменилось и содержание секретируемых яичниками половых стероидных гормонов: эстрадиала и прогестерона (Осадчук и др., 1978). Существенно то, что уровень обоих гормонов у ручных самок в первые дни беременности выше, чем у неручных. Поскольку гормоны играют важнейшую роль в процессах имплантации и

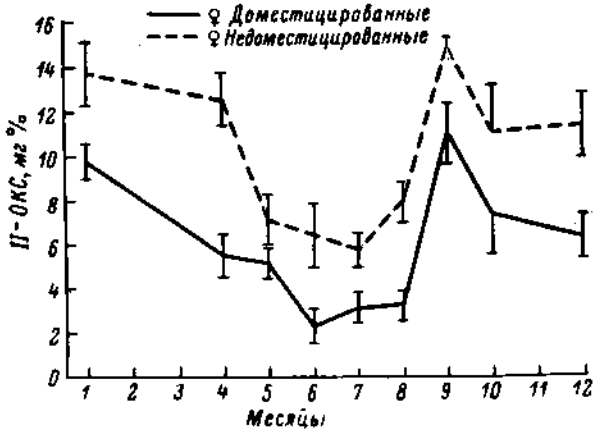


Рис. 3. Сезонная динамика 11 ОКС у ручных и не ручных лисиц.

в регуляции эмбриональной смертности, это хорошо объясняет повышенную плодовитость ручных самок по сравнению с неручными.

Наиболее значительным оказался тот факт, что у ручных лисиц в сравнении с неручными обнаружены статистически достоверные изменения в некоторых нейрохимических характеристиках мозга, в частности в гипоталамусе, среднем мозге и в гиппокампе (Попова и др., 1975). Содержание медиатора мозга — серотонина и его метаболита 5-оксииндолуксусной кислоты — у ручных лисиц оказалось выше, чем у неручных. Этот факт хорошо согласуется с характером поведения доместицированных лисиц, так как известно ингибирующее влияние серотонина на некоторые виды агрессивности; с другой стороны, он указывает на причины изменения центрально-нервной регуляции гипоталамо-гипофизарно-надпочечниковой и гипоталамо-гипофизарно-половой системы, так как именно серотонин играет важную роль в этом процессе. Таким образом, исследования показали, что селекция на доместикационный тип поведения серьезно перестраивает как центральные, так и периферические звенья нейроэндокринной регуляции онтогенеза.

Такая перестройка у лисиц идет, конечно, в том же направлении, что и у давно одомашненных видов животных, поскольку и у последних на первых этапах доместикации под давлением отбора по поведению оказалась та же самая регуляционная система онтогенеза.

Эти факты хорошо объясняют возникновение у доместицированных лисиц гомологичных изменений в системе воспроизведения и линьки и появление описанных выше морфологических изменений, возникающих с высокой частотой. Поскольку гормоны участвуют в регуляции функциональной активности гена, можно себе представить, что измененный гормональный баланс привел к активации ранее функционально не активных, как бы молчащих, или «спящих», гомологичных генов, что вызвало целый комплекс гомологичных же морфологических изменений у доместицируемых лисиц.

Факт функциональной экспрессии или репрессии генов в онтогенезе под влиянием различных метаболитов, в том числе и гормонов, можно считать установленным, эволюционное же его значение менее ясно. Хотя идея о возможной роли активации и инактивации генов в эволюции высказывалась в общей форме разными авторами, например Э. Цукеркандлем и Л. Полингом (1964), однако проблема еще ждет экспериментальной разработки.

В этой связи представляет интерес характер наследования упоминавшейся выше пегости «звездочка». Анализ расщепления при скрещивании гетерозигот по этому гену ясно демонстрирует недостаток гомозиготного класса при точном соблюдении расщепления 3 : 1, за счет избытка фенотипически гетерозиготных форм. Специальное исследование показало, что этот факт не может быть объяснен смертностью эмбрионов гомозиготного класса. Совокупность полученных в этой работе данных дает основание допустить, что у части гомозигот один из двух гомологичных мутантных генов, детерминирующих этот признак, функционально не активен и это ведет к тому, что гомозиготные формы проявляют себя как гетерозиготные (Беляев и др., 1979б).

Стремление углубить наши знания по этой принципиально важной генетико-эволюционной проблеме привело нас к постановке сходных по замыслу экспериментов на гене Fused, вызывающем искривление хвоста у домовой мыши (Беляев и др., 1979а). С использованием тесно сцепленного с геном Fused рецессивного маркера tf удалось показать, что примерно в 6% случаев происходит инактивация изучаемого гена, устойчиво наследуемая в ряду поколений. Обратная активация обнаруживается с частотой, близкой к 1%. Установлено также, что поведение гена Fused в сильной степени зависит от генотипической среды. Частота его проявления у гибридов первого поколения от скрещивания линий гомозиготных по гену Fused с дикими составляла 63% в отличие от 9% в скрещиваниях с линейными. Нельзя не отметить, что различия в уровне ряда ключевых гормонов, в том числе и глюкокортикоидов, у диких и лабораторных мышей довольно резки, что может быть тесно связано с проявлением гена и вероятностью его наследуемой инактивации. Процесс активации и инактивации генов, следовательно, может стимулироваться эволюционными событиями, приводящими к существенному изменению внутриклеточного метаболизма.

Важной причиной гомологичной изменчивости домашних животных является отбор по поведению, вызвавший у всех видов млекопитающих, включенных в сферу доместикации, однонаправленное смещение гормонального баланса и как результат этого — перестройку корреляционных систем организмов и активацию функционально не активных, молчащих, или «спящих», генов. Этим можно объяснить большой размах и темп наследственной изменчивости при доместикации.

Конечно, нельзя отрицать вклад мутационного процесса в явление гомологичной изменчивости. Элементарные генетические механизмы, в том числе дрейф генов со всеми его последствиями, также играют большую роль в возрастании изменчивости при доместикации. Однако ключевым механизмом доместикации и возникновения гомологичной изменчивости у животных приходится считать все же отбор и, очевидно, явления эпигеномного наследования.

МЕХАНИЗМЫ ДЕЙСТВИЯ ДЕСТАБИЛИЗИРУЮЩЕГО ОТБОРА В ЭВОЛЮЦИИ

Для характеристики отбора наиболее существен формообразовательный (морфофизиологический) эффект его действия, т. е. последствия для эволюционной судьбы популяций и видов.

И. И. Шмальгаузен второе издание «Факторов эволюции» закончил следующими словами: «В заключение я хочу отметить, что стабилизирующий отбор в его конкретном проявлении не является обособленной формой отбора. Правильнее было бы говорить о движущем и стабилизирующем эффекте (разрядка моя, — *Д. Б.*) единого процесса естественного отбора» (1968, с. 410).

Если оценить исследованный в нашей модели отбор по поведению по его эффекту на онтогенез и изменчивость, нетрудно видеть, что он, будучи формально движущим отбором (отбор по поведению), по существу ведет к резкой дестабилизации корреляционных систем развития и к сильнейшему повышению изменчивости. Дестабилизирующий отбор в кратчайшие сроки ломает систему онтогенетической регуляции признаков и функций, сложившихся под действием стабилизирующего отбора, и порождает громадный размах изменчивости. Изменчивость, вызванная дестабилизирующим отбором, становится тем материалом, на основе которого в дальнейшем осуществляются другие эффекты отбора — движущий и стабилизирующий. Следовательно, дестабилизирующий отбор — важный фактор эволюции, в громадной степени ускоряющий ее темпы.

Отбор становится дестабилизирующим, когда под его давление непосредственно или опосредованно попадают системы нейроэндокринной регуляции онтогенеза. А это случается, по-видимому, всегда, когда в среде появляются новые, не освоенные видом стрессорные факторы или когда большого напряжения и силы достигают уже освоенные видом стрессоры. При доместикации отбор приобрел дестабилизирующий эффект именно потому, что доместицируемые виды в условиях неволи столкнулись с целым комплексом принципиально новых стрессирующих факторов, главным из которых был, конечно, сам человек. Дестабилизирующий эффект отбора проявляется, по-видимому, с особенной силой в экстремальных экологических ситуациях, при сильных давлениях стресса, особенно при смене среды, а не просто смены экологических ниш в пределах среды, т. е. именно в те моменты, когда наблюдается особенно большое ускорение темпов эволюции.

Нет сомнения, что открытое Селье явление стресса как неспецифического напряжения организма носит адаптационный характер. Недлительное состояние стресса или кратковременные, но сверхсильные раздражители приводят не просто к напряжению, которое в сущности является нормой самой жизни, но к перенапряжению, под влиянием которого развиваются многообразные формы патологии, иногда ведущие к гибели организма. Проблеме физиологии стресса и механизмам его осуществления посвящена огромная литература. Однако до сих пор еще мало известно о генетической основе реакций на психоэмоциональный стресс, о генетической детерминированности стрессируемости или стрессоустойчивости организмов. Между тем этот вопрос чрезвычайно важен для понимания роли стресса в определении векторов отбора и в эволюционном процессе. Таким образом, концепция дестабилизирующего отбора поставила новую научную проблему — проблему эволюционной роли стресса и генетических основ стрессоустойчивости животных.

Исследования по этой проблеме, проведенные на модельных популяциях мышей и крыс, вскрыли новые факты. Наиболее существенным и новым было установление того факта, что стрессирующие воздействия могут выступать в роли фактора, усиливающего проявление генетического разнообразия в популяции по ряду признаков, и, следовательно, способствовать ускорению эволюционных преобразований и эволюционной дивергенции популяций. Этот вывод был получен при сравнении результатов генетического анализа признаков стрессоустойчивости на двух совершенно идентичных по генетическому составу популяциях мышей, одна из которых подвергалась длительному действию психоэмоционального стресса, а другая содержалась в свободных от стресса условиях. В контрольной популяции мышей всего 7% фенотипического разнообразия по относительному весу надпочечников было обусловлено генетической изменчивостью. В стрессируемой популяции этот показатель достигает 29%. Доля

генетической вариансы в фенотипической дисперсии по уровню 11-оксикортикостероидов в крови возрастала в условиях стресса в шесть раз. Аналогичные результаты были получены для ряда других признаков популяции крыс (Бородин и др., 1976; Шюлер и др., 1976; Беляев и др., 1977; Маркель, Бородин, 1978). Это говорит о важной роли стресса как фактора, вскрывающего генотипическое разнообразие популяции животных. Есть основания предполагать, что стресс может способствовать увеличению генотипического разнообразия популяции, не только приводя к выявлению скрытой генетической вариации, но и оказывая прямое воздействие на генетический материал.

Было показано, что стрессирующие воздействия могут провоцировать увеличение частоты кроссинговера у мышей (Бородин, Беляев, 1980). В потомстве самцов, гетерозиготных по сцепленным маркерам Ra (Ragged) и a (agouti), во второй хромосоме частота рекомбинации между ними возрастает при стрессе в период гаметогенеза с 24 до 31% ($P>0.99$). Такое значительное увеличение частоты рекомбинаций в ответ на стресс несомненно вносит свой вклад в наследственную изменчивость. Таким образом, стресс при известном напряжении стрессирующего агента вскрывает новые, еще не использованные отбором пласты наследственного разнообразия животных, а следовательно, открывает новые возможности для деятельности отбора. Самым важным признаком, определяющим приспособленность и эволюционную судьбу организмов, является в итоге их жизнеспособность и плодовитость. Исследование плодовитости мышей показало совершенно различное влияние разных генных систем на элементы плодовитости животных, содержавшихся в условиях относительной нормы и в иммобилизационно-популяционном стрессе. При изучении эмбриональной смертности у мышей выяснилось, что у интактных животных эмбриональные потери распределены по генотипам случайно, достоверного влияния генотипа здесь не обнаруживается. В стрессируемой же группе выявлено явное преимущество гетерозигот перед гомозиготами и, что особенно интересно, — преимущество потомков резистентных к стрессу линий перед потомками высокострессируемых линий. Важно отметить, что ранги приспособленности генотипов существенно меняются при переходе от нормальных условий существования к стрессирующим. Те генотипы, которые наиболее плодовиты в нормальных условиях, в стрессирующей обстановке приносят значительно меньше потомства, чем менее плодовитые, но более резистентные к стрессорам генотипы.

Уровень стрессируемости становится одной из важнейших характеристик приспособленности. Состояние известной стрессируемости организмов есть условие самой жизни, и естественный отбор (в его стабилизирующей форме) сформировал онтогенетические системы оптимального реагирования на нормальное давление стресса. Однако в жизни популяции или вида возникают такие ситуации, когда давление разнообразных стрессирующих агентов значительно усиливается и, естественно, в таких условиях преимущества в борьбе за жизнь приобретают более стрессоустойчивые формы. Тем самым возникает новый вектор отбора. Важно то, что отбор на стрессоустойчивость вовлекает в сферу своего влияния, как было показано нами выше, генетические системы. Они контролируют коренные нейроэндокринные механизмы онтогенеза целостного организма, значение которых для всех процессов развития, включая регуляцию активности генетического аппарата, процессов синтеза ферментов, частоты рекомбинации и, возможно, темпов мутирования, становится все более очевидным. В этом смысле отбор на стрессируемость или стрессоустойчивость по своим последствиям коренным образом отличается от от-

бора по признакам, развитие которых контролируется отдельными генами с ограниченным полем фенотипического действия.

Таким образом, отбор по степени реактивности изменяет установившиеся в предшествующей эволюции уровни нейроэндокринной регуляции. Следствием этого является большая или меньшая дестабилизация систем индивидуального развития на каком-то этапе эволюционной жизни вида или популяции. Сам отбор по степени реактивности, будучи по форме движущим, по своему существу и последствиям для процессов онтогенеза, т. е. по своему эффекту, становится дестабилизирующим отбором.

Можно думать, что стресс служит важнейшим модусом эволюции, ее фактором. Возможно, в наше время, когда давление стресса на все формы живых существ непрерывно повышается, он может вызвать дестабилизирующие эффекты отбора. Стресс как фактор наследственной изменчивости может коснуться и самого человека, ибо как бы люди ни пытались избавиться или оградить себя от все возрастающих разнообразных стрессирующих факторов, сделать это невозможно. Надо ясно представлять себе, что, будучи важным фактором прогрессивной эволюции, стресс при сверхсильных нагрузках может привести к разнообразным, в том числе и неблагоприятным, последствиям в отношении изменчивости и формирования новых векторов отбора.

ГЛАВА 17. ЭВОЛЮЦИЯ ДВИЖУЩИХ СИЛ ЭВОЛЮЦИИ

В современной эволюционной теории накапливается все больше фактов, свидетельствующих об эволюции движущих сил эволюции с повышением уровня организации эволюирующих организмов, выработкой сложной и высоко интегрированной системы внутривидовых и биоценотических отношений, усложнением структуры биосферы и ее трофических и энергетических связей. В ходе эволюции органического мира происходили существенные изменения генетических систем, появлялись качественно новые формы мутагенеза, менявшие взаимоотношения между мутагенезом и естественным отбором, возникали новые изолирующие механизмы, специфические формы действия естественного отбора и борьбы за существование. В связи с этим одной из важнейших задач современной эволюционной теории является формирование исторического подхода к изучению каузальных основ и закономерностей эволюции и исследование особенностей движущих сил эволюции на разных этапах развития жизни и в различных крупных таксономических единицах.

ОСНОВНЫЕ НАПРАВЛЕНИЯ В РАЗРАБОТКЕ ПРОБЛЕМЫ «ЭВОЛЮЦИЯ ЭВОЛЮЦИИ»

Первые гипотезы эволюции, основанные на постулате об изменяемости движущих сил эволюции, относятся к прошлому веку. Такая гипотеза составляла существенную часть эволюционных воззрений Ж.-Б. Ламарка (1809). Он считал, что с усложнением организации изменяются и сами законы приспособительной эволюции. У истоков жизни — это прямое формообразующее действие физической энергии, у растений и низших животных — изменение питания и морфогенная роль внешних условий, у высших — потребность, привычка, воля. Как показало дальнейшее развитие науки, постулированные Ламарком факторы эволюции в природе не су-

ществуют. Вместе с тем идея Ламарка о том, что возникающие в процессе эволюции крупные новшества в организации индивида сами становятся новыми факторами эволюции или по крайней мере модифицируют ранее действующие, в методологическом отношении заслуживает внимания, хотя и базируется на неверном фактическом обосновании.

Как известно, в основу теории Ч. Дарвина был положен униформистский принцип постоянства факторов и законов природы, который Дарвин подтвердил, показав универсальный характер борьбы за существование и естественного отбора как главных причин эволюции, действующих на всех этапах исторического развития живого и у всех групп организмов. Дарвин привел также ряд фактов о появлении в процессе эволюции новых форм борьбы за существование, отбора (взаимопомощь и групповой отбор у высших животных, половой отбор у животных со сложными формами поведения, искусственный отбор в практической деятельности человека). Он отмечал, что в зависимости от условий существования и уровня организации животных и растений изменяется размах изменчивости, интенсивность борьбы за существование и естественного отбора (Дарвин, 1939, с. 324—326, 344—346, 347, 539 и др.). Все это свидетельствовало о том, что в процессе эволюции изменяются не только организмы и таксоны, но модифицируется и преобразуется даже основной закон эволюции — естественный отбор.

В дальнейшем идея об историческом характере факторов и закономерностей эволюции высказывалась Г. Спенсером (Spencer, 1864), который решение проблемы «эволюции эволюции» искал на путях эклектического сочетания дарвиновского учения о естественном отборе с идеями «прямого уравновешивания» и «наследования приобретаемых признаков». Спенсер считал, что в ходе прогрессивной эволюции качественно изменялись функции естественного отбора: он постепенно переставал быть движущей силой эволюции и превращался в элиминирующий механизм (консервативный фактор), основная роль которого сводилась к поддержанию общей жизнеспособности организмов путем устранения нежизнеспособных особей. Творческая же роль постепенно полностью перешла к наследованию приобретенных признаков. Эта попытка связать ценную мысль об эволюции самих факторов и законов эволюции с ошибочными идеями механоламаркизма обесценила научную значимость гипотезы Спенсера.

Столь же неудачными оказались многочисленные попытки решения данной проблемы с позиций неокатастрофизма, постулирующего представления о внезапных фронтальных заменах ранее действующих факторов и движущих сил эволюции принципиально иными (Süess, 1863; Соболев, 1924; Schindewolf, 1950, и др.). В работах сторонников неокатастрофизма исторический процесс рассматривался как смена периодов постепенных эволюционных преобразований пароксизмами, после которых открывается новый этап постепенного преобразования органических форм на основе новых законов. Подобная трактовка каузальных основ эволюции нарушала принципы преемственности и единства прерывистости и непрерывности развития и закрывала путь к познанию движущих сил эволюции, действовавших в геологическом прошлом. Ее авторы стремились отказаться от актуалистического метода, открывая тем самым простор для разнообразных спекулятивных построений.

В целом же высказанная еще в прошлом веке плодотворная идея о постепенном изменении в процессе эволюции ее собственных факторов и закономерностей долгое время оставалась вне поля зрения биологов. Это объясняется, видимо, прежде всего состоянием эволюционной теории, главная задача которой до недавнего времени заключалась в теоретической разработке представлений об общих законах развития живой природы.

Естественно, что пока усилия сторонников дарвинизма сосредоточивались на доказательстве самого факта существования естественного отбора, на анализе его наиболее универсальных функций, задача изучения особенностей действия отбора у разных таксонов, в различных экологических условиях и тем более в разные геологические периоды отходила на второй план. Вместе с тем в результате эволюционных исследований над различными организмами постепенно накапливались данные об изменениях интенсивности действия отдельных факторов эволюции и о существенных различиях в их взаимодействиях в процессах видообразования. Все это побуждало биологов к обсуждению проблемы эволюции факторов и закономерностей эволюции. Можно выделить три направления в ее решении.

1. Некоторые эволюционисты видели это решение в объединении мехаоламаркистских и дарвиновских принципов. По существу, повторяя ошибку Спенсера, они полагали, что естественный отбор и прямое приспособление являются объективными законами эволюции, но каждый из них действует на различных ее этапах и у различных таксонов. Это направление получило довольно широкое развитие в нашей стране в период острых дискуссий между сторонниками дарвинизма и механоламаркизма в 20—30-е годы. Эклектически соединяя принципы ламаркизма с дарвинизмом, сторонники этого направления (Дучинский, 1928; П. Серебровский, 1934; Машталер, 1938, 1940) выдавали подобные попытки за конкретное применение закона единства противоположностей. Их работы страдали ошибочностью большинства теоретических положений, произвольностью в подборе и истолковании фактического материала. Немало в них было фактических ошибок и декларативных положений (см. подробнее: Завадский, Колчинский, 1977). Они сыграли скорее отрицательную, чем положительную роль в разработке рассматриваемой проблемы, дискредитируя саму идею об изменяемости факторов и закономерностей эволюции. Мы не будем останавливаться на этих работах подробнее.

2. Для второго направления в решении проблемы «эволюции эволюции» характерно стремление объединить элементы сальтационизма и селекционизма. Принималось, что макромутации и естественный отбор действовали на различных этапах эволюции. Подобные взгляды были высказаны в работах Р. Маттея (Matthey, 1954) и Дж. Броу (Brough, 1958). Однако они не получили поддержки у советских биологов.

3. В рамках третьего направления эта проблема разрабатывалась с позиций последовательного дарвинизма, т. е. естественный отбор признавался главным законом эволюции, действующим на всех этапах исторического развития живого и у всех организмов. При этом одна часть исследователей основное внимание уделяла эволюции генетических факторов. Этот подход получил свое развитие с 30-х годов, т. е. в период интенсивных популяционно-генетических исследований, в работах советских и зарубежных генетиков С. М. Гершензона, Н. П. Дубинина, А. А. Малиновского, Ю. М. Оленова, К. Дарлингтона, М. Демерепа, Ф. Добржанского, А. Стертеванта, А. Шелла. Другие ученые также решали эту проблему с позиций последовательного дарвинизма, но смотрели на нее шире, ставя вопрос об изменениях самых общих законов органической эволюции — естественного отбора и борьбы за существование — в результате преобразования отдельных факторов эволюции и способов взаимодействия между ними. Этот подход стал формироваться в период создания синтетической теории эволюции. Его сторонниками были преимущественно советские ученые — В. И. Кремянский, С. А. Северцов, А. А. Парамонов, С. С. Шварц, И. И. Шмальгаузен, Г. А. Шмидт. Среди зарубежных ученых такой позиции придерживались Дж. Гексли, Э. Майр, Б. Ренш и др. И наконец, ряд авторов считали необходимым создание частных теорий

эволюции, изучавших особенности действия общих факторов и законов эволюции у прокариотов, простейших, высших растений и т. д. В нашей стране особенно значимые успехи в формировании частных теорий эволюции достигнуты в протистологии (В. А. Догель, Ю. И. Полянский, И. Б. Райков и др.). Немало материалов для создания такой теории накоплено уже и в ботанике.

Рассмотрим подробнее работы, выполненные в рамках третьего направления.

ИССЛЕДОВАНИЕ ЭВОЛЮЦИИ ГЕНЕТИЧЕСКИХ ФАКТОРОВ

Эволюционная генетика оказалась единственной отраслью биологии, в которой последовательно разрабатывался вопрос об эволюции самих факторов эволюции. Если в начале нашего века генетика строилась на представлениях о постоянстве главных свойств аппарата наследственности и мутационной изменчивости, то уже в 20-е годы эти представления были поколеблены. Вначале это были факты изменяемости гена (рентгено- и хемомутаций), изменяемости его проявлений в зависимости от генотипической среды (эффект положения), изменяемости хромосом и геномов (см. подробнее гл. 4, 5). Вскоре появились данные, позволившие приступить к сравнению аппаратов наследственности у представителей различных типов и царств. В результате было показано, что в процессе прогрессивной эволюции существенно изменялись темп и формы мутационной изменчивости, аппарат наследственности, а также общее строение генетических систем.

Теоретические положения о том, что мутабильность является важнейшим адаптивным признаком вида, контролируемым отбором, были высказаны С. С. Четвериковым (1926) и Н. П. Дубининым (1932, 1940) и экспериментально подкреплены многими генетиками. Так, Н. В. Тимофеев-Ресовский (1932) установил, что обитающие в Северной Америке и в Европе популяции *Drosophila melanogaster* различаются по частоте мутирования одного и того же локуса. Воздействуя одинаковой дозой рентгеновских лучей на лабораторные линии дрозофилы различного географического происхождения, Н. В. Дубовский (1935) выявил существенные различия в количестве появляющихся летальных и полулетальных мутаций, что говорило о наследственно закрепленных различиях в темпах мутирования. Об этом же свидетельствовали и результаты сравнительного анализа природных популяций дрозофил, выявившего существование высокомутабильных и низкомутабильных рас, а также широкий диапазон частот изменчивости разных генов, т. е. дифференциальную мутабильность по разным локусам (Тиняков, 1939; Олепов, Хармац, 1939, и др.). Были показаны также и различные способы генетического контроля над мутабильностью (путем отбора наиболее устойчивых аллелей или путем отбора генов — модификаторов мутабильности).

Основной чертой в эволюции мутабильности большинством генетиков считалось ее неуклонное снижение. В связи с этим эволюция доминантности нормальных аллелей и возникновение генов-модификаторов, блокирующих мутационный процесс, оценивались как специальные механизмы, появившиеся в ходе прогрессивной эволюции, функция которых заключалась в стабилизации генотипа и в защите его от вредящего действия большинства мутаций (Шапиро, 1938; Камшилов, 1939б; Шапиро, Игнатьев, 1945, и др.). Вместе с тем отмечалось, что снижение мутабильности могло идти лишь до определенного предела, поскольку чрезмерная стабилизация генотипа означала бы потерю популяцией эволюционной пластичности. В свете современных знаний о генах-мутаторах и генах-антимутаторах

(М. Грин, П. Ивес, Дж. Спейер, Дж. Драке, М. Эспозито и др.) стало ясно, что эволюция темпов мутирования у каждого вида идет до некоторого оптимального уровня, который не может оказаться минимально низким. Контроль естественного отбора над амплитудой и характером генотипической и фенотипической изменчивости, существенные изменения в системе факторов эволюции под влиянием перестроек взаимоотношений между отбором и изменчивостью обсуждались в работах В. С. Кирпичникова (1935), Е. И. Лукина (1936а) и Ю. М. Оленова (1946).

Позднее было доказано, что контроль над мутабильностью организмов осуществляется целой системой внутриклеточных химических соединений, выступающих как мутагенные и антимутагенные факторы (Дубинин, Щербаков, 1964; Винклер, Смыслова, 1967; Щербаков, 1968, и др.). В результате обобщения новейших данных об эволюции мутабильности в обзорах С. В. Каменевой (1976) и А. Н. Лучника (1978) были выделены главные молекулярные механизмы контроля темпов спонтанного мутирования. При репликации этот контроль осуществляется путем регулирования точности работы ферментов репликативного комплекса, ДНК-полимеразы или же синтеза предшественников ДНК. В процессах же репарации регулируется степень ошибочности ферментов репараций спонтанных повреждений в ДНК.

С изучением эволюции мутабильности были связаны работы по эволюции генетического полиморфизма популяции. Были установлены механизмы вплавания в генетическую систему популяций леталей и семилеталей на основе селективных преимуществ гетерозигот и т. д. Высказанное в 1926 г. Четвериковым предположение о большой генотипической гетерогенности природных популяций было затем подтверждено многочисленными экспериментальными работами, показавшими, что природные популяции дрозофил буквально насыщены летальными, семилетальными и физиологическими мутациями (Р. Мазинг, 1939; Муретов, 1939). Изучение эволюционного значения гетерогенности популяций и механизма селективного поддержания ее оптимального уровня привело к формированию представлений о «мобилизационном резерве» наследственной изменчивости у организмов с половым способом размножения и автономным онтогенезом (Гершензон, 1941а). При этом отмечалось, что создание резерва наследственной изменчивости стало возможным только после появления диплоидности и становления механизмов доминантности.

Наряду с изучением мутабильности и генетического полиморфизма как адаптивных признаков вида разрабатывались и представления об адаптивном значении особенностей аппарата наследственности. Так, Н. И. Шапиро (1938) рассматривал формирование хромосомного аппарата наследственности, полигенности большинства признаков организма и т. д. как важнейшие адаптивные новообразования.

Оригинальная гипотеза об эволюции наследственности и изменчивости была высказана Малиновским (1941), который полагал, что если бы на заре жизни существовала «слитная» наследственность, то она под действием отбора должна была превратиться в дискретную, так как «некорпускулярные» виды не могли бы соревноваться с видами, которые обладают корпускулярной наследственностью. Как отмечал автор, эволюция путем отбора наиболее эффективно могла происходить лишь при наличии способности перекомбинирования признаков, т. е. на основе дискретной наследственности. В процессе эволюции отбор шел не столько на достижение дискретной наследственности, сколько на выработку оптимального взаимодействия между корпускулярностью и плейотропностью генов. Малиновский доказал также, что линейное расположение генов в хромосомах и кроссинговер имели значение кардинальных адаптаций.

Представления о мутабильности как адаптивном признаке вида, о выработке в ходе прогрессивной эволюции аппарата наследственности, обеспечивающего оптимальное соотношение между мутационным процессом и устойчивостью фенотипа, о возникновении у диплоидных организмов с половым способом размножения мобилизационного резерва и т. д. были фактически обоснованными попытками исторической трактовки генетических факторов эволюции. Было показано, что они являются результатами эволюционного процесса.

Данные сравнительных исследований генетических систем у вирусов, бактерий, простейших, многоклеточных животных и растений стали основой для разработки гипотез об эволюции генетических систем. Начатые в 30-х годах Шеллом (Shull, 1936), Дарлингтоном (Darlington, 1939) исследования по эволюции генетических систем в дальнейшем были продолжены в работах ряда советских ученых (Оленов, 1961, 1965; Дубинин, 1966; Поляпский, 1967, и др.).

С позиции учения об естественном отборе Оленов (1961, 1965) стремился объяснить локализацию функций наследственной информации в ядерной ДНК, падение роли цитоплазматической наследственности в ходе прогрессивной эволюции, возникновение хромосомного аппарата и соответственно механизма митоза, линейного расположения генетического материала в хромосомах и т. д. Согласно этой гипотезе, на начальных этапах эволюции носителями наследственной информации были рибонуклеинопротеидные комплексы, рассеянные по «бесклеточному» организму. В дальнейшем функцию наследственной информации стали выполнять дезоксирибонуклеопротеиды, появление которых Оленов считал надстройкой над ранее существующей структурой. Несоответствие в темпах размножения этих цитоплазматических компонентов наследственности приводило нередко к потере жизненно важных структур организма. Возникновение хромосомного аппарата и механизма митоза было крупной адаптацией, обеспечивающей синхронизацию редупликации носителей наследственной информации. Эта адаптация вела к олигомеризации ауторедуплицирующих элементов, к уменьшению числа макромолекул ДНК, которые отныне располагались линейно в хромосомах клеточного ядра. Гипотеза Оленова была первой серьезной попыткой разрешить проблему организации наследственного аппарата клетки с позиций дарвинизма.

В обобщающей сводке Дубинина «Эволюция популяций и радиация» (1966) выделяется несколько фаз в эволюции генетических систем. На фазе дохромосомного аппарата наследственности был очень высокий темп мутирования, обусловленный прямыми связями между молекулами наследственности и условиями внешней среды. Но малая дифференцированность наследственных единиц, многократное их дублирование затрудняли проявление мутаций. На фазе гаплоидной организации наследственности каждая мутация проявлялась фенотипически, попадая сразу же под действие естественного отбора, что потребовало формирования различных механизмов, снижающих темпы мутирования. На фазе диплоидной организации наследственности и полового способа размножения был достигнут оптимальный уровень мутабильности, при котором генетическая изменчивость обеспечивалась в основном рекомбинациями и сохранением мутаций в рецессивном состоянии.

Успехи молекулярно-генетических исследований, связанных с расшифровкой строения и функции генов, с познанием путей и механизмов реализации наследственной информации на разных стадиях онтогенеза, механизмов ее репликации, транскрипции и трансляции, обусловили формирование принципиально новых подходов к изучению эволюции генетических систем. На передний план выдвинулись проблемы объясне-

ния эволюционной значимости ныне существующей системы генетического кодирования и основных особенностей генетического кода (А. Гольдберг, Г. Джемс, Ф. Крик, Т. Соннеборн и др.). В обсуждении этих вопросов участвуют также и советские генетики. Так, в работах В. А. Ратнера (1964, 1975) и А. Г. Бачинского (1976а, 1976б) были предложены модели формирования генетического кода и механизмов, обеспечивающих высокую степень его помехоустойчивости и надежности функционирования с сохранением эволюционной пластичности. Было показано, что триплетность, вырожденность и связность генетического кода обеспечивают его надежность. При этом эволюция генетического кода рассматривается как результат эволюции и дивергенции аминоацил-РНК-синтетазы и тРНК, сопровождающихся уточнением опознания аминокислот транспортной РНК. Параллельно с этим происходило возникновение знаков пунктуации, трансляции и возрастания разнообразия кодируемых аминокислот в белках. Важными событиями в повышении надежности передачи наследственной информации было формирование системы репарирующих ферментов, исправляющих повреждения генетических структур.

Все обобщения по эволюции генетических систем базировались на дарвиновском понимании движущих сил эволюции, т. е. на принципе селекционизма. Благодаря им исторический подход к наследственности и изменчивости стал обычным в синтетической теории эволюции. Были выделены основные этапы эволюции генетических систем и показано изменение таких факторов эволюции, как наследственность, изменчивость, способ размножения и регуляция скрещивания. Однако авторы рассмотренных работ, будучи генетиками, не обсуждали вопроса о том, как сказываются преобразования всех этих факторов на действии основного закона эволюции — естественного отбора. По существу отбор рассматривался как действующий одинаково на протяжении всей истории органического мира.

ИЗУЧЕНИЕ ГЛАВНЫХ ТЕНДЕНЦИЙ В ЭВОЛЮЦИИ ДВИЖУЩИХ СИЛ ЭВОЛЮЦИИ

В период формирования синтетической теории эволюции ее создатели знали, что в ходе исторического развития живого происходили не только количественные, но и качественные преобразования отдельных факторов эволюции. Одни ученые отмечали эволюцию онтогенетической приспособляемости и механизмов изоляции (Майр, 1947), другие — эволюцию генетических систем и изменение эволюционной значимости отдельных типов мутаций (Dobzhansky, 1937; Huxley, 1942). Описывались основные этапы эволюции некоторых форм борьбы за существование или отбора. Например, Гексли (1940) исследовал эволюцию полового отбора. Однако в работах зарубежных авторов вплоть до начала 60-х годов отсутствовала общая постановка проблемы изменяемости факторов и причин эволюции, а «эволюция эволюции» понималась прежде всего как исторические изменения аппарата наследственности (Shull, 1936).

Более широкое содержание этот термин получил в советской эволюционно-биологической литературе. Уже с начала 40-х годов советские биологи под «эволюцией эволюции» понимали не столько исторические преобразования генетических или каких-либо других отдельно взятых факторов эволюции, сколько существенные изменения в их взаимодействиях, ведущие в итоге к эволюции ее движущих сил — борьбы за существование и естественного отбора (С. Н. Давиденков, А. А. Парамонов, В. И. Полянский, С. А. Северцов, С. С. Хохлов и др.). Указывалось, что «наше представление об эволюционном процессе должно быть расширено: эво-

люционный процесс не только эволюция органических форм, но также и эволюция самих форм эволюции» (Хохлов, 1946, с. 72). Констатировалось, что «формы борьбы за существование и отбора явственно эволюируют» (Парамонов, 1945, с. 360).

Насколько глубоко мысль об «эволюции эволюции» занимала умы крупнейших советских биологов-эволюционистов в те годы, можно судить по недавно опубликованной, но написанной еще в 1939 г. книге А. С. Серебровского «Некоторые проблемы органической эволюции». Практически все затронутые в ней проблемы Серебровский рассматривает с точки зрения преобразования каузальных основ эволюции. Он подчеркивал, что в ходе органической эволюции происходят «постоянные смены причин следствиями, которые в свою очередь становятся причинами дальнейших следствий» (1973, с. 120). Все наиболее важные результаты эволюции, связанные с усложнением и усовершенствованием онтогенеза, возникновением новых органов и функций, формированием различных способов размножения, становлением инстинктивного и условнорефлекторного поведения у животных, преобразованием внутривидовых и межвидовых отношений, захватом новых экологических ниш и т. д., по мнению Серебровского, сами становятся новыми факторами эволюции, изменяющими интенсивность, направление и формы действия естественного отбора. Так, например, у колониальных насекомых появилась новая форма группового отбора по «качеству потомства» (там же, с. 78), когда отбор яйцекладущих самок определяется не столько ее фенотипом, сколько адаптивными особенностями ее бесплодных потомков. Такая форма естественного отбора позволила выработать столь сложные формы групповых адаптаций, как четкое разделение функций между различными расами, «культивирование» тлей, выкармливание личинок, захват в «рабство» муравьев других колоний и т. д.

К 40-м годам относится развернутая постановка этой проблемы отечественными эволюционистами с позиций современного дарвинизма (Кремянский, 1941; С. Северцов, 1941; Парамонов, 1945). Базируясь на учении А. Н. Северцова об ароморфной эволюции, названные авторы стремились показать, что крупные ароморфозы существенно изменяли борьбу за существование и естественный отбор. При этом использовались как результаты эволюционно-морфологических исследований, так и данные сравнительной зоопсихологии, эволюционной экологии и т. д. С. А. Северцов (1941) положил начало синтезу данных этих наук в разработке проблемы изменяемости факторов и движущих сил эволюции. В результате широких сравнительно-экологических исследований природных популяций позвоночных животных он показал, как в ходе прогрессивной эволюции изменяется экологическая структура популяций позвоночных, их место в трофических цепях, плодовитость и продолжительность жизни организма, способы поведения и заботы о потомстве. В свою очередь эти изменения ведут к существенным преобразованиям таких форм борьбы за существование, как конституциональная борьба, конкуренция, кооперация, хищничество. Одним из показателей эволюции борьбы за существование служит неуклонное сближение коэффициента рождаемости и выживаемости организмов в ходе прогрессивной филогении позвоночных. В исследованиях С. А. Северцова было впервые показано влияние онтогенетических и экологических факторов на перестройку движущих сил эволюции.

К проблеме изменяемости факторов и законов эволюции обратился Парамонов (1945). Путь к ее разработке он видел в создании частных филогенетик, основная задача которых состоит в изучении «эволюции форм отбора и форм адаптациоморфозов в отдельных группах» (там же, с. 354). Парамонов пытался реконструировать процесс формирования фак-

АЛЕКСАНДР АЛЕКСАНДРОВИЧ ПАРАМОНОВ
(1890—1970)

торов и причин эволюции в период возникновения жизни, приводил данные о специфических формах борьбы за существование и естественного отбора в преобразованиях простейших, нематод, кольчецов, членистоногих и позвоночных. Причиной «эволюции филогенезов» являются крупные ароморфозы, которые, будучи результатами естественного отбора, в свою очередь изменяют формы его действия. В качестве таких ароморфозов Парамонов называл возникновение эукариотной клетки, появление многоклеточности, формирование сложной нервной системы, повышение активности и автономности организма, усовершенствование регуляции формообразования и т. д. Так, например, создание сложной нервной системы, повысившей активность организмов и обеспечивающей поисковую деятельность, богатые и точные реакции на внешние раздражители, привело к активизации процессов борьбы за существование, к возрастанию роли избирательной элиминации и эффективности действия естественного отбора. Вслед за А. Н. Северцовым (1922) Парамонов оценивал появление «разумного способа поведения» как важнейшее событие в эволюции движущих сил эволюции. Отныне главная стратегия жизни заключалась в приспособлении без морфофизиологических изменений за счет координации способов поведения в соответствии с изменениями в экологической обстановке. Наиболее ярко преобразование форм отбора проявляется в эволюции приматов.

В оценке основной тенденции изменений движущих сил эволюции Парамонов был несколько противоречив. С одной стороны, он признавал по-

стоянное усложнение форм борьбы за существование и естественного отбора, с другой — считал, что в процессе прогрессивной эволюции неуклонно снижалась роль отбора. В действительности происходило снижение только элиминирующей функции отбора, а его творческая функция усиливалась. В целом же Парамонов сделал значительный шаг в разработке проблемы эволюции движущих сил эволюции. Он показал, что по существу каждый крупный ароморфоз можно трактовать как появление нового фактора эволюции, существенно меняющего дальнейшее направление борьбы за существование и отбора (Парамонов, 1967).

В эти же годы В. И. Кремянским, С. Н. Давиденковым и Г. А. Шмидтом были предложены интересные гипотезы о механизмах преобразования естественного отбора в заключительных этапах прогрессивной эволюции живого, в процессах антропосоциогенеза (подробнее см. гл. 30).

Таким образом, в работах отечественных исследователей в 40-е годы были намечены пути для изучения исторических изменений самих движущих сил эволюции и всех входящих в их состав факторов. Были созданы предпосылки для выделения главных тенденций в «эволюции эволюции». Однако наступивший после 1948 г. временный застой в эволюционно-биологических исследованиях отразился и на разработке обсуждаемой проблемы.

В дальнейшем развитии идеи об «эволюции эволюции» значительная роль принадлежит Шмальгаузену, который начиная со второй половины 50-х годов считал ее одной из важнейших в современной эволюционной теории (Шмальгаузен, 1958, 1961, 1972, 1974 и др.). Он называл ее проблемой «эволюции механизмов эволюции» и выделял несколько основных тенденций в этом процессе. Прежде всего это изменение роли отдельной мутации в эволюции и преобразование соотношений между мутагенезом и естественным отбором. На первых этапах эволюции у прокариотов каждая мутация вызывает фенотипические изменения (например, в выборе потребляемых веществ и в составе метаболитов) и сразу же попадает под контроль отбора. Естественный отбор у этих групп выполняет главным образом элиминирующую функцию. Половой процесс и свободную панмиксию Шмальгаузен оценивал как новые факторы эволюции, которые резко повысили возможности рекомбинационной изменчивости популяции и создали ее сложную генетическую систему. Диплоидность, создание возможности накопления рецессивных аллелей, совершенствование каналов передачи наследственной информации, развитие сложных гомеостатических механизмов онтогенеза — все это обеспечивало накопление рецессивных мутаций и привело к созданию резерва наследственной изменчивости. Благодаря этому резерву возникла возможность быстрой адаптации популяции к резко меняющимся условиям существования. Для ее реализации было важно становление и усовершенствование систем, обеспечивающих вскрытие мобилизационного резерва.

Шмальгаузен справедливо подчеркивал, что в ходе эволюции происходило также изменение форм и механизмов индивидуальной приспособляемости; труднообратимые морфогенетические реакции дополнялись более легко- и быстрообратимыми функциональными реакциями, среди которых все большее значение у высших животных приобретал разумный способ поведения.

Усовершенствование индивидуальной приспособляемости повышало активность организма и привело к созданию широких адаптаций, позволяющих быстро завоевывать новые экологические зоны и овладевать ранее недоступными источниками питания. Победа в борьбе за существование одерживалась, как правило, не столько благодаря уклонению от вредящих факторов среды, сколько путем их активного преодоления. Сочетание вы-

сокой активности организмов с их экологической экспансией способствовало повышению эффективности отбора в направлении адаптациогенеза, видообразования и прогресса.

Шмальгаузен отмечал ведущую роль в прогрессивной эволюции трофических связей (1972). Он заметил, что наиболее активные и крупные животные занимают обычно высшие звенья в цепях питания. При этом прямая элиминация хищниками или резкими колебаниями абиотических условий носит эпизодический характер, а ведущая роль в эволюции принадлежит внутривидовым отношениям. В результате организмы, занимающие высшие звенья в цепях питания, отличаются высоким темпом эволюции, несмотря на крупные размеры тела, малочисленность популяций, малую плодовитость, длинный онтогенез и медленную смену поколений. Все эти изменения отдельных факторов эволюции самым непосредственным образом сказываются на изменении форм борьбы за существование и естественного отбора. В процессе арогенной эволюции элиминация приобретает все более избирательный характер, а биотические факторы становятся ведущими. Важнейшими формами борьбы за существование становятся «коллективное состязание» и «взаимопомощь» (1974).

Шмальгаузен неоднократно ставил вопрос об эволюции самого естественного отбора. Если на первых этапах эволюции материалом для него служили отдельные мутации, то с появлением полового процесса и многоклеточной организации индивида естественный отбор стал иметь «дело не с отдельными мутациями, а с интегральным выражением их комбинирования в виде оформившихся вполне жизнеспособных вариантов полиморфной популяции» (1968, с. 180).

Как важнейший шаг в «эволюции механизмов эволюции» рассматривал Шмальгаузен стабилизирующий отбор, который исторически возник позднее ведущего, так как действие его стало возможным только после появления гетерозиготности, мобилизационного резерва генетической изменчивости, способности к адаптивным модификациям, сложного онтогенеза.

Главное направление отбора на наибольшую плодовитость и быструю смену поколений, по мнению Шмальгаузена, постепенно изменяется. Вместо него получает развитие индивидуальный отбор на наибольшую приспособляемость особи. Все более возрастает роль группового отбора, который на первых этапах эволюции выполнял только элиминирующую и распределительную функции. Межгрупповое соревнование и групповой отбор начинают сказываться также на эволюции самих факторов эволюции. Наконец, Шмальгаузен высказал мысль, что изменение отдельных факторов эволюции в ходе арогенеза вело к оптимизации механизмов эволюции и ее самоускорению у высших форм животных. Все эти идеи чрезвычайно ценны для рассматриваемой проблемы. Они были подкреплены богатым фактическим материалом и отличались исключительной широтой в постановке проблемы изменяемости движущих сил эволюции.

В середине 60-х годов были опубликованы статьи Шварца, посвященные проблеме эволюции факторов эволюции. В одной из них был поставлен вопрос о принципиальных различиях в эволюционных закономерностях рыб и млекопитающих (Шварц и др., 1965). Если у млекопитающих наблюдается значительная устойчивость биохимически-тканевого уровня организации, то у рыб этот уровень организации затрагивается даже при микроэволюционных изменениях. Поэтому внутривидовые группы рыб отличаются целым комплексом биохимических особенностей. Высокая изменчивость биохимического уровня организации рыб обеспечивает их существование в различных водоемах. Среди факторов эволюции, специфических у рыб, авторы называют отдаленную гибридизацию (связанную

с наружным оплодотворением), высокую индивидуальную приспособляемость (обусловленную большой амплитудой морфологической изменчивости), колебание плодовитости, резкие отличия в размерах особей одного и того же вида, неустойчивость темпов онтогенеза, изменения в пропорциях тела, вариации в числе позвонков и т. д. Из перечня факторов, анализируемых в работе, видно, что здесь предпринята попытка очертить некоторые особенности движущих сил эволюции рыб, что имеет существенное значение для разработки рассматриваемой проблемы.

Другая работа Шварца посвящена основным тенденциям в эволюции главных факторов эволюции (1967). Для сравнения он выбирает две условные группы организмов. Первая включает формы, близкие к бактериям, а вторая — к высшим позвоночным. Сравнение факторов и причин эволюции у этих групп позволяет в схематической форме представить очертания «конкретных проявлений изменений эволюционного механизма» (1967, с. 152). Эти изменения он усматривает в снижении прямого влияния внешней среды на фенотипическую изменчивость и в исчезновении у высших животных длительных модификаций. Причиной этих изменений он считал возрастание автономности онтогенеза и активность высших животных. Шварц отмечает также неуклонное уменьшение роли генетико-автоматических процессов и повышение творческой роли естественного отбора в эволюции. Если на первых этапах эволюции неизбирательная элиминация, резкие колебания численности, принцип основателя и другие ненаправленные события играют важную роль в процессе эволюции, то в эволюции высших млекопитающих основная роль принадлежит отбору, а формы его действия усложняются. Под контролем естественного отбора происходит создание резерва наследственной изменчивости и ее мобилизация в нужный эволюционный момент. При этом естественный отбор у высших животных не просто суммирует полезные мутации, а выполняет истинно творческую роль, производя бесконечное перекомбинирование мутаций и отбирая наиболее ценные коадаптивные генные комплексы. В процессе прогрессивной эволюции возрастала роль группового отбора, происходило неуклонное снижение значения абиотических факторов, а биотические факторы становились ведущими.

В работах Шварца сформулированы подходы к решению таких вопросов, как перестройка взаимодействий между факторами эволюции, качественные модификации одних факторов, изменение интенсивности действия других.

В работах К. М. Завадского и Э. И. Колчинского отмечалось (1972, 1977), что одной из причин, затрудняющих изучение проблемы «эволюция эволюции», является отсутствие знаний о существовании таких этапов в истории органического мира, каждый из которых характеризовался своеобразием действия общих факторов и законов эволюции или наличием частных факторов, действовавших только на данном этапе. Авторы предложили называть такие этапы «эволюционно-биологическими формациями». При изучении прошлых эволюционно-биологических формаций необходимо объединять данные общих и частных теорий эволюции с материалами палеобиологии (включая палеоэкологию), исторической геологии, палеоклиматологии и других наук, позволяющих реконструировать разные стороны среды обитания прошлых эпох, особенности структуры сообществ, специфические взаимодействия между факторами эволюции и т. д. В качестве примера для характеристики эволюционно-биологических формаций дается схематическое описание особенностей движущих сил эволюции в одной из первых эволюционно-биологических формаций, жизнь в которой была представлена прокариотными формами. Характерными факторами этой эволюционно-биологической формации были микроскопи-

ческие размеры тела, ультракороткий срок жизни особи, высокая плодовитость, громадная численность популяции, пассивность организмов, развитие химической регуляции в биоценотических отношениях, еще слабая расчлененность изменчивости на генотипическую и фенотипическую и т. д. В результате взаимодействия всех этих факторов эволюционные процессы протерозойской прокариотной формации были крайне неэкономичными. Для одного единственного шага эволюции требовались сотни миллиардов особей. Каждая вновь возникающая мутация не могла быть сохранена в рецессиве и подвергалась немедленной проверке. Роль избирательной элиминации была незначительна, в то время как катастрофический отбор был широко распространен. Творческая роль отбора проявлялась лишь в суммировании полезных мутаций, а его основными преобладающими направлениями были отбор на координацию биохимических процессов в клетке, большую плодовитость и т. д. Дав начало более высокоорганизованным формам, прокариоты в дальнейшем изменялись, видимо, очень мало, совершенствуясь главным образом биохимически и физиологически в пределах уже достигнутого уровня организации. В результате крупных эволюционных преобразований (образование клеточного ядра, органелл движения, возрастание активности фенотипа, возникновение полового процесса и диплоидности и т. д.) существенно изменились движущие силы эволюции, что послужило причиной перехода к новой эволюционно-биологической формации, в которую предшествующая формация вошла в качестве структурной части. Завадский, Колчинский считают, что постановка и разработка вопроса об эволюционно-биологических формациях является одним из основных путей к решению проблемы изменяемости факторов и причин эволюции.

Таким образом, в рассмотренных работах советских биологов содержатся не только мысли о необходимости изучения проблемы изменяемости факторов и закономерностей эволюции на протяжении истории жизни на Земле, но и попытки исследовать ее отдельные аспекты. Приоритет в общей постановке данной проблемы с позиций современного дарвинизма принадлежит отечественной эволюционной школе.

О СОЗДАНИИ ЧАСТНЫХ ТЕОРИЙ ЭВОЛЮЦИИ

Одним из главных путей изучения проблемы эволюции факторов и закономерностей эволюции является создание частных теорий эволюции, раскрывающих особенности движущих сил и филогенетических закономерностей эволюции отдельных крупных таксонов (В. Полянский, 1956; Ю. Полянский, 1971). Наиболее целеустремленно в этом направлении велись исследования советскими протистологами. В настоящее время становится ясным, что морфофизиологические, генетические и экологические особенности простейших накладывают столь специфический отпечаток на движущие силы и филогенетические закономерности их эволюции, что необходимость создания «частной теории эволюции простейших» очевидна. Сказанное относится в равной мере как к макроэволюционному,[1] так и микроэволюционному аспекту их исторического развития (Полянский, 1971, 1972, 1976а, 1977б, 1981; Полянский, Райков, 1977).

---

[1] Результаты исследований закономерностей макроэволюции излагаются в специальном разделе монографии. Но учитывая, что в создаваемой протистологами частной теории эволюции простейших, микро- и макропреобразования рассматриваются в неразрывном единстве, мы посчитали необходимым рассмотреть их также вместе.

Было бы ошибочно рассматривать простейших только как тип низкоорганизованных животных. Они представляют собою особый уровень в эволюции эукариотных организмов, сочетающих организменную и клеточную природу. Общеэволюционные и общегенетические закономерности выступают на этом клеточном уровне организации в качественно особом виде.

Основы для разработки частной теории эволюции простейших были заложены трудами крупного советского протистолога Догеля, который в опубликованной в 1929 г. статье первым обратил внимание на своеобразие закономерностей эволюции простейших по сравнению с многоклеточными животными. В настоящее время по этому вопросу имеется значительная литература и он разрабатывается преимущественно в трудах советских исследователей. Остановимся на кратком рассмотрении особенностей эволюции простейших, причем начнем с проблем макроэволюции, как наиболее исследованных.

Как подчеркнул Догель (1929), ведущим процессом в прогрессивной эволюции простейших является полимеризация органоидов в отличие от олигомеризации органов в эволюции многоклеточных. Полимеризация может носить разнообразный характер и затрагивать разные компоненты клетки простейшего. Часто полимеризация протекает на уровне клеточных органоидов без усложнения ядерного аппарата. Многочисленные примеры такого рода эволюционных преобразований наблюдаются в разных классах простейших. Так, у жгутиконосцев в результате полимеризации число кинетид в отрядах *Polymastigina*, *Hypermastigina* достигает десятков и сотен. Усложнение скелета у фораминифер также связано с полимеризацией.

Следует отметить еще одну качественную особенность эволюции простейших. Паразитизм не приводит у них (как это имеет место у всех многоклеточных паразитов) к упрощению организации. Наиболее сложные по своей организации простейшие относятся к паразитическим формам (Полянский, 1969).

Очень часто полимеризация простейших связана с увеличением числа ядер, причем обычно происходит и увеличение числа цитоплазматических структур. Например, у опалин (жгутиконосцы) число ядер может достигать сотен, а число кинетид — тысяч. Полимеризация ядер у саркодовых может носить и другой характер и выражаться в высоком уровне полиплоидизации (кратном увеличении числа геномов) без разрушения ядерной оболочки, что имеет место, например, у многих радиолярий.

Сложной и многообразной оказалась филогенетическая история ядерного аппарата и цитоплазматических структур у инфузорий — наиболее прогрессивной группы среди простейших. Полимеризация и здесь сохранила ведущую роль, но она сочеталась с интеграцией множественных компонентов клетки. Все эти процессы носят совершенно своеобразный и неповторимый в других таксонах характер (обзор см.: И. Б. Райков, 1978). Наиболее примитивные среди инфузорий (род *Stephanopogon*) обладают ресничным покровом и многими одинаковыми ядрами (полимеризация). Следующий этап эволюции ядерного аппарата представляет собою дифференцировку ядер на две группы: вегетативные и генеративные (макронуклеусы и микронуклеусы). Эта дифференцировка связана с глубокой перестройкой функции ядра. На долю вегетативных ядер падают все процессы транскрипции и соответственно вся метаболическая деятельность клетки. Они теряют способность к репликации ДНК, к делению. Генеративные ядра почти полностью теряют функцию транскрипции и сохраняют функцию репликации ДНК. Таким образом на основе предшествующей полимеризации (множество ядер) происходит их дальнейшая диф-

ференцировка на две качественно различные группы. На этом этапе вегетативные ядра сохраняют количество ДНК, близкое к диплоидному. Однако недавние исследования В. Г. Ковалевой и И. Б. Райкова (1978) показали, что геном таких диплоидных макронуклеусов качественно отличается от генома микронуклеусов и что в нем, вероятно, происходит амплификация некоторой части генома, связанной с вегетативными функциями.

Дальнейшая эволюция ядерного аппарата инфузорий характеризуется полимеризацией геномов в макронуклеусах, что, очевидно, привело к резкой интенсификации функции транскрипции и всего метаболизма. Еще недавно предполагали (и это было почти общепринято), что макронуклеус инфузорий — сложное полиплоидное ядро, в котором в единой морфологической структуре объединены многочисленные геномы, каждый из которых соответствует диплоидному геному микронуклеуса (последний являлся как бы «эталоном» диплоидного ядра, «хранителем» наследственной информации вида). Исследования последних лет заставляют пересмотреть эту точку зрения, которая только частично оказывается справедливой (Полянский, 1974; Райков, Аммерман, 1976; Райков, 1978). Оказалось, что развитие макронуклеуса после оплодотворения (конъюгации) из синкариона (продукта кариогамии пронуклеусов) у разных инфузорий протекает далеко не одинаково и обогащение вегетативного ядра ДНК не сводится к простой полиплоидизации путем репликации хромосом. При развитии макронуклеуса часть генома элиминируется и не входит в состав хроматина ядра. В то же время другие части генома, которые, вероятно, важны для выполнения вегетативных функций ядра, реплицируются многократно и представлены в вегетативном ядре многократно повторяющимися элементами генома. Таким образом, в процессе эволюции развитие макронуклеуса у инфузорий оказалось сложным процессом, в котором наряду с полиплоидизацией осуществлялась довольно сложная дифференцировка генома, связанная с утерей одних его частей и множественной амплификацией других.

Большой интерес с точки зрения выявления закономерностей полимеризации и олигомеризации представляет вопрос о филогенезе кортикальных структур, которые у инфузорий достигают исключительной сложности. В основе развития их лежал процесс полимеризации кинетид, который привел к развитию ресничного аппарата, равномерно покрывающего тело инфузории и расположенного продольными рядами. Ротовое отверстие при этом располагалось терминально на переднем конце. В дальнейшем эволюция кортикальных структур пошла различными путями, в числе которых существенное значение приобретает олигомеризация. Происходит соединение отдельных кинетид в более сложные образования типа мембран, мембранелл, цирри. Наряду с дифференцировкой кинетид в кортикальном слое формируется сложная система фибриллярных структур, расположенная в отношении кинетид строго закономерно. В результате у инфузорий образуется очень сложно устроенный периферический слой цитоплазмы, получивший название кортекса, включающий кинетиды, мембраны, несколько категорий фибриллярных структур, обладающих разной ультраструктурой.

Приведенные выше факты показывают, что процессы полимеризации и прогрессивной эволюции простейших могут носить весьма разнообразный характер и осуществляться на разных уровнях клеточной организации.

Остановимся теперь на результатах изучения особенностей микроэволюционных процессов у простейших. Сразу же приходится отметить, что экспериментально вопросы эти изучены совершенно недостаточно. Попу-

ляции как элементарные эволюционные структуры носят у простейших особый характер, отличный от такового у многоклеточных. Если генетическая структура популяции многоклеточных прежде всего определяется свободным обменом генетической информацией на основе панмиксии, то у простейших ведущая роль в увеличении числа особей вида принадлежит агамному (бесполому) размножению. Во многих крупных таксонах имеет место облигатная агамогония и соответственно процессы обмена наследственной информацией в результате мейоза и кариогамии полностью отпадают. Но даже и у тех простейших, у которых половой процесс иногда имеет место, как, например, у инфузорий, ведущую роль в становлении местных популяций играет бесполое размножение. Этот вопрос был лучше всего изучен у инфузорий.

Инфузории делятся часто, что ведет к быстрому нарастанию численности популяций. У пресноводных инфузорий в большинстве случаев размножение происходит в мелких замкнутых водоемах, в которых возникают локально резко разграниченные популяции. Получается большое количество генотипически однородных особей. При этом мутации, возникающие в макронуклеусах, несущих большое число сходных аллелей, не могут иметь никакого фенотипического выражения. При ближайшей конъюгации или автогамии макронуклеус разрушается и таким образом все возникшие в нем генотипические изменения пропадают, так сказать, втуне. Мутации, возникшие в микронуклеусе, также не имеют фенотипического проявления в силу его транскрипционной инертности. Они могут проявиться фенотипически лишь в результате очередной конъюгации или автогамии, что в естественных условиях происходит относительно очень редко. Следовательно, генотипический полиморфизм, возникающий в популяциях в результате панмиксии у большинства многоклеточных и служащий материалом для отбора у инфузорий (а также у всех агамно размножающихся простейших), в такой форме проявляться не может. За счет каких же форм изменчивости осуществляется в популяциях у инфузорий адаптация к меняющимся условиям среды? По-видимому, здесь имеют особое значение прежде всего адаптивные модификации. Экспериментально на большом материале показаны (см. обзоры: Суханова, 1968; Полянский, 1976) широкая норма реакции и широкая индивидуальная физиологическая приспособляемость инфузорий к абиотическим факторам среды (наиболее подробно изучены в этом плане адаптации к различным температурным условиям). Обнаружена особая форма изменчивости, открытая впервые еще Иоллосом (Jollos, 1913, 1921) на парамециях и получившая название длительных модификаций. Реальность этой формы изменчивости подтверждена многими современными авторами (Олифан, 1935; Полянский, Стрелков, 1938; Полянский, Орлова, 1948; Осипов, 1966). Возникшие в результате индивидуальной приспособляемости адаптивные модификации при прекращении действия вызвавшего их фактора сохраняются в течение нескольких десятков агамных поколений и лишь постепенно «затухают». Таким образом, можно допустить, что в естественных популяциях обычно присутствует некоторый «груз» длительных модификаций.

Большой интерес для понимания природы многообразия в популяциях инфузорий, а возможно, и других простейших имеет эпигенетическая изменчивость. Это понятие, введенное Нэнни (Nanney, 1958) и Эфрусси (Ephrussi, 1958), относится к особой форме наследуемых изменений, не связанных с качественным преобразованием генотипа (изменениями молекулярной структуры гена). Пример такого рода изменчивости дают «типы спаривания» у инфузорий. Эта форма изменчивости обеспечивает возможность конъюгации. Между тем разные (комплементарные) типы

спаривания возникают в потомстве одной пары конъюгантов, обладающих идентичным генотипом (изогенных), и эти различия наследуются в десятках и сотнях поколений. Можно предположить, что в основе эпигенетических изменений лежат явления репрессии и депрессии генов. Генетические исследования агамно размножающихся амеб, проводившиеся за последние годы А. Л. Юдиным и др. (см. обзор: Юдин, 1979), делают вероятным, что эпигенетическая изменчивость у амеб играет в полиморфизме вида очень важную роль. Вопрос о роли эпигенетической изменчивости в микроэволюционных процессах ждет дальнейшей экспериментальной разработки.

Сама проблема природы и структуры вида приобретает у простейших качественно иное содержание. Как известно, вопрос о том, имеет ли место видовая форма существования жизни у организмов с облигатно агамным размножением, усиленно дискутируется в литературе (см. гл. 18).

Особый характер приобретают у простейших процессы борьбы за существование и естественного отбора. Своеобразие процессов межвидовой конкуренции и хищничества у простейших было продемонстрировано еще в классических работах Гаузе (1934г). В его экспериментах было показано, что исход примитивных форм конкуренции у одноклеточных организмов нередко определяется интенсивностью размножения и численными соотношениями взаимодействующих форм. Взаимодействие же типа хищник—жертва носит статистический характер. Вследствие этого интенсивность взаимодействия прямо зависит от концентрации сопряженных популяций. Ввиду относительной примитивности поисковых реакций простейших нахождение жертвы или спасение от гибели достигается за счет случайного выхода на жертву или случайного ухода от хищника (об опытах Гаузе см. подробнее гл. 13).

В эволюции простейших существенную роль играют внутриклеточные симбионты, которые присутствуют в цитоплазме и ядре в больших количествах. Вероятно, симбионты и простейшие прошли длительную совместную эволюцию по пути симбиогенеза. В некоторых случаях симбионты регулируют взаимоотношения между популяциями хозяев (например, парамеции, несущие в цитоплазме каппа-частицы, приобретают свойства «убийц» в отношении особей, не имеющих в цитоплазме этих симбионтов). Показана поразительно тесная связь между симбионтами и клеткой «хозяина», выражающаяся в том, что жизнедеятельность симбионтов находится под генетическим контролем хозяина (Sonneborn, 1975). Так, например, частицы (симбионты) «каппа» могут развиваться в цитоплазме парамеций только при наличии у последних определенных доминантных генов (получивших обозначение К). Если эти гены находятся в гомозиготном состоянии (КК), то размножение протекает быстрее и число их в цитоплазме туфельки оказывается большим, чем если эти гены гетерозиготны (Кк).

Наряду с симбионтами цитоплазмы были изучены и симбионты ядра туфельки *P. caudatum* (Осипов и др., 1976). Установлена строгая видоспецифичность симбионтов. В ядрах других видов данного рода эти симбионты жить не могут. Удивительна и строгая приуроченность симбионтов к определенным частям клетки хозяина. Один вид их (названный омега-частицами) локализуется только в макронуклеусе, другой (йота-частицы) только в микронуклеусе. При умеренном заражении симбионты не убивают хозяина и неограниченно долгое время существуют вместе с ним. Предполагается, что они влияют на структуру хроматина ядра хозяина, поэтому Д. В. Осипов предлагает использовать их для изучения функциональной активности ядра инфузорий. Вопрос о роли симбионтов в эволюции простейших ждет дальнейшей разработки как в цитофизиологиче-

ском и генетическом, так и в эволюционно-историческом плане (подробнее см. гл. 29).

Изложенный кратко материал по вопросам эволюции на клеточном уровне организации показывает, что усилиями протистологов-эволюционистов, среди которых видное место занимают представители отечественной школы протистологов, достигнуты значительные успехи в создании частной теории эволюции простейших. Работы эти убедительно показывают перспективность этого направления в развитии синтетической теории эволюции. Между тем в биологии до сих пор не приступили к созданию частных теорий эволюции, несмотря на то что материал, необходимый для начала этой работы, уже накоплен. Так, например, в ботанике в последние десятилетия накапливается все большее число фактов, свидетельствующих о своеобразии факторов и движущих сил эволюции высших растений по сравнению с таковыми у бактерий, простейших и высших животных. Вспомним хотя бы значение крупных мутаций, отдаленной гибридизации, интрогрессии и аллополиплоидии, апомиксиса, обособления внутрипопуляционных феногрупп как факторов видообразования у высших растений. В выявлении этих фактов и в обсуждении их эволюционной значимости активно участвовали советские ботаники-эволюционисты (П. А. Баранов, Л. П. Бреславец, Е. В. Вульф, П. М. Жуковский, К. М. Завадский, В. Л. Комаров, Г. Д. Карпеченко, В. И. Полянский, М. А. Розанова, С. С. Хохлов и др.). Был собран значительный материал, иллюстрирующий своеобразие процессов борьбы за существование и естественного отбора у растений. Это своеобразие связано со всем комплексом отличий растительной организации от животной (фототрофный способ питания; пассивный образ жизни и прикрепленность к субстрату; конструктивные особенности строения особи, связанные с максимальным увеличением фотосинтезирующей поверхности, образованием листовой мозаики; специфичность архитектоники корневой системы; своеобразие организации и способов распространения спор, семян и выводковых почек; способность к аккомодации роста). В экспериментальных исследованиях Сукачева (1935а, 1941, 1956), А. П. Шенникова (1939), Завадского (1954, 1957) и др. было показано, что объектами внутривидовой и межвидовой конкуренции растений служат свет, минеральное питание и вода, а также место произрастания, а ее интенсивность определяется адаптивными особенностями вида, плотностью насаждения, богатством и увлажненностью почв. Были попытки описать своеобразие структуры вида у различных крупных таксономических единиц — у низших водорослей и у высших растений (например, В. Полянский, 1956; Завадский, 1961).

Однако ботаниками еще не начаты систематические экспериментальные исследования, в которых была бы поставлена специальная цель — определить своеобразие движущих сил эволюции в целом применительно к растительной организации. Примерно так же обстоит дело и с изучением своеобразия движущих сил эволюции у других крупных таксонов (вирусов, бактерий, грибов и т. д.). Добытые факты еще ждут своего обобщения в плане построения частных теорий эволюции.

В заключение следует отметить, что в настоящее время проблема эволюции факторов и движущих сил эволюции разработана слабо.

Она представляет собою скорее совокупность заявок и постановок вопроса в отдельных отраслях эволюционной биологии, чем стройную систему теоретически обработанных фактов и обобщений. Вместе с тем вся совокупность современных эволюционно-биологических знаний свидетель-

ствует о необходимости изучения «эволюции эволюции». Основные направления разработки данной проблемы намечены в трудах советских эволюционистов. Она должна осуществляться путем создания частных теорий эволюции, исследования проблем эволюционно-биологических формаций и изучения особенностей действия движущих сил эволюции в каждой из них, моделирования процессов изменений интенсивности и форм действия общих факторов и закономерностей эволюции на протяжении всей истории жизни. Важность проблемы «эволюция эволюции» была отмечена в последних обобщающих работах по теории эволюции (Яблоков, Юсуфов, 1976; Dobzhansky et al., 1977; Dzwillo, 1978; Константинов, 1979).

ЧАСТЬ IV. КРИТЕРИИ И СТРУКТУРА ВИДА

ГЛАВА 18. КРИТЕРИИ ВИДА[1]

Вопрос о критериях вида входит составной частью в общую теорию вида. Его разработка была тесным образом связана как с изучением самого вида, все более глубоким проникновением в сложную сущность видовой жизни, так и с развитием биологии в целом, возникновением новых отраслей, более тонких и точных методик исследования живого. Развитие вопроса о критериях, как и всей проблемы вида, первоначально было связано с систематикой, но затем между ними стал нарастать разрыв. Систематика ограничивала взможности изучения вида лишь признаками, пригодными для их распознавания и каталогизации, на базе которых разрабатывались удобные практические стандарты вида (Завадский, 1968).

Вопрос о критериях вида тесно связан с представлением о сущности вида и с определением этого понятия. Как отмечала М. А. Розанова, «изменение понятия вида в историческом разрезе отражает эволюцию биологической мысли и одновременно эволюцию взгляда на вид и методы познания вида» (1946, с. 170). В течение долгого времени вид считался морфологической единицей. Морфологический критерий вида был введен Д. Реем в конце XVII в. как основной признак при определении понятия вида, он использовался К. Линнеем в середине XVIII в. для построения первой (искусственной) классификации животных и растений.

Только к концу XIX в. морфологический критерий потерял значение главного и ведущего в определении вида. Он совершенно не позволял наметить такие четкие границы в степени различия признаков, которые могли бы рассматриваться видовыми. Проводившийся со времен Линнея поиск «существенного видового различия» окончился безрезультатно; подобного уникального морфологического признака не существует, один и тот же признак в разных группах может иметь совершенно различное таксономическое значение (Завадский, 1968). Это в равной степени относится как к макроскопическим, так и микроскопическим (например, кариологическим) и молекулярным признакам. В одних случаях подобный признак может выступать критерием вида, в других — иного таксона, а иногда и вовсе не иметь систематического значения (Левитский, 1931; Dobzhansky, 1953; Юзепчук, 1958; Дубинин, 1966; Майр, 1968, и др.). Даже молекулярная морфология генетических систем, по мнению К. М. Завадского (1968), хотя и может рассматриваться более тонким признаком вида, чем внешние фенотипические особенности, также не несет в себе тех «существенных различий», которые безуспешно искались систематикой.

В 90-х годах XIX в. началась давно назревавшая ломка морфологического метода и замена его морфолого-географическим. Систематики выс-

[1] Данная глава написана на базе представлений, разработанных К. М. Завадским в книгах «Учение о виде» (1961) и «Вид и видообразование» (1968).

ших растений С. И. Коржинский (1892), Р. Веттштейн (Wettstein, 1898), В. Л. Комаров (1901, 1908) обосновали понятие о географической расе как элементарной единице классификации, реально существующей в природе, в противовес морфологическому виду. Таким образом, в понятие вида был введен принцип географичности, согласно которому вид считался единицей, связанной с определенным местообитанием (ареалом). Морфолого-географический метод получил распространение не только в ботанике, но и в зоологии (Семенов-Тян-Шанский, 1910).

Критикуя концепцию морфологического вида, Комаров подчеркивал, что «чисто морфологическое понятие о виде как модели или типе... является абстракцией и при попытке перенести его на живую природу легко переходит в отрицание самого вида» (1912, с. 521). В этой же работе Комаров пришел к важному выводу, что вид — это не теоретическое построение, а явление природы, такое же реальное, как особь. Прежде Комаров (1901) считал реальной географическую расу, а вид отвлеченным типовым понятием. Однако в работе 1912 г. принцип географичности еще не нашел места в определении понятия «вид». Лишь в 1927 г. Комаров выдвинул положение, что «вид — это морфологическая система, помноженная на географическую определенность» (1927, с. 39), известное в научной литературе как «камчатский афоризм». Практически это означало, что два однородных населения растений, занимающих соседние ареалы, могут быть признаны разными видами, если они различаются хотя бы одним морфологическим признаком. Такая установка выражала прогрессивную тенденцию, так как включала наряду с морфологическим и географический критерий, однако «...теоретическая концепция вида, разработанная Комаровым, была здесь сильно обеднена. Физиологический критерий был отброшен, экологический не упоминался, не было ясно указано, что в качестве признака должны избираться только константные образования и т. п.» (Завадский, 1968, с. 76).

Впоследствии Комаров (1940) счел это свое прежнее определение неправильным прежде всего из-за того, что в нем отсутствовали важные элементы, характеризующие вид как результат эволюционного процесса, и к тому же он пришел к заключению, что слово «система», которое фигурировало в «камчатском афоризме» — это абстракция. «Если считать вид системой, — писал он, — то, конечно, это не морфолого-биогеографическая система (Комаров, 1927) и не морфофизиологическая (Вавилов, 1931), а система поколений, происходящих от общего предка» (1940, с. 209). Здесь если и допускается понимание вида как системы, то очень узко, только в смысле цепи поколений.

В монографии 1940 г. «Учение о виде у растений» прогрессивную формулировку вида как племенной общности, принятой в более ранних работах, Комаров заменил менее точной, в которой вид назывался организмом. Отбрасывая слово «система» из характеристики вида, Комаров пытается определить вид как результат эволюционного процесса: «Вид есть совокупность поколений, происходящих от общего предка и под влиянием среды и борьбы за существование обособленных отбором от остального мира живых существ; вместе с тем вид есть определенный этап в процессе эволюции» (1940, с. 212). Анализируя это определение вида, к которому в конце концов пришел Комаров, более поздние авторы (Розанова, 1946; Тахтаджян, 1955) отмечали, что оно слишком широко и не содержит в себе ни одного существенного признака вида (в том числе и указания на определенный географический ареал), по своей широте оно применимо к любым таксопам.

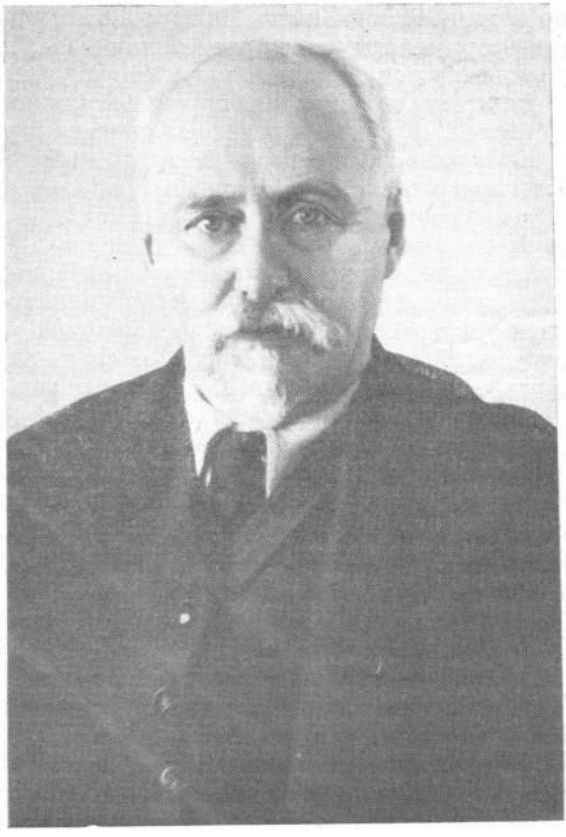
Отказ Комарова от определения вида как «морфологической системы» в известной мере был связан с тем, что он не разделял трактовку вида

Н. И. Вавиловым, и потому, вероятно, решил вовсе изъять из определения вида слово «система», хотя и понимал ее иначе, чем Вавилов. Вавилов обосновал положение, что вид не мономорфен (как пытался показать Комаров), а представляет собой сложную систему внутривидовых форм. К такому пониманию вида он пришел в процессе эколого-географических и генетических исследований большого числа культурных растений и близких к ним диких видов. В работе «Линнеевский вид как система» (Вавилов, 1931), представляющей изложение его взглядов на проблему вида, Вавилов сформулировал концепцию «линнеевского» вида как определенной сложной системы форм, состав которой подчиняется установленному им закону гомологических рядов в наследственной изменчивости (1922). Под линнеевским видом Вавилов разумел обычный политипический вид, т. е. такой, который имеет наиболее широкое распространение в природе. Существование истинно мономорфных видов он подвергал сомнению. Линнеевские виды — это реальные системы или комплексы, существующие в природе, но различающиеся по своему объему. Одни виды представляют очень большую и сложную систему, другие — хорошо отграниченную и сравнительно небольшую, т. е. для всех организмов не существует единства в отношении объема вида и его внутривидовой дифференциации. Наряду с понятием вида в его статике Вавилов подошел к определению вида в динамике. При динамическом понимании видов как систем, отмечал он, надо учитывать историю видов, их расселение в пространстве, которое ведет к эколого-географической дифференциации, т. е. к усложнению системы вида. В каждый данный момент отдельные виды находятся на разных стадиях своего развития и именно поэтому представляют собой комплексы весьма разного объема и содержания. Представление о виде в его динамике привело Вавилова к иному определению: «Линнеевский вид. . . — обособленная сложная подвижная морфофизиологическая система, связанная в своем генезисе с определенной средой и ареалом» (1931, с. 129). Позднее он его дополнил словами: «. . .и в своей внутривидовой наследственной изменчивости подчиняющийся закону гомологических рядов» (1935б, с. 124). Это определение менее удачно, так как в нем слово «система» обозначает не систему внутривидовых единиц, а систему признаков.

Заканчивая работу «Линнеевский вид как система», Вавилов отмечает основные характеристики понятия «вид». Он пишет, что знакомство с разнообразием культурных растений и их диких родичей приводит его к «понятию видов как закономерных, действительно существующих „реальных" комплексов, подвижных систем, которые могут охватывать категории разного объема и в своем историческом развитии связаны со средой и ареалом» (1931, с. 134). В этой характеристике вида сделана попытка объединить статическое и динамическое понимание вида.

Не учитывая достижений экспериментального изучения видов, Комаров отрицал существование внутривидовых единиц и признавал лишь индивидуальную изменчивость в пределах вида. Эта точка зрения Комарова вытекала из концепции таксономической неделимости вида. Выступая против взглядов Вавилова, против трактовки вида как системы форм, он мотивировал свою точку зрения тем, что вид нельзя понимать как систему внутривидовых таксономических единиц (подвидов, разновидностей, рас и др.). В этом Комаров был прав, внутривидовые таксономические единицы не образуют систему вида, существование же иных структурных единиц внутривидовой системы он, как систематик, не предполагал.

Взгляды на вид Комарова и Вавилова были выражением позиций в этом вопросе двух крупнейших в СССР школ ботаников. Анализируя причины столь разного понимания вида основателями и учениками каж-



ВЛАДИМИР ЛЕОНТЬЕВИЧ КОМАРОВ
(1869—1945)

дого направления, Завадский отмечал, что школа Комарова была представлена макросистематиками, морфологами и флористами; школа Вавилова объединяла микросистематиков, растениеводов, селекционеров-генетиков. Первые занимались видом в системе рода и считали свою работу законченной, дойдя до вида. Вторые ставили своей целью изучение внутренней структуры вида (вели экспериментальное изучение видов), они начинали с вида и стремились дойти до наиболее элементарных его частей (генетических, эколого-географических). То, что для одних было концом работы, для других — только ее началом.

Кроме того, макросистематики-флористы исходным брали вид в его малом объеме (вид=одна географическая раса), они следовали монотипическому стандарту вида, тогда как микросистематики объем вида толковали широко, пользуясь политипическим стандартом. Например, с позиций этих двух школ совершенно по-разному понимался объем вида у пшениц-двузернянок. С. А. Невский (1934) на основе монотипического стандарта вида Комарова возвел в ранг вида ряд сортовых групп двузернянок, которые рассматривались представителями школы Вавилова (например, К. А. Фляксбергером) только в качестве форм. И те и другие пользовались морфолого-географическим критерием, однако пришли к противоположным результатам. Дело здесь было не в критерии, а в разном толковании объема вида.

Советские ботаники-эволюционисты школы Вавилова М. А. Розанова и Е. Н. Синская, формулируя свои определения вида, исходили прежде всего из внутривидовой популяционной его структуры. «Вид, — писала Розанова, — это движущаяся и изменяющаяся популяция в некотором отрезке времени, имеющая общее происхождение и характеризующаяся определенными морфолого-физиологическими и экологическими признаками и географическим ареалом, отделенная от другой подобной популяции прерывистостью в серии биотипов» (1946, с. 182).

Здесь отмечается несколько существенных сторон вида: морфологические, физиологические, эколого-географические критерии. Однако это определение кажется суженным, поскольку вид приравнивается к одной популяции. Синская рассматривает вид более широко, трактуя его как совокупность популяций. Считая, что видообразовательный процесс осуществляется через образование экотипов, свое определение вида она в основном выводит из этих экологических единиц дифференциации видов.

Розанова, Синская, а за ними и многие другие советские ученые, параллельно с зарубежными (Клаузен, Турессон и др.), опираясь на теоретические разработки Вавилова, широко используя эколого-географический метод, внесли большой вклад в изучение структуры вида, в познание существенных сторон видовой жизни. В этом смысле экологический метод сыграл огромную роль.

Однако как экологическая, так и географическая характеристики вида, каждая в отдельности и даже вместе, не могут быть приняты в качестве «главного» критерия вида. Географический критерий, взятый изолированно, позволяет возводить в ранг вида каждую пространственно обособленную популяцию. На базе только этого критерия возможно как раздробление единой по другим показателям группы, так и объединение разных видов в один, если они существуют на общей территории. Географическую определенность вида, согласно Завадскому (1968), можно признать существенной чертой только в том случае, если ареалы достаточно устойчивы и выявлены их существенные черты. Специфические особенности ареала нередко позволяют выяснить происхождение вида, родственные связи, фазу его эволюции, например определить характер эндемизма. Размер, границы, характер очертаний ареала вида в основном определяются ограниченностью пригодных для жизни условий, взаимоотношениями с видами-конкурентами, различными препятствиями к расселению. Географическая определенность совершенно теряет значение критерия для таких групп, как виды-космополиты, симпатрические и быстро расселяющиеся виды. Что касается экологического критерия, то он «сам по себе не позволяет отчленить от вида экологические формы внутри вида (и даже внутри одной местной популяции). Не позволяет он отчленить также и обратимые различия (адаптивные модификации, морфозы и др.) от необратимых, наследственно фиксированных различий» (там же, с. 156).

Таким образом, ни в морфологических, ни в географических и экологических характеристиках вида не удалось найти абсолютного и единственного его критерия.

В 30-е годы сложилась концепция биологического вида. Для ее обоснования имело значение накопление знаний о генетической природе вида, разработка понятия о микроэволюции и роли в ней изолирующих механизмов. Сущность концепции сформулировал Ф. Добржанский (Dobzhansky, 1937б, 1941 и др.). Согласно его концепции, основу видового критерия составляет репродуктивная изоляция. Только репродуктивная изоляция может выступать причиной закрепления прерывистости в органическом мире. Фундаментально важной является та стадия эволюционного процесса, на которой происходит фиксация этой прерывистости. Когда

между двумя популяциями практически прекращается обмен генами, т. е. они теряют способность к скрещиванию, их следует считать разными видами. Добржанский предложил определять вид как такую стадию эволюционного процесса, на которой ранее реально или потенциально скрещивающаяся между собой совокупность форм оказывается разделенной на две (или более) отдельные совокупности, физиологически неспособные к взаимным скрещиваниям. Таким образом, критерием самостоятельности вида признавалось его генетическое единство и генетическая изоляция.

Идея о том, что характерный признак вида — это свободное скрещивание между всеми его организмами и бесплодие при скрещивании с другими видами, была высказана давно (Ж. Бюффон, И. Кельрейтер). Для оценки же репродуктивной изоляции как критерия вида возникли предпосылки только в XX в. с развитием генетики, с проникновением в сущность генетической основы изолирующих механизмов, их становления в процессе эволюции.

Некоторые подходы для формулировки биологического или генетического определения вида наметил С. С. Четвериков: «... естественное состояние вида предполагает... состояние „свободно скрещивающегося сообщества“» (1968, с. 142). Оценивая эти слова Четверикова, А. Л. Тахтаджян подчеркнул, что такая трактовка вида «наиболее соответствует нашим генетическим и систематическим представлениям» (1955, с. 793).

Концепция биологического вида, вследствие того что она опиралась, как казалось, на очень важный и реальный критерий, нашла сторонников среди многих биологов (Тимофеев-Ресовский, 1940а; Майр, 1947, и др.). Свое определение вида они целиком строили на критерии репродуктивной изоляции или подчеркивали этот критерий как самый существенный. Например, Тимофеев-Ресовский (1940а) наряду с морфофизиологическим и географическим критерием в определение вида включил как непременный признак биологическую изоляцию. Вид, писал он, это группа индивидов, морфологически и физиологически сходных, хотя и включающих некоторое количество групп низшей таксономической категории, достигшая почти полной биологической изоляции от сходной соседней группы индивидов, живущей на той же или смежной территории. Дальнейшая разработка теории вида привела Тимофеева-Ресовского (1965) к более пространному определению, которое разделялось и его соавторами Н. Н. Воронцовым и А. В. Яблоковым (Тимофеев-Ресовский, Воронцов, Яблоков, 1969). Авторы разграничивают практический стандарт вида, который в разных случаях может базироваться на морфологических признаках, географическом распространении, либо на физиолого-биологических особенностях (биологические виды, неотличимые морфологически). Теоретически же важнейшим признаком вида они считают полную изоляцию в природных условиях, которая обусловливает независимость эволюционного развития вида.

Это определение вида подчеркивает его эволюционное и генетическое единство. Вместе с тем оно является ограниченным, поскольку главный критерий вида сводится к скрещиваемости форм и, следовательно, может быть применим только к видам, размножающимся половым путем, а не к формам агамным, облигатно-партеногенетическим, облигатно-самооплодотворяющимся. Это вынуждены признать и сами авторы. До сих пор понимание вида как репродуктивно замкнутой системы остается довольно распространенным (Рубцова, 1981). Однако, поскольку эта концепция ограничивалась только организмами с половым размножением, она многими подверглась критике, в том числе и советскими учеными.

Репродуктивная изоляция, как считает Завадский (1954, 1961, 1968), составляет весьма существенную черту для видов с половым размноже-

нием. Но принятая в качестве главного критерия вида, она автоматически ведет к отрицанию реальности видового уровня у всех организмов с агамным или апогамным размножением, делает вид не универсальной категорией, присущей всему живому, а частной формой, связанной с сексуальностью. Абсолютизация репродуктивного критерия заставляет считать видами возникшие в популяциях группы организмов и даже единичные формы, потерявшие способность к скрещиванию с остальными ее членами (хромосомные аберранты, мутантные формы), и в то же время нельзя считать видами викарные географические расы, часто различающиеся экологически, а также генотипически и морфологически и идущие самостоятельным эволюционным путем, до тех пор пока не доказана их стерильность при скрещивании. Все формулировки определения вида с позиции этой концепции, в которых содержится попытка очертить его границы, не затрагивают вопроса о специфичности содержания вида. Возникновение видовой формы организации жизни не должно связываться с появлением полового процесса. «Прямой опыт показывает, что все ныне существующие группы организованы в виды, т. е. что в этом смысле явление вида универсально для живой природы» (1968, с. 161). Причины, позволяющие рассматривать виды частным явлением, Завадский видит в игнорировании факта неравноценности видов и в стремлении подогнать все виды под единый стандарт обычного амфимиктического вида, который имеет место у высших растений и животных, размножающихся половым способом.

Особенно сильной критике концепция биологического вида подверглась со стороны специалистов, работающих с организмами, которые преимущественно или полностью размножаются бесполыми способами. В. И. Полянский (1956, 1958) соглашался с Добржанским, что в определении вида необходимо подчеркивать, что вид — не статическая единица, а стадия эволюции. Но выступал против того, что эта стадия характеризуется физиологической невозможностью скрещивания с другими видами. Как констатировал Полянский, дискретность видов довольно отчетливо наблюдается и у асексуально размножающихся форм, в частности у водорослей. Но если физиологическая изоляция не является обязательным условием для возникновения дискретности органических форм, то нет особых оснований придавать ей значение как ведущему критерию видовой специфичности. Поэтому преувеличение этой стороны («внутренней плодовитости и наружной стерильности») в сложном и многогранном явлении вида не имеет под собой реального основания: «...переоценка роли полового размножения в качестве фактора видообразования естественно приводит некоторых авторов к представлению об отсутствии видов там, где нет скрещивания» (1956, с. 23). Генетическое определение вида автоматически отвергает универсальность явления вида в органическом мире. В этом — коренной порок концепции биологического вида.

Против абсолютизации репродуктивной изоляции как видового критерия выступил и Г. Х. Шапошников (1966). Занимаясь экологией и систематикой тлей, у которых распространен бесполый способ размножения, он пришел к выводу, что вид — это универсальная категория, свойственная всему живому, независимо от способа размножения. Отмечая определенные достоинства критерия репродуктивной изоляции, Шапошников вместе с тем констатирует и весьма существенные его недостатки: этот критерий пригоден только к перекрестно оплодотворяющимся организмам; он недооценивает важности экологических связей; неприменим при филетическом видообразовании; бессилен в случаях существования комплекса близких форм, связанных сложной системой скрещиваний; логически отрицает возможность слияния популяций разных видов на основе гибриди-

зации; не всегда правильно оценивает эволюционные потенции. Шапошников считает целесообразным за видовой критерий принять «... не действительную или потенциальную скрещиваемость, а способность к объединению на основе родства и экологической сонаправленности». С этих позиций вид можно определить как «общность популяций, которые способны на основе родства и сонаправленности экологической специализации к объединению друг с другом, но не с другими такими же общностями» (там же, с. 27). Это определение вида, по мнению его автора, более универсальное, чем определение с позиции биологической концепции, оно не изменяет сущности последней: сохраняется понимание вида как общности популяций, значение репродуктивной изоляции как решающего видового критерия, однако устраняется его категоричность. Но предлагаемый критерий, как замечает и сам автор, неприемлем для случаев филетического видообразования и возможной гибридизации.

Предлагаемый Шапошниковым критерий на основе двух факторов (родство и сонаправленность экологической специализации) оказывается менее конкретным, он подходит не только для характеристики вида, но и внутривидовых единиц.

Существование видов у бесполо размножающихся организмов поддерживалось многими авторами (Козо-Полянский, 1948; Рудаков, 1964; Дубинин, 1966; Даревский, 1967; Шляков, 1967; Ю. Полянский, 1976, и др.).

Отсутствие единогласно принимаемого объективного, главного критерия вида привело к тому, что авторы разрабатывали и формулировали свои определения вида, в которых пытались отразить наиболее существенные, с их точки зрения, признаки вида. Например, согласно С. Я. Парамонову (1943), дать абсолютное определение вида невозможно по той причине, что виды неравноценны и находятся на разных стадиях своего развития. Поэтому, предлагая свое довольно пространное определение вида, этот автор рассматривал его лишь в качестве рабочей формулировки. Определение Парамонова отражало статику и динамику вида, оно было применимо для видовой характеристики любых организмов, независимо от их способа размножения (1943, с. 16—17).

С точки зрения внутренней интегрированности рассматривал вид А. А. Малиновский. «В виде, — отмечал он, — преобладают объединяющие центростремительные силы (скрещивание, общность строения и условий)...» (1947, с. 286). Вид как эволюционно обособленную, целостную единицу трактовал А. Л. Тахтаджян (1955, с. 794): «Вид есть биологически обособленная в процессе эволюции система клонов или популяций, связанных между собой переходами и отделенных от близких видов условиями существования или барьерами изоляции».

Идея целостности положена и в определение вида, данное К. М. Завадским: «Вид является прежде всего племенной общностью организмов, способной воспроизводиться путем размножения внутри себя, устойчиво занимающей определенное географическое пространство, а в его пределах — определенную экологическую нишу» (1954б, с. 5). Рассматривая вид как универсальное явление для всего живого, Завадский сделал попытку выделить признаки, самые общие, присущие видам любых организмов. В ряде работ он указывал десять таких признаков (1954б, 1957а, 1961, 1968): численность, тип организации, воспроизведение, дискретность, экологическая определенность, географическая определенность, многообразие форм, историчность, устойчивость, целостность. Видом может быть только такая совокупность особей, которой присущи все указанные признаки, но это не означает, что они все проявляются одинаково у каждого вида. Вид — это развивающееся образование, и степень проявления этих признаков зависит от стадии его развития.

Исходя из выделенных им признаков вида, Завадский дал более развернутое определение: «Вид — одна из основных форм существования жизни, особый надиндивидуальный уровень организации живого; будучи статистически детерминированной системой и полем деятельности естественного отбора, вид обладает как возможностью длительного самовоспроизведения и существования в течение неопределенного времени, так и способностью к самостоятельному эволюционному развитию, он является носителем и основной единицей эволюционного процесса. Вид внутренне противоречив: как результат эволюции он выступает в относительно стабильном состоянии, качественно определенен, целостен, приспособлен к данной среде, устойчив, обособлен от других групп (дискретен), а как узловой пункт и активный носитель эволюции — менее определенен, имеет составной характер, неустойчив, лабилен, обладает расплывающимися границами» (1968, с. 210).

Поиски объективного видового критерия для установления родственных отношений между организмами направили внимание на признаки биохимической специфики вида и вызвали попытки найти абсолютный критерий вида в биохимических признаках, а затем и в молекулярно-генетических особенностях.

Проблема взаимосвязи биохимического состава организмов с их эволюцией, с систематическим положением и филогенетическими связями давно привлекала внимание как систематиков, так и биохимиков. Решение этого вопроса, считали многие, могло бы дать в руки биологов «мощный объективный критерий, который позволял бы при помощи химических и биохимических исследований вскрывать родственные отношения между организмами и пути эволюции отдельных видов» (Белозерский, 1961, с. 11).

Из советских ученых первыми поставили вопрос о возможной таксономической ценности химических веществ А. В. Благовещенский (1925) и С. Л. Иванов (1926). В 1939 г. Благовещенский писал, что для вида (его сохранения и прогрессивного развития) имеют значение процессы обмена, взятые в своей совокупности, а не отдельные вещества, поскольку последние, хотя и могут указывать на родство отдельных форм и применяться для целей систематики, но они не имеют принципиального отличия от чисто морфологических признаков. Основной чертой вида является тип обмена веществ. Специфичность же обмена веществ обеспечивается присутствием в той или иной таксономической группе определенных белков (ферментов). Видовая специфичность различных ферментов изучалась самим Благовещенским и была обнаружена им и его сотрудниками еще в 20-х годах для протеолитических ферментов, инвертина и др. (Благовещенский, 1939). В качестве одного из биохимических критериев в систематике Благовещенский (1950, 1966) использовал алкалоиды, а также такие биохимические показатели, как «качество ферментов». С этой же целью другими авторами изучались так называемые вторичные вещества (жиры, пигменты, эфирные масла) (С. Л. Иванов, 1926; Голдовский, 1960, и др.). Позже в качестве абсолютных критериев вида были предложены мономорфные инвариантные белки, которые не обнаруживают изменчивости у популяций данного вида, но различны у разных видов (Алтухов, Рычков, 1972; Алтухов, 1974).

Вопросы взаимосвязи систематики с химическим составом организмов стали решаться на новой основе, после того как в начале 50-х годов Э. Чаргафф доказал, что ДНК обладает видовой специфичностью, и установил закономерности нуклеотидных отношений. Если раньше специфика живых организмов связывалась только с белками, то теперь оказалось, что она связана также со специфичностью нуклеиновых кислот.

В середине 50-х годов группа советских ученых под руководством А. Н. Белозерского провела исследования нуклеотидного состава ДНК у различных групп высших и низших животных и растений. Независимо от иностранных ученых, исследовавших нуклеотидный состав у бактерий (К. Ионг Ли, К. Валь, Е. Барбю), советские исследователи пришли к заключению, что у микроорганизмов (бактерий, водорослей, грибов, некоторых простейших) нуклеотидный состав ДНК действительно связан с видовой принадлежностью, т. е. сильно варьирует от вида к виду (Спирин и др., 1957; Серенков, Пахомова, 1959; Белозерский, Спирин, 1960; Ванюшин, Белозерский, Богданова, 1960; Урысон, Белозерский, 1960, и др.). Но у высших растений и животных обнаружилась иная картина; оказалось, что показатель специфичности состава ДНК варьирует у них в очень малых пределах (Урысон, Белозерский, 1959; Ванюшин, Белозерский, 1959а; Ванюшин, 1965; Антонов, Белозерский, 1961). У высших организмов варьирование нуклеотидного состава ДНК имеет место в пределах таксонов высокого ранга — семейства, отряда, класса (Белозерский, Медников, 1972). Нуклеотидный состав РНК обнаружил еще меньшую вариабельность. На основе этих исследований было сделано заключение, что для изучения видовой специфичности ДНК анализ нуклеотидного состава обладает слишком малой разрешающей способностью, нужны более тонкие и глубокие подходы. К их числу относится метод гибридизации ДНК (см. подробнее гл. 32).

Процент гибридизации нуклеотидных пар пропорционален филогенетической близости — это было показано зарубежными авторами (Хойер и соавторы) и подтверждено у нас на ДНК птиц, пресмыкающихся (Антонов, 1972) и на рыбах (Медников, Ахундов, 1975; Медников, 1976). Для анализа генетического родства близких видов метод молекулярной гибридизации ДНК-ДНК стал дополняться рядом других более тонких исследований (определение термостабильности гибридных нуклеотидных последовательностей, процента образования термостабильных пар, характера теплоустойчивости гибридных молекул), которые обладают гораздо большей разрешающей способностью и могут применяться как критерий степени дивергенции на уровне близких видов (Медников, Решетников, Шубина, 1977).

Приведут ли молекулярные исследования ДНК к обнаружению такого показателя, который можно было бы рассматривать абсолютным объективным критерием вида? На этот вопрос пока ответить трудно. Уже сейчас геносистематика не подтверждает существования некоего абсолютного критерия вида. Как отмечает Б. М. Медников (1978), различия между видами оказываются нечеткими, со всевозможными переходами — от внутривидовых форм разного ранга до отчетливых видов. Что касается генетической изоляции, то на молекулярном уровне наступление полной и необратимой изоляции можно признать в том случае, когда декодирующие элементы яйцеклетки не смогут считывать информацию, вносимую в зиготу спермием. В связи с этим важная роль в микроэволюции отводится быстрой дивергенции регуляторной ДНК, активирующей структурные гены. Ограничивая скрещиваемость в популяции, она способствует формированию нового генного комплекса (Медников, Шубина, 1976).

Поиски молекулярно-генетических критериев вида в известной мере стимулируются попытками выйти за рамки концепции биологического вида, которая представляет чисто теоретический критерий и неприменима в практической деятельности систематика. Эта же причина побуждает и других ученых обосновать критерий вида на базе некоторых других признаков организмов. Например, в 1959 г. Б. П. Ушаков предложил признак теплоустойчивости клеток пойкилотермных животных в качестве эколого-

цитофизиологического критерия вида. Цитофизиологический критерий вида Ушаков рассматривал как подступ к разработке общебиологического критерия вида, который, по его мнению, должен формулироваться путем совместных усилий биологов разных специальностей. Оказалось, что этот критерий не следует переоценивать. Близкие виды действительно различаются по теплоустойчивости клеток, однако этот признак не отличается от многих других структурных и функциональных особенностей организмов. В более поздних работах (1963 и др.) Ушаков отказался от трактовки теплоустойчивости как «истинного цитофизиологического критерия вида».

В советской биологической литературе многие ученые обсуждали вопрос о критериях вида, о виде как общебиологической категории, предлагали оригинальные формулировки понятия «вид». Большинство авторов придерживалось мнения об универсальности видовой организации живого, рассматривало вид как сложную, многообразную совокупность соподчиненных форм.

ГЛАВА 19. СТРУКТУРА ВИДА У РАСТЕНИЙ И ЕЕ ЗНАЧЕНИЕ ДЛЯ ЭВОЛЮЦИИ [1]

Проблема структуры вида относится к числу проблем, разработка которых находилась на переднем крае эволюционных исследований в нашей стране. Эти работы выполнялись целыми научными коллективами советских ботаников.

Развитие представлений о структуре вида и составляющих его единицах тесно связано с утверждением нового подхода к анализу вида, в основе которого лежало комплексное применение географо-морфологического, экспериментально-экологического и генетического методов изучения внутривидового полиморфизма. Именно комплексные генетико-эколого-географические исследования, проводимые в природе, на питомниках и в лабораториях позволили провести всесторонний анализ дифференциации вида и вскрыть его структуру.

Понятие «внутренняя организация» или «структура» вида отражает полиморфизм вида, наличие в его составе разнообразных, уже проверенных, переработанных отбором и имеющих приспособительное значение форм и групп (географические и экологические расы, местные популяции, различные внутрипопуляционные единицы), которые связаны закономерными внутривидовыми отношениями, интегрирующими их в единые целостные системы. Изучение состава вида, анализ его элементарных единиц является первой и необходимой ступенью познания структуры вида, и поэтому вполне правомерно рассмотрение структуры через анализ его состава.

При характеристике структуры вид рассматривается как исторически установившаяся система. При этом внутривидовые различия, еще не успевшие подвергнуться естественному отбору (новые мутации и морфозы), а также различия неадаптивные, вызываемые плейотропизмом, селективными корреляциями или генетико-автоматическими процессами, не входят в описание структуры вида. Понятие «структура» вида охватывает лишь уже переработанные отбором и имеющие приспособительное значение совокупности внутривидовых групп.

[1] Основу данной главы составляют концепция вида и его структуры, разработанные К. М. Завадским. В главе использованы изданные его труды, архивные материалы, статьи и выступления на семинарах и симпозиумах.

Современные представления о структуре вида у растений сложились в последние 30—40 лет. Главная их особенность состоит в признании вида целостной, иерархически построенной системой, включающей разнообразные внутривидовые единицы, среди которых основным структурным элементом является местная (локальная) популяция. Вопрос о значении структуры вида для познания эволюционных преобразований разрабатывался в нашей стране преимущественно на материалах, полученных при изучении высших растений. Что касается синезеленых водорослей, несовершенных грибов и многих других групп, то структура вида у них почти не изучена, а то, что известно, свидетельствует о большом ее своеобразии и сложности (Еленкин, 1936; Воронихин, 1946; В. Полянский, 1956, 1958; Рудаков, 1964). В дальнейшем мы ограничимся изложением работ, освещающих вопрос о структуре вида у высших растений.

ОСНОВНЫЕ ЭТАПЫ И НАПРАВЛЕНИЯ ИЗУЧЕНИЯ СТРУКТУРЫ ВИДА РАСТЕНИЙ

Начало исследований структуры вида растений относится к 20-м годам XX в. и приходится на четвертый этап общей истории учения о виде (см. подробнее: Завадский, 1961, 1968).

Сама постановка вопроса о дифференциации вида стала возможной после установления Ч. Дарвином закономерного характера разнородности особей в составе вида. Из всех форм неоднородности особей в пределах вида наибольший интерес у Дарвина вызывали непрерывно идущая индивидуальная изменчивость и образование групп (разновидностей), отличающихся адаптивными особенностями, т. е. процессы, которые постепенно изменяют внутреннюю структуру вида и обусловливают его эволюцию. Вместе с тем он уделял внимание и таким внутривидовым различиям, которые обусловливают не изменение вида, а его равновесное состояние (гетероморфность растений по листьям, цветкам, семенам и плодам, по ритмам развития и т. п.). Различия этого типа воспроизводятся со строгим постоянством и закрепление их основано на адаптивном значении этой формы разнородности.

Важной предпосылкой изучения структуры вида у растений явились новые подходы к познанию вида в теоретической систематике начала XX в. Обоснованный С. И. Коржинским (1892), Р. Веттштейном (Wettstein, 1898), В. Л. Комаровым (1901, 1908) морфолого-географический метод позволял вычленять крупные внутривидовые единицы — географические расы (или подвиды), на которые были дифференцированы виды, обладающие обширными и неоднородными по естественноисторическим условиям ареалами. И хотя В. Л. Комаров (1927, 1934), С. А. Невский (1935), С. В. Юзепчук (1939, 1958), работавшие на основе морфолого-географического метода, рассматривали вид элементарной, далее не разложимой и недифференцированной единицей, сама морфолого-географическая трактовка объема вида, как справедливо подчеркивал В. П. Малеев (1933), неизбежно приводила к выводу, что виды далеко не одинаковы по своей внутренней структуре и размерам.

Обоснованный Б. А. Келлером (1907, 1923) морфолого-экологический метод также приводил к пониманию сложной организации вида. Однако хорошо устанавливающий различия внутривидовых форм (экологических рас) по их приспособлениям к разным условиям местообитания, он не давал доказательства константности этих форм.

Благодаря применению методов экспериментальной генетики (путем гибридизации и изучения расщепления признаков, путем инцухта и

разведения изолированных семей, чистых линий и т. п.) вид был разложен на массу мелких, константно различающихся между собой форм. Экспериментально-генетический анализ дал точные доказательства того, что виды сложны по своему составу. Однако выделяемые при таком анализе отдельные биотипы или формы, различающиеся по одному константному признаку, не рассматривались с точки зрения способности их к самостоятельному существованию и воспроизведению в природной обстановке. В действительности эти формы были лишь зависимыми компонентами популяций, не проверенными отбором на жизнеспособность и конкурентоспособность.

Изучение популяционной структуры вида стало возможным после широкого применения экспериментальных методик в сочетании со сравнительным изучением видов в природной обстановке. Такой синтез берет начало от направления в систематике высших растений, основанного в начале 20-х годов шведским ботаником Г. Турессоном и названного им генэкологией (см. гл. 12).

В истории изучения проблемы структуры вида растений советскими учеными можно выделить два этапа. Первый охватывал время с начала 20-х до середины 30-х годов. Он характеризовался утверждением, что вид имеет полиморфную природу, является системой и включает известное число единиц различного объема и таксономического достоинства. Этот этап включал несколько направлений исследований. Центральным было экспериментально-экологическое направление в микросистематике, связанное с генэкологическими исследованиями М. А. Розановой, Е. Н. Синской и их сотрудников.

Теоретическое обоснование Н. И. Вавиловым дифференциального ботанико-географического метода и введение его в практику изучения исходного материала для селекции, разностороннее изучение внутривидового разнообразия огромного количества видов и разработка на этой основе представления о видах как «целостных комплексах-системах» (политипическая концепция) составили содержание другого направления в изучении внутренней организации вида. Особое направление развивалось в работах по прикладной ботанике при изучении состава местных сортов сельскохозяйственных растений.

Второй этап (середина 30-х—70-е годы) связан с изучением структуры популяции как основной естественной единицы существования, приспособления, воспроизведения и эволюции вида. Выявлялись и изучались внутривидовые группы, входящие в состав популяции. Это время характеризуется обширными комплексными исследованиями пространственной и временной дифференциации растительных популяций и разработкой основанных на этих исследованиях экологических закономерностей строения популяций.

СТРУКТУРА ВИДА РАСТЕНИЙ В ГЕНЭКОЛОГИЧЕСКИХ ИССЛЕДОВАНИЯХ

В начале третьего десятилетия в недрах традиционной систематики сформировалась экспериментальная систематика, названная еще дифференциальной (Вавилов, 1926), аналитической (Розанова, 1928, 1930) или микросистематикой (Завадский, 1961). Ее главной целью, по мысли М. А. Розановой, было «познание эволюции и взаимоотношений видов не только на основе морфолого-географических данных, но и на основе экспериментального изучения физиолого-биохимических процессов и процессов наследственности и изменчивости» (1946, с. 7).

Одним из важнейших разделов экспериментальной систематики была генэкология, в которой анализировалась экология отдельных составляющих вид рас. В генэкологии органически сочетаются экологические и экспериментально-генетические методы изучения вида и процесса видообразования. Сочетание описания приспособительных форм вида, приуроченных к различным местообитаниям, и экспериментальной проверки наследственной константности их признаков гарантировало объективность выявленных внутривидовых единиц, которые приобретали значение конкретных, существующих в природе реальностей, а не случайных уклонений или «гербарных мифов».

В Советском Союзе исследования по генэкологии были начаты в 20-х годах и проводились главным образом в двух научных центрах: во Всесоюзном институте растениеводства им. Н. И. Вавилова (ВИР) и в Петергофском биологическом институте при Ленинградском государственном университете. В ВИРе они осуществлялись Синской и большой группой ее сотрудников, в Петергофском институте — Розановой и ее учениками.

В 1922 г. к анализу трудно расчленимого комплекса лютиков — conspecies *Ranunculus auricomus* — приступила Розанова (1932а). Этот видовой комплекс включал четыре вида, выделенных ранее на основе описательно-морфологического метода: *R. typicus* Korsh., *R. cassubicus* (L.) Korsh., *R. sibiricus* Korsh., *R. anadyriensis* Ovczinn., каждый из которых характеризовался большим разнообразием форм. Широкий полиморфизм видов чрезвычайно затруднял четкое определение границ, разделявших эти виды. В свою очередь это не позволяло однозначно решить вопрос о характере филогенетических взаимоотношений в пределах видового комплекса.

Объектами исследования служили многочисленные образцы *R. typicus*, *R. cassubicus* и *R. sibiricus*, взятые из разных географических пунктов их ареала и из различных местообитаний в Ленинградской области. У всех форм, выращиваемых путем пересева в течение нескольких лет в условиях питомника, выяснялась константность характеризующего их комплекса признаков.

На первом этапе работы проводилась сравнительная оценка широты модификационной изменчивости у разных форм *R. typicus* и *R. cassubicus*. Вариационно-статистический анализ изменчивости таких признаков, как длина и диаметр стебля, диаметр цветка, число зубцов листа первой стеблевой розетки, число цельных прикорневых листьев, длина плода, опушение семянок, форма столбиков и фенологические фазы, ясно показал, что все формы обладают исключительно большой индивидуальной изменчивостью (Розанова, 1922, 1925). При более детальном изучении оказалось, что «в каждом местообитании каждая форма, изменившись модификационно, сохранила вместе с тем определенные, свойственные ей отличительные черты, сохраняла определенный hiatus с близкими ей формами» (Розанова, 1932а, с. 29). В целом же амплитуда индивидуальной изменчивости в пределах *R. auricomus* оказалась столь велика, что ни один из признаков не мог служить достаточным основанием для разделения ранее установленных линнеевских видов.

Второй этап исследований видового комплекса был связан с анализом групповой изменчивости. Вначале путем наблюдений за серией сообществ, различающихся по составу и условиям увлажнения, выявилась приуроченность к каждому из них определенных популяций *R. typicus* и *R. cassubicus*. Затем на основании данных об изменчивости формы пластинки прикорневого листа, высоты растения, формы долей стеблевого листа и его края, формы цветка для каждого из растений устанавлива-

МАРИЯ АЛЕКСАНДРОВНА РОЗАНОВА
(1885—1957)

лась определенная комбинация этих признаков. Так, было отмечено, что на сыром лугу в сообществе Alopecuretum *R. cassubicus* встречается в двух разных комбинациях признаков, а *R. typicus* — в восьми комбинациях; для *R. cassubicus*, произраставших на сырых затененных лужайках в сообществе Festucetum rubrae, было отмечено семь комбинаций признаков, а для *R. typicus* — пять. Далее устанавливался процент встречаемости комбинаций признаков для каждого вида, что в итоге давало возможность вывести средний тип или средний изореагент (по Розановой), который как наиболее часто встречаемая форма объективно характеризовал популяцию вида, населяющую определенное местообитание. Анализ семенного потомства выявленных средних изореагентов, выращенных в стандартных условиях питомника, показал, что основные комбинации их признаков остаются относительно константными. Сходные типы средних изореагентов, по Розановой, полностью соответствовали экотипу Турессона и поэтому могли быть обозначены этим термином. Экспериментальный анализ показал, что в пределах *R. typicus* существуют два экотипа: экотип затенепных мест лесных лужаек и экотип освещенных мест лугов, а в пределах *R. cassubicus* — три экотипа: экотип затененных сырых лесов, экотип слабозатененных лесов, полуосвещенных местообитаний и экотип лесных лужаек и хорошо освещенных мест.

Следующий этап работы состоял в изучении закономерностей пространственного распределения форм в пределах *R. auricomus*. Опираясь на данные о распространении признака по ареалу и его изменчивости в каждой географической области, Розанова выявляет процент встречаемости каждого варианта сочетаний признаков в данной области. Путем подсчета числа преобладающих вариантов устанавливается доминирующая комбинация признаков, которая характеризует наиболее часто встречающийся в данной географической области средний тип растений или, согласно предложенной ею терминологии, климатип (1932а, с. 100). Всего в пределах *R. auricomus*, по Розановой, могло быть выделено семь климатипов.

В итоге Розанова заключает, что только анализ распределения систематических единиц в пределе вида в связи с условием местообитания и одновременно выяснение хода их изменчивости дает наиболее полную картину строения вида (там же, с. 95).

Эта картина рисуется ею в виде системы таксономических единиц: климатип, экотип, изореагент. Климатип здесь понимается как единица высшего ранга, охватывающая группу экотипов и совпадающая с географической расой (т. е. с подвидом). Экотип рассматривается как единица подчиненного ранга, как «естественная популяция (группа биотипов), несущая определенные морфологические черты, свойственные определенному местообитанию внутри большой климатической провинции» (там же, с. 96). Изореагент представляет собою наименьшую единицу, включающую «одинаково реагирующие индивиды при тех же условиях и на той же стадии», которые по своей природе могут быть или гомозиготными или гетерозиготными (там же).

Во всех своих работах Розанова указывала на необходимость широкого развития дифференциальной систематики и на экспериментальных образцах показывала, как это надо осуществлять (1930, 1932а, 1935). Экологический аспект в ее экспериментах был менее выражен, чем в исследованиях Турессона или Синской. Ее более интересовала степень константности признаков и их систематическая ценность. Адаптивное же значение полиморфизма популяций оставалось за рамками научных интересов. Итоги работы были подведены Розановой в монографии «Экспериментальные основы систематики растений» (1946).

Учениками Розановой была показана реальность существования экотипов и климатипов у многих видов. В. А. Королевой (1932) у *Leontodon autumnalis* были выявлены и описаны экотип луговой и экотип, произрастающий в условиях сильно утаптываемых мест. Анализ исключительно полиморфного вида *Galeopsis tetrahit*, произрастающего на территории Ленинградской области, показал наличие в его пределах экотипов полей и сырых канав (Перлова, 1932). У лугового злака *Anthoxanthum odoratum* было обнаружено два экотипа: экотип pratensis, приуроченный к луговым ассоциациям, и экотип arvensis, характерный для таких местообитаний, как пустоши, залежи, дороги, пашни (Стрелкова, 1932). В пределах полевицы гигантской (*Agrostis gigantea*) были установлены пять климатипов: северный, лесостепной, южноказахстанский, сибирский и алтайский (Соколовская, 1937). Существование климатипов тундровой зоны, лесной и степной зон Европейской части СССР, западносибирского и алтайского у лисохвоста лугового (*Alopecurus pratensis*) и трех климатипов (степного, кавказского и восточносибирского) у лисохвоста пузырчатого (*Alopecurus ventricosus*) было показано О. С. Стрелковой (1938).

Приступив в 1921 г. по заданию Вавилова к анализу изменчивости близких видов семейства крестоцветных, Синская (1924) обнаружила

огромный внутривидовой полиморфизм. Экспериментально изучая экологическую изменчивость видов и сочетая эту работу со сравнительными, эколого-географическими наблюдениями в природе, она выявляет экотипы, соответствующие определенным климатическим районам (климатипы), у сурепицы (*Brassica campestris*), у сарептской горчицы (*Brassica juncea*), у рыжика (*Camelina*) (Синская, 1928). Существование климатипов было обнаружено и у видов *Vaccinium* (Синская, Щенкова, 1928). Вместе с тем тщательный анализ различий в устройстве генеративных органов, архитектонике куста, величине листа и черешков в зависимости от географической широты места произрастания с последующей проверкой на константность выявил особенность: «широтные» климатипы черники, брусники, голубики соответствовали вертикальной экотипической зональности.

В 20-е годы в период работы с крестоцветными Синская выявила неизвестную ранее категорию экотипов, названную ею синэкотипами, или фитосоциальными экотипами. Синэкотипы характеризовались чертами приспособления к определенной растительной ассоциации (Синская, 1928, 1931).

Существование экотипа как структурной единицы вида и различных его категорий было подтверждено серией исследований сотрудников ВИРа, выполненных в 20—30-е годы под руководством Синской. З. Н. Жеребина (1931) выявила климатипы у костра безостого, В. Т. Красочкин и В. Узунов (1931) у свеклы, М. К. Рубашевская (1931) у дикой моркови, В. Б. Енкен (1932) у сои, А. И. Купцов (1932) у сафлора, М. К. Веселовская (1933) у мака. Синэкотипы уподобления и дифференциации у абиссинского кресс-салата обнаружила М. С. Щенкова (1932).

Обстоятельное исследование, показавшее существование еще одной — глубоководной — формы экотипов, было выполнено В. Н. Сукачевым (1935б). При выращивании ивы (*Salix gmelini*) из района Нижней Волги в условиях культуры в Ленинграде было отмечено, что здесь почки начинают распускаться на 1.5—2 мес позже, чем у форм ивы с рек Черехи, Шексны, Шелони. Выяснилось также, что этот признак передается при вегетативном размножении черенками и при размножении семенами. Эту форму, приспособленную к долгому стоянию на пойме полых вод, Сукачев назвал позднепойменным экотипом.

Большой фактический материал, накопленный в 20—30-е годы, позволил дать развернутую характеристику понятия экотипа, уточнить его содержание и разработать типологию экотипов. Это было сделано Синской в ряде работ (1931, 1938, 1948 и др.). В самом общем виде, писала Синская, экотип может быть определен как «группа биотипов одного вида, объединяемая некоторыми общими наследственно-константными признаками и специально приспособленная к условиям определенного местообитания» (1931, с. 2—3). Экотипы хорошо выражены у различных видов растений, независимо от их систематического положения, способов размножения и других особенностей. Экотипические признаки вырабатываются путем естественного отбора. Экотипы, входящие в один вид, подчиняются правилу викаритета, т. е. выступают настоящими аллопатрическими группами вида. Существенной особенностью экотипа является его сложный полиморфный характер. Классификация экотипов включает три большие группы: региональные, локальные и биоэкотипы. Первые приурочены к большим географическим территориям и формируются под воздействием всей совокупности климатических, эдафических и биотических условий данной области (географические расы). Когда в комплексе факторов ведущее значение имеет климат, выделяются климатипы, которые могут быть приурочены или к вертикальным кли-

матическим поясам, или к широтно-меридиональным зонам. Локальные — более мелкие экотипы, приуроченные к определенным местообитаниям в пределах одной географической области. Биоэкотипы включают синэкотипы, приспособленные к условиям ценоза, и экотипы, приспособленные к воздействиям человека или животных.

Таким образом, работами советских ботаников, выполненными в 20—30-х годах на основе генэкологического метода, было убедительно показано существование структурной единицы вида — экотипа (экологической и географической рас). Результаты их исследований были столь весомы, что они «оказали... заметное влияние на западную генэкологию, особенно на группу Грегора» (Тахтаджян, 1970, с. 333).

КОНЦЕПЦИЯ Н. И. ВАВИЛОВА О ВИДЕ КАК СИСТЕМЕ

Большой вклад в разработку проблемы вида и его внутренней организации сделал Н. И. Вавилов. Фактической основой представлений Вавилова послужил огромный материал, собранный им и коллективом сотрудников Института прикладной ботаники (в настоящее время Всесоюзный институт растениеводства им. Н. И. Вавилова) при изучении сортового состава многих видов культурных растений и ближайших к ним природных видов. Поиск исходного материала для селекции предполагал исследование вида, в состав которого входила интересующая селекционера сельскохозяйственная культура. Главной особенностью работ Вавилова и его школы был комплексный подход к анализу вида, сочетающий генетические испытания материала в питомниках, географические посевы образцов на многочисленных станциях и экологические наблюдения. Невиданной была и широта охвата материала. Исследовалось множество популяций каждого вида по возможности из всех частей ареала и из разных местообитаний.

В итоге было доказано, что все виды полиморфны и состоят из большего или меньшего числа внутривидовых форм. Вавилов писал: «Изучение нескольких сот видов культурных растений, проведенное большим коллективом, привело нас прежде всего к понятию линнеевского вида, в том числе культурных растений как определенной *сложной системы*» (1935а, с. 7). Разъясняя свою позицию, он уточнял: вид «представляет собой более или менее обособленную сложную подвижную морфофизиологическую систему, связанную в своем генезисе с определенной средой и ареалом» (там же). Следует специально подчеркнуть, что, развивая представление о виде как системе, Вавилов одновременно ставил вопрос и о его целостности.

Результаты огромной аналитической работы послужили основой представлений Вавилова о структуре вида растений, которые формировались в два этапа. Первоначально этот вопрос решался им в духе идей ранней генетики, что нашло отражение в работе 1920 г. «Закон гомологических рядов в наследственной изменчивости», вышедшей в 1935 г. отдельной книгой. Вавилов отмечал, что линнеевский вид, считавшийся в XIX в. «основной конечной единицей», предстал теперь хотя и реальным, но сборным образованием, формой коллективного существования «элементарных видов» (по де Фризу), или жорданонов (по Лотси). Тысячи жорданонов установлены у мягкой пшеницы, возделываемой в различных районах Азии и Европы, у местных азиатских и африканских форм культурного ячменя, у риса и других культур, столь же велико число генетически различных внутривидовых форм у диких плодовых, у сорных растений и т. д. В связи с этим Вавилов считал, что «только путем

детального изучения жорданонов и генотипов можно подойти к действительному пониманию вида» (1935б, с. 3 и 7). Рассматривая, таким образом, вид как сложное явление, многообразие которого целесообразно определять «числом расовых признаков», Вавилов трактовал его по существу как систему признаков или генотипов. В качестве элементарной единицы вида он признавал расу, а общая структура линнеевского вида представлялась как ряд соподчиненных единиц: подвиды, разновидности, расы.

Глубокое влияние на теоретические представления Вавилова о виде и его структуре оказало изучение в 20-е годы многих видов растений в естественных местах их произрастания. Большое значение имело также внедрение в практику исследований разработанного Вавиловым дифференциального ботанико-географического метода, который самим автором рассматривался как «единственный путь к действительному практическому овладению линнеевским видом» (1931, с. 125). Этот метод предполагал морфолого-физиологическое и генетическое изучение вида, анализ экологической и географической изменчивости составляющих его форм с обязательным учетом признаков не только наиболее часто встречающихся особей, но и всех отклонений от типичной формы вида. При применении ботанико-географического метода вид получал исчерпывающую характеристику, позволяющую вскрыть его структуру.

К началу 30-х годов Вавилов приходит к мысли, что для понимания вида как целостной системы недостаточно знаний только о его генетическом потенциале. Развитие генетического представления о виде, писал он, большой шаг в понимании вида. Но оно недостаточно, поскольку не учитывает закономерностей экологического формообразования внутри вида и «...основного атрибута линнеевского вида: приуроченность к определенной географической области» (1931, с. 125). Попытка синтезировать генетические представления о виде с эколого-географической и морфолого-физиологической концепциями была сделана Вавиловым в работе «Линнеевский вид как система» (1931).

Новые данные, полученные на основе ботанико-географического метода, хорошо показывали, как под влиянием естественного отбора в локальных условиях среды и географической изоляции обособляются наиболее соответствующие данной среде группы рас — эколого-географические подразделения вида, различающиеся комплексом морфологических и физиологических признаков. Эколого-географическая дифференциация вида особенно заметно происходит при расселении вида. «Вид, попадая в новые условия и подвергаясь действию отбора, выделяет расы, соответствующие данной среде, определенные экотипы... Виды, занимающие обширные ареалы, нередко выделяют резко различные эколого-географические комплексы форм... Надо учитывать географическую и экологическую динамику вида как системы» (1931, с. 127). Линнеевские виды, таким образом, рассматривались теперь Вавиловым не как система признаков, а как сложная система внутривидовых единиц — система естественных группировок рас (экотипов или климатипов). Эти выводы были подкреплены серией монографических исследований, выполненных сотрудниками ВИРа (например, Е. Ф. Пальмовой на пшеницах, М. А. Розановой на малине, Е. Н. Синской на люцернах, и др.).

ИССЛЕДОВАНИЯ ПОПУЛЯЦИОННОГО СОСТАВА ВИДА В ПРИКЛАДНОЙ БОТАНИКЕ В 20—30-Е ГОДЫ

Местные сорта сельскохозяйственных растений, длительное время выращиваемые в одном и том же районе, представляли собой по существу местные популяции видов растений, сформированные действием бессознательного искусственного и естественного отбора. Поэтому анализ строения и преобразования местных сортов может рассматриваться как один из способов изучения структуры местных популяций видов растений и их эволюционной динамики (Аверьянова, 1975б).

Исследованиями Д. И. Баранского, А. Баумана, П. И. Богдана, В. В. Колкунова, П. Н. Константинова, Н. Н. Кулешова, П. И. Лисицына, А. Л. Мазлумова, К. Г. Ренарда, В. Ф. Савицкого, И. С. Травина и других был подтвержден факт высокой гетерогенности местных сортов пшениц, ячменей, овсов, льна, сахарной свеклы, клевера, других культур и собран большой материал по характеристике форм, входящих в их состав. Элементарными единицами в пределах местного сорта-популяции признавались два типа форм: более крупные, отличающиеся друг от друга одним константным признаком, — разновидности, и многочисленные мелкие формы — расы, обладающие своими характерными особенностями и способные передавать их потомству, что нашло отражение в работах Е. Ф. Пальмовой в 1922 г., К. Г. Ренарда в 1924—1930 гг., Г. Р. Рего в 1927 г., С. И. Жегалова в 1930 г. (см.: Аверьянова, 1973).

Наблюдения за местными сортами самоопыляющихся культур, популяции которых обладают минимальной степенью генетической интегрированности, приводили к пониманию их структуры как «пестрой смеси разновидностей и рас», «смеси генетически разнородных растений», «сорта — смеси чистых линий». Особенности селекционной работы с сортами перекрестноопыляющихся культур способствовали развитию представлений о целостном, интегрированном характере структуры местного сорта, в пределах которого существуют «...исторически сложившиеся естественные формы групповой изменчивости» (Травин, 1935, с. 464).

Работы с местными сортами имели большое значение для понимания способов поддержания полиморфизма популяций. Особенно ценными были исследования так называемого перерождения местных сортов. Этим термином обозначалось наблюдавшееся в практике возделывания ухудшение хозяйственно или биологически важных признаков сорта (урожайность, иммунность, засухо- и морозоустойчивость и т. п.). Такие изменения наблюдались при длительном выращивании сорта в одном и том же районе или при перенесении сорта в другой район, с иным сочетанием факторов среды. Исследования перерождения местных сортов и искусственных сортосмесей, осуществленные В. Е. Писаревым (1923), А. А. Сапегиным (1922) и Н. Н. Кулешовым (1922), показали, что преобразование их состава сводится к закономерному изменению числовых соотношений между входящими в них компонентами. Эти исследования привели к выводу, что сосуществование в популяции различных форм увеличивает возможности ее приспособления к изменяющимся факторам внешней среды (см. подробнее гл. 13).

Еще один аспект адаптивного полиморфизма популяций был вскрыт селекционером Д. И. Баранским (1926, 1930). Изучение им причин изменения состава искусственных сортосмесей ячменей показало, что главной причиной, направляющей перестройку сортосмеси, является наличие в популяции форм, обладающих широкой экологической пластичностью,

т. е. форм, способных сохранять устойчивость наиболее жизненно важных свойств при воздействии неблагоприятных условий.

Таким образом, исследованиями селекционеров и растениеводов в 20—30-е годы был не только вскрыт полиморфный состав популяций, но и показан его адаптивный характер.

ЭКОЛОГИЧЕСКИЕ ЗАКОНОМЕРНОСТИ СТРУКТУРЫ ПОПУЛЯЦИЙ

Фактической основой суждений Синской по данной проблеме служили материалы обширных наблюдений за растительными популяциями, собранные ею и ее сотрудниками в экспедициях 1934—1939 гг. Способом работы служил анализ географических серий местных популяций, прослеживание направленных изменений состава популяций вида в вертикальном и широтно-меридиональном направлениях. Кроме того, в сравнительном плане исследовалась экологическая изменчивость популяций. При этом учитывались изменения не только отдельных признаков, но и их комплекса: архитектоника куста, время цветения, форма листа, соцветия и т. д. Выделявшиеся в местных популяциях формы проверялись в питомниках: выяснялась наследственная обусловленность их признаков, проводились скрещивания этих форм и испытания в условиях оранжереи.

Участниками экспедиций изучались особенности и состав популяций многих видов из семейств бобовых и злаковых. Исследования показали, что экотип — это сложная полиморфная система, что, несмотря на «единство типа», он чрезвычайно изменчив внутри себя (Синская, 1948, с. 52). Изменчивость экотипа выражена тем слабее, чем менее благоприятны условия, в которых он сформировался, чем ближе эти условия к крайнему пределу возможного распространения. Наиболее изменчивые экотипы встречаются в современных центрах видообразования.

Степень полиморфизма экотипа определяется изменчивостью составляющих его популяций. Популяции, где полиморфизм представлен разнообразием изореагентов, т. е. мелкими формами, которые, помимо признаков экотипа, характеризуются еще наследственно обусловленными признаками, не имеющими в данном местообитании приспособительного значения (степень опушения и рассеченности листа, форма и интенсивность окраски лепестков и т. п.), составляют, по Синской, первый тип структуры популяций — популяции с «неэкологической структурой» или с «разлитым полиморфизмом» (1939, с. 445; 1948, с. 57). Такие популяции, как правило, существуют в среде, которая, хотя и подвержена частым колебаниям, но в целом благоприятна для вида.

Второй тип — популяции с четко выраженными структурными элементами. При изменении условий на месте произрастания или же при расселении в несколько более суровые условия наряду с широкой амплитудой изменчивости по отдельным признакам (изореагенты) в популяции оформляются и становятся различимыми отдельные элементы, представляющие собой простейшие формы группового приспособления вида. Популяции подобного типа были названы Синской «экотипическими популяциями с экологической структурой» (1939, с. 456), а элементарная единица их структуры — «экоэлементом» (1938, с. 4).

Реальность существования экоэлементов доказывалась многочисленными примерами и особенно ярко материалами по составу популяций ежи сборной, полученными М. С. Щенковой. Экоэлементы Синская рассматривала как «элементарные экотипы», «зачатки экотипов» (1938, с. 4) или «микроэкотипы», складывающиеся в недрах популяции (1948).

В основе характеристики экоэлемента лежат не отдельные признаки, а единая система — хорошо скоррелированный комплекс физиологических и морфологических признаков. Экоэлементы также определяются сочетанием биологически важных признаков: ритмом роста и развития растения, сроками размножения, продолжительностью жизни, отношением к влажности, свету и т. д., общим габитусом, окраской и величиной листьев и других органов. Этот комплекс признаков, характеризующий «ядро» экоэлемента и обусловливающий в конечном счете его приспособление к специфическим условиям среды, был назван «морфобиологической конституцией» (1948, с. 78). Другая важная особенность экоэлемента заключалась в его способности воспроизводить свой тип в потомстве. При выращивании в питомнике основные признаки оказались наследственно фиксированными, а те, которые были «впаяны» в ядро его конституции, нередко наследовались совместно, образуя нерасщепляющийся комплекс (там же, с. 213—215).

Разработку понятия об экоэлементе Синская тесно связывала с рассмотрением его эволюционного значения. Экоэлемент трактовался ею и как результат естественного отбора, и как элементарный материал для эволюции. Сосуществование нескольких экоэлементов в сложной экотипической популяции обеспечивает широкую приспособленность и вместе с тем обусловливает возможность дальнейшей эволюции. Эволюционные изменения популяции на основе преобразований экоэлемента могут осуществляться двумя путями. Как показал сравнительный анализ серии популяций *Phleum pratense* при переходе от лугов нагорного плато Армении к верхней границе распространения вида, образование нового экотипа происходит путем выделения из сложного (лугового) экотипа одного экоэлемента, наиболее приспособленного к высокогорным условиям. Остальные экоэлементы элиминируются отбором. Выделившийся экоэлемент образует самостоятельный экотип (1938). Другой путь образования экотипа — постепенное изменение всего состава сложной экотипической популяции при ее географическом расселении. Здесь наряду с отбором экоэлементов происходит и постепенное изменение свойств оставшихся экоэлементов. «Накопление» новых свойств по мере изменений условий среды приводит к нарастанию различий между исходным экоэлементом и вновь образующимся. В итоге эти различия достигают такой степени, что можно уже констатировать образование нового экотипа (1948). Этот путь динамики вида особенно четко был прослежен в исследованиях географической изменчивости популяций люцерны при переходе от *Medicago glutinosa* к *M. falcata* на Северном Кавказе (там же, с. 114—118).

Таким образом, выявив существование экоэлемента и показав его роль в эволюционном процессе, Синская обоснованно сформулировала представление об элементарной генетико-экологической единице популяционной структуры вида. Внутривидовая структура предстала в виде иерархии следующих единиц: вид→экотип→экотипическая популяция→ →экоэлемент (1938, с. 4).

АНАЛИЗ ПОПУЛЯЦИОННОЙ СТРУКТУРЫ ВИДА В ИССЛЕДОВАНИЯХ 50—70-Х ГОДОВ

В эти годы основное место в изучении проблемы структуры вида занял вопрос о составе местной (локальной) популяции и природе входящих в нее внутрипопуляционных групп.

ЕВГЕНИЯ НИКОЛАЕВНА СИНСКАЯ
(1889—1965)

Начиная с середины 50-х годов были возобновлены исследования Е. Н. Синской и ее сотрудников. Наряду со сбором нового экспериментального материала большое внимание было уделено теоретическому анализу проблемы. Итоги этих исследований получили отражение в двух одноименных сборниках «Проблема популяции у высших растений», вышедших в свет в 1961 и 1963 гг., в курсе лекций «Учение о виде и таксонах» (1961в) и в оставшейся незаконченной статье «Вид и его структурные части на различных уровнях органического мира» (1979). В этих работах Синская развивала мысль о том, что все единицы, входящие в состав вида, выражают собой различные формы его приспособления к различным частям ареала или же к однородному местообитанию. Основной внутривидовой единицей она называет конкретную (локальную, местную) популяцию. В отличие от принятой в генетике трактовки популяции как смеси форм, в противоположность генетически однородным множествам вроде клонов, гомозиготных линий (Haldane, 1959; Li, 1955, и др.), или как совокупности биотипов (Мюнтцинг, 1963), Синская определяет популяцию как единицу населения вида, которая характеризуется определенным составом и закономерными отношениями между особями, обладает известной степенью целостности и способностью к воспроизведению (1961а). Существенной чертой конкретной популяции является ее универсальность. Все виды, независимо от способа их размножения (типа репродуктивной системы), высоты орга-

низации, характера внутривидовых отношений и других показателей, представлены сложными популяциями.

Положение о сложности состава популяций разных видов, в том числе выравненных сортов самоопыляющихся культур и «чистолинейных» сортов, аргументировалось Синской многочисленными данными, полученными с помощью разработанного ею метода анализирующих фонов. Анализирующие фоны создаются различными способами посева, в разной степени разреженного или загущенного, сроками посева, испытанием материала в разных географических и экологических пунктах, применением разных вариантов яровизации и контрастных смен температуры и фотопериодов. Метод анализирующих фонов давал возможность вскрывать внутрипопуляционный полиморфизм, не обнаруживаемый в обычных условиях. Так, у выравненных сортов самоопылителей, например у перилды масличной (1961б), у озимой формы ляллеманции скальной, полуозимой формы ляллеманции пельтата (Синская, Борковская, 1961) и у чистолинейных сортов яровой пшеницы (Агаев, 1958) были выделены группы биотипов, различающиеся по целому комплексу признаков (зачаточные экоэлементы), которые позже были названы криптоэлементами и определены как внутриэкоэлементные группы (Агаев, 1979).

В начале 50-х годов исследования структуры популяций и приспособительных внутрипопуляционных форм у высших растений были начаты К. М. Завадским, его сотрудниками и учениками на кафедре дарвинизма Ленинградского университета. Непосредственной предпосылкой для постановки этих исследований послужили результаты изучения внутривидовых отношений у растений, которые были получены Завадским в предшествующие годы (см. подробнее гл. 13). В серии модельных экспериментов, различавшихся первичной плотностью посева, способами размещения растений по площади, площадью элементарного насаждения, запасами минерального питания и т. д., а также видовым составом объектов, было установлено, что среди всех показателей, влияющих на направление отбора, в конечном счете самым важным является состав популяции испытываемых видов. Это обстоятельство и определило необходимость более глубокого изучения состава популяций.

Объектами исследований служили популяции культурных, полукультурных, сорно-полевых и дикорастущих растений, различающиеся продолжительностью жизни (одно-, дву- и многолетники), способами размножения (перекрестно- и самоопылители, апомикты) и географо-экологическим происхождением. Для описания состава популяции и характеристики входящих в нее групп применялись экспериментально-экологические методики. С целью определения характера воспроизведения отдельных групп ставились опыты с потомством этих групп и проводился посемейный анализ. Степень наследственной фиксированности признаков испытывалась проверкой в нескольких поколениях и в различных условиях, а также скрещиванием и отбором.

Анализ популяций испытываемых видов позволил выявить в их пределах более или менее четко разграниченные группы растений, различающиеся по ритмам роста, развития и другим реакциям на факторы среды, а также связанными с ними морфологическими признаками. Такие совокупности, воспроизводящиеся популяцией растений, однородные в данных условиях по ритмам роста и развития, а также различимые морфологически, были названы морфобиологическими группами (Завадский, 1952, 1957).

Исследования показали, что дикорастущие полиморфные популяции (марь белая, кок-сагыз, клевер красный, подорожник и др.) включают несколько морфобиологических групп, а отселектированные сортовые по-

пуляции (пшеница, столовая свекла, морковь, томаты) состоят как бы из одной морфобиологической группы, хотя внутри нее можно обнаружить не только индивидуальную, но и групповую неоднородность. У одних видов морфобиологические группы отличаются друг от друга целыми комплексами скоррелированных признаков, т. е. целыми конституциями, а у других в такие комплексы входит мало признаков и корреляционные связи между ними менее прочны. Оказалось также, что морфобиологические группы разных видов сильно отличаются и по способности к самовоспроизведению, и по степени стабильности признаков. Одни группы образованы адаптивными модификациями и воспроизводятся до тех пор, пока есть индуцирующие условия, другие являются смесями модификантов с константными формами, третьи целиком состоят из стабильных форм и должны рассматриваться как экоэлементы.

Морфобиологические группы могут быть разделены на типы по приспособлениям, ведущим к их дифференциации. Типы различаются предпочтением к определенному составу почвы или ее pH (эдафогруппы), конкурентоспособностью (ценогруппы), ритмами развития и сроками размножения (феногруппы). Так, в популяции дикой приморской свеклы скандинавского климатипа (*Beta maritima*) были выделены две четко отграниченные морфобиологические группы: крупнолистно-корнеплодная и мелколистно-некорнеплодная (Савин, 1957а, 1959). Трехлетние испытания показали, что при выращивании в различных условиях каждая группа воспроизводит 90% потомства, относящегося к материнскому типу. Здесь морфобиологические группы имеют четко обособленную конституцию. Они являются приспособлением к устойчивым, регулярно повторяющимся факторам среды. В пределах популяции мари белой (*Chenopodium album*) из Ленинградской области были обнаружены шесть морфобиологических групп, входящих в состав трех феногрупп, различающихся сроками цветения и продолжительностью вегетации (эфемерная — вегетационный период 45 дней, средняя — 54—59 дней и поздняя — 72 дня) (Завадский, 1957, 1961; Савин, 1957а, 1957б, 1959). Все шесть морфобиологических групп различались конкурентоспособностью, динамикой роста до и после цветения, высотой растения, формой и величиной листьев, габитусом и формой соцветий, различными физиологическими реакциями на изменение длины дня, удобрений, полива и т. п. При пересеве отдельных семей степень воспроизводимости колебалась от 60 до 100%, а при пересеве смесью семян от отдельной морфобиологической группы — от 79 до 98.5%.

Исследования популяции кок-сагыза показали, что в основе ее сложной структуры лежат три основные типа конституции, характеризующиеся скоррелированными комплексами признаков. Их наличие выражается в существовании трех фенологических форм: типично яровой, эфемероподобной и поздней. Основные особенности этих фенoформ наследственно фиксированы (Ростова, 1965). Вместе с тем подробный анализ изменчивости признаков растений фенoформ ранней части популяций в зависимости от условий выращивания (увеличение площади питания, дозы удобрения, посев гнездами, изменение температуры, длины дня) обнаружил большую фенотипическую пластичность растений. Оказалось, что состав фенологических форм неоднороден и что сами фенoформы связаны переходными, промежуточными группами более низкого ранга, имеющими менее самостоятельный характер. Такое сочетание стабилизированных и модифицирующих форм в популяции обеспечивает кок-сагызу растянутость общих сроков цветения и в то же время возможность плодоносить большому числу растений в наиболее благоприятных условиях. Для горного вида, живущего в изменчивых почвен-

но-климатических условиях, эта особенность имеет приспособительное значение.

В настоящее время понятие морфобиологических групп стало все шире входить в практику популяционных исследований (Киселева, 1961, 1963; Корчагин, 1964; Мамаев, 1965, 1972; Заугольнова и др., 1976; Мухина, 1979).

К сожалению, приходится констатировать, что в современной зарубежной литературе при обсуждении вопроса о структуре популяции ни экоэлемент как элементарная эколого-генетическая единица, ни другие внутрипопуляционные группы, выявленные к настоящему времени, не рассматриваются. Так, в книге В. Гранта «Эволюция организмов» (1980) в разделе, посвященном структуре популяции, эти единицы даже не упоминаются. В качестве главных компонентов, из которых слагается структура вида, Грант называет пространственную конфигурацию (большие непрерывные популяции, мелкие колониальные популяции, линейные популяции), системы размножения и скорости миграции.

Изучение феноформ и морфобиологических групп, которые являются строго симпатрическими внутрипопуляционными группами, а также наблюдение за их динамикой в природе и эксперименте позволили более обоснованно подойти к решению вопроса о возможности симпатрического видообразования. Было показано, что оно может осуществляться путем нарастания временной или хроноэкологической изоляции между внутрипопуляционными группами благодаря постепенному обособлению крайних феноформ, преобразования их в сезонные расы и в молодые виды. Если популяция включает ряд феноформ, различающихся друг от друга по средним срокам размножения, то каждая из них лишь отчасти является самовоспроизводящейся единицей, так как скрещивается с более ранними и более поздними формами. Между крайними феноформами обмен генетическим материалом осуществляется только через ряд форм-посредников. Элиминация близких форм или отбор на нескрещиваемость одной феноформы с другими приводят к тому, что из структурного компонента единой популяции одна из оставшихся форм становится самостоятельной биологической единицей — сезонной расой. При расселении она может стать географической расой (Завадский, 1968, с. 330—331).

Одной из важных категорий внутрипопуляционных групп является возрастной спектр популяции. Он отражает состав популяции вида по возрастным группам, каждая из которых охватывает особей одного возрастного состояния. Та или иная возрастная группа характеризуется определенным комплексом морфологических и биологических признаков и поэтому может рассматриваться как морфобиологическая группа. Исследования показали, что в разных ценозах возрастной состав популяций вида может быть различным. Это было установлено, например, Т. А. Работновым (1950) на *Anemone fasciulata*: чем условия ценоза ближе к экологическому оптимуму вида, тем больше в составе популяции плодоносящих и хорошо развитых растений. У многолетних растений было обнаружено, что в условиях загущения затормаживается не только накопление биомассы, но и генеративное развитие (Завадский, 1954). Эти работы свидетельствовали, что возрастной полиморфизм популяции является адаптацией вида к среде, главным образом к ценотическим отношениям. А. А. Уранов (1960) подчеркивал, что особенности возрастного состава популяции следует рассматривать как общевидовое приспособление к удержанию пространства. Исследования возрастной структуры ценопопуляций осуществляются ныне коллективом сотрудников проблемной биологической лаборатории и кафедры ботаники Московского педагогического института им. В. И. Ленина (см.: Ценопопуляции растений, 1976).

Широкие исследования популяционной структуры вида осуществляются Л. Ф. Семериковым и Н. В. Глотовым (Семериков, Глотов, 1971; Семериков, Глотов, 1979; Глотов и др., 1981). Главной целью работ является детальное изучение структуры внутривидовой изменчивости с привлечением разных методов ее анализа, выделение на этой основе в пределах вида групп популяций и в итоге построение системы внутривидовых таксонов, соответствующих реальной дифференциации вида. Объектом исследований служат виды дубов: скального (*Quercus petraea*), черешчатого (*Q. robur*) и восточного (*Q. macranthera*), произрастающие на Кавказе. Для характеристики изменчивости используются гербарные образцы листьев из популяций, обитающих в контрастных эколого-географических условиях ареала вида, которые представляют различные естественноисторические области. Структура изменчивости признаков изучается путем вычисления средних значений количественных признаков листа, с помощью иерархического дисперсионного анализа, метода главных компонентов изменчивости, методов анализа коррелятивной и факторной структуры признаков. При таком подходе оказалось возможным выделить, например, у дуба черешчатого в пределах его кавказского ареала шесть групп популяций, различия между которыми определяются генотипически естественноисторическими условиями геоботанических провинций (подпровинций), и поэтому они имеют ранг эколого-географических рас. Основываясь на результатах анализа, авторы приходят к хорошо обоснованному заключению, что по своей структуре исследованный вид представляет сложную систему групп популяций и что дифференциация вида осуществляется благодаря локальным и общим адаптациям по схеме микроэволюционного процесса, предложенной в 1965—1967 гг. Дж. Клаузеном.

К настоящему времени предложено несколько систем внутривидовых единиц, выражающих структуру вида (Clausen, 1951; Grant, 1963; Корчагин, 1964; Дубинин, 1966; Грант, 1980). Наиболее полная систематизация, основанная на обобщении результатов отечественных и зарубежных исследователей по проблеме вида, была проведена Завадским в 1961, 1968 гг. Она включает следующую иерархию внутривидовых групп:

1. Полувид (semispecies, или hemispecies) — географическая или экологическая раса, почти достигшая состояния молодого вида.

2. Подвид (subspecies) — сформированная географическая или региональная экологическая раса.

3. Экотип — локальная экологическая раса.

4. Местная популяция — относительно обособленное поселение, устойчиво занимающее определенную территорию и способное к самовоспроизведению; основная единица населения и более или менее отчетливо отграниченный структурный элемент вида.

5. Экоэлемент — внутрипопуляционная форма, связанная со спаянным, нерасщепляющимся генетическим комплексом и способная выходить из состава популяции в положение самостоятельно существующего экотипа.

6. Морфобиологическая группа, или изореагент, — группа организмов внутри популяции, имеющая одинаковую или различную наследственную основу, различимая морфологически, имеющая сходный ритм развития (феногруппа) и одинаково реагирующая на условия среды.

7. Биотип — элементарная единица генетической структуры популяции; группа организмов, имеющих тождественный генотип, отличающаяся от всех других таких же групп хотя бы одной мутацией.

Таким образом, благодаря развернутым в нашей стране комплексным генетико-географо-экологическим исследованиям было доказано, что любой вид растений имеет полиморфную природу и включает большее или меньшее число единиц различного объема и таксономического достоинства, т. е. всегда выступает как многообразие форм. Более точная и всесторонняя характеристика внутренней организации вида была достигнута на основе разработанных советскими учеными новых подходов к анализу вида: экспериментальный эколого-генетический метод; дифференциальный ботанико-географический метод, а также метод «анализирующих фонов».

Советскими исследователями экспериментально был подтвержден факт экологической генетически фиксированной дифференциации вида и реальность существования структурной единицы — экотипа. Были обнаружены разнообразные категории экотипов и разработана их классификация.

В результате обширных исследований были вскрыты экологические закономерности строения природных популяций высших растений и открыта элементарная эколого-генетическая единица популяционной структуры вида — экоэлемент. Была установлена еще одна внутрипопуляционная единица — морфобиологическая группа.

На основе теоретического анализа и обобщения большого фактического материала по проблеме вида и его организации была создана хорошо обоснованная система внутривидовых единиц, наиболее полно отражающая достигнутый в настоящее время уровень знаний о структуре вида у растений.

ГЛАВА 20. СТРУКТУРА ВИДА У ЖИВОТНЫХ И ЕЕ ЗНАЧЕНИЕ ДЛЯ ЭВОЛЮЦИИ

Структура вида — это система внутривидовых единиц и категорий различного ранга, находящихся в определенных отношениях. Она может рассматриваться с нескольких позиций: генетической, экологической, таксономической и др. Настоящая глава посвящена в основном эволюционным аспектам проблемы.

Сложность проблемы, разнообразие зоологических объектов, множество подходов и методов исследования делают задачу исторического обзора довольно трудной. Желание сохранить логическую взаимосвязь отдельных циклов работ в ряде случаев заставило нас нарушить хронологический или тематический принцип изложения материала. Многие исследования затрагивают проблему с разных сторон, поэтому отнесение их к определенным тематическим циклам достаточно условно. Это касается и некоторых циклов работ, не укладывающихся в рамки определенного хронологического периода.

ПРЕДПОСЫЛКИ ФОРМИРОВАНИЯ ПРОБЛЕМЫ. ОСНОВНЫЕ ЭТАПЫ И НАПРАВЛЕНИЯ ИЗУЧЕНИЯ СТРУКТУРЫ ВИДА В СССР

Наиболее важные общие предпосылки для формирования проблемы структуры вида рассмотрены в гл. 19. Существенное влияние на разработку проблемы имели в основном три достижения отечественной биологии начала XX в.

Во-первых, решающее значение в трансформации взглядов о структуре вида и начальных этапах эволюционного процесса имело развитие

генетических исследований. Становление отечественной генетики во многом связано с научно-исследовательской и педагогической деятельностью Н. К. Кольцова, А. С. Серебровского и Ю. А. Филипченко в предреволюционный период.

Во-вторых, широкое применение морфолого-географического метода в систематике привело к накоплению большого количества данных о внутренней неоднородности видов и вместе с тем к необычайной путанице в определении основных понятий и выделении внутривидовых групп и категорий. А. П. Семенов-Тян-Шанский (1910) провел важную работу по точному определению понятий и границ вида и подвидовых категорий. Предложенная им система построена в основном на географическом принципе и содержит следующие систематические категории: вид (species), раса (subspecies), племя (natio), морфа и аберрация. Вид характеризуется определенной совокупностью наследственных морфологических признаков, самостоятельным ареалом обитания, морфологической и психофизиологической изоляцией от близких видов. Виды могут распадаться на расы (подвиды), имеющие самостоятельный ареал, в пределах которого не встречаются другие расы того же вида; расы характеризуются одним или несколькими наследственными признаками, образующими переходы с признаками других рас на границе их ареалов. Расы в свою очередь могут распадаться на более мелкие географические единицы — племена. Морфы имеют ненаследственный характер — отличие между ними обусловлено особенностями условий обитания. Морфа не имеет определенного ареала, а «вкраплена» в ареал вида — это экологическая (а не географическая) форма. Аберрации представляют достаточно сильные уклонения от типичной формы, ненаследственны и их появление зависит от случайного воздействия внешних причин. Изложенная система низших таксонов получила широкое распространение среди отечественных систематиков и была поддержана Л. С. Бергом (1910) и В. Л. Бианки (1916). Семенов-Тян-Шанский полагал, что его система иерархических единиц отражает процесс эволюционных преобразований внутри вида, однако понимал он этот процесс ламаркистски. Тем не менее эта система сыграла положительную роль в формировании взглядов практических систематиков на вид как на сложную систему иерархически соподчиненных единиц, отражающих этапы внутривидовой эволюции. Дальнейшее развитие взглядов систематиков на структуру вида в значительной степени опирается на морфолого-географическую концепцию политипического вида, обоснованную Семеновым-Тян-Шанским, Бергом и Бианки.

В-третьих, Н. А. Холодковским (1910) было предложено определение «биологический вид» для форм, практически не различимых морфологически, но различающихся по жизненным циклам — наличию партеногенетических и обоеполых поколений и использованию определенных кормовых растений. Такие формы он выделил у тлей *Chermes*. Позднее Филипченко (1916) предложил статистические методы для различения этих «видов» по совокупности морфологических признаков. Открытие «биологических видов» имело важное значение для последующей разработки экологического направления в изучении структуры вида.

По существу эти три достижения лежат в основе трех главных направлений в изучении структуры вида у животных советскими исследователями. В этих исследованиях можно выделить два периода.

Первый период (с середины 20-х до конца 40-х годов) характеризовался становлением популяционного образа мышления. Изучение структуры вида велось в нескольких достаточно независимых направлениях:

1) генетическом — изучалась генетическая структура популяций и комплекс факторов, обусловливающих ее преобразование;

2) экологическом — полевыми и экспериментальными методами велось сравнительное изучение различных внутривидовых форм и группировок как с аутоэкологической, так и синэкологической точек зрения;

3) систематическом — проводился подробный анализ внутривидовой изменчивости (преимущественно географической), уточнялись границы и характер соподчинения внутривидовых категорий.

Во второй период (с конца 50-х годов по настоящее время) изучалась структура вида и процессы внутривидовой эволюции преимущественно на фундаменте синтетической теории эволюции. Характерно использование принципиально новых методов исследований (электрофорез, кариология, иммуногенетика и др.) и применение комплексного подхода к решению поставленных задач. Происходит взаимопроникновение и слияние прежде независимых направлений, вследствие чего формируется ряд новых, из которых основным является популяционная биология.

ИССЛЕДОВАНИЯ 20—40-Х ГОДОВ. ГЕНЕТИЧЕСКИЕ НАПРАВЛЕНИЯ В ИССЛЕДОВАНИИ СТРУКТУРЫ ВИДА

Наиболее существенное влияние на формирование новых представлений о структуре вида и внутривидовой эволюции в этот период оказали именно генетические исследования. Их подробный анализ дан в гл. 8 (см. также обзор: Глотов, 1981). Здесь будут рассмотрены лишь основные работы, имеющие отношение к структуре вида и не рассмотренные в названной главе.

Центральное место в разработке генетического направления занимают работы С. С. Четверикова и его учеников (Б. Л. Астауров, Е. И. Балкашина, Н. К. Беляев, С. М. Гершензон, П. Ф. Рокицкий, Д. Д. Ромашов, Е. А. и Н. В. Тимофеевы-Ресовские и др.). Уже первые экспериментальные исследования, проведенные ими, обнаружили огромную генетическую гетерогенность природных популяций дрозофил и подтвердили теоретические положения, выдвинутые Четвериковым (1926). Полученные результаты показали необходимость широких исследований структуры и динамики генетического состава популяций в пространстве и во времени. Такие работы были начаты большой группой исследователей в Москве (Н. П. Дубинин, Д. Д. Ромашов, М. А. Гептнер, Н. Н. Соколов, Г. Г. Тиняков, К. А.Панина, З. С. Никоро и др.), Ленинграде (Р. Л. Берг, А. И. Зуйтин, Р. А. Мазинг, Г. Д. Муретов, Ю. М. Оленов, И. С. Хармац и др.) и на Украине (С. М. Гершензон, Н. В. Дубовский, Е. И. Лукин и др.). В результате их исследований в генетике оформились представления о популяции как основной эволюирующей единице, выявлена огромная насыщенность популяций элементарным эволюционным материалом — разными типами мутаций, обоснована и на конкретном материале показана роль основных эволюционных факторов: мутационного процесса, изоляции, генетико-автоматических процессов и естественного отбора (подробно см. гл. 8).

Другой путь анализа генетической структуры вида связан с изучением дифференциации пород домашних животных. Он был избран А. С. Серебровским, который в 1926—1930 гг. предпринял ряд экспедиций на Кавказ с целью исследования местных популяций кур, разводимых в условиях сложного с географической и этнографической точки зрения района. На основе учета ряда наследственно детерминированных признаков экстерьера была показана высокая степень генетической диф-

ференциации местных популяций кур и выявлена связь наблюдаемого распределения генов с историей формирования видового ареала (Серебровский, 1927 и др.). Им было выделено два различных способа распространения генов в ареале — путем «диффузии» и с помощью «генных потоков», введено понятие генофонда популяции и концентрации гена в генофонде. Он сформулировал теоретические представления о геногеографии как самостоятельном пути изучения генетической структуры вида. Основная цель геногеографии — восстановление истории формирования популяций на основе изучения современного распределения генов в генофондах и процессов их распространения. Геногеографический подход позволял наиболее полно представить разнообразие видового генофонда и оценить возможности его хозяйственного использования. Геногеографический метод исследования лежал в основе работ по изучению пород домашних животных в Средней Азии, предпринятых с 1927 г. по инициативе Филипченко. Был организован ряд комплексных экспедиций, в которых принимали участие Ф. Г. Добржанский, А. И. Зуйтин, Ю. Я. Керкис, М. Е. Лобашев, Я. Я. Лусис (Лус) и др. Полученные результаты имели большое значение как для практической селекционной работы, так и в теоретическом плане, способствуя развитию представлений о происхождении местных пород и о формах внутривидовой дифференциации, они формировали эволюционные взгляды самих исследователей.

Значительное влияние на развитие взглядов о генетической структуре вида имели исследования, проводившиеся Н. И. Вавиловым с сотрудниками на культурных растениях. В результате этих работ формировались и углублялись общебиологические представления о виде как сложной, иерархически организованной системе внутривидовых единиц (см. гл. 19).

Очень важный вклад в понимание особенностей внутривидовой организации внесли исследования внутрипопуляционного полиморфизма. Систематика изобилует примерами, когда описанные в качестве самостоятельных видов формы оказывались всего лишь простыми аллеломорфами. В начале века различным морфологическим уклонениям придавался систематический ранг морфы или аберрации (вариетета) с соответствующим латинским названием. В результате для некоторых видов были описаны сотни «вариететов». Генетические исследования показали, что значительная часть явлений полиморфизма — это фенотипическое проявление генетической гетерогенности популяций. Принципиальную ясность в вопрос о таксономическом и эволюционном значении полиморфизма внес основатель английской школы экологической генетики Е. Форд (Ford, 1940). Эволюционная роль внутрипопуляционного полиморфизма в свете достижений современной биохимической генетики оказалась более важной, чем это представлялось на заре создания синтетической теории эволюции. Тем значительнее выглядят первые работы в этом направлении, ибо в них уже были поставлены основные вопросы и указаны пути их разрешения.

Отечественными исследователями в этот период было выполнено несколько циклов работ по изучению генетического полиморфизма. Многоплановое изучение инверсионного полиморфизма у *Drosophila funebris* проводилось Дубининым и Тиняковым во второй половине 40-х годов (подробно в гл. 5, 8, 14). Ими была продемонстрирована решающая роль отбора в обеспечении сезонной динамики полиморфизма и формировании «городских рас» с повышенной концентрацией инверсий. Эти работы имеют важное значение для понимания начальных этапов внутривидовой эволюции. Роль популяционно-генетического подхода к анализу кон-

кретных проблем внутривидовой систематики наглядно демонстрирует цикл работ по полиморфизму окраски обыкновенного хомяка (*Cricetus cricetus*). Такими крупными систематиками, как К. А. Сатунин, С. И. Огнев и др., у этого вида выделялось до восьми подвидов на основе различий в окраске и некоторых особенностей в строении черепа, причем некоторые подвиды были описаны по одному экземпляру. Дальнейшие исследования К. А. Новикова (1935) на сравнительно небольшом серийном материале показали несостоятельность выделения этих подвидов, представляющих разные варианты внутрипопуляционной изменчивости. Подробное исследование географической изменчивости этого вида и, в частности, распространения меланистических форм окраски было проведено С. В. Кириковым (1934); в результате были выявлены два центра распространения меланизма: на Украине и в Башкирии. Обширные эколого-генетические исследования меланизма хомяка затем проводились под руководством Гершензона (1941а, 1946, 1974 и др.) (подробно в гл. 8, 11, 14). В результате этих работ была показана адаптивность полиморфизма и роль естественного отбора в обеспечении сезонной, многолетней и пространственной динамики меланизма.

Эколого-генетические исследования полиморфизма клопа-солдатика (*Phyrrocoris apterus*) проводил Лукин (1940). Он обнаружил закономерное изменение соотношения форм в популяциях в течение года — это одно из первых исследований по сезонной динамике полиморфизма. Изучение разных популяций показало зависимость их состава от экологических особенностей местообитания (Лукин, 1940).

С точки зрения комплексного изучения структуры вида на генетико-эволюционной основе наиболее цельными являются два цикла работ, посвященных божьим коровкам *Epilachna* и *Adalia*. В 20—30-е годы Н. В. и Е. А. Тимофеевыми-Ресовскими, С. Р. Царапкиным, К. И. Циммерманом и рядом других исследователей было проведено комплексное изучение растительноядной божьей коровки *Epilachna chrysomelina* (Тимофеев-Ресовский и др., 1965 и др.). Экспериментальные скрещивания показали, что вся индивидуальная и групповая изменчивость у этого вида состоит из менделирующих различий между признаками и ненаследственных модификаций, характер и нормы которых в свою очередь определяются нормами реакции генотипа. При этом анализу подвергались самые разные признаки: характер рисунка элитр и переднеспинки (вплоть до формы и угла наклона отдельных пятен), общие пропорции тела, волосатость элитр, нормы температурных реакций и т. д. Большое внимание уделялось модифицирующему влиянию внешней среды (в основном температуры) на фенотипическое проявление отдельных признаков. В специальных опытах велся отбор генов-модификаторов, влияющих на степень и форму фенотипического проявления мономерно наследующихся признаков. Был проведен анализ обширных сборов жуков из нескольких десятков популяций, в результате чего установлено существование пяти подвидов: в Южной Африке — ssp. *capensis*, в Экваториальной Африке — ssp. *reticulata*, в Восточной Африке, Аравии, Юго-Западной и Средней Азии — ssp. *orientalis*, в Северо-Западной Африке и Южной Европе — ssp. *chrysomelina* и в Восточной Африке — ssp. *limbricollis*.

Каждый подвид характеризовался совокупностью морфологических признаков, отличающих его от других подвидов, и собственным ареалом, не перекрывающимся с ареалами остальных подвидов. Биометрический анализ 40 количественных признаков, проведенный С. Р. Царапкиным, показал, что степень морфологической дивергенции возрастает от популяций, принадлежащих к одному подвиду, через близкие подвиды к более удаленным друг от друга. Выявилось два различных пути обра-

зования новых подвидов у данного вида: 1) путем гибридизации в зоне контакта — это явление наблюдается в районе Константинополя, где существует устойчивая популяция, совмещающая признаки подвидов *chrysomelina* и *orientalis*; 2) путем постепенного распространения определенного признака среди соседних популяций; хорошим примером являются распространение доминантной мутации elaterii на побережье Тирренского моря, где популяции со 100%-ной встречаемостью этого признака занимают обширный географический район и могут рассматриваться как подвид в стадии становления.

Экспериментально проведенное скрещивание разных подвидов (за исключением ssp. *limbricollis*) показало, что этот вид следует разделить на два «хороших» вида: *Epilachna chrysomelina* (с подвидами *chrysomelina*, *orientalis* и, вероятно, *limbricollis*) и *E. capensis* (с подвидами *capensis* и *reticulata*). Такое разделение основано на том, что подвиды *chrysomelina* и *orientalis* репродуктивно изолированы от подвидов *capensis* и *reticulata* — при скрещивании этих подвидов не удалось получить жизнеспособное потомство. При скрещивании жуков, принадлежащих к подвидам одной группы, получались жизнеспособные и плодовитые гибриды. Это одно из первых исследований, где внутривидовая систематика основана на данных экспериментально-гибридологического анализа и на практике применен критерий репродуктивной изоляции. Анализ географического распространения форм в сочетании с результатами экспериментальной гибридизации позволил построить достаточно достоверную картину микрофилогенеза видов и подвидов группы *E. chrysomelina*. Комплексные эволюционно-генетические исследования структуры вида у *Epilachna* продолжались более чем 18 лет, после чего были прерваны начавшейся войной и более не возобновлялись.

Другой цикл работ связан с изучением божьих коровок рода *Adalia*. Начало этому циклу положили работы Добржанского, который начинал свою научную деятельность в Киеве как специалист по систематике божьих коровок. Работа с полиморфными видами коровок, по всей видимости, послужила отправной точкой для развития его генетических и эволюционных интересов. Исследования по географической изменчивости божьих коровок привели Добржанского к созданию концепции центров формирования «темных» и «светлых» рас, распространение которых связано с особенностями климата: центры распространения «светлых» рас у разных видов приходятся на аридные области земного шара (Dobzhansky, 1933). Его работы по географической изменчивости полиморфизма божьей коровки *Harmonia axyridis* явились значительным вкладом в дальнейшие монографические исследования по генетике и эволюции этого вида. Работы Добржанского по *Adalia* имели большое значение. Он впервые произвел анализ географической изменчивости двух видов — *A. bipunctata* и *A. decempunctata* (Добржанский, 1924). По его инициативе генетикой этих видов занялся Лусис (Лус) — в это время они работали вместе под руководством Филипченко. Работа по генетике *Adalia* велась Лусисом более полувека (с 1925 по 1979 г.). Было поставлено более 5000 скрещиваний и собран огромный популяционный материал (Лус, 1928, 1932; Лусис, 1961, 1973 и др.). Он выяснил, что многочисленные вариации окраски элитр и переднеспинки обусловлены наличием большой серии множественных аллелей одного локуса. На основе анализа скрещиваний особей различного географического происхождения с учетом жизнеспособности потомства удалось построить объективную систематику рода *Adalia*; выяснилось, что ранее выделявшиеся в самостоятельные виды *A. revelieri*, *A. fasciatopunctata*, *A. turanica* дают плодовитые гибриды и должны рассматриваться как подвиды *A. bi-*

punctata. Виды *A. decempunctata, A. tetraspilota, A. frigida* не дают гибридов с этими формами и между собой, чем подтверждается их видовая самостоятельность. Данные лабораторных экспериментов были подкреплены обширными полевыми наблюдениями экологии и поведения различных форм *Adalia*. Изучение ряда признаков (преимущественно окраски элитр и переднеспинки) выявило закономерный характер их географической изменчивости в пределах ареала; в частности, было показано, что каждый подвид *A. bipunctata* характеризуется определенным набором аллелей окраски и их соотношением в популяциях. Особое внимание Лусис уделил явлению популяционного меланизма у *A. bipunctata*: резкому преобладанию в ряде популяций доминантных аллелей, дающих черную окраску. Он выявил приуроченность меланизма к индустриальным центрам и к районам с морским климатом. На основе анализа спариваний жуков в естественных условиях он предложил оригинальный механизм формирования популяционного меланизма за счет преимущества черных форм в условиях пониженной инсоляции. Проведение последовательного инбридинга выявило огромную насыщенность популяций разных видов и подвидов *Adalia* летальными мутациями; расчеты показали, что в данном случае величина генетического груза намного больше, чем у дрозофил. Был обнаружен эффект бессамцовости, обусловленный цитоплазматической наследственностью, и показана географическая изменчивость соотношения полов в популяциях: максимальный сдвиг в пользу самок наблюдается в северных районах распространения вида, где ареал приобретает микроколониальную структуру, при которой резко возрастает вероятность инбридинга и выщепления рецессивных леталей. Также была обнаружена гетерогенность популяций по признаку вольтинизма (количества поколений в году): оказалось, что в популяциях присутствуют особи с наследственно закрепленным моно-, би- и поливольтинным циклом. Наличие сложной внутрипопуляционной структуры по особенностям жизненных циклов является одним из механизмов поддержания популяционного гомеостаза.

Работы Лусиса стимулировали появление целого ряда других исследований на этом объекте. Выявленное им явление популяционного меланизма *A. bipunctata*, основанного на иных принципах, чем индустриальный меланизм бабочек, привлекло внимание к этому объекту, как к возможному биоиндикатору загрязнения окружающей среды. В настоящее время популяционный меланизм адалий интенсивно изучается как за рубежом, так и в нашей стране. Результаты этих работ позволяют считать *A. bipunctata* одним из наиболее перспективных объектов для изучения микроэволюции под действием антропогенных факторов.

В последние годы жизни интересная работа была проделана Лусисом (1971) на божьих коровках рода *Calvia*. На основе многочисленных скрещиваний было показано, что описанные как самостоятельные виды *C. punctata, C. obversempunctata* и *C. duplicimpunctata* являются простыми аллеломорфами, дают жизнеспособное потомство и расщепляются согласно менделевским законам.

В изучении структуры вида у божьих коровок был применен комплексный подход: использовались методы и принципы морфологии, генетики, зоогеографии, экологии и других дисциплин, объединенных общим эволюционным стержнем. Особенно важным было экспериментальное изучение репродуктивной изоляции с последующим применением критерия нескрещиваемости для выяснения систематических отношений форм. Эти работы могут считаться образцом изучения структуры конкретных видов; наиболее интересные современные исследования в этой области характеризуются именно таким комплексным подходом.

Экологические направления в исследовании структуры вида. Эти исследования были связаны с анализом и выделением «экологических» рас или видов; с выяснением эколого-физиологических различий между разными внутривидовыми формами; с изучением особенностей экологической структуры (динамика численности, демографический состав и т. д.) различных внутривидовых категорий. Во многих работах рассматривались одновременно все эти аспекты. Их результаты сыграли большую роль в формировании представлений об экологической структуре вида и значении экологических факторов микроэволюции. Наметилось взаимопроникновение идей популяционной экологии и генетики, реальный синтез которых осуществляется в настоящее время.

Начало исследований «биологических» видов, чрезвычайно важных для понимания экологических механизмов и путей видообразования, было положено Холодковским (1910). В 30—40-е годы большие исследования «экологических рас» жуков-листоедов проводились И. В. Кожанчиковым (1941, 1946 и др.). В них сочетались обширные полевые наблюдения и экспериментальные исследования. На ряде видов листоедов он экспериментально изучал возможность смены кормовых объектов, изменение предпочтения кормовых объектов разными фазами развития, а также в зависимости от длительности пребывания на неспецифичном кормовом объекте и т. д. Во всех экспериментах проводился точный количественный учет смертности, темпов развития, эффективности потребления пищи и т. д., что позволило получить статистически обоснованные выводы о путях формирования внутривидовых экологических форм. Кожанчиков показал, что специализация на определенных кормовых растениях может приводить к образованию экологических рас. Его работы представляют существенный практический вклад в доказательство реальности симпатрического видообразования. В настоящее время во многом сходные исследования на листоедах ведутся А. Г. Креславским и др.

Существование экологических рас, характеризующихся генетически закрепленными различиями в физиологии, было показано для нескольких видов дрозофил. Первыми работами в этом направлении были исследования Тимофеева-Ресовского (1935а) по температурным расам у *D. funebris*. Он изучал выживаемость мух из разных географических пунктов Европы при разной температуре в течение нескольких поколений. Оказалось, что характер выявленных физиологических различий между расами наследственно закреплен и четко соответствует температурным условиям их ареалов. Физиологические различия между горными и прибрежными популяциями *D. melanogaster* в районе Сухуми обнаружил Р. Б. Хесин (1948). Изучение генетической обусловленности выбора среды для откладки яиц у *D. melanogaster* велось Мазинг (1946). Удалось показать, что существуют линии, наследственно различающиеся по характеру предпочтения определенных субстратов для откладки яиц. Эти работы очень важны для понимания начальных этапов экологической дивергенции. Работы по экологическим расам у дрозофил и возможным механизмам их становления являются одним из первых примеров взаимопроникновения идей и методов генетики и экологии в процессе познания структуры вида у животных.

Биометрический анализ жука-чернотелки *Tentyria nomas* с целью выделения экологических рас был предпринят К. В. Арнольди (1941). На основе комплексного сравнения 20 морфологических признаков и ряда производных индексов было показано, что жуки из одного географического места, но из разных биотопов различаются сильнее, чем жуки, собранные в сходных биотопах из разных частей ареала. Этот вид, обитающий в южных районах европейской части страны, занимает в основном

два биотопа: песчаные береговые участки и меловые холмы, возвышающиеся над поймой. Биотопы разделены пойменным лугом, практически непреодолимым для пелетающих чернотелок, поэтому на всей территории распространения ареал вида состоит из двух как бы «вложенных» один в другой ареалов двух экологических рас. Арнольди проследил географическую изменчивость биотопической приуроченности этого вида: в южной части ареала «меловая» раса более эвритопна: встречается и в ряде дополнительных биотопов, что отражается на большем размахе морфологической изменчивости. Была реконструирована история формирования двух экологических рас на основе особенностей расселения вида в послеледниковый период. У этого вида Арнольди обнаружил избирательность при спаривании и рассмотрел значение этого явления при внутривидовой дифференциации.

Интересная работа по изучению действия отбора в формировании «экологических рас» у одного из видов ракушковых рачков (*Cupria curvifurcata*) была начата Дубовским (1941). У этого вида в зависимости от характера дна и скорости течения реки образуются локальные морфологические формы: на илистом дне при медленном течении рачки имеют длинные конечности с удлиненными придатками, на песчаном дне с быстрым течением — короткие конечности. В экспериментах рачков из заиленных мест помещали в проточную воду, при этом часть рачков оказалась смытой. Смытые и удержавшиеся рачки различались по ряду морфологических признаков, причем среди особей, которые сумели удержаться, преобладали экземпляры с укороченными конечностями. Эта работа показала, что формирование «экологических рас» возможно под действием отбора на основе имеющейся внутрипопуляционной изменчивости.

Формирование «экологических рас» у клестов-еловиков (*Loxia curvirostra*) изучалось Кириковым (1940). Он выделил три основные экологические группы, различающиеся по преимущественному использованию шишек определенных видов хвойных, что отражается на особенностях строения клюва. Наиболее резко различаются формы, обитающие в чисто еловых и чисто сосновых лесах, причем последняя форма по своим морфологическим особенностям приближается к близкому виду — клесту-сосновику (*Loxia pytyopsittacus*). Кириков отмечал, что пространственная изоляция играет пассивную роль в образовании адаптивных признаков, лишь способствуя их сохранению, а решающее значение имеют экологические факторы дивергенции.

У наземного моллюска *Fruticicola* (=*Eulota*=*Bradybaena*) *lantzi* Б. Н. Цветков (1938, 1941) в Заилийском Алатау изучал распространение форм с лево- и правозакрученной раковиной. Распространение левозакрученных форм ограничивалось двумя районами, где они составляли почти 100% популяции. В остальных популяциях встречались только правозакрученные формы, а левозакрученные наблюдались в качестве редкого исключения; популяции с промежуточным составом практически отсутствовали. Районы распространения левозакрученных форм имеют ряд эколого-климатических особенностей. Исследования Г. Ф. Гаузе и Н. П. Смарагдовой (1939) показали, что право- и левозакрученные формы различаются по физиологии (эффективности усвоения пищи, потере в весе при голодании и т. д.) (подробно см. гл. 14). Это была одна из первых попыток изучения изменчивости на нескольких уровнях: путем непосредственного сравнения форм по определенным показателям и анализа структуры популяций. Позднее А. В. Яблоков и А. В. Валецкий (1971) провели повторное обследование распространения этих форм и обнаружили значительный сдвиг ареалов левозакрученных моллюсков. Пример с *Fruticicola lantzi* приводится в ряде современных сводок и учебни-

ков как интересный случай эколого-географической внутривидовой дивергенции, маркируемой резко выраженным морфологическим признаком — направлением закрученности раковины; либо как пример внутрипопуляционного полиморфизма. Не исключено, что право- и левозакрученные формы в данном случае представляют самостоятельные виды, происхождение которых связано с «мгновенным симпатрическим видообразованием» за счет неспособности моллюсков с разнозакрученной раковиной к скрещиванию друг с другом (Александров, Сергиевский, 1979).

Особый тип «экологических рас», названных им «озимыми» и «яровыми», был описан у рыб Бергом (1934). Для этих рас характерно различие в сроках захода в реки и в сроках нереста; фактически такие расы представляют репродуктивно изолированные сообщества. Существование аналогичных форм у высших растений широко известно и рассматривается концепцией «сезонных рас» Веттштейна—Цингера (Ростова, 1967). Обнаружение сходного типа внутривидовой дифференциации у животных важно для понимания принципиально возможных путей образования внутривидовых форм.

Промптов (1934б) описал несколько этапов внутривидовой дивергенции у зяблика (*Fringilla coelebs*). Он выявил расы, различающиеся по особенностям весенней песни, с четко очерченным ареалом у каждой расы. В условиях Подмосковья зяблики занимают две различные гнездовые стации, причем птицы, гнездящиеся в разных стациях, по-разному располагают гнезда и используют в строительстве разный материал и т. д. Свою научную деятельность Промптов начинал как генетик-дрозофилист, ученик Четверикова, что оказало решающее влияние на характер его дальнейших орнитологических исследований, отличающихся глубоким генетико-эволюционным подходом к проблемам, связанным со структурой вида у птиц и факторами внутривидовой эволюции. В частности, он детально разобрал вопросы о роли миграции и изоляции в процессах внутривидовой дифференциации у птиц и об экологических механизмах дивергенции (Промптов, 1934а, 1934б, 1936).

Рассматривая вопросы эволюции орнитофаун, много примеров экологической дифференциации вида у птиц приводил В. В. Станчинский (1927г и др.). У видов с обширным ареалом, захватывающим различные климатические зоны, обнаруживаются различия по срокам прилета, кладок и т. д. у особей из разных местностей. В качестве особых «экологических подвидов» он предлагал выделять приспособившиеся к обитанию вблизи человека формы воробья *Passer montanus montanus* и голубя *Columba livia* f. *domestica*; формы некоторых куликов, соколов и других птиц, занимающих в разных частях ареала существенно различные стации. В своих эволюционных обобщениях Станчинский пытался примирить дарвинизм с ламаркизмом, но фактически стоял на позициях последнего. Он категорически отрицал адаптивность подвидовых различий, связывая их возникновение с процессом геноморфоза — особого типа групповой наследственной изменчивости, обусловленной воздействием физико-географических условий.

Эколого-физиологические особенности различных внутривидовых форм у млекопитающих (преимущественно грызунов и хищных) изучал Н. И. Калабухов (1941а и др.). Он показал, что близкие виды и подвидовые формы характеризуются определенными физиологическими различиями, которые соответствуют условиям их обитания, — терморегуляцией, суточной активностью, реакцией на абиотические факторы и т. д. На основе анализа большого собственного материала по разным видам млекопитающих он поднял очень важный вопрос о взаимосвязи динамики численности и размаха изменчивости в популяциях (Калабухов, 1941б).

Его исследования способствовали выяснению экологических путей внутривидовой дивергенции и во многом определили направление исследований С. С. Шварца и его школы.

В этот период начало интенсивно развиваться экологическое направление, связанное с изучением динамики численности и демографической структуры популяции, преимущественно у позвоночных (рыбы — Г. В. Никольский, птицы — А. Н. Формозов, млекопитающие — Н. П. и С. П. Наумовы, С. А. Северцов и др.). Экспериментальным изучением динамики численности на модельных популяциях простейших занимался Гаузе (подробнее см. гл. 13). Эти работы переросли впоследствии в большое самостоятельное направление, приведшее к формированию представлений о популяции как составной части биоценоза, обладающей экологической самостоятельностью, особым типом динамики численности, демографической структурой и т. п. Значительным обобщением стала монография С. А. Северцова «Динамика численности и приспособительная эволюция животных» (1941), в которой дана оценка эволюционного значения колебаний численности и разобраны механизмы ее регуляции.

При изучении особенностей жизни в пустыне Д. Н. Кашкаровым для многих видов были обнаружены особые пустынные формы (в ранге подвидов или экологических рас) и выяснены их эколого-физиологические особенности. Большое значение имели его обобщающие монографии «Среда и сообщество» (1933) и «Основы экологии животных» (1938б), в которых большие разделы посвящены проблемам взаимосвязи экологии и эволюции, экологическим расам, экологическим факторам внутривидовой эволюции и т. д. Специально Кашкаров (1939) рассмотрел вопрос об адаптивности видовых признаков и начальных этапов внутривидовой эволюции. Его работы во многом определили ход дальнейшего развития эколого-эволюционных исследований в нашей стране.

Экологические исследования структуры вида у животных в этот период находились под непосредственным влиянием генэкологических исследований на высших растениях, достигших в этот период расцвета (Д. Клаузен и Г. Турессон — за рубежом, М. А. Розанова и Е. Н. Синская — в нашей стране) (см. гл. 12). Однако на зоологическом материале в отличие от ботанических объектов не проводилось широкомасштабных исследований структуры вида одновременно с позиций экологии, генетики и систематики.

Систематическое направление. Основным в практической работе систематиков-зоологов и в их теоретических взглядах в этот период является морфолого-географический подход в понимании вида и внутривидовых категорий. Важнейшим достижением стал выпуск многотомных монографий по фауне позвоночных страны (по млекопитающим — С. И. Огнев; по птицам — Г. П. Дементьев и др.; по рыбам — Л. С. Берг) и ряда монографий по отдельным систематическим группам животных. Были каталогизированы различные внутривидовые формы, во многих случаях указано их распространение, особенности биологии и т. д.

Значительный прогресс в анализе структуры вида с точки зрения систематиков был достигнут в результате тщательного изучения половой, возрастной, сезонной, географической и других форм изменчивости отдельных видов, анализа больших серий и статистической обработки материала. Такой подход позволял устранить многочисленные ошибки практической систематики, придававшей самостоятельное таксономическое значение различным уклонениям. Детальный анализ внутривидовой изменчивости (в основном географической) создал реальную базу для реконструкции путей внутривидовой эволюции и для представлений о степени и характере дифференциации в пределах вида.

СТАНИСЛАВ СЕМЕНОВИЧ ШВАРЦ
(1919—1976)

Одним из первых в этом направлении начал исследования с 1924 г. на медоносной пчеле (*Apis mellifera*) В. В. Алпатов. Он показал, что ряд морфологических признаков (длина хоботка, величина и пропорции тела, крыльев и т. д.) закономерно изменяется в широтном направлении, причем характер этих изменений четко связан со сменой основных кормовых объектов и их морфологией (величина и форма цветков и т. д.) (Алпатов, 1945). Детальным изучением внутривидовой изменчивости в связи с систематикой и низшими таксонами пчел занимался Г. А. Кожевников (1928). На основе изучения некоторых признаков (в основном окраски) он пришел к выводу, что для многих видов выделение низших таксонов невозможно, так как имеется сплошная цепь связанных форм. Несколько ранее Алпатовым (1924) был рассмотрен вопрос о низших таксономических категориях в связи с систематикой муравьев *Formica*. В этой работе обосновывалась необходимость изучения как внутрисемейной, так и межсемейной изменчивости для правильного понимания внутривидовой изменчивости в группах общественных насекомых. Он предложил деление подвидов на три равноценные категории: географические, экологические и темпоральные в зависимости от их распространения во времени и в пространстве.

Тщательный биометрический анализ изменчивости жуков проводился Арнольди (1939, 1941). Помимо уже упоминавшейся работы на чернотелках, он детально проанализировал морфологическую изменчивость среднеазиатской жужелицы *Discoptera komarovi*. У этого вида географическая

изменчивость некоторых признаков может носить дискретный характер (зоны резкого изменения значения признаков соответствуют границам подвидов, выделенных «классическим» путем), а для других признаков наблюдается постепенная изменчивость в пределах ареала. Эта работа появилась практически одновременно с работой Дж. Гексли (Huxley, 1939), в которой даются основы учения о клинах, являющегося одной из основ современной микросистематики (Huxley, 1940, 1942 и др.).

Ряд работ был связан с изучением структуры вида и внутривидовой изменчивости у простейших. Большие экспериментально-систематические исследования в 20—30-е годы были выполнены на инфузориях *Ophryoscolecidae* — обитателях рубца жвачных. Работы были начаты по инициативе В. А. Догеля. В них участвовали С. Г. Киль, Ю. И. Полянский, А. А. Стрелков. На ряде видов при экспериментальном клонировании было показано существование длительных модификаций, определяющих огромное морфологическое разнообразие форм. Многие формы, описанные ранее как самостоятельные виды, оказались простыми модификациями. Помимо модификационных различий были выявлены наследственно закрепленные формы, а также географические и экологические (по видам хозяев) расы (Догель, 1951; Догель и др., 1962). Географическая изменчивость нескольких видов инфузорий-туфелек (*Paramecium*) изучалась Смарагдовой (1941). Она установила наследственно закрепленные различия в температурном оптимуме и величине тела у инфузорий разного географического происхождения, причем характер этих различий соответствовал условиям местообитания. Обобщения разрозненных данных о виде и внутривидовой изменчивости у простейших были сделаны Догелем (1951).

В этот период при анализе и выделении внутривидовых категорий начали применяться биохимические методы. В частности, серологические методы выделения «рас» у рыб (байкальский омуль, хариус и др.) применил Д. Н. Талиев (1941 и др.). Выделенные серологическим путем расы соответствовали описанным на основании классических морфологических методов.

Широкие исследования географической изменчивости большого числа видов птиц были проведены П. В. Серебровским (1925, 1941). Его теоретические взгляды были ламаркистскими вплоть до признания непосредственного влияния климата на формирование подвидовых различий и принятия наследования благоприобретенных свойств. Вместе с тем были достигнуты конкретные результаты в описании и каталогизировании различных внутривидовых форм. Изменчивость отдельных видов птиц и ряд общих закономерностей географической изменчивости были рассмотрены Г. П. Дементьевым (Дементьев, Ларионов, 1944 и др.). Он связывал потемнение форм, обитающих в более холодных регионах с непосредственным воздействием климата на гормональную систему (см. гл. 11). При обсуждении общих вопросов о внутривидовой систематике и видообразовании у птиц (Дементьев, 1946, 1954) особенно подчеркивалась роль экологических факторов дифференциации вида и явлений экологического параллелизма в изменчивости разных видов. Интересная работа была выполнена Промптовым (1934а, 1934в) — об особенностях прогрессивного расселения овсянки-дубровника (*Emberiza aureola*) в западной части ареала. Была оценена роль различных факторов, способствующих этому процессу, и прослежены пути формирования подвидовых форм в связи с путями распространения дубровника.

В этот период за рубежом был выдвинут ряд концепций, предлагавших принципиально иной подход к решению структуры вида: теория «кругов форм» О. Клейншмидта, «кругов рас» Б. Ренша, философский

анализ проблемы вида с позиций неопозитивизма, проведенный Джилмуром, и др. В отечественной литературе это вызвало появление значительного количества критических и обзорных работ по проблеме. Помимо уже упоминавшихся, ряд работ вышел в специальном томе Трудов Зоологического института АН СССР, посвященного проблемам внутривидовой систематики (Чернов, 1941; Серебровский, 1941; Рубцов, 1941, и др.). Обзор данных по расам и расообразованию у рыб сделал В. С. Кирпичников (1933). Большим достижением было появление обзорной монографии Лукина (1940) «Дарвинизм и географические закономерности в изменении организмов», в которой обобщены основные данные по географической изменчивости и дан подробный критический разбор взглядов различных авторов (подробнее см. гл. 11). Теоретическое рассмотрение ряда проблем, связанных со структурой вида, было дано А. С. Серебровским в его книге «Некоторые проблемы органической эволюции», законченной в 1939 г., но напечатанной уже в наше время (1973). Обобщение многих данных и взглядов по проблеме вида и начальных этапов эволюции было сделано в ряде монографий И. И. Шмальгаузеном (1946а, 1946б).

СОВРЕМЕННЫЙ ЭТАП В ИЗУЧЕНИИ СТРУКТУРЫ ВИДА У ЖИВОТНЫХ

Распространение взглядов псевдодарвинизма в конце 40-х—начале 50-х годов привело к временному свертыванию многих направлений (преимущественно генетических) в изучении структуры вида и видообразования. Ряд других направлений продолжал разрабатываться, но реальное возобновление исследований в этой области началось в конце 50-х—начале 60-х годов и успешно развивается в настоящее время. Для формирования современных представлений о виде и его эволюции большое значение имел выход в период 1946—1948 гг. фундаментальных работ Шмальгаузена (1946а, 1946б), а также перевод книг Э. Майра (1947) и Дж. Г. Симпсона (1948) и в конце 50-х годов — Э. Майра, Э. Линсли, Р. Юзингера (1956), А. Кэйна (1958).

Для большинства исследований современного периода характерен комплексный подход к изучению структуры вида одновременно с позиций морфологии, биогеографии, генетики, экологии, этологии и других дисциплин. Используется много новых методов — кариология, электрофорез, иммуногенетика и др., — позволяющих глубже разобраться в сложной структуре видов. Теоретическим фундаментом для большинства исследователей этого периода служат положения синтетической теории эволюции. Одно из наиболее важных положений этой теории гласит, что виды существуют в форме популяций, являющихся основными эволюционирующими единицами. Популяционный образ мышления — это основа, которая в настоящий момент определяет подход исследователей к проблеме и характер интерпретации полученных результатов.

В ходе применения комплексного подхода к изучению структуры вида на основе популяционного образа мышления формируется популяционная биология, включающая всю совокупность дисциплин, связанных с изучением популяций. На современном этапе выделяются два направления исследований: первое связано с поиском универсальных методов и подходов к изучению структуры вида и популяций, а второе — с изучением особенностей структуры вида и популяций у разных систематических групп в зависимости от их биологических особенностей (разных типов размножения и т. д.). Эти направления дополняют друг друга, так как разработка общих методов ведется на конкретных объектах, принадлежащих к определенным систематическим группам, а изучение специфических

черт видовой структуры у отдельных групп животных выявляет общие принципы ее организации.

Генетико-эволюционные исследования. На современном этапе исследования этого направления связаны с разработкой проблемы на нескольких уровнях: всесторонне изучается изменчивость и пространственная структура популяций, на уровне подвидов и групп близких видов анализируются пути и механизмы видообразования. Основные исследования генетических аспектов проблемы на модельном объекте — дрозофиле — подробно рассмотрены в гл. 8.

Ю. П. Алтухов с сотрудниками проводит интенсивное исследование генетических процессов, протекающих в модельных подразделенных популяциях и популяционных системах *Drosophila melanogaster*. Эти работы являются продолжением популяционно-генетических исследований рыб, которые проводились под руководством Алтухова с середины 60-х годов. С применением серологического анализа и электрофореза белков была изучена структура популяций анчоуса в Азовском море, лососевых на Дальнем Востоке, морского окуня в Атлантике (результаты обобщены в монографии «Популяционная генетика рыб» (1974)). Полученные данные привели Алтухова к выводу, что локальные полуизолированные популяции складываются в более крупное единство — популяционную систему, для которой характерно наличие особого типа генетического гомеостаза: разнонаправленные генетические сдвиги в отдельных локальных популяциях, происходящие под действием отбора или дрейфа, нейтрализуются в системе в целом, что обеспечивает длительное поддержание стабильности генетического состава. К аналогичным взглядам пришел Ю. Г. Рычков, изучая генетику малых народностей. Существование популяционных систем как особого уровня внутривидовой интеграции отстаивается совместно Алтуховым и Рычковым (1970 и др.) Ими же выдвинута концепция о различии поли- и мономорфизма: утверждается, что видообразование сопряжено с быстрыми и резкими перестройками в мономорфных локусах. Эти взгляды представляют модернизированную «сальтационистскую» гипотезу видообразования Р. Гольдшмидта. Выдвинутые ими положения вызвали бурную полемику (Мина, 1978, и др.).

Интересные работы на полиморфных моллюсках были выполнены Ю. П. Алтуховым с Б. А. Калабушкиным на *Littorina squalida* (Алтухов, Калабушкин, 1974; Калабушкин, 1976) и с Г. М. Лившицем на *Chondrus bidens* (Алтухов, Лившиц, 1978; Лившиц, 1978). Для *L. squalida* удалось показать стабильность соотношения форм в ископаемой и современной популяции изолированной лагуны Буссе (Японское море), а для наземного моллюска *Ch. bidens* выявить микроклинальное изменение соотношения форм в пределах непрерывной популяции и показать существование физиологических различий между формами, которые обеспечивают сбалансированность полиморфизма за счет сезонного изменения вектора отбора.

Эколого-паразитологические исследования нерки позволили С. В. Коновалову идентифицировать отдельные стада по наличию определенных видов паразитов. В дальнейшем под его руководством было предпринято детальное изучение различных сторон популяционной биологии нерки на примере изолята оз. Азабачьего с применением методов генетики, экологии, морфологии, паразитологии и др. (Коновалов, 1980). Было показано, что изолят имеет сложную структуру и состоит из ряда пространственно-временных субизолятов. Биологическая функция субизолятов состоит в обеспечении популяционного гомеостаза (Коновалов, 1974). Интерпретация результатов, полученных Коноваловым, во многом определяется влиянием взглядов Алтухова и Рычкова.

На протяжении полувека исследования по генетике и селекции рыб проводятся Кирпичниковым. Много внимания он уделил вопросам расообразования, отдаленной гибридизации у рыб. В настоящее время он проводит популяционно-генетическое изучение нерки (*Oncorhynchus nerka*) с применением методов электрофореза. Для локуса лактатдегидрогеназы (ЛДГ) показано проявление адаптивности на трех уровнях: молекулярном — различия в термостабильности конформационных структур энзима; на организменном — по выживаемости мальков разных генотипов; на популяционном — по клинальной изменчивости концентрации аллелей в соответствии с градиентом внешних условий. Примененный Кирпичниковым многоуровневый анализ адаптивности полиморфизма является наиболее перспективным на современном этапе изучения генетики природных популяций. Большое значение для исследований в этой области имеет его монография «Генетические основы селекции рыб» (1979). Для координации и развития исследований были организованы по инициативе Кирпичникова Всесоюзные конференции по генетике, биохимическому полиморфизму и мутагенезу у рыб (1973 и 1978).

Яблоковым интенсивно развивается фенетика: исследование структуры вида и популяций на основе анализа элементарных наследственно обусловленных признаков — фенов (Яблоков, 1980 и др.). Использование фенов, являющихся маркерами генотипической структуры популяций, позволяет проводить выделение внутривидовых группировок разного ранга на основе пространственной и временной динамики фенофонда, анализировать различные стороны микроэволюционного процесса. Развитию исследований в этом направлении способствовало проведение двух Всесоюзных совещаний по фенетике (1975 и 1979 гг.). Наиболее цельным является изучение прыткой ящерицы (*Lacerta agilis*) (Яблоков и др., 1981а, 1981б и др.). У этого вида выделено несколько десятков фенов в строении покровов и в окраске и изучены особенности их распространения более чем в 150 популяциях из разных частей ареала. Удалось показать, что разные фены и их комплексы маркируют различные внутривидовые группировки — от семейных до подвидовых. Детальный феногеографический анализ позволил связать наблюдаемое распределение фенов в пространстве с послеледниковой историей формирования видового ареала и подойти к реконструкции микрофилогенеза этого вида. На отдельных модельных участках методом мечения и повторного отлова животных в течение ряда лет изучалось микропространственное распределение фенов, распространение и миграционная активность ящериц, особенности их биологии, что позволило выяснить принципы популяционной организации прыткой ящерицы.

По существу методы и принципы фенетики были использованы рядом исследователей при анализе внутривидовой структуры у полиморфных животных. В. Е. Береговой (1967 и др.) проанализировал географическую изменчивость трех видов трясогузок (*Motacilla*). Был выделен ряд дискретных признаков окраски и рассмотрено их распределение по ареалу. Оказалось, что разные подвиды можно охарактеризовать определенными комбинациями фенов или резко измененной их концентрацией в популяциях. Аналогичная работа была проделана и на глухаре (Береговой, Данилов, 1964). В дальнейшем Береговой исследовал полиморфизм окраски цикадки-пенницы (*Philaenus spumarius*). Был изучен состав популяций из разных частей ареала, для ряда популяций прослежена многолетняя динамика полиморфизма, динамика численности, биотопическое распределение и т. д. (Береговой, 1967, 1971, 1975 и др.). Полученные результаты показали, что соотношение форм достаточно четко маркирует отдельные популяции и позволяет обнаружить их границы в природе.

Во многом сходные исследования проводились Ю. И. Новоженовым (1972 и др.) на майском хруще (*Melolontha hippocostani*), а позднее на ряде других видов жуков (Новоженов, 1977, 1979, 1980; Новоженов, Коробицын, 1972, и др.), а также И. М. Хохуткиным (1971 и др.) на наземных улитках *Bradybaena*. В целом эти исследования (во многом аналогичные исследованиям английской школы экологической генетики) показали, что использование полиморфизма является очень чутким методом при выделении конкретных популяций и других внутривидовых группировок (Новоженов и др., 1973).

Эколого-генетическое изучение двуточечной божьей коровки *Adalia bipunctata* в настоящее время ведется И. А. Захаровым и С. О. Сергиевским (Сергиевский, Захаров, 1981). Изучено формирование и распространение меланистической «расы» в районе крупного индустриального центра (Ленинград), многолетние и сезонные изменения полиморфизма, ассортативное скрещивание в популяциях. На основе имеющихся данных выдвинуто положение о комплексной природе популяционного меланизма у этого вида и обосновано предположение о влиянии генетического фона популяции на степень пластичности полиморфных систем. Наибольшая пластичность генофонда наблюдается на периферии ареала; в центральной части ареала генофонд застабилизирован. Обнаруженное явление отражает принципиальные отличия в стратегии популяционных адаптаций в разных частях ареала. Эти исследования являются прямым продолжением классических работ Лусиса.

Использование методов и принципов фенетики и изучение внутрипопуляционного полиморфизма являются одним из наиболее прогрессивных направлений в разработке структуры вида, в частности, при выделении и анализе пространственных внутривидовых группировок и выяснения факторов, влияющих на состав популяций.

Л. Н. Медведев (1968) описал явление сопряженной изменчивости у близких видов жуков-листоедов (*Chrysomelidae*). В области совместного обитания у полиморфных видов, близких систематически, наблюдается максимальное расхождение в соотношении форм: если у одного вида преобладающей становится наиболее светлая форма, то у другого — темная, причем в наибольшей степени такое расхождение наблюдается у самок. Это практически исключает возможность ошибки в выборе брачного партнера и предотвращает межвидовую гибридизацию. В данном случае изменение полиморфного баланса в популяции служит одним из механизмов этологической изоляции. Это явление очень важно для понимания взаимодействия разных механизмов в формировании репродуктивной изоляции.

Ряд интересных случаев гибридизации близких видов долгоносиков (*Eremochorus, Phytonomus*) и божьих коровок (*Chilocorus*) на стыке ареалов был описан В. А. Заславским (1967, 1972 и др.).

У *Chilocorus* гибридные формы, образующиеся в зоне контакта двух видов, стерильны; у долгоносиков межвидовые гибриды плодовиты. Тем не менее во всех случаях поддерживается очень узкая гибридная зона, существование которой Заславский объясняет «эффектом репродуктивного самоуничтожения»: проникновение единичных представителей одного вида в область массового распространения другого приводит к появлению исключительно межвидовых гибридов, элиминируемых отбором. Таким образом, ширина гибридной зоны фактически сравнима с уровнями миграционной активности особей.

Ассортативное скрещивание в популяциях разных видов листоедов изучалось А. Г. Креславским, А. В. Михеевым, В. М. Соломатиным (Соломатин и др., 1976, и др.). В ряде случаев они обнаружили существование положительного ассортативного скрещивания по признакам окраски

и размера. Ассортативное скрещивание может иметь важное значение на первых стадиях симпатрического видообразования, способствуя дивергенции форм. Интересный цикл работ проводится под руководством Креславского по изучению «экологических рас» у листоеда *Lochmaea capreae* (Креславский и др., 1981, и др.). Показано, что существуют две экологических расы, специализирующиеся на разных кормовых растениях, — «ивовая» и «березовая», практически не скрещивающиеся друг с другом в естественных условиях. Полевыми и экспериментальными методами изучаются экологические особенности рас, в частности предпочтение при выборе определенных кормовых растений, возможность развития на нехарактерных растениях, наследственная обусловленность этих особенностей, реальность гибридизации «рас» и другие стороны экологии, генетики и поведения. Креславским (1973) отдельно рассмотрен критерий нескрещиваемости видов и обоснована необходимость анализа обратимости репродуктивной изоляции при установлении видового статуса. На примере листоедов он рассмотрел вопрос о поли- и мономорфизме и роли этих явлений в видообразовании (Креславский, 1975). Развиваемое направление является очень важным для установления конкретных механизмов и путей экологического видообразования, познания эколого-генетической структуры вида.

Экологические исследования. Обширные исследования структуры вида у позвоночных животных на основе эколого-эволюционного подхода проводились под руководством С. С. Шварца и продолжаются его учениками — В. Н. Большаковым, Л. Н. Добринским, В. Г. Ищенко и многими другими. На большом количестве видов позвоночных анализировались морфофизиологические особенности разных форм одного вида и близких видов; изменчивость этих особенностей в зависимости от пола и возраста животных, времени и места сбора материала, условий существования популяций и т. д. Исследовалась динамика численности, миграционная активность и демографическая структура популяций. Методами трансплантации изучалась тканевая совместимость форм различного таксономического ранга. Специальное внимание было уделено внутривидовым формам и видам, населяющим экологически специфические районы (тундры, горы, пустыни и т. д.). В результате этой большой коллективной работы был накоплен огромный фактический материал и сделан ряд существенных обобщений. Итоги исследований изложены в многочисленных публикациях и подведены в двух монографиях Шварца: «Эволюционная экология животных» (1969) и «Экологические закономерности эволюции» (1980).

Результатом теоретических обобщений явилось построение достаточно цельной картины структуры вида у позвоночных и механизмов ее преобразования. Основной структурной, функциональной и эволюционной единицей вида является популяция, представляющая экологическое и генетическое единство. Ненаправленные гомеостатические преобразования генетического состава популяций не являются действительно эволюционным изменением. Специфичность морфофизиологической реакции подвида на особенности среды является следствием уже необратимых изменений генетического состава входящих в него популяций. Подвид — единственный реальный таксон ниже уровня вида, причем основным пунктом при выделении подвида должно быть наличие специфической эволюционной судьбы, поскольку внутривидовая систематика должна отражать этапы микрофилогенеза. Шварц справедливо отмечал неправомочность противопоставления географических и экологических форм, ибо любая географическая форма есть и экологическая. Подвиды, занимающие экологически контрастные местообитания, различаются по системе морфофизиологических адаптаций (интенсификация функций отдельных органов и их систем и т. д.).

В аналогичной ситуации у специализированных видов морфофизиологические адаптации заменены более совершенными — тканевыми, в конечном счете сводящимися к существенным биохимическим различиям. Видообразование — это результат прогрессирующего преобразования географической формы, сопутствующего совершенствованию приспособлений к специфическим условиям среды. Этот процесс приводит к таким изменениям в организме, которые следует рассматривать как видовые. Репродуктивная изоляция возникает преимущественно как результат тканевой несовместимости форм, достигших видового уровня, а не как механизм, препятствующий смешиванию генофондов. По выражению Шварца, «виды не потому виды, что они не скрещиваются, а они потому не скрещиваются, что они виды» (1980, с. 72). Полная репродуктивная изоляция — вторичное явление, вызванное совместным обитанием уже сформировавшихся видов.

Этот подход к проблеме структуры вида и видообразования является экологическим по существу, рассматривающим процесс внутривидовой дифференциации как следствие адаптации к специфическим условиям существования в пределах ареала.

Б. П. Ушаковым (1957, 1959 и др.) было проведено сравнительное изучение термостабильности тканей и клеток более чем у 100 видов и подвидов животных. Выяснилось, что даже близкие виды хорошо различаются по термостабильности клеток и тканей, в то время как у внутривидовых форм такие различия отсутствуют. Он пришел к заключению, что приспособление подвидовых форм к изменению макроклимата достигается более «дешевыми» адаптациями на уровне функционирования органов и их систем, а в процессе видообразования имеют место клеточные адаптации, связанные с глубокими изменениями биохимических особенностей организма. Выводы, к которым пришли Шварц и Ушаков, во многом аналогичны и свидетельствуют о существовании качественных отличий вида от любых внутривидовых форм.

Много нового в понимании многообразия форм внутривидовой изменчивости дало изучение жизненных циклов насекомых и анализ факторов, регулирующих их протекание. Особенно выделяются обширные исследования фотопериодизма, проводившиеся А. С. Данилевским (1957, 1961). Изучение большого количества объектов (более чем 100 видов) показало, что особенности фотопериодической реакции наследственно закреплены, но подвержены географической изменчивости, как и многие другие признаки. Он рассмотрел ряд случаев, когда смещение фотопериодической реакции приводит к сдвигам в сроках размножения, что может служить основой для симпатрического видообразования. Количество последовательных поколений, которое может пройти в течение года у каждого вида в данной местности (вольтинность), также наследственно закреплено. Степень вольтинности подвержена географической изменчивости, причем в популяциях многих видов наблюдается генетически закрепленный полиморфизм по степени вольтинности. Такая сложная система жизненных циклов и их регуляции обеспечивает экологическую и эволюционную пластичность вида.

Обширные исследования состава и путей формирования внутривидовых группировок у рыб привели Н. В. Лебедева к необходимости выделения «элементарных» популяций — таких совокупностей, в которых все особи очень сходны по экстерьерным и физиологическим особенностям. Формирование «элементарных» популяций связано с неравномерностью выхода мальков из икры. Существование рыбьих стад в форме «элементарных» популяций является важной биологической адаптацией, позволяющей более эффективно осуществлять миграции, поиск пищи и т. д.

Итоги изучения «элементарных» популяций изложены в специальной монографии (Лебедев, 1967). Много нового в изучении структуры вида у рыб внесли работы Н. Л. Гербильского (1957, 1962 и др.), непосредственная научная деятельность которого была связана с биологией осетровых рыб. Он детально изучил внутривидовую биологическую дифференциацию ряда видов, в том числе особенности описанных Бергом сезонных рас. Он выявил, что эти расы различаются не только сроками нереста, но и рядом других биологических свойств: степенью зрелости половых продуктов, размерно-весовым составом, темпами роста и т. д. Результаты изучения сезонных рас имеют важное значение для выяснения путей образования внутривидовых форм.

Подробное изучение изменчивости и структуры вида в группе бурых лягушек проведено В. Г. Ищенко (1978). Им получены данные по морфологической изменчивости и полиморфизму окраски нескольких видов, особенностям аллометрического роста, структуре и динамике популяций, действию отбора на изменение генетического состава популяций.

Необычный вариант внутривидовой экологической дифференциации у кукушек (*Cuculus canorus*) был описан А. С. Мальчевским (1958б), который выявил существование нескольких эколого-географических рас, специализирующихся по откладке яиц в гнезда определенных видов-воспитателей. Возможно, что это начальный этап формирования «экологических видов», обусловленный гнездовым паразитизмом. На основе анализа большого фактического материала Мальчевский (1968 и др.) сформулировал представление о консервативном и дисперсном типах популяций у птиц и рассмотрел особенности адаптивной стратегии видов с разными типами популяций. Изучением формирования «элементарных» популяций у птиц, преимущественно с экологических позиций, занимался Ю. А. Исаков (1949).

Экологические исследования пространственного размещения особей, демографической структуры, динамики численности, начатые еще в довоенный период, интенсивно продолжаются и в настоящее время. Они имеют огромное прикладное значение и очень важны для понимания эволюционных аспектов структуры вида. Основные результаты и теоретические выводы многочисленных конкретных работ обобщены в ряде специальных сводок (Бей-Биенко, 1959; Наумов, 1963, 1967 и др.; Пантелеев, 1966; Никольский, 1974; Шилов, 1977; Коренберг, 1979; Флинт, 1979, и др.). Для этих исследований характерно понимание структуры вида в чисто экологическом плане. Во главу угла ставится биоценотическая система интеграции: популяция рассматривается прежде всего как составная часть биоценоза. Для решения определенных экологических задач такой подход, безусловно, оправдан, но любая реальная популяция представляет единство экологических и генетико-эволюционных особенностей. Преодоление имеющихся расхождений в понимании структуры вида возможно только на основе развития комплексных исследований. По словам Шварца, «...только комплексные, эколого-генетические исследования могут содействовать принципиальному прогрессу теории микроэволюции» (1980, с. 92). Именно с этой точки зрения рассматривал популяцию М. С. Гиляров (1954). Он проанализировал взаимоотношение популяции и вида и популяции и биоценоза. Популяция рассматривалась им как основная функциональная и структурная единица, занимающая центральное место на пересечении двух систем: видовой и биоценотической. Такой подход позволяет избежать односторонности в понимании популяции и других элементов структуры вида.

Важный вклад в разработку экологической структуры вида был сделан В. Н. Беклемишевым (1959, 1960). Особое внимание он уделял разработке

основ популяционной экологии. Беклемишев разработал систему классификации типов популяций на основе особенностей пространственного распределения вида и способности к самостоятельному воспроизведению. В качестве особых типов популяций он рассматривал различные временные и зависимые группировки особей. Многие современные определения популяции исключают такого рода группировки, хотя их эволюционная роль может быть достаточно велика. Ценность предложенной Беклемишевым классификации состоит в учете этих группировок и в оценке их значения в жизни вида и его эволюции. Для него было характерно стремление увязать разработку теоретических вопросов с решением конкретных практических задач, например, для борьбы с малярией (Беклемишев, 1957). Одним из первых в нашей стране он начал разработку популяционного подхода к анализу центральной проблемы паразитологии — взаимоотношений «паразит—хозяин». Ряд вопросов, связанных со структурой вида у паразитов и видообразованием был рассмотрен Догелем в «Курсе общей паразитологии» (1947). Позднее эти данные были дополнены Ю. И. Полянским и Е. М. Хейсиным (Догель, 1962). Особенности видообразования, ведущего к появлению «сопряженных» видов паразитов, он изложил в специальной работе (Догель, 1949). Проблему вида и внутривидовых категорий у паразитов разбирал В. Б. Дубинин (1954). Разработка структуры вида у паразитов, обладающих сложными жизненными циклами, имеет важное теоретическое и прикладное значение.

Исследования по систематике. Классический морфолого-географический метод в систематике на современном этапе претерпел существенные изменения. Во многих систематических работах и фундаментальных монографиях (типа «Фауна СССР» и «Определители по фауне СССР») проводится подробный анализ внутривидовой изменчивости на больших сериях со статистической обработкой материала. Накопление знаний о географической внутривидовой изменчивости выявило широкую распространенность клинальной изменчивости. Это заставило некоторых зоологов сомневаться в объективности выделения внутривидовых категорий.

Из отечественных исследователей эту точку зрения наиболее последовательно отстаивал П. В. Терентьев (1957, 1968 и др.). По его мнению, понятие подвида было полезным на первых этапах развития микросистематики, а в настоящее время тормозит прогресс науки. Клинальное изменение многих признаков стирает границы между подвидами и лишает понятие «подвид» смысла. Вид является наименьшим реальным таксоном, а анализ внутривидовой изменчивости нужно вести с применением специального математического аппарата (теория множеств, корреляционный анализ и др.). Взгляды Терентьева вызвали бурную и продолжительную дискуссию, в которой подавляющее большинство отстаивало реальность подвидов (Большаков, Шварц и др.). Несомненной заслугой Терентьева было введение в отечественную систематику ряда математических методов, в том числе корреляционного анализа и метода корреляционных плеяд. Эти методы были применены им при анализе изменчивости земноводных и моллюсков; в настоящее время корреляционный анализ с успехом применяется многими исследователями.

Одним из существенных достижений современного этапа в изучении структуры вида, привнесшим много нового в понимание путей и форм видообразования и в дело практического установления статуса спорных форм, является кариологический анализ (подробнее см. гл. 5). С конца 50-х годов Н. Н. Воронцовым с сотрудниками проводятся широкие кариологические исследования разных групп млекопитающих (преимущественно грызунов). Вместе с кариологическим анализом применяются иммуногенетические методы, серологический анализ, электрофорез и др. Эти

современные методы, примененные в комплексе с классическими морфолого-географическими методами систематики дали очень ценные результаты при анализе ряда сложных ситуаций, позволив проверить реальность выделения различных форм и установить их таксономический ранг (Воронцов и др., 1972, и многие другие). Воронцов (1968б) проанализировал ряд случаев взаимоотношения близких видов в зонах наложения их ареалов и показал, что степень дивергенции возрастает в зонах совместного обитания близких видов, что обусловлено конкурентными взаимодействиями.

Комплексный таксономический анализ сложных групп рыжих полевок (*Clethrionomys*) был проведен В. Н. Орловым (1968) и серых полевок (*Microtus*) — М. Н. Мейер (1967 и др.). Помимо морфолого-географических методов анализа, применялась экспериментальная гибридизация с учетом выживаемости гибридов, кариологический анализ, изучение строения сперматозоидов и др. На основе выявленной степени репродуктивной изолированности удалось выяснить реальные систематические отношения внутри этих групп, проследить пути формирования видов и становление изолирующих механизмов.

Е. Н. Пановым и С. И. Раджабли (1972) для изучения взаимоотношения близких форм воробьев (*Passer*) был применен как анализ хромосомных наборов, так и поведенческих и экологических различий. Пановым выполнен ряд интересных работ по взаимоотношению близких видов птиц в зонах совместного обитания с тщательным анализом их биологии, в особенности этологических различий. Например, для обыкновенной (*Emberiza citrinella*) и белошапочной овсянки (*E. leucocephalos*) им прослежено распространение и географическая изменчивость, изучены их кариотипы, установлена степень естественной гибридизации и выявлены механизмы (преимущественно этологические) репродуктивной изоляции (Панов, 1973; Раджабли и др., 1973). Специальная работа посвящена этологическим механизмам изоляции при видообразовании (Панов, 1968).

Подробное исследование формообразования у гольцов (*Salvellinus*) в Кроноцком озере проведено Р. М. Викторовским (1978). Морфологическими и кариологическими методами им изучена группа видов, сформировавшихся в этом бассейне, и реконструированы пути и механизмы видообразования, которое, по его мнению, осуществляется исключительно аллопатрическим путем. Анализ генетической дивергенции гольцов методом молекулярной гибридизации ДНК с учетом морфолого-географических особенностей видов был проведен Б. М. Медниковым и В. А. Максимовым (1978); по их мнению, видообразование у гольцов идет в основном симпатрическим путем.

Сложный случай взаимоотношения географических подвидов чаек группы «серебристая—хохотунья—клуша» был подробно проанализирован Тимофеевым-Ресовским и Е. Штреземанном (1959). Ими было установлено, что в этой группе имеется циркумполярное кольцо географических викарирующих подвидов. Соседние подвиды в зоне контакта способны к гибридизации, но в зоне «замыкания» циркумполярного кольца подвидов они уже приобретают значительные морфобиологические отличия и репродуктивно изолированы друг от друга. Это исследование является классическим в своем роде, наглядно демонстрируя результаты процесса географического видообразования.

Изучение структуры вида у животных с разными типами размножения. Особый интерес представляет разработка проблемы вида и видообразования на объектах, у которых полностью или на определенных стадиях жизненного цикла отсутствует амфимиктическое размножение. К облигатно агамным, партеногенетическим и сходным с ними формами, согласно ге-

НИКОЛАЙ ВЛАДИМИРОВИЧ
ТИМОФЕЕВ-РЕСОВСКИЙ
(1900—1981)

нетической концепции, полноценное определение вида неприложимо, так как отсутствует основной критерий — скрещиваемость (подробно о проблеме см. гл. 18). Некоторые исследователи отстаивают точку зрения, что у таких форм вообще нет видов, а имеется лишь совокупность различных клонов. Практические исследования показывают, что для таких форм вполне приложимо понятие биологического вида. Из этого следует, что панмиксии отводится слишком большая роль в поддержании целостности вида и недооцениваются экологические механизмы интеграции.

Разработкой структуры вида у простейших интенсивно занимается Полянский (см. гл. 17). За последние четверть века он неоднократно отстаивал реальность вида у агамных простейших (Полянский, 1957, 1976а, 1982). Из приводимых им данных видно, что у агамных форм выделяются географические и экологические расы (как по морфологическим, так и по физиологическим признакам), а виды отделены хорошими хиатусами.

Чрезвычайно важные с микроэволюционной точки зрения результаты были получены Г. Х. Шапошниковым в экспериментах на тлях (преимущественно рода *Disaphis*). В жизненных циклах тлей чередуются обоеполые и партеногенетические поколения со сменой кормовых растений-хозяев. У ряда видов (или даже у одного вида в определенной части ареала) могут выпадать обоеполые поколения, так что партеногенез становится облигатным. Наличие сложных жизненных циклов делает тлей модельным объектом для изучения структуры вида и видообразования у жи-

вотных с разными типами размножения. Одним из наиболее важных результатов было получение в эксперименте новой видовой формы при отборе на неспецифичном кормовом растении, где фактически за 11 поколений образовалась форма видового ранга (Шапошников, 1961, 1966, 1967) (подробный разбор опытов в гл. 14). На основе большого фактического материала по тлям Шапошниковым сделан ряд обобщений по проблеме структуры вида у животных (Шапошников, 1961, 1974, 1976, 1978). Он разработал систему классификации популяций по различным основаниям: типу размножения, способности к самовоспроизведению, структуре, степени гетеротопности, размерам. Особый интерес представляет предложение о разделении популяций на перманентные (способные к неограниченно долгому самовоспроизведению и самостоятельной эволюции) и темпоральные (не способные к длительному самостоятельному существованию).

Большой цикл работ по изучению структуры вида у скальных ящериц группы *Lacerta saxicola* на Кавказе выполнен И. С. Даревским с сотрудниками (Даревский, 1967, 1974 и др.). Для ряда форм этой группы был обнаружен облигатный партеногенез. При установлении систематических отношений помимо морфологических использовались и другие методы: кариология, электрофорез и др. Было показано, что партеногенетические виды и подвиды характеризуются определенным географическим ареалом, морфологическим и биологическим единством, и отделены от других видов хиатусом (аналогично близким видам, имеющим в популяциях оба пола). Подробно изучалась гибридизация бисексуальных и партеногенетических видов в зоне контакта ареалов. Было установлено, что партеногенетические виды произошли в результате естественной гибридизации двуполых видов. Эти исследования также подтверждают приложимость обычных практических критериев вида к формам без перекрестного оплодотворения и реальность существования у них категорий, равноценных по объему у «нормальных» видов.

В настоящее время И. С. Даревский и Л. Я. Боркин ведут интересные исследования по структуре вида у бесхвостых амфибий с применением биохимических методов анализа. В частности, изучаются особенности группы зеленых лягушек; аналогичные работы широко ведутся сейчас в Западной Европе, что связано с обнаружением в этой группе естественной гибридизации, причем вид *Rana esculenta* имеет целиком гибридное происхождение. Детальное изучение гибридогенного видообразования очень важно для правильного понимания относительной роли различных факторов, участвующих в становлении нового вида.

Проблема вида, подвидовых категорий и видообразования у животных за последние четверть века необычайно широко обсуждалась отечественными зоологами. В 1957 г. в Ленинградском университете была проведена дискуссия по проблеме вида, где выступали Н. Л. Гербильский, А. С. Данилевский, А. В. Жирмунский, Ю. И. Полянский, П. В. Терентьев, Л. И. Хозацкий и другие зоологи. Десятилетие спустя, в 1967 г., в Ленинграде проходило Всесоюзное совещание по проблеме вида и внутривидовой систематике. Выпущен целый ряд монографий, целиком или частично посвященных этой проблеме и рассматривающих ее на самом современном уровне (Дубинин, 1966; Завадский, 1961, 1968; Оленов, 1961; Тимофеев-Ресовский, Воронцов, Яблоков, 1969; Тимофеев-Ресовский, Яблоков, Глотов, 1973; Шварц, 1969, 1980; Яблоков, 1966, 1980; Красилов, 1977), а также статьи К. В. Арнольди (1957), Н. В. Тимофеева-Ресовского (1958, 1965), Е. И. Лукина (1965), О. Л. Крыжановского (1967), В. Н. Большакова (1968), В. Г. Гептнера (1968б), Я. И. Старобогатова (1968, 1977), А. В. Яблокова (1970, 1976), М. В. Мины (1971), С. М. Гершензона (1974),

В. А. Красилова (1976) и других упомянутых в тексте. Центральным стержнем теоретических взглядов, развиваемых большинством зоологов, является положение об объективной реальности вида и популяции. Развитие комплексных исследований с привлечением различных методов позволяет глубоко разобраться в сложной структуре вида. На современном этапе все большее значение придается экологическим механизмам внутривидовой эволюции, что ставит старую проблему взаимоотношений «организм и среда» на новый уровень.

В итоге проведенных исследований, затрагивающих разные стороны проблемы, вскрыта необычайная сложность внутривидовой организации у животных. Основным звеном в структуре вида является популяция, которая представляет генетико-эволюционное и экологическое единство и занимает центральное место в двух системах интеграции живого: видовой и биоценотической. В популяции происходят элементарные эволюционные преобразования. Часть этих преобразований не является эволюционными в строгом смысле слова и связана с поддержанием популяционного гомеостаза, другие необратимы и сопряжены с процессами внутривидовой эволюции. Структура вида отражает процесс внутривидовой дифференциации. Выявленные пути и механизмы дифференциации, ведущей к видообразованию, очень сложны и разнообразны. Достижение видового уровня является конечным этапом этого процесса. Новый вид имеет качественные отличия от исходного вида и любых внутривидовых форм.

Огромное разнообразие внутривидовой организации во многом связано с разнообразием самих зоологических объектов, характеризующихся разными типами размножения, жизненных циклов, способностью к расселению и т. д., что имеет непосредственное влияние на особенности структуры вида. Именно этим объясняется отсутствие единой системы внутривидовых единиц, приложимой ко всем систематическим группам животных. Такая система создана для высших растений, которые представляют достаточно цельную группу (см. гл. 19). В связи с этим необходима разработка проблемы структуры вида на разных систематических группах с целью выявления универсальных элементов внутривидовой структуры. К настоящему времени таким общепризнанным элементом является популяция. Реальность выделения других универсальных элементов зоологами подвергается сомнению.

ЧАСТЬ V. ПРОБЛЕМЫ МАКРОЭВОЛЮЦИИ

ГЛАВА 21. УЧЕНИЕ А. Н. СЕВЕРЦОВА О ГЛАВНЫХ НАПРАВЛЕНИЯХ ЭВОЛЮЦИОННОГО ПРОЦЕССА

Эволюционное учение Ч. Дарвина прочно утвердило в биологии представление о прогрессивной эволюции органического мира. Впервые трансформистская идея поступательного движения в живой природе получила силу научно обоснованного принципа. Последователи Дарвина неоднократно обращались к проблеме прогресса. Прогресс, или совершенствование, Э. Геккель считал великим законом природы, живого мира, неизбежным следствием естественного отбора. Факт прогресса живых форм признал Т. Гексли. Он обратил при этом внимание на сосуществование организмов, одни из которых обнаруживают черты прогресса, тогда как другие — нет, а также на существование персистентных форм, остающихся неизменными в продолжении больших периодов геологического времени. Идею прогресса защищал Г. Спенсер. И. И. Мечников отметил возможность эволюции без повышения или понижения организации, хотя, по его мнению, подобные случаи необъяснимы теорией естественного отбора. М. Неймайр подметил, что прогрессивное развитие в господствующей в данную геологическую эпоху группе животных всегда осуществлялось с повышенной интенсивностью. В. О. Ковалевский выделил в эволюции процессы прогресса, специализации и обсудил вопрос о критериях прогресса и явлении ускорения темпа прогрессивного развития животного мира.

Стремясь уточнить схему дивергенции видов, предложенную Дарвином, А. С. Фаминцын (1894) подразделил явления прогресса на две группы. Он выделил случаи усложнения организации, превращения низшей формы в высшую (рис. 1), и случаи, когда изменение организмов не сопровождается изменением строения (рис. 2).

В понимании прогресса сохранялись, однако, и трудности. Они проистекали из отсутствия четких критериев прогресса, недостаточно ясного разграничения явлений прогресса и специализации, разногласий в вопросе о критериях высоты организации. Существовавшие в биологии критерии высоты организации, например принципы дифференциации (К. М. Бэр), интеграции (Г. Спенсер), уменьшения количества сходных частей и концентрации (Г. Бронн), были подвергнуты дарвинистами критике. Получили распространение чуждые дарвинизму представления — механоламаркистская теория ортогенеза (Т. Эймер) и автогенетические воззрения (К. Бойрлен, Э. Дакке, Г. Осборн) (подробнее см. гл. 1). Биология нуждалась в концепции прогресса, опирающейся на разносторонний и специально изученный материал с привлечением всего богатства методов филогенетики.

Изучение закономерностей прогрессивного развития животных затруднялось прежде всего отсутствием знаний о реальных филогенезах, о генеалогических отношениях организмов, о филогенезе основных органов и

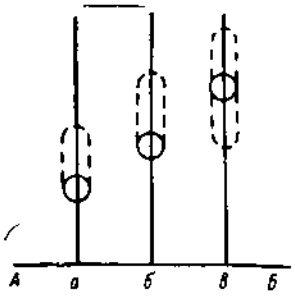


Рис. 1. Графическое изображение превращения низшей формы в высшую (по: Фаминцын, 1894).
а, б — исходная форма (*кружок*) изменяется до высоты, в которую она превратилась (*пунктир*); *в* — рассматриваемая форма возникла из более простой (*нижний пунктир*), а затем дано начало более сложной форме (*верхний пунктир*).

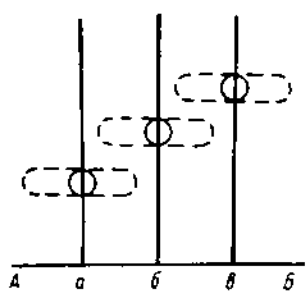


Рис. 2. Изображение случая, когда исходная форма не претерпевает ни прогрессивных, ни регрессивных изменений (*горизонтальные пунктиры*).

систем органов. По мере того как эволюционная эмбриология раскрывала родственные связи между таксонами, а палеонтология восстанавливала ряды ископаемых форм и проникала в закономерности их эволюционных преобразований, создавались предпосылки для обращения к решению более сложной задачи — к познанию закономерностей прогрессивного развития живого мира. Решающий поворот был достигнут благодаря постановке перед морфологией новой общей цели: познания морфологических закономерностей эволюции. Несомненно, что, формулируя эту цель, А. Н. Северцов имел в виду и проблему прогресса. Уже в «Этюдах по теории эволюции» (1912) он подразделил филогенетические изменения на прогрессивные и регрессивные, дал определение этих понятий и рассмотрел морфологические критерии прогресса и регресса. Под прогрессом Северцов понимал изменения организации, ведущие к повышению приспособленности. Явления прогресса были дифференцированы им на общий прогресс, или повышение приспособленности целостного организма, и частный прогресс, или изменение одного или нескольких органов. В 1914 г. Северцов сформулировал представление о прогрессе как общем законе эволюции, как сути эволюционного учения и предложил различать биологическую, морфологическую и физиологическую стороны процесса эволюции.

В дальнейшем Северцов (1922) выделил в поступательном развитии органического мира прогресс биологический, морфологический и физиологический. Тем самым проблема прогресса ставилась как комплексная проблема, исчерпывающее решение которой возможно только путем синтеза данных ряда биологических дисциплин. Он показал, что в развитии организма как целого разные типы прогресса могут сочетаться, протекать параллельно и взаимосвязанно. Ведущую роль в эволюции он отвел биологическому прогрессу, определяющему победу в борьбе за существование. При этом биологический прогресс может сопровождаться морфологическим и физиологическим регрессом. Во всех упомянутых выше работах Северцов касался проблемы прогресса попутно. Его первая специальная сводка по этому вопросу появилась в 1925 г. в виде небольшой книги, которая в 1934 г. была переиздана в значительно расширенном виде. В ней содержалось учение о главных направлениях эволюции.

Учение А. Н. Северцова вошло в учебники дарвинизма. Достаточно напомнить только об основных его положениях. В соответствии с теорией видообразования Дарвина биологический прогресс, по Северцову, совершается последовательно путем образования сначала новых рас, затем разновидностей и, наконец, новых видов. К победе в борьбе за существование

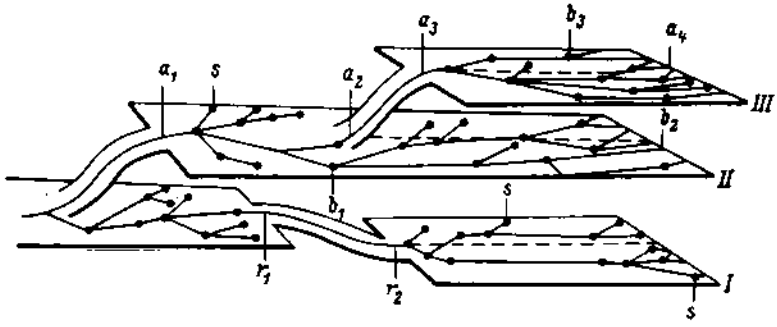


Рис. 3. Схема эволюционных преобразований (по: Северцов, 1939). Ароморфозы (*а*) показаны в виде подъема на более высокий уровень (плоскости II и III); идиоадаптации (*б*) — в виде отклонений в пределах данной плоскости; специализации — *S*; регресс отмечен буквами *r* как спуск на нижележащую плоскость (I).

ведут несколько типов морфологических изменений: ароморфозы, идиоадаптации, ценогенезы и общая дегенерация. При ароморфозе повышается общая энергия жизнедеятельности взрослых потомков. Это достигается дифференциацией и усложнением функций органов и соответствующим изменением их строения. Последнее находит выражение в гистологических изменениях, в изменениях величины и формы органов, в дифференциации органов и в увеличении их числа, а также в распределении и расположении многократно повторяющихся органов и их концентрации. Примерами ароморфоза может служить эволюция сердца позвоночных, превращение конечностей из плавающих в ползающие при преобразовании кроссоптеригий у наземных позвоночных. Приводимые Северцовым примеры ароморфоза представляют собой изменения в строении отдельных органов. Как эти изменения отражаются на организме как целом? По Северцову, совмещение прогрессивных изменений одних частей со статическим положением других ведет к подъему всей организации. В тех случаях, когда прогресс одних частей совмещается с регрессом других, о направлении изменений организации позволяет судить сопоставление прогрессивных и регрессивных признаков.

Перспективное значение эволюционных изменений неодинаково. Если одни из них прокладывают дорогу поступательному движению эволюционного процесса, то другие как бы останавливают его. К первым Северцов отнес ароморфозы, ко вторым идиоадаптации — приспособительные изменения, не повышающие и не понижающие энергию жизнедеятельности взрослых потомков. Ароморфозы и идиоадаптации теснейшим образом связаны между собой (рис. 3). Отсутствие ароморфоза на данном этапе эволюции вовсе не означает ее полной остановки. В промежутках между узловыми точками эволюционного процесса, как охарактеризовал ароморфозы Северцов, формы могут испытывать значительные количественные изменения (идиоадаптации). К последним относятся изменения окраски животных, адаптивные изменения формы тела и специализация. Два последних различаются между собой. Примерами адаптивного изменения формы тела могут служить плоская форма тела скатов и камбал, а примерами специализации — приспособления к подземному образу жизни у гимнофион и кротов, к жизни на отвесных скалах у гекконов, к древесному образу жизни у хамелеонов и ленивцев. В случае специализации, которую Северцов рассматривал как частный случай идиоадаптации, имеет место приспособление всей организации животного к узким и стабильным условиям среды. Третье направление биологического прогресса — цено-

генезы представляют собой полезные эмбриональные приспособления, которые развиваются и исчезают на протяжении онтогенеза и благодаря которым обеспечиваются возрастание численности потомства, хотя общая энергия жизнедеятельности и строение взрослых потомков не изменяются. К ценогенезам относятся, например, приспособительная окраска и твердые оболочки яиц, желток, органы личиночного питания и дыхания. Наконец, четвертое направление — морфологический регресс, или общая дегенерация, — представляет собой приспособительные изменения взрослых форм, понижающие общую энергию жизнедеятельности. В конечном счете регрессивные изменения ведут к биологическому прогрессу — увеличению числа особей дегенерировавших форм, расширению ареала их распространения и возникновению новых дочерних видов. Так обстоит дело у оболочников, ленточных червей, усоногих раков и других животных. Эволюцию путем общей дегенерации отличает прежде всего прогрессивное развитие половой системы, различного рода ценогенезов и органов пассивной защиты.

На большом значении регресса в эволюции организмов особенно настаивал Н. К. Кольцов (1933). Принимая, что общее направление эволюции организмов на Земле прогрессивное и совершается она от простого к сложному, Кольцов отводил весьма значительную роль неотении. Неотенические изменения сказались на эволюции всех крупных таксонов животного мира. Схематическое изображение филогенеза в виде дерева или хвоща не отражает широкого распространения регресса. Кольцов предложил свою схему эволюции, имевшую вид «мангровой заросли». Такие критерии прогресса, как увеличение числа особей вида и расширение площади его расселения, Кольцов считал ненадежными.

Обнаружив, что существуют различные направления эволюционного процесса, Северцов задался целью выяснить факторы, определяющие переход данной формы с одного пути эволюции на другой. Он высказал предположение, что изменение направления эволюции зависит от характера и высоты организации животного, от характера и скорости изменения внешней среды и от соотношения между изменениями среды и организацией и функциями животного.

Северцов предложил новое объяснение редкости нахождения переходных форм между крупными таксонами животных. Причину этого явления, издавна привлекавшего внимание эволюционистов, он усмотрел в редкости и относительной краткости периодов ароморфоза, а также в монофилетическом характере эволюции.

Различение ароморфозов, идиоадаптаций и ценогенезов помогло Северцову найти строго дарвинистское объяснение факту сосуществования в современной фауне высокоорганизованных и примитивных, древних форм. «Парадоксальный факт одновременного и с биологической точки зрения благополучного существования всех этих, по типу организации столь разновременных форм, — писал он, — объясняется тем установленным нами общим положением, что биологический прогресс в равной мере достигается четырьмя различными способами: ароморфозом, идиоадаптацией, ценогенезом и дегенерацией. . . Морфофизиологические различия между этими четырьмя типами эволюции весьма велики, но с биологической точки зрения, т. е. с точки зрения выживания и победы в борьбе за существование, они равноценны» (Северцов, 1934а, с. 127). Дело не в том, утверждал Северцов, полемизируя с ламаркистски настроенными палеонтологами, что среда, в которой живут древние формы, оставалась неизменной. Выживание таких форм составляет не исключение, а правило, и не может быть сведено поэтому к неизменности условий существования; оно объясняется тем, что эволюция данной группы совершалась по пути идиоадаптации, а не ароморфоза.

Учение о главных направлениях эволюции является отражением определенного круга процессов, совершающихся в природе. Оно не должно рассматриваться как исчерпывающая концепция прогресса, так как отражает лишь одну из сторон прогрессивной эволюции органического мира — морфологические закономерности эволюции. Это обстоятельство не уменьшает, однако, большого исторического значения теории ароморфоза, всего учения Северцова. В результате создания учения о главных направлениях эволюции проблема прогресса стала доступной целенаправленному изучению на основе эмпирических данных. В начале XX в., когда Северцов и его школа приступили к изучению прогресса, ни физиология, ни генетика еще не были подготовлены к такому же систематическому, целеустремленному исследованию путей и закономерностей органической эволюции.

Сам Северцов отнюдь не сводил проблему прогресса к морфологическим изменениям. Уже в первых своих работах о прогрессе он, выделив основные стороны этого процесса, одновременно отметил целостный характер прогрессивной эволюции и вытекающую отсюда необходимость увязывать морфологическую, биологическую и физиологическую стороны прогресса.

Учение о главных направлениях эволюционного процесса оставило без ответа некоторые сложные вопросы, в частности причины вступления данной формы в одних случаях на путь ароморфоза, в других — на путь идиоадаптации. На это обратил внимание сам Северцов. Тем не менее учение Северцова оказало на биологию глубокое влияние. Усилилось изучение путей и закономерностей эволюции. В исследование прогресса органического мира были вовлечены различные отрасли биологии — сравнительная анатомия беспозвоночных, ботаника, гистология, физиология, экология, биохимия. Это учение стимулировало развитие эволюционной морфологии, послужив основой для объединения эволюционно-морфологических теорий в единую концепцию — морфобиологическую теорию эволюции. Теория филэмбриогенеза, изучение способов филогенетических изменений органов, теория редукции, учение о корреляции и о главных направлениях эволюции были объединены в логически стройную концепцию. Этот синтез позволил вскрыть новые закономерности морфологической эволюции.

В XX в. дарвинизм испытал известные преобразования благодаря обогащению его достижениями генетики и экологии. Новейший эволюционный синтез в области теории эволюции осуществлялся по нескольким направлениям. Решающее значение имел синтез теории естественного отбора с генетикой, начало которому было положено в 1926 г. С. С. Четвериковым. В дальнейшем теория эволюции развивалась в нескольких направлениях. Одна линия развития привела к синтезу дарвинизма, генетики и новейших достижений систематики и палеонтологии. Другая линия развития привела к синтезу дарвинизма, генетики, экологии и экспериментальной эмбриологии на основе морфологической теории эволюции Северцова. Этот синтез был осуществлен одним из ближайших учеников Северцова И. И. Шмальгаузеном.

РАЗВИТИЕ УЧЕНИЯ А. Н. СЕВЕРЦОВА И. И. ШМАЛЬГАУЗЕНОМ

В конце 30-х годов XX в. Шмальгаузен (1938), исходя из учения о соотношении онтогенеза и филогенеза и теории корреляции Северцова, создал учение об организме как целом в индивидуальном и историческом развитии, а год спустя, опираясь на учение Северцова о главных направлениях эволюции, — современную концепцию путей и закономерностей

эволюционного процесса. В ходе этой работы он столкнулся с необходимостью глубже разобраться в материале и движущих силах эволюции, создав в результате оригинальную теорию стабилизирующего отбора. Капитальный труд Шмальгаузена «Проблемы дарвинизма» (1946а), в котором были подведены итоги многолетней работы ученого, вырос из обобщения фактического материала и теоретических положений как из «классических» областей биологии — сравнительной анатомии, эмбриологии, палеонтологии, филогенетики и эволюционной морфологии, так и из «новейших» экспериментальных дисциплин, и прежде всего генетики.

Сердцевиной теоретических воззрений Шмальгаузена является его концепция об организме как целом в индивидуальном и историческом развитии, в основе которой лежит теория корреляций. В последнюю Шмальгаузен внес значительный вклад. Имея в виду как онтогенетический, так и филогенетический аспекты, он предложил различать корреляции геномные (определяемые наследственными факторами), морфогенетические (определяемые передачей веществ или возбуждения) и эргонтические (определяемые функциональными зависимостями). В процессе эволюции на простом геномном основании постепенно формируются, по Шмальгаузену, более сложные надстройки — морфогенетические и, наконец, эргонтические типы связей. Эволюционная перестройка организации происходит путем изменения соотношений вначале между органами, не связанными коррелятивно в онтогенезе (биологические координации), затем между органами, объединяемыми морфогенетическими и эргонтическими корреляциями (динамические координации), и, наконец, между органами, объединенными пространственными соотношениями (топографические координации). В 50—60-е годы, стремясь проникнуть в детали эволюции интегрирующих механизмов онтогенеза, Шмальгаузен вернулся к обсуждению основных положений своего учения об организме как целом с новых позиций — с точки зрения принципов кибернетики.

В основу учения об организме как целом положен известный принцип Дарвина: эволюционной перестройке подвергаются все процессы онтогенеза — организация яйца, первые дифференцировки, способ дробления и гаструляции и т. д. Этот принцип дополняется принципом целостности организации, в соответствии с которым среди процессов эволюционного преобразования онтогенеза выделяются процессы усложнения внутренних зависимостей и накопление механизмов регуляторного характера. Эволюцию онтогенеза Шмальгаузен связал с перестройкой корреляционных систем, поставив весь ход преобразования индивидуального развития в филогенезе в зависимость от типа корреляций, преобладающих в данном онтогенезе. Эволюция реактивных и корреляционных систем сопровождается появлением регуляторных механизмов, защищающих организм от неблагоприятных воздействий внешней среды.

Эволюция защитных механизмов происходила в направлении выработки гибких механизмов, способных обеспечить известную регуляцию нормального онтогенеза при воздействии нарушающих факторов. На первых порах развитие контролировалось пространственными соотношениями частей зародыша, информация о которых передавалась с помощью прямого контакта между соседними частями посредством метаболитов. Затем метаболиты стали использоваться для реализации прямой директивной связи в качестве формативных веществ, определяющих ход развития. Так исторически сложились формообразовательные системы, среди которых наиболее простые состояли из индуктора и реактора. Эти системы отличала известная гибкость, допускавшая сдвиги в пространственном и временном соотношении частей. Надежность всей организации благодаря этой подвижности возрастала.

Как было показано Шмальгаузеном, защитная система нормального развития организма строится на некоторых общих принципах организации формообразовательных систем — на полярной организации (градиенты) и исторически выработанных пороговых уровнях нормальной реактивности. Градиенты составляют основу целостной организации. В процессе эволюции возникают пороговые уровни нормальной реактивности, и чем дальше отстоят один от другого нижний и верхний пороги нормальной реактивности тканей, тем более защищено нормальное формообразование. Те из формообразовательных систем, которые определяют важнейшие основы организации, приобрели в ходе эволюции наиболее мощные механизмы защиты; видовые и расовые признаки оказываются защищенными слабее. В ходе эволюции регуляция, связанная с прямым влиянием внешних факторов, сменилась, по Шмальгаузену, саморегуляцией, в которой факторы внешней среды играют косвенную роль.

Шмальгаузену удалось увязать учение Северцова о морфологических закономерностях эволюции с достижениями генетики и экспериментальной биологии. Его исследования положили начало важному повороту в развитии эволюционной теории, которая недостаточно принимала во внимание значение интегрирующих факторов в эволюции. Развивая учение об адаптациоморфозе, Шмальгаузен предложил различать следующие основные пути биологического прогресса: расширение жизненных условий за счет приобретения приспособлений более общего значения (ароморфоз); смену соотношений со средой, при которой одни приспособления заменяются другими, биологически им равноценными (алломорфоз); узкое приспособление к частным условиям существования (теломорфоз); нарушение соотношений со средой вследствие быстрого изменения среды или одностороннего переразвития организма (гиперморфоз); переход к более простым соотношениям со средой в случаях общего недоразвития и дегенерации (катоморфоз) и недоразвитие организма вследствие закрепления соотношений со средой, характерных для личинки или молодого организма (гипоморфоз).

Выводы Шмальгаузена звучали в 30—40-е годы парадоксально, они противоречили общепринятым взглядам. Утверждению, будто генотип является наиболее консервативным элементом организации особи, Шмальгаузен противопоставил вывод, по которому устойчивость организации обусловлена онтогенезом, организацией особи с ее сложной системой корреляций, тогда как генотип составляет наиболее подвижный, изменчивый элемент организации, и настаивал на том, что отбор идет не по генотипам, а отбираются целостные онтогенезы. Выдающееся значение трудов Шмальгаузена заключается также в том, что ему удалось преодолеть противопоставление организмоцентристского и популяционистского подходов к познанию закономерностей эволюции, доказать жизненность того и другого и возможность синтезировать материал и обобщения, полученные независимо с помощью этих подходов.

Морфобиологическая теория эволюции Северцова и учение об адаптациоморфозе Шмальгаузена служили и продолжают служить теоретической базой разнообразных исследований советских биологов — сравнительных анатомов, эмбриологов, палеонтологов, гистологов.

ИССЛЕДОВАНИЯ ПО ЭВОЛЮЦИОННОЙ МОРФОЛОГИИ В 50—70-е ГОДЫ

Учение Северцова было создано на основании многолетних исследований по сравнительной анатомии и сравнительной эмбриологии позвоночных. Однако справедливость основных его положений была проверена и

подтверждена при изучении путей и закономерностей эволюции основных типов беспозвоночных, а в ряде случаев дополнена новыми положениями. Так, например, В. А. Догель (1936, 1947) обосновал на материале сравнительной анатомии беспозвоночных теорию олигомеризации гомологичных органов, согласно которой уменьшение количества и строгая фиксация положения первично многочисленных и диффузно расположенных органов многоклеточных составляют один из главных путей прогрессивной эволюции. Эта теория нашла дальнейшее развитие в трудах Л. А. Зенкевича (1944), В. Н. Беклемишева (1952) и др. Н. А. Ливанов (1955) расширил представление о прогрессе, показав на примере эволюции от олигомерных червей к иглокожим возможность перехода от одного пути эволюционного развития, ведущего к специализации и даже дегенерации форм, к другому, возвращающему данную группу к ароморфозу. Т. А. Гинецинская (1968) показала, что основными путями эволюции обширной группы беспозвоночных — трематод — являются морфофизиологический регресс и гетерохрония. Важную роль играют также ценогенезы и биологические адаптации у личинок трематод — мирацидиев и церкарий. К трем категориям ценогенезов, выделенным Северцовым при изучении позвоночных (обеспечение защиты, питание и дыхание зародышей или личинок), Гинецинская добавила еще один тип ценогенеза, обеспечивающего движение личинок.

На достижения эволюционной морфологии опирался Д. М. Федотов при создании своего обобщающего труда по эволюции и филогении беспозвоночных. На обширном материале он обсудил проблемы прогресса, эволюции онтогенеза, методов изучения эволюции беспозвоночных и создал генеалогическое древо беспозвоночных. Знаменательно стремление Федотова как можно шире привлекать не только морфологические (сравнительно-анатомические и эмбриологические), но и биохимические, физиологические и гистологические данные при обсуждении эволюционных вопросов. Следуя лучшим традициям северцовской школы, Федотов стремился в упомянутом труде, опубликованном в 1966 г., не приспосабливать эмпирический материал к концепции Северцова, а выявить специфику эволюции беспозвоночных.

Факты множественной закладки и последующего сокращения числа гомологичных органов, точно так же как и факты концентрации органов, были известны и Северцову. Однако именно Догель подверг явление олигомеризации систематическому эмпирическому и теоретическому изучению.

Как было показано Б. Е. Быховским (1957) на примере системы и филогении моногенетических сосальщиков, представители отрядов этого таксона эволюировали как по пути идиоадаптации, так и по пути ароморфоза, обусловливая в последнем случае появление новых отрядов и семейств. В эволюции моногенетических сосальщиков Быховскому удалось обнаружить новый тип филогенетических изменений, при котором происходит медленное, но глубокое качественное преобразование форм, сопровождающееся значительным повышением организации и не сопряженной с быстрой сменой условий существования.

Глубокое понимание сложности и многообразия эволюции животного мира отличает воззрения Беклемишева, создавшего оригинальную концепцию эволюции беспозвоночных на основе изучения архитектоники типов. Ссылаясь на эволюцию иглокожих, Беклемишев показал, что неисчерпаемые преобразования и громадное многообразие направлений развития могут иметь место при почти полном отсутствии прогресса. К анализу эволюции беспозвоночных Беклемишев (1944, 1964а) привлек такие закономерности эволюции, как биогенетический закон, девиация, гетерохрония, субституция, смена функций, олигомеризация и многие другие.

Новый эволюционный синтез, сближение эволюционных направлений, развивающихся в разных областях биологии, общий прогресс биологии вызвали к жизни новые тенденции в развитии эволюционной морфологии, учения о макроэволюции. Так возникла интегративная концепция органической формы, развиваемая К. Л. Паавером (1973, 1976). Эта концепция опирается на системное толкование взаимосвязи биологической организации и эволюции, на представление об органической форме как адаптивном морфопроцессе. Создается реальная основа для сближения и постановки общей задачи перед эволюционной и популяционной морфологией. Критический пересмотр многих положений филогенетики и эволюционной морфологии предпринял Л. П. Татаринов (1976а), используя в качестве модельного объекта для изучения закономерностей прогрессивной эволюции палеонтологический материал по териодонтам — предковой по отношению к млекопитающим группе пресмыкающихся. Выражая убеждение в необходимости широкого обсуждения общих проблем филогенетики, он сопоставил существующие теоретические положения из области филогенетики с новым обширным материалом палеонтологии. В частности, ему удалось показать, что реконструкция облика гипотетических предков на основании одного только неонтологического материала чревата серьезными ошибками (например, гипотетические энтобранхиаты, реконструированные Северцовым на основании изучения современных круглоротых и хрящевых рыб, не выдерживают сопоставления с реальными ископаемыми остеостраками). Это только один из примеров, которые позволяют говорить о возможности и необходимости пересмотра общей методологии филогенетических исследований. Отмечая существование тенденции к отходу от первоначального, северцовского понимания термина «ароморфоз», порожденной неудовлетворенностью односторонне морфологическим подходом к эволюции, Татаринов особенно акцентирует внимание на спорности северцовских критериев ароморфоза. Очень медленно и постепенно протекавшая эволюция териодонтов также не вполне гармонирует, по его убеждению, с обычным представлением об ароморфозах.

Первостепенное значение для решения вопроса о происхождении наземных позвоночных имели исследования Э. И. Воробьевой по ископаемым кистеперым рыбам. Вслед за Шмальгаузеном она пришла к выводу, что тетраподы происходят от древнейших среднедевонских остеолепиформов. Процесс перехода позвоночных к наземной жизни осмыслен Воробьевой в понятиях концепции Северцова—Шмальгаузена. Этот процесс начался с узкой специализации (теломорфоза), наиболее ярко выраженной у «полуамфибий», затем сменился алломорфозом, на смену которому в свою очередь быстро пришел ароморфоз. Именно последний ознаменовал появление настоящих рептилий. Особенность изложенной точки зрения состоит в признании возможности прогрессивной эволюции от узко специализированной формы. Полемизируя с широко принятым мнением, согласно которому специализация ограничивает эволюционные возможности группы, Воробьева с успехом защитила взгляд, по которому движению группы по пути эволюционного прогресса при условии коренной смены среды нередко предшествовало среди позвоночных состояние узкой специализации. С узкоспециализированными мелководно-придонными кистеперыми рыбами она и связала происхождение первых наземных позвоночных. Об обогащении стратегии филогенетических исследований свидетельствует работа И. М. Медведевой (1975), посвященная органу обоняния амфибий и его филогенетическому значению. Сравнительно-анатомический, сравнительно-эмбриологический и палеонтологический подходы успешно сочетались с экспериментально-эмбриологическим, что позволило восстановить

исходное строение органа обоняния предков наземных позвоночных и процесс его преобразования в ходе эволюции от водной к наземной жизни.

Преемственность в эволюции коррелятивных систем черепа у предков наземных позвоночных — кистеперых рыб и современных низших тетрапод была убедительно прослежена Н. С. Лебедкиной (1979).

Исследования в области эволюционной морфологии в течение последних десятилетий показывают, что учение Северцова отражает не только специфические закономерности морфологической эволюции позвоночных. Для судеб этого учения особое значение имеют работы В. А. Догеля и Ю. И. Полянского, в которых было показано, что макроэволюция простейших обнаруживает качественно-своеобразные морфофизиологические закономерности по сравнению с макроэволюцией многоклеточных (см. гл. 17 и 24).

В начале 50-х годов была сделана успешная попытка распространить учение Северцова о главных направлениях эволюции на эволюцию растений. Развив на ботаническом материале учение о путях приспособительной эволюции, А. Л. Тахтаджян (1951) выделил в эволюции растений общий прогресс (арогенез), частные приспособления (идиоадаптации), узкие приспособления (специализацию) и общий регресс (дегенерацию). Показав приложимость учения Северцова об ароморфозе к растениям, А. И. Толмачев (1951) нашел при этом, что ароморфоз у растений проявляется отчасти по-иному, чем у животных, и нередко осуществляется в форме ценогенетических изменений. В последнее время проблема ароморфоза и идиоадаптации у растений рассмотрена Э. С. Терехиным (1977) и А. П. Хохряковым (1981).

ДАЛЬНЕЙШАЯ РАБОТА НАД СИСТЕМОЙ ПОНЯТИЙ УЧЕНИЯ О ПРОГРЕССЕ

После опубликования работ Северцовым (1931, 1939) было предпринято несколько попыток уточнения введенных им понятий. Так, Тахтаджян (1951) предложил заменить понятие ароморфоза понятием арогенеза как менее односторонним. Дж. Симпсон (1948) подразделил прогресс на несколько процессов: микро-, макро- и мегаэволюцию; В. Франц (Franz, 1951) главным путем эволюции предложил считать биотехнический прогресс, характеризующийся повышением коэффициента полезного действия всей жизнедеятельности организма; Б. Ренш (Rensch, 1954) выделил процесс прогрессивного развития родословного древа в целом и прогресс в пределах главных его ветвей, Дж. Гексли — линии неограниченного и ограниченного прогресса (Huxley, 1942). Вычленение линии неограниченного прогресса было поддержано К. М. Завадским, который усматривал в степени приближения к высшей форме движения материи единственное объективное мерило ступеней прогресса (1958). Эту точку зрения разделяли не все исследователи (например, с критикой понятия неограниченного прогресса выступили Л. Ш. Давиташвили и Е. Ф. Молевич); эти исследователи расценивали воззрение Гексли на неограниченный прогресс как антропоморфические.

Нельзя не упомянуть также о попытках вообще отказаться от концепции Северцова и предложенных им понятий, которые имели место в нашей стране в 50-е годы. Теория филэмбриогенеза и учение о главных направлениях эволюции были подвергнуты необоснованной, а в ряде случаев некомпетентной критике. Однако эти нападки на учение Северцова успеха не имели.

Стремление уточнить и детализировать понятия, относящиеся к учению о прогрессе, которое находит проявление в ряде статей и монографий (Завадский, 1958; Яблоков, 1968а; Лукин, 1972; Татаринов, 1976а) имеет

под собой подлинно научную основу. Следует надеяться, что эта работа приведет к уточнению и обогащению системы понятий, полнее отвечающей новому материалу, накопленному в различных областях биологии и позволяющему характеризовать прогресс как целостный процесс, охватывающий все стороны организации живого.

ГЛАВА 22. КРИТЕРИИ ПРОГРЕССИВНОЙ ЭВОЛЮЦИИ

Идея восходящего развития живой природы привлекала внимание крупных мыслителей еще задолго до создания научной теории эволюции. Для ранних этапов изучения совершенства органических форм было характерно описание внешних результатов развития, сопоставление существующих форм как внешне соположенных, статических, лишенных исторических связей. Разобщенность идеи градации и идеи эволюции, характерная для «лестниц существ» биологов XVIII в. (Ш. Бонне, Ж. Робинэ и др.), вполне соответствовала тому периоду истории биологии, когда господствующими были представления об абсолютной неизменности природы (Ф. Энгельс).

В теории эволюции Ламарка (1809) идея прогресса живых форм была впервые соединена с идеей их исторического развития. По мнению И. И. Шмальгаузена, «только у Ламарка возникает представление об органической „градации" растений и животных, выражающей их усложнение в процессе настоящего исторического развития» (1969, с. 264). В качестве критериев прогресса Ламарк называл степень сложности организмов, степень развития нервной системы (животных) и приближение к человеку.

В первую половину XIX в. на основе сравнительного метода исследований был выдвинут ряд новых идей о прогрессе живого, сформулирован критерий «степень дифференцировки организма» (Баер, 1828), применен принцип интеграции для объяснения прогресса (Bronn, 1858; Мильн-Эдвардс, 1859). По существу эти критерии (табл. 1) для середины XIX в. были вершиной знаний о прогрессе живого. Они рассматривались в качестве непреложных характеристик прогресса многими эволюционистами как XIX (Ч. Дарвин, И. И. Мечников, Э. Геккель и др.), так и XX столетий (Ю. А. Филипченко, В. Циммерман, Б. Ренш, Л. Ш. Давиташвили, К. М. Завадский и др.).

Изучение проблемы прогресса существенно продвинулось, когда сравнительно-морфологический метод был соединен с историческим, что стало возможным благодаря объяснению Дарвином (1859) каузальных механизмов эволюции живого. Учение Дарвина о факторах эволюции и сформулированные им критерии высоты организации (см. табл. 1) оказали влияние на последующую трактовку прогрессивной эволюции. Дарвин высказал глубокие и проникнутые диалектикой идеи о нетождественности эволюции и прогресса живого и одновременном существовании высших и низших организмов, об относительном значении любого критерия, взятого отдельно, о связи прогресса с приспособлением, о границах применения критерия «приближения к человеку» и др. Дарвин хорошо сознавал трудности определения понятий «совершенство», «высота организации», прогресс и весьма осторожно применял их. В письме к Дж. Гукеру от 30 декабря 1858 г. он писал: «Я всегда стараюсь избегать этого выражения, потому что я не думаю, чтобы у кого-нибудь было ясное представление о том, что подразумевается под „высшим"...» (1950, с. 102). Эта мысль не раз звучит как в «Происхождении видов» (1939, с. 359, 629), так и в эпистолярном наследии Дарвина (1950, с. 102, 230 и др.).

В современном эволюционизме весьма широко применяется понятие интеграции, предложенное Г. Спенсером в качестве критерия прогрессивной эволюции (1867). Еще Дарвином и Мечниковым была подмечена недостаточность критерия Бэра (Baer, 1828), последовательное применение которого приводило к выводу о том, что самый высокоорганизованный класс *Arthropoda* — насекомые — совершеннее, чем низшие представители подтипа *Vertebrata* — рыбы, а череп рыб совершеннее черепа птиц, млекопитающих и человека (см.: Мечников, 1958, с. 119). Дополнение принципа дифференциации принципом интеграции явилось шагом вперед в объяснении прогресса живого. Универсальное значение степени дифференциации как критерия прогресса, применимого на всех структурных уровнях живого, отмечали В. Н. Беклемишев (1964а) и И. И. Шмальгаузен (1961, 1969).

К настоящему времени предложено около 40 критериев высоты организации, применимых ко всему живому (см. табл. 1). Эти критерии могут быть разграничены на четыре класса: системные, энергетические, экологические и информационные (табл. 2).

Эволюционисты не всегда четко определяли понятие эволюционного прогресса прежде всего из-за неразработанности критериев высоты организации, т. е. существенных признаков, которые могли бы служить для измерения совершенства, достигнутого в данный момент той или иной филогенетической группой. В. Франц в этой связи отмечал, что у биологов начала XX столетия «...имелась некая неудовлетворенность от того, что почти каждый зоолог и ботаник говорил о восходящем развитии, прогрессе, усовершенствовании... и, однако, никто не мог сказать, что следует понимать под этими словами и никто не мог защитить эти понятия от их противников» (Franz, 1951, с. 383).

Значительную ясность в понимание этого вопроса внес А. Н. Северцов (1934а, 1939), разработавший оригинальную общую концепцию эволюционного прогресса и выдвинувший понятие ароморфоза. Ароморфные приспособления представляют собой коренные усовершенствования морфофизиологической организации, обеспечивающие выживание в самых различных условиях и «дающие возможность идти эволюции беспрепятственно далее» (Северцов, 1967, с. 85). Ароморфозы — это адаптации широкого универсального значения, их накопление и встраивание в существующую организацию лежит в основе прогресса живого. В дальнейшем Шмальгаузеном были выделены крупные ароморфозы, например возникновение полового размножения и мейоза, переход от икринки к яйцу и живородности, смена внутриклеточного пищеварения на внеклеточное, диффузной нервной системы на централизованную и другие. Именно такие крупные приобретения являются узловыми точками исторического развития живой природы и образуют «генеральную линию» эволюции в понимании Шмальгаузена, «неограниченный прогресс» по Гексли, или «магистральный прогресс» в понимании Завадского.

Вслед за Северцовым широта приспособленности, универсализм организации и степень эволюционной пластичности филогенетической группы рассматриваются в качестве непреложных критериев ароморфоза (Rensch, 1954; Завадский, 1958, 1968; Тахтаджян, 1966).

Северцов впервые обратил внимание на комплексный характер ароморфных преобразований морфофизиологической организации (1967, с. 84). Особенно важными он считал изменения, способствующие общему подъему энергии жизнедеятельности животных, а именно: переход от пассивного питания к активному, изменения в пищеварительных железах, челюстном аппарате, повышение подвижности животных, усиление мускулов, замена хрящевого скелета костным и т. д.

ТАБЛИЦА 1

Общие критерии высоты организации живых систем

Критерий	Автор	Год
1. Степень дифференцировки частей взрослого организма	Baer	1828
2. Уменьшение числа гомологичных органов	Bronn	1858
3. Централизация гомонимных органов	Тот же	Тот же
4. Перемещение поверхностно расположенных органов внутрь тела	» »	» »
5. Увеличение размеров тела	» »	» »
6. Разделение труда между органами	» »	» »
7. Централизация функций, усиление взаимозависимости структур организма как целого	Мильн-Эдвардс	1859
8. Степень экологической специализированности организма	Дарвин	1859
9. Увеличение конкурентной способности	Тот же	Тот же
10. Связь дифференциации и интеграции структур и функций	Spenser	1864
11. Подъем энергии жизнедеятельности	А. Н. Северцов	1931
12. Универсализм организации	Тот же	Тот же
13. Широта приспособленности	» »	» »
14. Развитие (увеличение) мультифункциональности	» »	» »
15. Возрастание слаженности (коадаптированности) между частями тела, функциями и реакциями	» »	» »
16. Степень эволюционной пластичности организации	» »	» »
17. Тенденция к анизомерии	Gregory	1935
18. Степень эффективности структур и функций, измеряемая их КПД	Franz	1935
19. Множественное обеспечение функций	Баркрофт	1937
20. Способность к резервированию и образованию «депо» важнейших энергетических веществ	Тот же	Тот же
21. Запас адаптированности	С. А. Северцов	1937
22. Степень гомеостатичности живого	Ухтомский	1938
23. Степень автономизации онтогенеза	Шмальгаузен	1939
24. Качество ферментов и ферментных систем	Благовещенский	1939
25. Развитие доминантных типов, способных расщепляться на многие формы благодаря большой гетерозиготности	Huxley	1942
26. Оптимальное соотношение между дифференциацией и интеграцией	Franz	1951
27. Олигомеризация гомологичных органов на основе предшествующей фазы эволюции — полимеризации	Догель	1954
28. Рационализация структур и функций	Rensch	1954
29. Принцип многократного усиления энергии	Тимофеев-Ресовский	1958
30. Увеличение средней выживаемости организмов	Завадский	1958
31. Степень целесообразности индивида и вида	Тот же	Тот же
32. Увеличение запаса информации за счет усиления регулятора	Эшби	1959
33. Возрастание негэнтропии	Кастлер	1960
34. АТ тип ДНК	Белозерский, Спирин	1960
35. Количество генов и дезоксирибонуклеотидов	Оленов	1961
36. Увеличение функциональной активности	Бернштейн	1961
37. Качество систем управления	Ляпунов	1964
38. Степень надежности функционирования системы	Завадский	1966
39. Повышение способности расшифровки информации	Тот же	1966

Среди критериев ароморфоза, предложенных Северцовым, «подъем энергии жизнедеятельности» вызвал больше всего споров (см.: Винберг, 1950; Rensch, 1954; Слоним, 1962, и др.). Однако, не будучи физиологом, Северцов этим понятием подчеркнул энергетико-физиологические аспекты ароморфоза. В характеристике понятия «подъем энергии жизнедеятель-

ТАБЛИЦА 2

Основные группы критериев высоты организации

Группа критериев	№ критериев в табл. 1	Принцип выделения группы
1. Системные	1—7, 10, 12, 14, 15—17, 26, 27, 28, 29, 30, 38, 31	Структурно-функциональная упорядоченность и целостность живых систем
2. Энергетические	11, 18, 19, 20, 22, 24, 29, 33, 36	Поддержание энергетического баланса, функциональный расход энергии и энергопотери покоя
3. Экологические	8, 9, 13, 16, 23, 21, 25	Универсальный или специальный характер адаптации
4. Информационные	32, 34, 35, 37, 39	Запас информации и совершенство систем управления

ности» Северцовым намечен общий путь к пониманию эволюционных изменений энергетики животных и объяснению функциональных критериев ароморфоза: в основе эволюционных изменений энергетики организмов лежит увеличение активного обмена. В ходе арогенеза действительно возрастает функциональная активность организмов, которая, как показал Шмальгаузен, заключается не только в способах защиты от хищников и конкуренции за пищу или места размножения, но и в проникновении в новые биоценозы, выкармливании и обучении потомства (1946б, с. 366). В процессе эволюции вперед выдвигались более активные организмы как более эффективные трансформаторы энергии (там же, с. 111).

В последние десятилетия функциональные критерии ароморфоза разрабатывались в русле северцовских идей. Так, Франц (Franz, 1935, 1951) предложил понятия «эффективность» (Nutzeeffect) и «доходность» (Ertrag) в качестве энергетических показателей прогресса живого. Степень эффективности функций — это их КПД, измеряемый, как и в технике, отношением биологически полезной энергии ко всей затраченной энергии. В процессе прогрессивной эволюции происходит повышение КПД жизненных процессов.

Н. И. Калабухов (1946) рассмотрел ароморфозы с точки зрения достижений эффективной регуляции энергетического баланса живых систем. В. С. Ивлев (1959) выдвинул в качестве критерия ароморфоза величину энергообмена, непосредственно связанного с двигательной способностью животного. По его мнению, генеральный путь эволюции проходит в направлении приспособительных изменений активного обмена. Н. А. Бернштейн (1961) исследовал усовершенствование управляемости двигательного аппарата животных.

Физиологические механизмы ароморфоза изучались И. А. Аршавским (1959, 1962, 1966). В качестве одного из таких механизмов Аршавским рассмотрена потенциальная лабильность скелетно-мышечной и сердечно-сосудистой систем, характеризующая диапазон между естественным ритмом органа или систем органов и максимально возможным для них ритмом при выполнении организмом соответствующей работы. Стало возможным применение количественных показателей для оценки «энергии жизнедеятельности» (в понимании Северцова), экспериментально проверенных для большинства отрядов млекопитающих, а именно: замедление ритма деятельности сердца и частоты дыхания в покое, увеличение веса сердца и объема легких, относительного веса мозга, количества крови и оснащенности ее гемоглобином и т. п. (Слоним, 1962; Аршавский, 1966).

Биологи, изучавшие функциональные критерии ароморфоза (А. А. Ухтомский, Н. И. Калабухов, Г. Г. Винберг и др.), учитывали поддержание энергетического баланса живых систем, и прежде всего расход энергии, аккумулированной в макроэргах АТФ, а также энергопотери покоя. Энергетический баланс регулируется посредством адаптаций, вырабатываемых естественным отбором: формы и размеров тела, структуры и окраски покровов, изменения ритма дыхания, депонирования важнейших энергетических веществ, состава крови и т. д. Важное место в этом процессе занимает поведение, регулирующее снижение энергозатрат организма. Адаптации, управляющие энергетикой, характерны для ароморфной эволюции животных. Так, у теплокровных терморегуляция находится под постоянным контролем высших отделов коры головного мозга (Слоним, 1962). У высших млекопитающих и птиц мозг осуществляет управление локомоторным аппаратом в направлении рационализации и экономичности движений, максимальной экономии мышечных усилий (Бернштейн, 1961). Исключительная тонкость обонятельного анализатора у *Carnivora* позволяет значительно экономить энергетические затраты на пищедобывание (Слоним, 1962), причем хищники, преследующие крупную добычу, экономичнее хищников, охотящихся на мелких животных. Общее время еды у плотоядных (например, семейство *Canidae*) колеблется от 8 до 28 мин, или 0.5—2% суточного времени, тогда как у растительноядных форм до 30% и более. На 1 кг веса тела первых поступает 9.3, а вторых — 0.04—0.14 ккал/ (кг·мин) (Слоним, 1965).

А. А. Ухтомский (1950) показал, что готовность нервного аппарата к действию выступает в качестве важнейшей предпосылки ароморфных изменений энергетики животных. По его мнению, возрастание лабильности нервных и мышечных структур в ходе эволюции идет параллельно со снижением метаболизма. Снижение метаболических реакций связывается со способностью организма к оперативному покою, с высокой управляемостью двигательного поведения.

Эволюционное значение имеет выдвинутый Ухтомским принцип доминанты, фиксирующий исключительную направленность работы нервного аппарата. С помощью векторизованного и сосредоточенного для одной цели расхода энергии достигается наиболее экономная и целесообразная утилизация тех источников энергии, которыми располагает организм. Физиологические механизмы высокодоминантного использования энергетического фонда характерны прежде всего для систем, испытывающих ароморфоз (Аршавский, 1959). Благодаря доминантным механизмам реализуется ведущая роль скелетно-мышечной системы в ароморфных преобразованиях энергетики живого.

В работах Шмальгаузена (1939, 1940), В. С. Ивлева (1959), Беклемишева (1964) была подчеркнута зависимость физиологических (функциональных) критериев ароморфоза от экологических факторов эволюции. Высокую потенциальную лабильность нервной и скелетно-мышечной систем имеют животные, ведущие активный и хищнический образ жизни. Активный способ добывания пищи функционально определяет прогресс локомоторного аппарата, дистантных анализаторов и усложнение соответствующих центров головного мозга. По мнению Беклемишева, только образ жизни «активного охотника» обеспечивает всесторонний прогресс и общее повышение уровня организации (1964а, с. 63).

В ароморфных изменениях энергетики живого возрастает общая организованность живых систем. Функциональная активность, приводящая в итоге к повышению качества функционирования, приобретает все большее значение в историческом развитии живого (Н. А. Бернштейн). Высокоорганизованные системы характеризуются с энергетической стороны

уменьшением теплопотерь и бесполезных трат энергии, увеличением эффективности и экономичности их как трансформаторов энергии (Бауэр, 1935). Правильно положение о том, что для прогрессивной эволюции животных характерно движение по линии наибольшей суммы прибавочной работы и наименьшей суммы внешних сопротивлений (Кремянский, 1958). Эффективность функционирования выступает, таким образом, как существенный критерий повышения уровня организации и арогенности живого.

Идеи А. Н. Северцова об ароморфозах А. В. Благовещенский, Е. М. Крепс и др. применили для изучения биохимических аспектов прогрессивной эволюции. С биохимической точки зрения критерием арморфной эволюции выступает качество ферментов и ферментных систем (Благовещенский, 1939, 1950, 1965; Крепс, 1958; Голдовский, 1969, и др.). По мнению Благовещенского (1965), бобовые растения обладают ферментами, сильнее снижающими энергию активации и, следовательно, энергетический барьер реакций, чем ферменты древних и примитивных форм (магнолиевых и аноновых). То же самое можно сказать по отношению к ферментам высокоорганизованных животных. Школой Крепса показано, что морфофизиологическое совершенство нервной системы с биохимической точки зрения характеризуется «отчетливым нарастанием активности цитохромоксидазы и содержанием цитохромов при переходе от водных животных (рыб и амфибий) к наземным и еще более выраженным усилением цитохромной системы у птиц и млекопитающих» (Крепс, 1958, с. 246). Нарастание активности цитохромоксидазы и цитохромной системы в целом лежит в основе постепенного усиления окислительного типа обмена, более эффективного и энергетически выгодного (там же, с. 245).

А. М. Голдовский (1969) сформулировал закон все более широкого использования наличного биохимического материала организмов в ходе их эволюции, выражающийся в том, что «одни и те же ферментные системы... так же, как и вещества отдельных групп, могут использоваться на разных этапах эволюции для участия в самых разнообразных функциях» (с. 56).

Важнейшим критерием прогрессивной эволюции выступает сложность организации. По мнению Шмальгаузена, ароморфоз представляет собой в сущности дифференцировки, поднимающие организацию на новую ступень (1939, с. 164). В эволюции *Protozoa* ароморфный характер имела полимеризация цитоплазматических органоидов, но, особенно, дифференцировка ядерного генома на макронуклеус и микронуклеус и полиплоидизация хромосомного аппарата (макронуклеуса) у инфузорий и многих фораминифер (Догель, 1929; Полянский, 1971; Полянский, Райков, 1977). Усложнение ядерного аппарата характеризует качественное своеобразие прогрессивной эволюции простейших.

Усложнение путем полимеризации и дифференциации организмов никогда не выступает изолированно. Большинство биологов, начиная с Бронна и Мильн-Эдвардса, подчеркивали значение прогрессивной интеграции организмов (Шмальгаузен, 1939; Беклемишев, 1964а, и др.).

В качестве важнейшего пути (или способа) прогрессивной интеграции организмов выступает олигомеризация, или уменьшение числа гомологичных органов благодаря процессам централизации и дифференциации (Догель, 1954). По мнению Догеля, олигомеризация как уменьшение числа однородных частей представляет собой ряд шагов прогрессивной интеграции организмов. Олигомеризация путем редукции части гомологов, слияния однозначных элементов в единое целое и выпадения части одинаковых органов из-за изменения прежней функции суть характерная черта прогрессивной эволюции многоклеточных организмов.

Работами отечественных биологов показано, что прогрессивное развитие живых систем включает не только усложнение, но и упрощение организации, имеющее характер рационализации (Быстров, 1957; Беклемишев, 1964а, и др.). Еще В. О. Ковалевский отмечал, что «одной из главных черт в историческом развитии копытных является упрощение скелета и в нем главным образом упрощение конечностей» (1956, т. 2, с. 218). Упрощение строения характерно для скелета наземных позвоночных в ходе их прогрессивной эволюции. По мнению Тахтаджяна, редукция частей цветка является характерным признаком прогрессивной эволюции покрытосеменных (1966, с. 17).

К. М. Завадский (1958, 1968) выдвинул в качестве обобщенного критерия ароморфной эволюции «повышение степени целесообразности индивида и вида», включая сюда такие характеристики: а) увеличение средней выживаемости организмов, б) снижение непроизводительных потерь, в) уменьшение относительного значения статистических (вероятностных) адаптаций и увеличение роли индивида в эволюции. Сама целесообразность организации развивается в процессе исторического развития: степень целесообразности, достигнутая на основе ароморфозов, оказывается принципиально иного порядка и отличается как по причинным факторам (например, формам отбора, изоляции и т. п.), так и по количественным показателям. Наиболее наглядно целесообразность выражается в увеличении выживаемости, которая у высших млекопитающих (хищных, приматов, китов и др.) увеличивается в миллионы раз — с 0.000001 до 30% и более по сравнению с примитивными видами (бактерии, простейшие).

Повышение степени целесообразности индивида и вида выражается также в высокой индивидуальной приспособляемости, увеличении роли психики «разумного типа» (А. Н. Северцов), запаса адаптированности вида (С. А. Северцов), способности «опережающего отражения» (П. К. Анохин) и т. п. В этой связи подчеркнем значение принципа возрастания целесообразно направленной активности, особенно связанной со всесторонним развитием форм отражения и совершенствованием регулятора (У. Эшби, А. П. Расницын и др.).

ГЛАВА 23. СПОСОБЫ ФИЛОГЕНЕТИЧЕСКИХ ПРЕОБРАЗОВАНИЙ ОРГАНОВ

Проблема филогенетических преобразований органов была сформулирована и рассмотрена с позиций теории естественного отбора Ч. Дарвином. В 1875 г. А. Дорн обосновал принцип смены функций; в 1886 г. Н. Клейненберг установил принцип субституции органов; Л. Плате выдвинул в 1912 г. принцип расширения функций и в 1924 г. принцип интенсификации функций, а Д. М. Федотов в 1925 г. — принцип физиологической субституции.

Познание форм эволюционного преобразования органов подвигалось медленно. На протяжении полувека внимание морфологов было направлено преимущественно на выяснение генеалогических вопросов, отсутствовала ясная постановка задачи познания закономерностей филогенеза. Только с возникновением эволюционной морфологии проблема способов преобразования впервые становится целью конкретных исследований и начинает рассматриваться как часть более общей проблемы морфологических закономерностей эволюции.

Впервые рассмотрев проблему в целом, А. Н. Северцов определил принципы (тип) филогенетического изменения органов, создал их классификацию, обогатив ее рядом новых принципов и, наконец, связал учение о типах филогенетических изменений органов с теорией филэмбриогенеза, учением о главных направлениях эволюции и в конечном счете — с теорией естественного отбора. При этом Северцов опирался на широкий биологический подход, стремясь за морфологическими изменениями органов усмотреть их физиологическую сущность. Анатомическое изменение органа расценивалось им как способ развития активной функции в полезном для организма направлении. На морфологическое изменение органа он смотрел как на явление, за которым стояло усовершенствование функции, способствующее выживанию организма в борьбе за существование и процветанию вида. В основе представления Северцова о типах филогенетических изменений органов лежало представление о мультифункциональности органа.

В филогенезе главная функция может испытывать количественные и качественные изменения. Филогенетические изменения органов могут приводить к количественному усилению главной функции, но оставлять ее при этом качественно неизменной или же затрагивать качественную сторону главной функции. К количественному изменению главной функции ведут интенсификация функций, фиксация фаз, выпадение промежуточных функций, субституция органов, физиологическая субституция и уменьшение числа функций. К качественному изменению главной функции ведут расширение, смена, субституция, активация, иммобилизация, симиляция функций и физиологическое разделение органов или функций.

Интерес Северцова к проблеме типов филогенетических изменений органов проявился рано. В речи «Эволюция и эмбриология» (1910) он отметил значение закона смены функций Дорна и закона субституции Клейненберга, указав вместе с тем, что эти обобщения «теоретически... разработаны весьма мало» (А. Н. Северцов, 1945, с. 14). В «Этюдах по теории эволюции» Северцов уже рассматривал оба закона в связи с проблемой прогресса. Формулируя в этой работе принцип совместного действия прогрессивных и регрессивных изменений в общей прогрессивной филогенетической эволюции многоклеточных, он включил в него обобщения Дорна и Клейненберга (1912). В книге «Современные задачи эволюционной теории» (1914), анализируя морфологический регресс в качестве условия биологического прогресса, Северцов отметил роль субституции в изменениях строения организма при различных видоизменениях условий среды. Он показал, что при изменении условий сложной среды изменения в строении организма происходят путем прогрессивной субституции. В результате этого происходит редукция некоторых органов, причем их функции сохраняются, но выполняются другими органами с аналогичной функцией, испытавшими прогрессивное развитие. При изменении условий среды в сторону упрощения общая сложность организации понижается за счет редукции некоторых функций, в результате чего органы, выполнявшие данную функцию, редуцируются (атрофируются). Атрофирующиеся при редукции функций органы замещаются органами более простыми по своему строению, но выполняющими те же функции (1914).

Впервые проблема способов филогенетических преобразований органов и функций была систематически рассмотрена Северцовым в 1928 г. в статье «О принципах филогенеза». Определяя свой подход к проблеме, он отметил, что становится на «биолого-физиологическую точку зрения» и исследует изменения не гистологического или анатомического строения органов, а функций. «Мы стали на эту точку зрения потому, — писал Северцов, — что для биолога-эволюциониста филогенетический процесс сво-

дится к изменениям биолого-физиологических соотношений между эволюирующими организмами и их частями, а не изменениям абстрактно взятых структур. Само собой разумеется, что в каждом конкретном случае изменения структуры органов должны быть учтены» (1945, с. 347). Этот подход последовательно проведен им через анализ конкретных принципов филогенетических изменений органов.

В 1928 г. Северцов описал восемь принципов филогенетических изменений органов, впервые назвав среди них открытые им принципы закрепления или фиксации фаз, интенсификации и субституции функций. Под названием принципа сужения функций он описал принцип уменьшения числа их. В 1930 г. им было проведено детальное сопоставление принципов субституции органов Клейненберга, физиологической субституции Федотова и своего принципа субституции функции. Наконец, в работе «Эволюция брюшных плавников рыб» Северцов (1934б) формулирует принцип выпадения промежуточных функций.

В классическом труде Северцова «Морфологические закономерности эволюции» (1939) учение о типах филогенетических изменений органов получило свое наиболее полное выражение. Оно содержит не только описание конкретных способов преобразования органов и функций в эволюции, но и теоретический анализ каждого из таких способов и всей проблемы в целом. Сказанное справедливо и для ранее сформулированных принципов Дорна, Клейненберга и Плате, которые были детализированы Северцовым.

Одним из основных типов филогенетических изменений органов Северцов считал интенсификацию функций. Явление это было впервые обнаружено в 1924 г. Плате и названо им физиологическим принципом усиления функций. Северцов предложил взамен термин «интенсификация функций», вложив в него более широкое содержание. Он выделил интенсификацию функций клеток и тканей и интенсификацию функций органов. У простейших может интенсифицироваться любая из функций одноклеточного организма. Например, можно проследить интенсификацию функций движения за счет образования сократимых волоконец или ресничек. У многоклеточных возникает новый способ интенсификации функций — путем увеличения числа клеток. Интенсификация первичных функций в индифферентных клетках тела предков многоклеточных могла сыграть важную роль в переходе от одноклеточных к многоклеточным.

При эволюции органов, обладающих не очень сложной структурой, путем интенсификации функций эффект достигается различными путями. Функция органа может усилиться за счет прогрессивного изменения всех клеток данного органа или за счет количественного увеличения структурных единиц, из которых построен данный орган. Интенсификация функций может также достигаться «путем увеличения общего числа повторяющихся в теле Metazoa органов», т. е. через полимеризацию органов (Северцов, 1949, с. 275).

Интенсификации функции органа Северцов противопоставил принцип филогенетического ослабления функций, согласно которому любая функция клетки или органа может ослабевать. В случае регрессивной эволюции большинство функций органа, отдельные его части или орган целиком могут исчезнуть. При регрессивной эволюции клетки любая из первичных ее функций может ослабевать до известной степени, не исчезая, однако, совершенно.

Северцов полагал, что принцип интенсификации функций будет обогащен, когда предметом детального изучения станет эволюция беспозвоночных. То обстоятельство, что беспозвоночные не были изучены им под этим углом зрения, не помешало Северцову придать принципу интенсификации

функций общеэволюционное значение. «...Этот принцип входит в качестве главного действующего начала во все остальные принципы прогрессивного филогенетического развития животных» (там же, с. 276).

В относительно редких случаях одна из периодически повторяющихся фаз общей функции данного органа может закрепляться и превращаться в постоянное состояние органа. Общий характер функции не меняется, однако сама функция интенсифицируется. Так, в эволюции наземных позвоночных при беге одна из периодически повторяющихся фаз движения стопоходящего животного, а именно дигитиградное (пальцеходное) движение, становится главной составной частью процесса движения. У многих хищных дигитиградное движение является постоянным признаком таксона. Таким образом, одна из фаз движения фиксируется и становится ведущей формой движения. Этот способ перехода был открыт Северцовым и получил у него название принципа фиксации фаз.

Изучая эволюцию брюшных плавников рыб, Северцов обнаружил выпадение плавниковых лучей у рыб, повлекшее за собой непосредственное прирастание лопасти плавника к брюшному поясу конечностей и интенсификацию функции движения брюшных плавников. Этот и аналогичные случаи усиления главной функции органа он отнес к принципу выпадения промежуточных функций.

Наиболее распространенным типом филогенетических изменений органов Северцов считал принцип субституции органов Клейненберга. Он не только обосновал этот принцип новыми оригинальными данными, но и углубил его теоретический анализ, предложив различать два рода субституции органов: субституцию, при которой замещающий орган развивается на месте органа-предшественника, и субституцию, при которой замещающий орган развивается на другом месте.

Новое явление, вошедшее в литературу под названием физиологической субституции, было обнаружено Федотовым (1927) при изучении развития личинок некоторых живородящих офиур. В обычных случаях личинки развиваются в специальных выводковых полостях — бурсах, которые изолированы от полости тела, тогда как у *Ophionotus hexactis* бурсы замещаются вторичной полостью тела, выполняющей функцию выводковой полости. В то же время бурсы сохраняются и продолжают выполнять остальные свои функции. Таким образом, при физиологической субституции один орган производит одну из функций, ранее выполнявшуюся другим органом, но орган-предшественник при этом не исчезает. Этот способ перехода Федотов считал филогенетически молодым явлением.

Нередки случаи, когда у высокоорганизованных форм в процессе эволюции число функций данного органа уменьшается. Примером может служить уменьшение числа пальцев у парно- и непарнокопытных, сопровождавшееся потерей ряда функций, свойственных их предкам — пятипалым млекопитающим. Подобные факты привели Северцова к выводу о существовании самостоятельного способа филогенетического преобразования органов путем уменьшения числа функций.

Северцов нашел, что путь, по которому совершается филогенетическое преобразование органа, позволяет судить о его эволюционных потенциях и последующей эволюции данной формы. Расширение функций органа открывает перед ним новые возможности для эволюционного развития. И наоборот, уменьшение числа функций сужает эволюционную перспективу. «Это значит, — писал Северцов, — что данной форме животных будет все труднее и труднее приспособляться к изменяющимся условиям среды» (1939, с. 380).

Прогресс эволюционной морфологии животных позволил существенно развить представления Дорна о смене функций. Было обнаружено много

новых случаев преобразования органов, подпадающих под принцип Дорна. Северцовым было отмечено, что эволюционное значение принципа возрастает особенно в тех случаях, когда имеет место смена животным места обитания, переход в совершенно новые условия среды. Детализируя принцип Дорна, Северцов проследил взаимоотношения способов преобразования органов, смену этих способов, завершающуюся сменой функции. Дорн считал, что этот принцип применим только к активным органам. Северцов показал, что принцип смены функций приложим и к пассивным органам. На этом основании он выделил особый принцип изменения полезности пассивных эктосоматических органов и признаков при изменении условий окружающей среды, или принцип смены пассивных функций (там же, с. 390). Под этот принцип попадают, например, изменения в защитной форме и покровительственной окраске.

Опираясь на свои исследования по редукции органов, Северцов сформулировал принцип субституции функций, который не сводится к принципу субституции органов Клейненберга. Как установил Северцов, функция органа предка, эволюирующего путем субституции функций, замещается у потомков биологически ей равноценной функцией, выполняемой другим органом, расположенным в другом месте тела и развившимся из другого зародышевого зачатка. Принцип субституции функций помогает уяснить многие случаи редукции и многие случаи филогенетических преобразований вообще. Северцов иллюстрирует его случаем удлинения тела и редукции конечностей у безногих ящериц: свойственная предковой форме ходьба на лапках постепенно заместилась новой функцией — ползанием на брюхе с помощью позвоночника, ребер и туловищной мускулатуры. Процесс этот не подводится под принцип субституции органов Клейненберга, так как в этом случае происходит замена одного органа другим, выполняющим ту же функцию, что и замещаемый орган. Не может быть он подведен и под принцип Федотова, так как и в этом случае один орган замещается другим, выполняющим аналогичную функцию. Принцип Дорна утверждает, что при смене функций происходит вытеснение главной функции какой-нибудь второстепенной в пределах одного органа, и, следовательно, тоже не объясняет приведенного случая. Принцип субституции функций Северцов распространял не только на эволюцию метамерных органов. С его помощью он объяснил и некоторые другие процессы, в частности переход защитной функции от волосяного покрова к слою подкожного жира при перемещении наземных млекопитающих в водную среду (киты).

Сопоставление принципов Клейненберга, Федотова и собственного принципа субституции функций позволило Северцову высказать убеждение, что все они представляют собой проявление одной общей закономерности — общего принципа субституции.

Северцов указал на возможность превращения пассивных образований в активно функционирующие органы, объединив подобные процессы под названием принципа активации функций. Прекрасным примером активации функций он считал строение таза у чесночницы обыкновенной; в отличие от неподвижного таза лягушек у названной формы таз становится свободно подвижной частью скелета, благодаря чему животное получило возможность закапываться в землю с помощью задних лапок. Таким образом, происходит не изменение анцестральной функции, а образование новой активной функции там, где она прежде не существовала. В этом и состоит отличие принципа активации функций от принципа смены и субституции функций. Принцип активации функций отличается и от принципа расширения функций Плате, прежде всего в том отношении, что при расширении функции при прогрессивном развитии органа приобретаются

новые вторичные функции. Старая главная функция, пассивна она или активна, остается неизменной. При активации функций орган приобретает новую активную главную функцию.

Широко распространенными оказались, как это установил Северцов, и противоположные процессы перехода от активной функции к пассивной. Эти случаи были объединены Северцовым в принципе иммобилизации, согласно которому активно действовавший у предка орган превращается у потомков в полезную, но пассивную часть организма. Таков случай срастания свободных позвонков, в результате чего образовался крестец у рептилий, птиц и млекопитающих. Принцип иммобилизации отличается от принципа смены функций Дорна, ибо при иммобилизации активная функция, присущая предковым формам, замещается у потомков пассивной, хотя и полезной организму функцией.

В самостоятельный тип филогенетических изменений органов, названный принципом симиляции функций или органов, Северцов выделил многочисленные случаи в ходе эволюции сближения частей — как по форме, так и по функции, — которые у предков существенно отличались (например, шейных и грудных позвонков, стернальных ребер и каудально лежащих от них ребер, крестцовых и хвостовых позвонков).

Внимание Северцова привлекло явление разделения функций и органов, в результате которого целостный орган — часть скелета, мускул — «расщепляется» (по выражению Северцова), давая начало нескольким самостоятельным органам с различными функциями. Эти случаи были объединены им под названием принципа разделения органов и функций.

Детально развитое Северцовым учение о типах филогенетического преобразования органов могло показаться биологам, работавшим в экспериментальных областях, формальным и искусственным. Повод к подобным суждениям мог подать и сам Северцов, неоднократно отмечавший, что в основе всего многообразия путей филогенетического преобразования органов лежат немногие общие принципы, а именно принцип интенсификации функций и принцип мультифункциональности органов. Ученый нашел нужным остановиться на соображениях такого рода. «Можно, конечно, поставить вопрос, — писал он, — стоит ли... устанавливать различные типы филогенетического развития органов и не проще ли было бы сказать, что в основе всех филогенетических изменений лежат интенсификация функций и мультифункциональность органов. Мы думаем, что это не так. Задача филогенетика заключается не только в том, чтобы свести все известные ему филогенетические изменения к общим основным принципам, но также и в том, чтобы проследить во всех деталях и объяснить весь путь филогенетических изменений органов. Для этого ему и нужны перечисленные нами типы» (1949, с. 336).

Северцов ясно понимал, что сформулированные им и его предшественниками принципы филогенетического преобразования органов далеко не исчерпывают всего богатства способов перехода. «...Мы никоим образом не думаем, чтобы перечисленными нами типами ограничивалось все разнообразие случаев филогенетического изменения органов; наоборот, весьма вероятно, что дальнейшее углубление и расширение филогенетических исследований откроет нам еще целый ряд новых принципов эволюции. Здесь перед нами лежит новое и широкое поле исследований, изучение которого едва лишь намечается» (там же). Северцов оказался прав. Работа в указанной им области действительно продолжалась, и ныне мы располагаем более широкой классификацией типов филогенетических изменений органов.

Учение Северцова о типах филогенетических преобразований органов получило подтверждение при изучении эволюции беспозвоночных.

Как показал Федотов, в эволюции форм сочетаются различные способы перехода. Так, в эволюции тесно связанных между собой бурс и вторичной полости тела офиур (тип иглокожих) он установил несколько типов филогенетических преобразований органов. Путем расширения функций бурсы приобрели помимо обычных функций значение выводковых камер. Путем физиологической субституции вторичная полость тела взяла на себя функцию выводковой полости, морфологически не уподобляясь при этом бурсам. Наконец, с помощью принципа субституции органов происходит прогрессивное развитие бурс, их слияние и образование ими дефинитивной, третичной полости тела, которая вытесняет редуцирующуюся вторичную полость. «Подобные примеры из эволюции как офиур, так и других групп животных (ланцетник, пиявки) подтверждают правильность мнения А. Н. Северцова о важном значении субституций в филогенетических изменениях органов», — заключил Федотов (1939, с. 957). Он убедительно подтвердил вывод Северцова о важности познания конкретных путей филогенеза органов во всей их сложности и детальности.

Ученик А. Н. Северцова А. Рындзюнский (1939) предпринял попытку связать учение о типах филогенетических преобразований органов с представлением о филогенетических корреляциях. Он отметил, что хотя случаи преобразования одного органа, сопровождающегося освобождением другого органа от части его функций, относятся к явлениям субституции, характер связи в этом случае иной, чем при типичной субституции. Изменение одного органа не влечет за собой редукцию другого. Освобождая другой орган от некоторых из выполнявшихся им функций, оно становится условием для его прогрессивного развития в новом направлении (Рындзюнский, 1939). Корреляция рассматривалась Рындзюнским в качестве одного из частных случаев связи между разнообразными и сложными явлениями филогенетического преобразования органов.

Интересное развитие учения Северцова о типах филогенетических изменений органов получило у А. В. Иванова. Принимая это учение и северцовскую классификацию принципов филогенетического преобразования органов и функций, Иванов отметил, что в названном учении Северцова «далеко не всегда... достаточно подчеркивается общий характер морфологических изменений, сопутствующий тем или иным функциональным изменениям» (1937, с. 81—82). Это обстоятельство послужило поводом для создания Ивановым классификации органов по категориям, объединяющим сходно развившиеся морфологические органы, независимо от характера функциональных изменений, лежащих в основе изменения морфологических структур. Категории Иванова, эмпирические по содержанию, представляли собой попытку разделения органов на группы, которые давали бы возможно более полное представление о филогенетическом происхождении органа и о сущности морфологических и функциональных изменений, которые этот орган претерпел. Таких категорий изменений органов Иванов выделил шесть: новообразования, продукции, трансформации, компликации, дистракции, редукции. Изложенная классификация была построена на материале, полученном при изучении морфологических закономерностей эволюции паразитов. Однако, по мысли Иванова, она имеет общее значение. «Все эти категории можно обнаружить... и у свободноживущих животных (т. е. не паразитов, — *Э. М.*)» (1937, с. 80).

Категории изменений органов Иванов связал с принципами филогенетических изменений: продукции с принципами усиления функций Плате, активации функций Северцова, сужения функций, расширения функций и смены функций; трансформации со сменой функций, иммобилизацией и предположительно с симиляцией функций и фиксацией фаз; дистракции со сменой и разделением функций. Принципы субституции функций, орга-

нов и физиологической субституции никак не связаны, по Иванову, с категориями изменений органов, поскольку «в этих случаях речь идет о замене функций совершенно различных, не гомологичных друг другу органов» (1937, с. 82).

Возникновение и развитие категорий изменений органов Иванов объяснил с точки зрения теории филэмбриогенеза. По его словам, трансформации возникают путем девиации, новообразования — путем архаллаксиса, продукции — путем анаболии, редукции — путем отпадения конечных стадий и путем отрицательной девиации и отрицательного архаллаксиса.

Обстоятельному анализу была подвергнута П. Г. Светловым (1959) проблема субституции. Светлов пришел к заключению, что под термином «субституция» объединяются явления разного порядка и что эти явления не всегда подразделялись достаточно точно. Так, по Светлову, искусственно оказались разделенными понятия «физиологическая субституция» Федотова и «субституция функций» Северцова. Эти понятия он предложил объединить в единое понятие «гетеротопные субституции» на том основании, что замещающее образование, или субституент, и замещаемое образование, или субстит, относятся к разным частям организма. Все остальные виды субституции Светлов отнес к гомотопным субституциям, исходя из того, что в них субституент занимает место субститута. В свою очередь гомотопные субституции были им подразделены на аллойоморфозы — случаи, когда субстит и субституент мало похожи по форме и функции, гомойоморфозы — случаи, когда субстит и субституент морфологически уподобляются друг другу, и диавксию — смену материала зачатков в течение онтогенеза (например, прорастание образовавшейся закладки клетками иного происхождения).

Идея мультифункциональности, положенная Северцовым в основу его учения о типах филогенетических изменений органов, получила дальнейшее развитие у Б. С. Матвеева (1939). Считая главным фактором, обусловливающим возникновение каждого типа преобразования органов в филогенезе, существование различных типов отношения организма к среде, он предложил оригинальную классификацию типов филогенетических преобразований органов, включающую три группы. К первой он отнес изменения органов в случае, когда отношения организма с окружающей средой усложняются и когда главная функция, претерпев изменения, продолжает оставаться основной. В эту группу вошли принципы усиления функции или интенсификации функции клеток и органов, филогенетического разделения органов и функций, расширения функции, активации, субституции органов и физиологической субституции. Ко второй — изменения органов в случае, когда отношения организма со средой упрощаются, а взаимоотношения главной и второстепенной функций принципиально не меняются. В эту группу вошли принципы ослабления функции клеток и органов, иммобилизации, уменьшения числа функций, фиксации фаз и выпадения промежуточных функций. Наконец, к третьей — изменения органов в случае, когда вид переходит в другую среду и когда в результате этого главная функция замещается одной из второстепенных. В эту группу вошли принципы субституции функции, смены функции и симиляции.

Классификация типов филогенетических органов, созданная Северцовым, продолжает расширяться. Так, в эволюции бурс и вторичной полости тела у офиур Федотов установил принцип ресубституции. Основой ему послужил случай, когда вместо присущего офиурам хорошего развития бурсы редуцируются, а вторичная полость тела по высоте развития вторично приобретает положение, свойственное, по-видимому, офиуроподобным предковым формам (Федотов, 1939). При изучении эволюции парази-

тических форм (*Ascothoracida, Gastropoda*) В. Л. Вагин (1948) обнаружил явление субституции анцестральных конечных фаз онтогенеза вновь приобретенными и в той или иной мере заменяющими анцестральную организацию. «Благодаря таким изменениям, — писал он, — может возникнуть общая соматическая субституция, т. е. замена редуцирующегося первичного, унаследованного от предков тела вторичным, принимающим на себя все основные жизненные функции, определяющим план строения и внешнюю форму организма» (1948, с. 1017). Наблюдая субституцию эктодермы и ее производных в эволюции трематод и цестод производными другого зародышевого листка, Е. Д. Логачев (1957) нашел, что подобное явление имеет место и на тканевом уровне (гистологическая субституция железистых образований у цестод). К явлениям субституции Светлов (1959) отнес определенный Г. А. Шмидтом принцип замещения одного органогенеза другим. В особый тип филогенетических изменений органов А. А. Парамонов (1962) выделил компенсацию функциональной недостаточности одного органа восполняющей аналогичной функцией другого или других органов, существующих синхронно с первым. Это явление получило у него наименование филогенетической компенсации органов. Под близким названием принципа компенсации функций Н. Н. Воронцов (1963) описал явление филогенетической изменчивости органов одной системы, при которых быстрое и совершенное (в смысле узкой специализации) изменение одних органов, связанное с изменением и новыми требованиями среды, компенсирует длительное отставание темпов развития других органов той же системы. Быстро изменившиеся органы интенсифицируют при этом свои функции, тогда как интенсификация функций другого органа той же системы может не наступить вообще или же идти медленным темпом. При компенсации функций орган не приобретает новых функций, но лишь усиливает присущие ему ранее функции. Следовательно, принцип компенсации функций отличается от принципа физиологической субституции органов Федотова.

Крупным вкладом в развитие учения Северцова о модусах филогенетических преобразований органов стали исследования В. А. Догеля (1929, 1954) и его учеников и последователей по олигомеризации и полимеризации органов (подробнее см. гл. 24).

Изучение типов филогенетических изменений органов у беспозвоночных позволило установить их универсальность по отношению к многоклеточным животным и одновременно послужило предпосылкой выяснения своеобразия сходных типов подобных изменений в разных стволах животного мира. Как показал Светлов (1959), способы субституции при образовании зародышевых листков у амниот и насекомых совершенно различны. И в то же время между ними существует сходство: эволюция поставила перед различными организмами аналогичную задачу — создать новый источник для образования кишечника, которую насекомые и амниоты решили по-разному.

Венгерский протистолог Й. Гелеи (Gelei, 1950) еще более расширил границы учения Северцова о типах филогенетических изменений органов, распространив его на эволюцию простейших. Ему удалось установить существование нескольких типов филогенетических преобразований органоидов у ресничных инфузорий, ранее отмеченных в эволюции органов многоклеточных. Значение работы Гелеи было отмечено З. Раабе (Raabe, 1954).

Как предвидел Северцов, способы перехода в эволюции животного мира оказываются весьма разнообразными. В 1961 г. Раабе перечислил и

охарактеризовал восемнадцать принципов филогенетических изменений органов и функций. Можно с уверенностью сказать, что усилия, затраченные морфологами на исследование конкретных способов перехода, вполне себя оправдали. В результате этих усилий Северцовым было создано учение о типах филогенетических преобразований органов, сблизившее представления об эволюции анатомических и физиологических явлений, продемонстрировавшее единство формы и функции в процессе филогенеза, позволившее значительно обогатить знания о закономерностях эволюционного процесса. Учение Северцова продолжает развиваться открытиями все новых способов перехода. Оно составляет один из разделов современной теории эволюции органического мира (Парамонов, 1945; Шмальгаузен, 1946; Касьяненко, 1961; Берман и др., 1967).

ГЛАВА 24. ПОЛИМЕРИЗАЦИЯ И ОЛИГОМЕРИЗАЦИЯ ГОМОЛОГИЧНЫХ ОРГАНОВ В ЭВОЛЮЦИИ

Разработка морфофизиологических закономерностей макроэволюции школою А. Н. Северцова и И. И. Шмальгаузена явилась одним из важнейших событий в истории эволюционной теории в первой половине XX в. (см. гл. 21—23). Не подлежит сомнению, что ведущая роль в этом принадлежала русским и советским ученым. В настоящей главе мы кратко остановимся еще на одной стороне эволюционного процесса, затрагивающей преимущественно его количественную характеристику, планомерной разработке которой положил начало В. А. Догель и продолжили многие советские биологи, в том числе и его ученики. Задачи этого направления лучше всего выразить словами самого Догеля, высказанными им в работе 1936 г. и повторенными в монографии 1954 г.: «В течение эволюционного процесса подвергается значительным изменениям не только форма и величина различных органов, но и их количество. Однако именно этот последний пункт — об изменении числа гомологичных органов в течение эволюции различных групп животных — оставался в сравнительной анатомии до сих пор недостаточно разработанным. Остается не только не разрешенным, но, можно сказать, даже не поставленным вопрос о том, имеется ли какая-нибудь общая закономерность в изменении числа гомологичных органов в течение эволюции различных групп животных или нет? Сопровождается ли специализация любой группы какими-нибудь закономерными изменениями в числе гомологичных органов или нет? Нам кажется, что такие закономерности есть» (с. 3).

Вопросы, связанные с изменением числа органов в эволюции, затрагивались в литературе и до работ Догеля, но они не слагались в общую концепцию. К. Бэр (Baer, 1828) в своем знаменитом труде о развитии животных указывал, что у низших животных имеется большее количество однозначных частей, чем у высших. Такую же точку зрения выдвинул Г. Бронн (Bronn, 1858). Эти высказывания выдающихся биологов XIX в. представляют бесспорный интерес, но они непосредственно не связаны с эволюционной теорией.

Основные идеи Догеля о роли увеличения числа гомологичных органов (полимеризация) и уменьшения их числа (олигомеризация) в процессе эволюции были изложены им в ряде статей начиная с 1929 г. (Догель, 1929, 1936, 1947, 1952), а также в двухтомной «Сравнительной анатомии беспозвоночных» (1938, 1940). Наиболее полное и развернутое изложение теории Догеля находим в его монографии 1954 г. «Олигомеризация гомологичных органов как один из главных путей эволюции

ВАЛЕНТИН АЛЕКСАНДРОВИЧ ДОГЕЛЬ
(1882—1955)

животных». Эта работа насыщена фактическим материалом, в ней обсуждаются около 400 конкретных примеров, иллюстрирующих теоретические положения автора. В ней рассмотрены преимущественно многоклеточные животные и очень мало затрагивается одноклеточный уровень организации — простейшие. Морфофизиологические закономерности эволюции последних проанализированы Догелем в других работах.

Обратимся к краткому обзору установленных Догелем закономерностей и высказанных им взглядов на проблемы эволюции. Появление новых органов в эволюционном процессе чаще всего происходит в виде множественной и обычно морфологически неупорядоченной закладки малодифференцированных зачатков. Вот лишь несколько примеров. Большое количество неправильно разбросанных по поверхности тела щупалец характерно для примитивных форм гидроидных полипов. У примитивных моллюсков (классы боконервных, моноплакофор) имеется несколько (до 80) пар перистых жабр (ктенидиев). Множественность и неупорядоченность в расположении трахей имеет место у первичнотрахейных (онихофор). Множественность закладки гонад наблюдается у немертин и кишечнодышащих. К этой же категории явлений относится наличие большого и варьирующего числа сегментов у многощетинковых кольчецов (полихет). Множественность молочных желез имеет место у примитивных млекопитающих. В монографии Догель приводит свыше 50 конкретных примеров множественной закладки органов у примитив-

ных групп животных. Он дает этому этапу эволюции следующую характеристику: «Первая ступень состоит во множественной, вероятно одновременной закладке многочисленных, слабо дифференцированных и неправильно разбросанных по поверхности, реже где-нибудь внутри тела, зачатков органов. Это есть стадия множественной закладки новообразующихся аппаратов» (Догель, 1954, с. 8).

Далее в ходе эволюционных преобразований наступает новый, второй этап, который характеризуется таким образом: «Вторая ступень, которую, может быть, можно назвать стадией дальнейших дифференцировок и специализаций, состоит в усовершенствовании строения заложившихся зачатков (интенсификация функций). Эта стадия в огромном большинстве случаев сопровождается уменьшением числа первичных зачатков» (там же). Этот процесс Догель и назвал олигомеризацией: «Что такое представляет в основных чертах процесс олигомеризации однозначных органов? Заключаясь в уменьшении их числа, которое сопровождается обычно строгим фиксированием их положения в теле и увеличением размеров и эффективности остающихся в наличии органов — это явление в первую очередь приводит, как мы полагаем, к упрощению выполнения определенной функции без снижения ее интенсивности» (там же, с. 9). Олигомеризация может осуществляться различным образом. Первый самый распространенный (к нему относятся более $^2/_3$ изученных случаев) — это утеря части органов и прогрессивная дифференцировка остающихся. Сюда относится уменьшение числа щупалец у гидрозоев, числа сегментов от аннелид к членистоногим, уменьшение числа ктенидий в эволюции моллюсков и много других примеров. Второй путь, который тоже широко распространен, — это слияние органов. Таким путем шло образование головы у членистоногих (цефализация). Прогрессивные преобразования нервной системы в разных классах членистоногих также в основном осуществлялись путем слияния ганглиев. Третий (более редкий) путь олигомеризации — это изменение частью гомологичных (и первично гомодинамичных) органов своей функции. Примеры: превращение части яичников у турбеллярий в желточники, превращение у боконервных моллюсков части эстетов (органов осязания) в глаза. Таким образом, олигомеризация оказывается здесь тесно связанной со сменой функций.

С. А. Подлипаев, А. Д. Наумов и Л. Я. Боркин (1974) предлагают три рассмотренных выше способа олигомеризации называть соответственно литация, слияние и дифференцировка.

Олигомеризация в эволюции животных сопровождается прогрессивными преобразованиями олигомеризующихся аппаратов. Обычно имеет место морфологическое (в том числе гистологическое и цитологическое) дифференцирование остающихся органов. Олигомеризация по отношению к многоклеточному организму как целому представляет собою в большинстве случаев прогрессивную интеграцию, подчинение частей целому. В этом Догель усматривает реализацию принципа целостности И. П. Павлова. Об эволюционном значении этого Догель (1954, с. 10) пишет: «...процесс олигомеризации характеризует особенно ярко явления прогрессивной эволюции, а потому он особенно ярко выражен у таких животных групп, которые достигли уже сравнительно высокой организации и еще находятся на эволюционном подъеме», и далее: «...развитие процесса олигомеризации обычно сочетается с далеко зашедшим вперед процессом прогрессивной эволюции» (там же, с. 11).

Подлипаев, Наумов, Боркин (1974) справедливо подчеркивают, что следует различать явления олигомеризации и редукции. Олигомеризация есть одна из форм выражения прогрессивной эволюции и сопровождается интенсификацией функций. Редукция, которая тоже может вы-

ражаться в уменьшении числа органов, связана с угасанием функций, упрощением дифференцировки. Примеров редукции в эволюции много. Таковыми могут служить редукция конечностей у червяг, глаз у пещерных животных, редукция многих органов при переходе к паразитизму и т. п. Нужно заметить, что сам Догель не всегда достаточно точно проводит границу между олигомеризацией и редукцией, что может иногда приводить к недоразумениям.

Наряду с олигомеризацией в эволюции многоклеточных животных иногда наблюдается и противоположный процесс — полимеризация, увеличение числа гомологичных органов. Догель подчеркивает, что в прогрессивной эволюции метазоев полимеризация встречается намного реже, чем олигомеризация, и носит более частный характер. Количественно сравнивая оба этих процесса и их относительную роль в эволюции, Догель (1954) отмечает, что «...среди около 400 подобранных нами примеров изменения количества органов в процессе их эволюции мы нашли, что 350 из них (около 87%) падает на долю олигомеризаций гомодинамных аппаратур, тогда как на долю гомологичных полимеризаций падает всего 50 (13%)» (с. 9). Приведем некоторые примеры. У крупных сцифоидных медуз возрастает число щупалец по краю зонтика. Это связано с увеличением общих размеров этих животных. У некоторых групп позвоночных происходит полимеризация числа позвонков, что связано с изменением характера движения и удлинением тела (среди рыб — угревые, амфибий — гимнофионы, рептилий — безногие ящерицы и змеи). У некоторых живущих в воде млекопитающих возрастает число зубов (дельфины, сиреновые). Большинство случаев полимеризации органов у многоклеточных связано со специальными адаптациями и не носит ароморфного характера.

Полимеризация, так же как и олигомеризация, как показал Догель, может осуществляться разными путями. Подлипаев и др. (1974) предлагают различать следующие три основные способа полимеризации: 1) увеличение числа органов путем добавления новых единиц; 2) фиссация — увеличение числа органов путем разделения зачатков уже имеющихся органов (пример: увеличение числа семенников у многих моногеней); 3) симиляция — увеличение числа органов путем уподобления ранее отличавшихся органов (пример: увеличение числа позвонков у змей при переходе их к ползанию).

В своей монографии Догель указывает, что установленные им закономерности приложимы, вероятно, и к эволюции растений. Он цитирует опубликованный еще в 1913 г. курс ботаники К. С. Мережковского, в котором идея олигомеризации в эволюции цветка высказана с полной очевидностью. Дальнейшее подтверждение на ботаническом материале учение об олигомеризации получило в известной книге А. Л. Тахтаджяна «Основы эволюционной морфологии покрытосеменных» (1964).

Высказанные Догелем идеи о роли олигомеризации и полимеризации в эволюции после первых публикаций в 30-х годах не привлекли особого внимания биологов. Однако в дальнейшем положение существенно меняется, особенно после опубликования им в 1954 г. специальной монографии. Для многих зоологов учение об олигомеризации и полимеризации становится «руководством к действию» при решении конкретных филогенетических вопросов. Так, В. Н. Беклемишев в своей всемирно известной (вышедшей в СССР тремя изданиями) книге «Основы сравнительной анатомии беспозвоночных» (1944, 1952, 1964а) широко использует установленные Догелем закономерности. То же имеет место в работах А. В. Иванова по погонофорам (1960), паукам (1965), А. В. Иванова и Ю. В. Мамкаева по ресничным червям (1973),

Д. В. Наумова (1957), С. Д. Степаньянц (1965), Л. И. Хозацкого (1968), Ю. С. Миничева, О. В. Бубко (1973), Е. А. Котиковой (1976) и многих других зоологов в исследованиях по сравнительной анатомии и филогении различных групп животного мира.

В 1977 г. Зоологический институт АН СССР провел специальное широкое совещание «Значение процессов полимеризации и олигомеризации в эволюции»,[1] приурочив его к 95-летию со дня рождения Догеля.

Наряду с применением идей Догеля на конкретном зоологическом материале наблюдается тенденция расширить учение об олигомеризации и полимеризации за те границы, которые были ясно сформулированы Догелем. Так, например, в понятие олигомеризации включается образование колоний и даже размножение у общественных насекомых («полимеризация» членов «семьи») (Заморский, 1971, 1977). Существует попытка перенести догелевские представления в область биохимии (Жданов, 1956). Такого рода тенденции представляются нам неправомерными, ведущими к утрате понятиями «олигомеризация» и «полимеризация» их точного биологического смысла. Нам представляется правильным следующее положение, высказанное Мамкаевым (1977) на упомянутом выше совещании: «...используя и далее развивая представления о полимеризации и олигомеризации, мы должны осознавать, что эти понятия целесообразно применять лишь тогда, когда мы имеем дело с составными частями, с элементами достаточно выраженных систем. Иначе неясно будет, частями какого целого являются наши объекты, изменяющиеся в числе. А без этого понимания мы теряем концепцию, ибо подход В. А. Догеля — это исследование числа частей» (с. 21).

Шмальгаузен, обсуждая кибернетические вопросы биологии, высказывает, независимо от Догеля, мысли, близкие к идеям последнего. В работе Шмальгаузена «Основы эволюционного процесса в свете кибернетики» читаем: «Именно увеличение числа сходных элементов, т. е. биологическая полимеризация, обычно лежит в основе прогрессивного развития сложных систем и органов, так как является предпосылкой для возможности дальнейшей дифференциации и интеграции клеточных структур (например, в эволюции глаза и центральной нервной системы, особенно у насекомых и позвоночных). Вместе с тем увеличение числа сходных элементов — простейшее средство для увеличения надежности воспроизведения, для интенсификации функций и расширения связей с внешней средой» (1968б, с. 116).

Боркин, Наумов и Подлипаев (1971), обсуждая вопрос о значении полимеризации и олигомеризации в эволюции систем органов с позиций теории надежности, высказывают мысли о том, что в определенных конкретных условиях среды полимеризация и олигомеризация ведут к повышению надежности, к наиболее эффективному ритму работы. Авторы считают, что процесс эволюции регулируется тенденцией к оптимальности. Последняя может осуществляться различными конкретными путями, поли- или олигомеризацией, а также их чередованием.

Все сказанное выше относительно соотношения полимеризации и олигомеризации в эволюции касалось многоклеточных животных (вероятно, также и многоклеточных растений). Иная картина наблюдается в эволюции одноклеточных организмов — простейших. На эти различия Догель обратил внимание в специальной статье (1929), озаглавленной «Полимеризация как принцип прогрессивного развития простейших». Высказанные в ней мысли подверглись дальнейшему развитию в работах ряда советских протозоологов — его учеников (литературу см.: По-

[1] Издан сборник «Трудов» этого совещания, ЗИН АН СССР, 1977.

лянский, Райков, 1977). В гл. 17 мы уже частично осветили проблему качественного своеобразия эволюции на одноклеточном уровне и поэтому здесь ограничимся только некоторыми основными принципиальными положениями.

В отличие от многоклеточных, где ведущей в прогрессивной эволюции является олигомеризация гомологичных органов, у простейших прогрессивная эволюция связана с полимеризацией (увеличение числа) органоидов. Процессы эти в филогенезе крупных таксонов происходили независимо и параллельно. Полимеризация протекала на разных уровнях клеточной организации. Она может затрагивать только цитоплазматические органоиды, не затрагивая ядра (многие гипермастигины, радиолярии), может приводить к умножению как цитоплазматических компонентов, так и ядер (опалины, многие гипермастигины, амебы). В других группах может осуществляться умножение геномов без нарушения морфологической целостности ядра (процесс полиплоидизации, если имеет место кратное умножение всех элементов генома или амплификация, если полимеризация затрагивает только часть генома). Этот процесс у высшего класса простейших — инфузорий — сочетается с возникновением ядерного дуализма (наличие вегетативных и генеративных ядер). Высокая степень полиплоидизации клеточных структур, свойственная высшим представителям простейших (в особенности инфузориям), делает возможными многообразные интеграционные процессы, в том числе связанные и с олигомеризацией, что приводит к высокому уровню организменной интеграции в пределах одной клетки. Этот высокий уровень интеграции у инфузорий находит свое выражение в развитии двигательных и улавливающих пищу аппаратов, в формировании частично автономного от ядерного генома кортекса (Полянский, 1975).

От чего зависят столь различные соотношения процессов полимеризации и олигомеризации у многоклеточных и одноклеточных организмов? Нами (Полянский, Райков, 1977) было высказано предположение, что это различие определяется уровнем эволюирующих систем. У многоклеточных эволюируют органы — в большинстве морфолого-функциональные аппараты, слагающиеся из множества клеток и тканей. У простейших эволюируют органоиды — части клеток. Органы за счет умножения и дифференцировки клеток и тканей могут претерпевать сложные изменения, связанные, в частности, с интенсификацией функций. Для органоидов этот путь, вероятно, закрыт строго лимитированной молекулярной организацией (в частности, входящие в их состав мембраны). На уровне клетки остается один основной путь — это изменение количества органоидов. Именно этот путь и используется простейшими. Происходит увеличение числа органоидов (полимеризация). Что касается форм олигомеризации у простейших, то она здесь осуществляется на основе предшествующей полимеризации и главным образом путем слияния и объединения отдельных компонентов. Яркий пример тому дают органоиды движения — реснички, которые, объединяясь (но не теряя при этом своей молекулярной организации), формируют разные сложные локомоторные структуры: мембранеллы, мембраны, цирри и т. п.

Сравнение путей эволюционных преобразований простейших и многоклеточных ярко демонстрирует качественное своеобразие морфофизиологических закономерностей эволюции на разных уровнях организации — «эволюцию эволюции» (см. также гл. 17).

Разработка проблемы соотношения полимеризации и олигомеризации органов и органоидов бесспорно принадлежит Догелю, который впервые развил ее в широком и общебиологическом плане. Этим было положено

начало большому циклу исследований многих авторов, продолжающихся и в наши дни.

Идеи, совпадающие с учением Догеля, но, по-видимому, независимо от последнего, выдвинул известный немецкий зоолог из ФРГ — А. Ремане (A. Remane). В его книге «Основы естественной системы, сравнительной анатомии и филогенетики» (два издания — 1952 и 1956 гг.) есть глава, озаглавленная «Закон уменьшения числа сходных структур и увеличение числа органов». В этой главе в краткой форме и преимущественно на материале позвоночных животных излагаются идеи, по существу полностью совпадающие с гораздо более полно разработанными и значительно ранее опубликованными взглядами Догеля. Это один из примеров незнания западными авторами работ, опубликованных на русском языке.

С критикой догелевских взглядов о роли полимеризации и олигомеризации в эволюции выступил Н. А. Ливанов (1960). Его возражения, однако, касаются преимущественно трактовки отдельных частных примеров и отнюдь не снимают всей концепции в целом.

В заключительных главах монографии 1954 г. Догель рассматривает общий вопрос о направленности эволюции. Исходя из учения об олигомеризации гомологичных органов как ведущем принципе в эволюции многоклеточных животных, он приходит к заключению, что «известная направленность в историческом развитии данного ряда животных групп, составляющих животное царство, безусловно, имеется» (1954, с. 333) и «направленность характера эволюции выявляется во всех главных положениях теории олигомеризации». Можно ли эту направленность эволюции рассматривать как проявление автогенетических тенденций эволюционного процесса? Не имеется ли здесь чего-нибудь общего с теорией ортогенеза, и в частности с учением об ортогенезе Эймера? Этот вопрос волнует Догеля, и он его подробно обсуждает. Он приходит к выводу, что учение о роли олигомеризации и полимеризации в эволюции, хотя и устанавливает известную направленность эволюционного процесса, но не носит телеологического характера, не имеет ничего общего ни с эймеровским ортогенезом, ни с какой другой автогенетической теорией. Ведущая роль олигомеризации в прогрессивной эволюции многоклеточных животных (и растений) обусловлена адаптивным значением ее и соответственно направляется естественным отбором. Догель пишет: «Теория олигомеризации... определенно настаивает на полезности, на прогрессивном характере изменений, сопровождающих этот процесс. Именно поэтому олигомеризация и получила столь широкое распространение и доминирующее значение, что в этом процессе заложены определенные прогрессивные качества, делающие его полезным», и далее: «А эти полезные свойства состоят, как мы видели, в постепенно прогрессирующей интеграции тела, как целого, и в усилении нервизма, т. е. воздействия центральной нервной системы в виде центра, контролирующего деятельность всего организма» (1954, с. 345—346).

Завершая наше краткое рассмотрение учения о роли полимеризации и олигомеризации гомологичных органов в эволюции, разработанного преимущественно Догелем и его школой, можно констатировать, что это учение представляет собою важное звено в разработке морфофизиологических закономерностей эволюционного процесса.

ГЛАВА 25. ЗАКОНОМЕРНОСТИ ЭВОЛЮЦИИ ОНТОГЕНЕЗА И ОТНОШЕНИЙ ОНТОГЕНЕЗА И ФИЛОГЕНЕЗА

Первую эволюционную концепцию соотношения индивидуального и исторического развития сформулировал Ч. Дарвин (Мирзоян, 1961, 1963). Он внимательно проанализировал разнообразные пути, по которым через изменение индивидуального развития происходило изменение видовых форм, и выдвинул принцип рекапитуляции. Концепция Дарвина, первично сильно упрощенная Геккелем, который сводил закономерности отношений онтогенеза и филогенеза преимущественно к биогенетическому закону, была затем восстановлена, обоснована обширным морфологическим материалом и значительно расширена в теории филэмбриогенеза А. Н. Северцова.

Оживленная полемика вокруг биогенетического закона и теории рекапитуляции Геккеля показала, что эти обобщения далеко не исчерпывают отношений онтогенеза и филогенеза.

УЧЕНИЕ А. Н. СЕВЕРЦОВА О ФИЛЭМБРИОГЕНЕЗАХ

Биогенетический закон подвергался критике со стороны морфологов, генетиков и представителей экспериментальной эмбриологии. Этому закону необоснованно противопоставлялись положения о повторении онтогенеза филогенезом (Соболев, 1924), о предварении филогенеза онтогенезом (Берг, 1922б; Schindewolf, 1937), о повторении онтогенезом прошедших онтогенезов (Bertalanffy, 1928). В Гарстанг (Garstang, 1922) утверждал, что онтогенез не повторяет филогенез, а творит его.

Дискуссия по поводу биогенетического закона затронула основные вопросы теории эволюции и исторического метода, заставила задуматься о будущем морфологии, о ее роли в изучении закономерностей эволюционного процесса. Дискуссия убедила Северцова в необходимости планомерного, систематического исследования морфологических закономерностей эволюции, и в первую очередь закономерностей соотношения онтогенеза и филогенеза. Считая, что критики оказались не в состоянии опровергнуть теорию рекапитуляции и теорию ценогенеза Геккеля, Северцов попытался шире подойти к биогенетическому закону, освободить его от геккелевской трактовки, поставив явление рекапитуляции в связь с рядом закономерностей индивидуального и исторического развития. В 1910 г. он впервые опубликовал основные положения своей теории филэмбриогенеза, призванной ответить на вопрос, каким образом и когда филогенетические изменения проявляются в онтогенезе (Северцов, 1910). В 1912 г. им была предложена обстоятельно развитая теория соотношения онтогенеза и филогенеза. В последующие годы Северцов продолжал углублять и детализировать свою теорию филэмбриогенеза, постоянно опирался на нее в филогенетических исследованиях. В свою очередь сравнительно-анатомические и эмбриологические работы Северцова и его школы позволяли совершенствовать теорию. В 1927 г. он публикует обширную работу «О соотношениях между онтогенезом и филогенезом у животных». Заметное место теория филэмбриогенеза заняла в труде Северцова «Морфологические закономерности эволюции» (1931 г.). В последующие годы появляются статьи Северцова «Естественный подбор и филэмбриогенез» (1932), «Модусы филэмбриогенеза» (1935), «Морфологическая и гистологическая рекапитуляция» (1935). Наконец, крепнущее у Северцова убеждение, что между модусами филэмбриоге-

неза отсутствует непроходимая граница, что схему эволюционного преобразования онтогенеза не следует упрощать, нашло отражение в посмертном издании «Морфологических закономерностей эволюции» (1939), где был подытожен огромный опыт эволюционно-морфологических исследований Северцова и его школы.

Теория филэмбриогенеза — это морфологическая теория эволюции, осуществляющейся путем изменения хода онтогенеза. Она восстановила основной принцип дарвиновской концепции соотношения индивидуального и исторического развития — принцип изменяемости в ходе эволюции всех стадий онтогенеза. При ее создании Северцов опирался преимущественно на сравнительно-анатомическое и сравнительно-эмбриологическое изучение скелета рептилий и ряда органов у рыб, привлекая для сравнения палеонтологический материал. Изложению теории он предпосылал свою периодизацию жизни многоклеточных. Последняя не отвечает современным требованиям, как это было справедливо отмечено Б. С. Матвеевым (1956), но самый подход Северцова сохраняет свое принципиальное значение. В нем воплощена идея разнокачественности филогенетических преобразований в зависимости от того, в какой период онтогенеза возникают изменения органов. Отчасти это свидетельствовало о разнокачественности периодов онтогенеза, в большей мере — о разнокачественности в развитии органов. Сохраняет свое значение мысль Северцова о приспособительном характере организации животных на разных этапах онтогенеза и о роли этого явления для эволюционного преобразования индивидуального развития.

Теория филэмбриогенеза рассматривала те процессы эмбрионального развития, нерегулирующееся изменение которых отражается на строении взрослых животных и в конечном счете обусловливает эволюционное преобразование онтогенеза. Северцов выделил четыре процесса, в совокупности образующие онтогенез: общий или равномерный рост, частный или неравномерный рост, гистогенез, странствование и переселение клеток.

В последней редакции своей теории филэмбриогенеза Северцов наметил следующие пути эволюции за счет изменения хода онтогенеза (или модусы филэмбриогенеза): надставку конечных стадий развития или анаболию, изменение средних стадий онтогенеза или девиацию, изменение начальных стадий онтогенеза или архаллаксис, изменение темпа онтогенетического развития органов или гетерохронию и способ периодического изменения хода эмбрионального развития органов. В эволюции конкретных органов названные модусы чаще всего комбинируются. Например, морфологическая структура, возникшая путем архаллаксиса, может в дальнейшем эволюировать путем надставки стадий.

Теория филэмбриогенеза связала рекапитуляцию с одним определенным способом эволюции — с анаболией — и показала, что другие способы — девиация и архаллаксис ограничивают проявление биогенетического закона. Тем самым была показана необоснованность отождествления биогенетического закона и теории рекапитуляции и несостоятельность полного отказа от биогенетического закона.

Теория филэмбриогенеза была существенно дополнена благодаря приложению ее к процессам регрессивной эволюции. Обнаружив, что существует два способа редукции органов — рудиментация и афанизия, Северцов установил связь этих явлений с модусами филэмбриогенеза. Оказалось, что рудиментация происходит путем отрицательного архаллаксиса, а афанизия — путем отрицательной анаболии и отрицательной девиации. После разработки идеи отрицательного филэмбриогенеза Северцов писал: «Теперь мы действительно имеем право сказать, что тео-

рия филэмбриогенеза способна объяснить нам ход развития органов как при прогрессивной, так и при регрессивной эволюции этих животных» (1949, с. 477).

Установив существование разнообразных способов филогенетической перестройки онтогенеза, Северцов раскрыл смысл этого явления. Если Геккель придерживался точки зрения, что эволюционное новообразование возникает путем надставки стадий онтогенеза, а Г. де Бер позже склонялся к тому, что таким путем является девиация, то Северцов пришел к заключению, что модус филэмбриогенеза находится в прямой зависимости от темпа эволюции, определяет темп филогенетического развития. По предположению Северцова, архаллаксис является способом относительно быстрой эволюции органа и источником филогенетического новообразования; анаболия — способом очень медленного эволюционного преобразования, тогда как девиации принадлежит среднее место между архаллаксисом и анаболией. Эволюция путем анаболии приводит к изменению отдельных признаков в специализированных органах, изменению отдельных частей органа и филогенетически молодых признаков.

Теория филэмбриогенеза Северцова должна быть расценена не только как морфологическая теория эволюции путем изменения хода онтогенеза, но и как теория эволюции самого онтогенеза. Обычно же представления Северцова о закономерностях эволюции онтогенеза ограничиваются его гипотезой эволюции онтогенеза многоклеточных, составляющей важное дополнение к теории филэмбриогенеза. Гипотеза Северцова содержала ответ на вопрос о том, как возник и эволюировал онтогенез многоклеточных, и призвана была помочь разрешению вопроса о происхождении и закономерностях развития модусов филэмбриогенеза и уяснению биологического смысла индивидуального развития. По Северцову (1934б), первичным типом эволюции многоклеточных, обусловившим постепенное развитие особого начального периода жизни — онтогенеза, или эмбрионального развития, явилась анаболия. Возникновение онтогенеза в свою очередь предопределило появление ряда вторичных способов эволюции многоклеточных — архаллаксиса, девиации и гетерохронии. Признание анаболии первичным способом эволюции многоклеточных объясняет, по Северцову, возникновение первичных рекапитуляций, а возникновение вторичных способов эволюции — редукцию рекапитуляций. Поставив на обсуждение широкий круг вопросов — происхождение многоклеточности, природу первичных пластов тела, половых клеток и т. д., Северцов оказался не в состоянии все их удовлетворительно разрешить. Отдельные положения гипотезы Северцова, например утверждение, будто у простейших отсутствует онтогенез, были подвергнуты критическому обсуждению. Однако в целом его гипотеза представляет значительный прогресс по сравнению с теорией гастреи Геккеля.

Среди модусов филогенетического формообразования все большее внимание привлекают неотения и гетерохрония. Такие зарубежные ученые, как В. Гарстанг, Г. де Бер, Ж. Ростан, а в нашей стране Б. М. Козо-Полянский и А. Л. Тахтаджян, считают, что неотения, т. е. сокращение онтогенеза за счет выпадения его конечных стадий и достижение половой зрелости в раннем возрасте, достаточно широко распространена в эволюции животного и растительного мира и может обусловить возникновение крупных таксонов. Именно путем неотении должен был, по Тахтаджяну (1943, с. 92), произойти переход от деревьев к травам. К факторам филогенетического формообразования относят неотению О. М. Иванова-Казас и Д. Л. Степанов.

Особый интерес эволюционистов вызывает в последние десятилетия гетерохрония, т. е. изменения в сроках закладки, а также темпах раз-

вития органов и систем органов. В эволюционном аспекте проблема эта была обсуждена Дарвином, Геккелем и Северцовым. Серьезное внимание было уделено явлениям гетерохронии П. К. Анохиным, Г. де Бером, С. В. Емельяновым, С. Г. Крыжановским, Б. С. Матвеевым, А. Ремане, Б. Реншом, И. И. Шмальгаузеном. Теперь гетерохронию нередко относят к наиболее существенным способам эволюционного преобразования онтогенеза. С. В. Емельяновым (1968) предложена детальная классификация изменений темпов индивидуального развития. Оживленное обсуждение вызвал вопрос о причинах гетерохронии (С. В. Емельянов, Б. С. Матвеев, Е. И. Лукин). Подводя итоги этого обсуждения, Матвеев (1968) в качестве основной причины назвал различное биологическое значение разных частей и органов, их функций в жизненных процессах на различных этапах онтогенеза.

Ботаники реже, чем зоологи, обращались к обсуждению принципа рекапитуляции у растений. Широко распространилось мнение о неприменимости или ограниченной применимости биогенетического закона к растениям. Критический анализ проблемы рекапитуляции в ботанике провел Б. М. Козо-Полянский (1937). Он пересмотрел фактический материал, рассмотрел вопрос о своеобразии и границах проявления рекапитуляции в мире растений и связал закон рекапитуляции с представлением об индивидуальности и онтогенезе у растений. Вместо биогенетического закона он предложил принцип, согласно которому все черты более низкой организации, проскальзывающие в онтогенезе растений, должны истолковываться как частичное повторение филогенеза. В обсуждение биогенетического закона в ботанике заметный вклад внесли В. А. Поддубная-Арнольди (1930, 1951), Б. А. Келлер (1948), К. И. Мейер (1949), М. С. Яковлев (1958) и др. (см.: Мирзоян, 1963, 1974).

Анализ биогенетического закона с ботанической точки зрения подготовил почву для распространения теории филэмбриогенеза на эволюцию растений. Козо-Полянский предположил, что у растений могут быть обнаружены специфические фитоэмбриогенезы. Существенную роль в эволюции растений отвел филэмбриогенезу А. А. Гроссгейм (1945). Начиная с 1943 г. А. Л. Тахтаджян в ряде обстоятельных работ показал, что эволюционное преобразование онтогенеза осуществляется у растений принципиально теми же путями, что и у животных, т. е. через архаллаксис, девиацию и анаболию. С позиций теории филэмбриогенеза он подошел и к проблеме рекапитуляции у растений. Эволюция жизненного цикла шла, по Тахтаджяну (1956), от исходного типа — чередования одноклеточной гаплоидной фазы с одноклеточной же диплоидной фазой — в различных направлениях. Возникают многоклеточная гаплоидная фаза, многоклеточный диплонт, диплогаплонт (изоморфного и гетероморфного типа). Тем самым создаются предпосылки для эволюции жизненного цикла у высших растений.

Среди закономерностей эволюции онтогенеза у растений выделяются ускорение первых этапов онтогенеза и их редукция (аббревиация), сопровождающиеся эмбрионизацией индивидуального развития (Мейер, 1958; Хохряков, 1981), тератогенез (Федоров, 1958), недоразвитие зародыша (Грушвицкий, 1961), сокращение длительности онтогенеза в целом и отдельных его циклов (Хохряков, 1973). Проанализировано значение эмбриогенеза для филогении растений (М. С. Яковлев, 1960). Рассмотрены направления эволюции жизненных форм у покрытосеменных (Серебряков И. Г., 1955; Поддубная-Арнольди, 1964). На основании изучения морфогенеза побегов прослежена эволюция жизненных форм злаков (Серебрякова, 1971). Детально изучена эволюция онтогенеза

у паразитных цветковых растений и обсужден вопрос о ярко выраженной общности способов, механизмов и факторов эволюционно-морфологических преобразований у многоклеточных растений и животных и различиях в направлениях частных и общих преобразований (Терехин, 1977). Создана целостная картина эволюции онтогенеза растений (Скрипчинский, 1977). Утверждение в ботанике теории филэмбриогенеза привело к дальнейшему сближению эволюционной морфологии растений и животных.

Теория филэмбриогенеза получила признание. Она остается наиболее глубокой морфологической теорией соотношения онтогенеза и филогенеза. Северцов совершенствовал ее на протяжении трех десятилетий. Созданная первоначально на материале морфологии позвоночных теория в дальнейшем была проверена и уточнена на других объектах — беспозвоночных, растениях — и использована в качестве метода исследования при изучении эволюции тканей (Мирзоян, 1980). Сам Северцов рассматривал теорию филэмбриогенеза как первое приближение к более полной теории способов филогенетического преобразования органов, как основу, опираясь на которую экологи, генетики и механики развития, используя свой материал, создадут более полную модель эволюционного процесса. И хотя Северцов, говоря о новой, более полной теории эволюции, имел в виду теорию соотношения онтогенеза и филогенеза, есть все основания утверждать, что его уверенность в плодотворности синтеза материала и обобщений из области эволюционной морфологии, экологии, генетики и механики развития должна быть распространена на всю его концепцию морфологических закономерностей эволюции. В реальной истории синтез, о котором говорил Северцов, действительно охватил все основные части его учения практически одновременно. Пути сближения искали как морфологи-эволюционисты, так и генетики и представители экспериментальной эмбриологии. Эти поиски были начаты в 20—30-е годы XX в., а в конце 30-х годов И. И. Шмальгаузен, опираясь на теорию макроэволюции, осуществил новый эволюционный синтез.

ОСНОВНЫЕ НАПРАВЛЕНИЯ ИССЛЕДОВАНИЯ ЭВОЛЮЦИИ ОНТОГЕНЕЗА

В изучении эволюции онтогенеза можно наметить три основных подхода. Исторически первым явилось направление, в пределах которого преобразование различных стадий онтогенеза рассматривается как предпосылка прогрессивной эволюции. У истоков этого направления стоит Дарвин. Второй подход состоит в выяснении собственных закономерностей изменения онтогенеза в ходе эволюции — преобразования организации яйца, первых дифференцировок, дробления, гаструляции и вплоть до развития в целом. Третий заключается в изучении конкретных путей эволюции онтогенеза в пределах таксонов.

Существенный вклад в развитие первого направления был внесен Северцовым. Проследив влияние различных модусов филэмбриогенеза на характер прогрессивных преобразований, связав теорию филэмбриогенеза и учение о главных направлениях эволюции, Северцов значительно обогатил эволюционную теорию.

Стимулированный прогрессом эволюционной морфологии интерес к закономерностям становления онтогенеза побудил А. А. Захваткина (1949) критически пересмотреть существующие теории происхождения индивидуального развития многоклеточных. Согласно его представлениям, источником и способом формирования многоклеточности следует считать палинтомию простейших — серию повторных делений, создающих за счет нерасхождения одноклеточных зооспор многоклеточную синзооспору.

Объединение зооспор в целостную систему послужило предпосылкой к оформлению онтогенеза. Затем возникает стадия двуслойной, разноклеточной паренхимулы, с которой начинается оформление первичного метаморфоза. В свою очередь эмбрионизация первичного метаморфоза повлекла преобразование составляющих его стадий в зародышевый этап онтогенеза, закрепление дробления, образование зародышевых листков и органогенеза.

На иных посылках основана гипотеза А. В. Иванова (1968), согласно которой предками многоклеточных были шаровидные колонии гетеротрофных жгутиконосцев. Вследствие дифференциации в колонии возникли половые и соматические клетки, главная ось тела, переднезадний физиологический градиент. Сложился новый тип организации — метазоон. Миграция клеток из периферического слоя внутрь тела — вначале путем мультиполярной, а с появлением главной оси тела путем униполярной иммиграции — обусловила возникновение двуслойного организма. Быстрое достижение определенного уровня организации сопровождалось возникновением палинтомии (Иванова-Казас, Иванов, 1967).

Разные точки зрения высказаны по поводу происхождения и эволюции дробления. Так, Л. Н. Жинкин (1951) первичным считал беспорядочное, асимметричное дробление, В. Л. Вагин (1968) — «разрезающее» дробление, свойственное гидроидным полипам, Ю. А. Захваткин (1974) — тотальное дробление яйца, протекающее по принципу палинтомии, тогда как П. П. Иванов (1937) вообще не придавал ранним стадиям онтогенеза: зиготе, бластуле и гаструле — филогенетического значения.

Еще А. О. Ковалевский впервые описал два типа гаструляции — инвагинационную и эпиболическую — и отметил их гомологию, а И. И. Мечников указал на мультиполярную иммиграцию как на первичный способ формирования двуслойного зародыша. Развивая взгляды Мечникова, Захваткин высказал предположение, что образование двуслойной личинки (паренхимулы) у губок и низших кишечнополостных еще нельзя относить к настоящей гаструляции и что различные типы гаструляции — продукт длительной эволюции (Бляхер, 1957). До сих пор определение филогенетических отношений между известными способами гаструляции таит в себе большие трудности. У многих животных при гаструляции имеют место и инвагинация, и эпиболия, и другие морфогенетические процессы (например, у амфибий). Это так называемый смешанный тип гаструляции. Существуют типы гаструляции, общие для всех типов многоклеточных животных. Систематизируя способы гаструляции, Б. П. Токин (1970) поэтому отметил, что всеобъемлющая их классификация, основанная на эволюционном принципе, все еще не может быть предложена. Критическая оценка современных подходов к эволюции гаструляции дана А. Г. Кнорре (1978).

Обсуждение вопроса о происхождении личиночных форм и метаморфоза у насекомых привело к созданию двух основных групп гипотез. Одна из них связывает возникновение полного превращения из неполного с эволюцией группы крылатых насекомых, другая относит возникновение неполного и полного превращения к эволюции примитивного типа развития бескрылых насекомых. Оригинальные представления о становлении и эволюции эмбриогенеза были развиты начиная с 20-х годов И. И. Ежиковым (1929, 1936, 1939б), предложившим различать у многоклеточных три основных типа развития — метаморфоз, скрытое развитие (криптометаболию) и прямое развитие. Первичным типом развития он считал метаморфоз, отличительным признаком которого является свободно живущая личинка. Постепенный переход части ранних личиночных стадий под защиту яйцевых оболочек, выводных путей тела

матери привел, по Ежикову, к появлению скрытого развития. Из метаморфоза же на основе малоклеточности и мозаичности возникло прямое развитие. Структура эмбрионального процесса существенно различается вследствие существования двух модусов — телобластического, характеризующегося малоклеточностью зачатков и мозаичностью развития (первичноротые), и эпителиального, характеризующегося распространением эпителиальных образований (вторичноротые). Типы эмбриогенеза определяются количеством желтка в яйце и степенью детерминированности развития. Взгляды Ежикова на метаморфоз как первичный тип онтогенеза многоклеточных были разделены А. А. Захваткиным (1949).

Убеждение Ежикова в первичности метаморфоза противоречило общепринятым воззрениям. В эмбриологии господствовало представление о вторичном происхождении личинки и о первичности прямого развития. П. П. Иванов (1937), разделявший эту точки зрения, объяснял возникновение личинки недостаточностью питательного материала в яйце, вынудившей зародыш покидать яйцо на ранних стадиях эмбриогенеза. Своеобразие онтогенеза насекомых Иванов объяснял специфичной установкой развития, не считая, однако, возможным резко разграничивать при этом понятия полного и неполного превращения.

Согласно А. В. Мартынову (1937), ствол насекомых ответвился от тех членистоногих, которые вели водный образ жизни; именно в этой среде было положено начало образованию личинки. Эволюция насекомых с полным превращением пошла по линии преобразования ранних фаз их онтогенеза в личинку, что в свою очередь обусловило существенные различия в организации и образе жизни личиночных фаз и имаго.

Новая трактовка эволюции онтогенеза в типе членистоногих была предложена М. С. Гиляровым. Исследуя закономерности эволюции членистоногих, Гиляров (1942) пришел к заключению, что причиной дивергентной эволюции онтогенеза могут быть не только условия среды, но разные принципы использования среды организмом. Приспособление насекомых к полету, к обитанию на поверхности почвы определило, по Гилярову (1949), два пути эволюции их онтогенеза: путь эволюции *Hemimetabola* — насекомых с неполным превращением, для которого характерны вылупление из яйца хорошо дифференцированного морфологически организма, приспособление молодых стадий и взрослых форм к обитанию в одинаково открытых условиях, и путь эволюции *Holometabola*, которому присуще приспособление молодых и взрослых стадий к разному образу жизни.

А. Н. Северцов высказал предположение, что членистоногие произошли от аннелид путем ароморфоза. Конкретизируя мысль Северцова, Гиляров предложил рассматривать приспособление насекомых к активному расселению, сопровождающееся прогрессивной дифференциацией и разделением функций между органами, в качестве предпосылки эволюции насекомых по типу ароморфоза, а приспособление к пассивному расселению как предпосылку их эволюции по типу общей дегенерации. Характер расселения и то, на какие именно стадии онтогенеза приходилась эта функция, определяло направление его эволюции. Сложная система коррелятивных связей, черты конвергенции и параллелизма в эволюции онтогенеза насекомых свидетельствуют, по Гилярову, об известной направленности эволюции их онтогенеза.

Попытка распространить учение Северцова о типах прогрессивной эволюции на эволюцию онтогенеза была предпринята В. Л. Вагиным (1951). Приспособление к паразитизму у представителей типа членистоногих ведет, по его представлению, к преобразованию всего онтогенеза: увеличивается число и величина откладываемых яиц; меняется количе-

ство желтка в яйце и в связи с этим изменяются дробление, гаструляция и продолжительность эмбрионального периода; развитие «выпрямляется»; онтогенез дополняется партеногенетическим и бесполым размножением. В общем эволюция членистоногих сопровождалась, по Вагину (1964), преобразованием онтогенеза путем сокращения ранних и эмбрионизации поздних стадий.

Источником неполного и полного превращения, специфической организации личинки и нимфы А. А. Захваткин (1953) считал археметаболию — тип развития, присущий поденкам. Из трех выделяемых им типов развития — личиночного, неличиночного и несвободного личиночного — наиболее примитивным он назвал личиночный, выводя из него скрытое и несвободное личиночное развитие. Эволюция онтогенеза членистоногих подчиняется, по Захваткину, общей закономерности: она протекает направленно от первичного метаморфоза к криптометаболии; при этом все больше стадий постэмбрионального развития смещается на этап эмбриогенеза. Однако он отметил при этом, что полное превращение не укладывается в эту схему.

А. Г. Шаров (1953) за исходную форму прямого и непрямого развития насекомых принимал особый тип онтогенеза — протометаболию, свойственную щетинкохвосткам. Вслед за Гиляровым он объяснял различный характер эволюции эмбриональных и имагинальных стадий онтогенеза специализацией личинки на функции питания, а взрослых форм на расселении.

Для объяснения эволюции личиночных форм и метаморфоза Б. М. Мамаев (1975) выдвинул гравитационную гипотезу происхождения насекомых, согласно которой ведущим фактором начальных этапов эволюции насекомых явилось возрастающее воздействие сил гравитации при освоении членистоногими воздушно-наземной среды. Отдавая должное оригинальности этой гипотезы, А. П. Расницын (1976) высказал предположение, что для относительно мелких организмов основная трудность при переходе из водной среды в воздушную состоит не в приспособлении к увеличению гравитационых нагрузок, а в преодолении поверхностного натяжения воды.

Своеобразие эволюции онтогенеза насекомых Ю. А. Захваткин (1974) связал со сложностью структуры их яйцеклеток, неприложимостью обычных критериев полярности к яйцам насекомых, своеобразием их развития, сложными «морфогенетическими движениями» и с процессом перемещения морфогенетически активной плазмы в яйце.

На материале по ресничным червям С. И. Богомолов (1961) обосновал положение о сопряженности изменений женских гонад, преобразований организации яйца и преобразований типа эмбрионального развития. Главную роль в эволюции гонад и онтогенеза у ресничных червей он отвел количеству желтка в ооцитах и условиям питания зародыша желточными клетками, обусловливающим исчезновение трохофорной личинки.

Важный этап в эволюции онтогенеза представляет появление первых наземных позвоночных — рептилий. Изучив происхождение эмбриональных приспособлений первых амниот, А. М. Сергеев (1943) предложил гипотезу, объяснявшую эволюционное возникновение эмбриональных приспособлений амниот. По Сергееву, яйца древних амфибий — стегоцефалов — развивались непрямым путем. Переход к прямому развитию рептилий сопровождался выпадением личиночной стадии, что повлекло за собой обеспечение зародыша дополнительными питательными веществами. У *Squamata* и *Rhynchocephalia* появились яйца, лишенные известковой и белковой оболочек. Следующим этапом стало появление яиц

с обеими названными оболочками. Клейдоичность яиц, т. е. снабженность их всеми необходимыми веществами, возросла. Стремясь заполнить пробел между анамниами и амниотами, Сергеев обратился к материалу по развитию амниона у беспозвоночных. Причину эволюции эмбриональных приспособлений амниот он усматривал в условиях существования личинок амфибий в обстановке кислородного режима мелких заболоченных водоемов каменноугольного периода и обострения борьбы за существование в них. Первый шаг в сторону адаптации к наземному развитию состоял в откладке яиц на суше с последующим возвращением личинки в воду. При этом увеличение количества желтка в яйце вызвало преобразование эмбрионального развития: возникло дискоидальное дробление, изменился процесс гаструляции. Эволюция яйца повлекла за собой коррелятивное изменение взрослых форм.

Проникновение исторического метода в экспериментальную эмбриологию позволило начать изучение эволюции формообразовательных механизмов онтогенеза (Филатов, 1934, 1939; Машковцев, 1939). Филатов выделил три основных вида формообразования — взаимодействие частей зародыша, регуляцию и регенерацию. Основной феномен развития, исходный пункт последующих более сложных видов формообразования он усматривал в регуляции. Критериями, по которым Филатов судил об эволюции формообразования, служили относительный возраст формообразовательных реакций и топография формообразовательных материалов. Более примитивным и исторически ранним он считал рассеянное, а вторичным — концентрированное расположение в организме частей формообразовательного аппарата.

Длительному обсуждению подвергся вопрос об эволюции регенерационной способности организма. В конце XIX—начале XX в. в этой области сложились противоречивые представления: с одной стороны, принимали за правило, что способность к регенерации в ходе прогрессивной эволюции снижалась, а с другой — не соглашались с этой точкой зрения и предлагали смотреть на регенерацию как на одно из первичных свойств организма. В СССР явление регенерации было подвергнуто всестороннему экспериментальному и теоретическому изучению (М. А. Воронцова, Л. Д. Лиознер, А. Н. Студитский, Б. П. Токин). Более глубокому эволюционному объяснению регенерации способствовали более дифференцированная ее характеристика, выделение таких ее показателей, как масштаб, полнота, скорость и устойчивость. Согласно Студитскому и Лиознеру, между высотой организации и масштабом регенерации закономерной связи не существует. Повышение высоты организации может сопровождаться как уменьшением, так и повышением способности к регенерации.

Неотъемлемой стороной онтогенеза является рост. Однако динамика роста в филогенетическом аспекте становится предметом более или менее систематического изучения лишь в XX в. Значительный вклад в познание этого явления был внесен Шмальгаузеном (1935). Ему удалось подметить существование связи между величиной животных и всей их организацией. По его предположению, изменение величины тела в эволюции высших позвоночных было связано с изменением продолжительности развития особи в ходе филогенеза, и прежде всего периода эмбриогенеза. Увеличение размеров тела и гигантизм, наблюдаемые в отдельных филогенетических ветвях, Шмальгаузен относил на счет обстановки жизни и развития данных форм.

Большое эволюционное значение придается скорости роста. Так, по Г. И. Шпету (1968), более древние формы животных являются медленно растущими по сравнению с филогенетическими молодыми фор-

мами. Представители древних групп — круглоротых, осетровых, поперечнопоротых, двудышащих — растут медленно; амфибии, рептилии растут медленнее птиц и млекопитающих; среди последних более медленно растут представители филогенетически более древних групп. В процессе эволюции быстро растущие формы вытесняли медленно растущие. Повышение скорости роста Шнет отнес к основным тенденциям эволюции животного мира. Однако он не абсолютизировал эту закономерность, объективно отметив, что принцип ускорения роста в эволюции животного мира не удается применить последовательно ко всем группам.

Адаптивное значение размерам тела, длительности периода роста и скорости роста придают М. В. Мина и Г. А. Клевезаль (1976). Они допускают существование обратной связи между размерами особи и эволюционным состоянием группы, полагая при этом, что в эволюции чаще происходило увеличение размеров особей вследствие отбора по указанному признаку и в результате коррелятивной зависимости признаков. Достижение конечных размеров тела в определенный срок обеспечивается скоростью роста. В эволюции кривые роста изменялись под влиянием онтогенетического изменения скорости роста, обеспечивавшего нормальную жизнедеятельность органов и достаточный уровень плодовитости. Отбор охватывает кривую роста в целом, хотя на отдельных этапах может сосредоточивать свое влияние на каком-то одном ее параметре или участке. Пределы изменчивости роста в эволюции определялись совершенствованием механизмов, обеспечивающих реализацию установившейся кривой роста и формированием механизмов, обеспечивающих компенсацию отклонений от нормальной кривой.

Разнообразие процессов, из которых складываются онтогенезы различных животных, разнообразие их типов создают значительные трудности при изучении основных тенденций эволюции индивидуального развития. И все же проблема эта остается постоянно в поле зрения исследователей. В 1925 г. Беклемишев, основываясь на сравнительно-анатомическом подходе, разделил онтогенезы на три категории в зависимости от характера структурного расположения элементов организации. Он выделил онтогенезы, на протяжении которых сохраняются не вполне поляризованная, частично поляризованная и не поляризованная структуры, и, наконец, онтогенезы с полностью поляризованной структурой. Критерием первичности того или иного из названных типов онтогенеза Беклемишев принимал не ход процесса, а его содержание, степень конструктивной примитивности гомологичных стадий.

Важной ветвью исследования эволюции онтогенеза является изучение эволюции онтогенеза простейших. Проблема эта тесно связана с проблемой онтогении клетки. Один из инициаторов систематического экспериментального изучения названной проблемы Б. П. Токин (1934, 1972) под онтогенией простейших подразумевает совокупность процессов от формирования нового организма до его деления, т. е. до старения и прекращения его индивидуальной жизни. Размножение простейших сопровождается, по его мнению, морфологической, биохимической и функциональной дедифференцировкой, временной потерей интеграции и умиранием части организма. Критически относясь к гипотезе Северцова о происхождении онтогенеза путем анаболии, Токин (1970) защищает вывод о невозможности создания единой схемы возникновения и эволюции онтогенеза, универсальной для всего животного мира. В справедливости этого положения убеждают факты, прежде всего выраженный организменный характер организации простейших, то, что некоторые простейшие превосходят по уровню интеграции иных многоклеточных (например, инфузория *Caloscolex* — коловратку *Hydatina*). Не многокле-

точные возникли, как полагает Токин, из одноклеточных, а, наоборот, клеточная структура появилась с возникновением многоклеточных. С позиций теории онтогенеза простейших и клетки Токин (1959) рассмотрел соотношение в эволюционном аспекте бесполого и полового размножения, соматического эмбриогенеза, с одной стороны, и регенерации, — с другой. По его предположению, эти явления имеют разный генезис и разный механизм осуществления, хотя возникли они на общей основе обмена веществ древнейших живых систем.

Общая картина эволюции онтогенеза от простейших до насекомых была восстановлена Ю. А. Захваткиным (1974), руководствовавшимся принципами архитектонического и тектонического подхода, развитыми В. Н. Беклемишевым, и идеей П. П. Иванова об «установке развития». Начало эволюции онтогенеза было положено, по Захваткину, оформлением первичного онтогенеза путем эмбрионизации онтогенеза одноклеточных. Решающее влияние на последующий ход событий оказало соотношение оогенеза и формообразования: оформляется анимально-вегетативная поверхность яйца, вследствие чего дробление приобретает известную разнокачественность: возникает детерминированное спиральное дробление, появляются новые признаки, обусловившие дальнейшее совершенствование онтогенеза, а именно предварительная сегрегация ооплазмы, обогащение морфогенетических потенций периплазмы. В соответствии с представлением о наличии двух типов симметрии у многоклеточных — протаксонии (первичноосности) и плагиаксонии (перекрестносности) — Захваткин выделил два типа эмбриогенеза: первичный — радиально-симметричных форм и вторичный — билатерально-симметричных форм. Общей тенденцией эволюции онтогенеза является усиление интеграции, которая реализуется по-разному в разных стволах животного мира. У первичноротых высшей точкой эволюции онтогенеза явилось детерминированное спиральное дробление.

Проблема эволюции онтогенеза в пределах всего животного мира была обсуждена П. П. Ивановым (1937), предпринявшим одну из первых в мировой литературе попыток обобщения обширного материала по сравнительной эмбриологии представителей всех основных групп животного мира. Эволюция дробления и гаструляции, филогенетические взаимоотношения основных типов развития, эволюция личиночных форм, соотношение эмбрионального развития первично- и вторичноротых, предпосылки преобразования онтогенеза в ходе эволюции животных — эти и другие вопросы были рассмотрены Ивановым на огромном фактическом материале. Он показал, что между характером дробления и организацией личинки и взрослой формы существует взаимозависимость. Способ дробления определяется строением личинки, а строение и характер личинки, строение и клеточный состав взрослой формы предопределяются характером дробления. Эволюция зародыша и взрослой формы взаимосвязаны, что, по Иванову, создает условия для возникновения филэмбриогенезов и в конечном счете новых форм.

Представления о взаимоотношениях различных типов развития организмов формировались преимущественно на основе изучения близкородственных групп. Однако для выяснения общих закономерностей возникновения различных типов эмбрионального развития необходимо также сопоставление данных, относящихся к филогенетически отдаленным формам. На этот последний принцип опирался Г. А. Шмидт (1968), создавая классификацию типов эмбрионального развития и анализируя их филогенетические отношения. У многоклеточных им было выделено три главных типа эмбриогенеза: свободный личиночный, характеризующийся несхожей со взрослой формой личинкой; неличиночный (прямое развитие)

и вторичный личиночный, характеризующийся самостоятельно питающейся и подвижной личинкой. За филогенетически исходный Шмидт принимал первичный свободный личиночный эмбриогенез. Сопоставляя основные этапы онтогенеза беспозвоночных, низших и высших позвоночных, Шмидт нашел, что в процессе эволюции онтогенеза существенно изменилась периодизация эмбриогенеза.

Изменение типа эмбриогенеза — важное условие эволюционного прогресса. Совершенство органов чувств, центральной первой системы, органов движения головоногих моллюсков, позволившее им овладеть обширным ареалом, связывается Шмидтом с неличиночным типом эмбриогенеза. Появление вторичного, свободного личиночного эмбриогенеза открыло новые перспективы эволюции у насекомых. Превращение свободного личиночного эмбриогенеза в неличиночный, сопровождавшееся формированием аллантоиса и амниона, сыграло существенную роль при переходе от анамний к амниотам.

Наконец, вся проблема эволюции онтогенеза была монографически обсуждена Г. П. Коротковой (1979). Созданная ею широкая картина охватывает этап возникновения биологической индивидуальности и онтогенеза, эволюцию онтогенеза у прокариотических живых систем и одноклеточных эукариотов, происхождение многоклеточности и полового размножения, эволюцию онтогенеза у многоклеточных растений и животных. Первичные онтогенезы возникли на основе делимости первичных бионтов. У одноклеточных эукариотов вариабельность отдельных стадий жизненного цикла уменьшается, жизненный цикл в целом становится более автономным. Считая ограниченными теории как колониального, так и неколониального происхождения многоклеточности, Короткова предложила с вниманием отнестись к гипотезам, которые допускают существование параллельных и независимых путей формирования многоклеточности. Подобные гипотезы не противоречат, по ее убеждению, идее монофилии, поскольку общность происхождения не отвергается, но мыслится не на основе преемственности какого-то одного типа организации, одного жизненного цикла, а на основе преемственности общего механизма формирования многоклеточности и общности механизмов перестройки морфогенеза.

Принципиальное значение имеет выдвигаемое Коротковой положение, согласно которому онтогенез изменялся в ходе эволюции не путем надставки новых стадий развития к жизненному циклу одноклеточных форм, а в результате изменения морфогенетических способов расчленения организма и преобразования всех периодов жизненного цикла. Существенно также утверждение Коротковой, что общие закономерности эволюции онтогенеза едины для животного и растительного мира. Эволюция онтогенеза не укладывается в линейную схему, этому процессу больше соответствует схема сетевого, разнонаправленного способа преобразования морфогенеза. Среди процессов, сопровождающих эволюцию онтогенеза, она выделяет и анализирует эволюцию регуляторных процессов (1968).

В основе представлений о происхождении личиночных форм и метаморфоза, о смене различных типов эмбриогенеза у многоклеточных, об общих тенденциях эволюции онтогенеза, развиваемых учеными нашей страны, лежит обширный материал по филогении и эволюции онтогенеза в пределах крупных таксонов. Это плодотворное направление изучения конкретных путей эволюции онтогенеза, основу которого заложили А. О. Ковалевский и И. И. Мечников, продолжает успешно развиваться. Так, эволюция онтогенеза у тлей изучалась А. К. Мордвилко (1926, 1937), у перепончатокрылых — О. М. Ивановой-Казас (1954, 1959), эволюция своеобразной группы галлообразующих насекомых — галлиц была иссле-

лована Б. М. Мамаевым (1968), основные направления эволюции онтогенеза у двукрылых насекомых изучены Н. П. Кривошеиной (1969), эволюция онтогенеза у ресничных червей — С. И. Богомоловым (1961), у ряда паразитических групп беспозвоночных — В. Л. Вагиным (1951), у жуков — А. Л. Тихомировой (1976). Эволюция онтогенеза в пределах типа членистоногих обстоятельно изучена М. С. Гиляровым (1970а).

Огромный материал по эволюции онтогенеза систематизирован Ивановой-Казас, создавшей многотомную сводку по сравнительной эмбриологии беспозвоночных. Эта сводка, расцененная в советской печати как беспримерная научная эпопея, как наиболее современная и фундаментальная сводка по эмбриологии беспозвоночных (А. Г. Кнорре), охватывает материал по простейшим и низшим многоклеточным, трохофорным, щупальцевым, щетинкочелюстным, погонофорам, иглокожим, полухордовым, низшим хордовым. Сводка богата не только фактическим материалом, но и интересными, во многом оригинальными эволюционными построениями, затрагивающими и проблему эволюции онтогенеза.

Развитие всех трех намеченных выше подходов к изучению эволюции онтогенеза, а именно создание концепции преобразования различных стадий онтогенеза как предпосылки прогрессивной эволюции, познание собственных закономерностей изменения онтогенеза в ходе эволюции и изучение конкретных путей эволюции онтогенеза в пределах отдельных таксонов, создает предпосылки для построения обобщающей теории эволюции онтогенеза, призванной раскрыть частные и общие закономерности преобразования онтогенеза в ходе адаптациогенеза. Наиболее крупным шагом в этом направлении является учение И. И. Шмальгаузена об организме как целом в индивидуальном и историческом развитии.

ГЛАВА 26. НЕРАВНОМЕРНОСТЬ ТЕМПОВ ЭВОЛЮЦИИ

Проблема неравномерности темпов эволюции многогранна. Во-первых, этот вопрос о темпах филогенетического изменения отдельных признаков, органов и систем органов; во-вторых, вопрос о темпах видообразования. В свете выделенных аспектов, чрезвычайно важных для эволюционной теории, первостепенное значение приобретает выяснение причин неравномерности темпов эволюционного процесса. Исследование именно этого вопроса оказывается в конечном счете решающим при определении вклада того или иного ученого в разработку проблемы.

Представление о неравномерности темпов эволюционного процесса впервые последовательно развил Ч. Дарвин. Его взгляды по данной проблеме были значительным шагом вперед по сравнению с униформистскими и катастрофистскими гипотезами. В отличие от Ж.-Б. Ламарка и Ч. Лайеля, отчасти признавших колебания темпов эволюции, но в конечном счете отстаивавших тезис о ее равномерности, Дарвин показал, что развитие органического мира есть постепенный процесс накопления отбором мелких адаптивных изменений, осуществляющийся неравномерными темпами.

Скорость эволюционных изменений, согласно Дарвину, зависит от темпов изменения среды обитания, от высоты организации эволюирующей группы организмов, от характера биотических связей группы. Изменение интенсивности действия этих факторов ведет к изменению условий борьбы за существование, что в конечном счете — через механизм естественного отбора — и обусловливает ускорение или замедление эволюционного про-

цесса. Поэтому разные исторические эпохи характеризуются различными темпами эволюционных преобразований, с разными скоростями развивались различные группы организмов, неравномерно шел филогенез и в пределах отдельных линий.

Таким образом, с самого начала одним из основных элементов дарвинизма было положение о неравномерности темпов эволюции. Дальнейшее, более конкретное исследование данной проблемы стало возможно с развитием эволюционной палеонтологии и эволюционной морфологии. При этом был сделан ряд важнейших выводов. Так, Т. Гексли показал, что в ряде случаев темпы эволюционного развития могут быть чрезвычайно низкими, он ввел понятие о персистентных группах организмов. В. О. Ковалевский на примере семейства лошадиных показал неравномерность темпов эволюционных изменений различных органов и их систем. Изменение скорости эволюции было объяснено этими исследователями как результат приспособления к различным эколого-географическим условиям среды.

Неравномерность темпов, как и многие другие проблемы макроэволюции, часто истолковывалась с антидарвинистских позиций. Во второй половине XIX в. был сформулирован целый ряд гипотез, решавших данную проблему с точки зрения неокатастрофизма и сальтационизма (см.: Завадский, 1973). Подобные тенденции особенно усилились в начале нашего века. Стремление разрешить спорные вопросы, не прибегая к «вечному и несколько избитому», по выражению Ш. Депере, аргументу неполноты геологической летописи, породило гамму теорий, общим для которых было признание скачкообразного характера эволюции.

Основные этапы разработки проблемы неравномерности темпов эволюции советскими биологами в целом совпадают с этапами развития эволюционной теории в СССР (см. гл. 3). Основные же направления исследований данной проблемы в нашей стране были представлены неокатастрофизмом и дарвинизмом.

Неокатастрофистские концепции получили наибольшее распространение в 20-х годах нашего века. При этом в пользу скачкообразного характера эволюции высказывались сторонники как автогенеза, так и эктогенеза.[1] С обоснованием теории спонтанного взрывного характера эволюции, контролируемого главным образом внутренними факторами, выступили Д. Н. Соболев (1914а, 1915, 1924, 1927б, 1928), Л. С. Берг (1922а, 1922б, 1924), А. А. Любищев (1925) и некоторые другие исследователи.

Так, Соболев, обобщая значительный литературный материал и используя собственные данные по эволюции головоногих моллюсков, заключил, что отсутствие в палеонтологической летописи переходных форм и наличие резких границ между геологическими эпохами позволяет сформулировать «закон прерывистости» эволюции. Согласно этому закону, «преобразования организмов не совершались или, во всяком случае, не всегда совершались путем медленного накопления незаметных изменений, но сразу достигали весьма значительной величины» (1924, с. 157). В основе его лежат сальтационные превращения органических форм, захватывающие сразу более или менее значительные группы организмов. История органического мира выступает, таким образом, как «процесс эволюции, прерываемой революциями» (там же, с. 176). При этом чередование фаз биогенетических циклов целиком зависит от некоего, присущего организмам,

[1] Неокатастрофистские гипотезы разрабатывались и за рубежом. Достаточно упомянуть работы палеонтологов В. Ваагена, О. Шекеля, Р. Ведекинда, К. Бойрлена, Э. Дакке, О. Шиндевольфа. В основных чертах они схожи между собой. Многие из неокатастрофистских концепций были критически проанализированы в литературе (Шатский, 1937; Давиташвили, 1940, 1948, 1969; Степанов, 1959; Мирзоян, 1963, 1974; Колчинский, 1972; Завадский, 1973; Завадский, Колчинский, 1977).

внутреннего закона развития, внешние же условия могут лишь незначительным образом модифицировать его действие.

Во многом аналогичные взгляды отстаивал и Берг. Исходя из постулируемой им несостоятельности теории естественного отбора, он пришел к выводу о том, что эволюционный процесс совершается пароксизмами, изменения охватывают все особи данного вида, т. е. происходят как бы «эпидемически». Опираясь на данные, почерпнутые из работ Коржинского, Ваагена, де Фриза и других биологов, и на собственные ихтиологические исследования, Берг утверждал, что «... образование форм идет *периодически, скачками*. Есть эпохи, когда творческая сила природы проявляется в образовании неистощимого калейдоскопа органических форм, и есть времена, когда эта сила работает по-будничному или как бы дремлет» (1922б, цит. по: 1977, с. 301). По его мнению, *«импульс* к формообразованию может исходить как изнутри, так и от внешней среды» (там же, с. 307). Однако действие этих сил далеко не равнозначно — изменения, совершающиеся под воздействием хорономических причин, не выходят за рамки видового уровня, решающую же роль в эволюции играют автономические причины, так как они в значительной степени являются развертыванием уже существующих задатков, определяющих ее направление и характер.

Предложенные этими авторами концепции «исторической биогенетики» (Соболев), «автономического ортогенеза» (Берг) и «филогенетического преформизма» (Любищев) не получили, однако, распространения в отечественной эволюционной теории. Даже те ученые, которые с сочувствием относились к развиваемым Соболевым и Бергом автогенетическим идеям о возможности резкого и кратковременного возрастания темпов эволюционных преобразований, считали предложенное объяснение причин этого явления явно неудовлетворительным (см., например: Филипченко, 1926).

В противовес сторонникам автогенетических концепций многие исследователи обращали внимание на связь коренных перестроек органического мира с резкими колебаниями интенсивности геологических процессов, изменениями климатических условий и т. д. Так, П. П. Сушкин (1922), анализируя эволюцию наземных позвоночных, сформулировал гипотезу, согласно которой ее скорость зависит от резких колебаний климатических условий. По Н. Н. Яковлеву (1922а, 1922б), климатические изменения, сопровождающиеся образованием свободных экологических зон, стимулировали сальтационное появление новых типов организмов. А. П. Павлов (1924) связывал переломные моменты эволюции с периодами усиления вулканической деятельности. М. И. Голенкин (1927) полагал, что массовое вымирание видов голосеменных растений и завоевание господствующего положения покрытосеменными произошло под воздействием более интенсивного солнечного освещения, связанного с космическими причинами. Была высказана также точка зрения о комплексном воздействии физико-климатических факторов (Павлова, 1924).

Таким образом, в вышеперечисленных работах на первый план выдвигались агенты, действие которых имеет катастрофический характер. Происходит, казалось бы, своего рода возрождение эктогенетического неокатастрофизма. Однако следует подчеркнуть, что к оценке такого рода гипотез, как это справедливо отмечают К. М. Завадский и Э. И. Колчинский (1977), следует относиться с большой осторожностью, так как действие абиотических факторов во многих из них, за исключением концепции Яковлева, признается не самостоятельным, а опосредованным через процесс естественного отбора. Тем самым эти катастрофические агенты выступают лишь в качестве исходных условий, а не главных причин изменения темпов эволюции.

Характеризуя данное направление в отечественной эволюционной мысли, надо отметить в качестве существенной особенности то, что телеолого-неокатастрофистские гипотезы в ней были практически изжиты уже к началу 30-х годов,[2] в то время как за рубежом они продолжают разрабатываться и до настоящего времени. Позиции же эктогенетического неокатастрофизма оказались в нашей стране гораздо более прочными. Это объясняется стремлением многих авторов подчеркнуть несомненную важность абиотических факторов эволюции. Принципиальные положения такого рода теорий оставались практически неизменными (см., например: Личков, 1945, 1965; Страхов, 1948; Сепянинова-Корчагина, 1954; Криштофович, 1957). Со временем был только обогащен набор факторов, радикально влияющих, по мнению некоторых авторов, на ход эволюционных процессов. К геологическим и климатическим причинам добавились изменение уровня жесткой радиации, вызванное как земными, так и космическими причинами (Е. А. Иванова, 1955, 1958; Красовский, Шкловский, 1957; Дысса и др., 1960; Шкловский, 1962), изменение газового состава атмосферы (Сочава, Гликман, 1973; Салоп, 1977) и т. д. Авторы таких концепций постулировали вмешательство в ход эволюционных процессов некоторых особых специфических факторов, но сам механизм эволюционных изменений, проистекающих в результате такого воздействия, оставался гипотетичным. Это связано с тем, что они, как правило, пытались объяснить крупные преобразования всей флоры и фауны.

В целом можно отметить, что гипотезы, выдвинутые этими авторами, не вылились в сколько-нибудь последовательную теорию. Исключение в этом плане представляют лишь взгляды, развиваемые В. А. Красиловым (1969а, 1969б, 1972, 1973, 1977). В своих работах он отстаивает положение о решающей роли геологических факторов в эволюции. Главное содержание его взглядов сводится к тому, что «приуроченность эволюционных рубежей к тектоническим и климатическим перестройкам отражает основную закономерность эволюционного процесса и что эти перестройки не только „влияли" на ход эволюции (с чем все так или иначе согласны), но были ее основной движущей силой» (1977, с. 171). Он высказывает предположение, что вопрос о роли геологических факторов, являющийся, по его словам, периферийной проблемой синтетической теории эволюции, займет центральное место в грядущем теоретическом синтезе. При этом Красилов, как и многие другие исследователи, предполагает, что неполнота палеонтологической летописи слишком часто преувеличивается. Исходя из этого он склонен истолковать всякий разрыв в ней как свидетельство эволюционного скачка, что несомненно весьма спорно.

Взгляды, до известной степени сходные с точкой зрения сторонников неокатастрофизма, высказывались и некоторыми приверженцами механоламаркизма. Однако если первые основывали свои выводы на интерпретации прежде всего данных палеонтологии, то вторые пытались опереться на данные по изучению морфогенеза в лаборатории и в природе. В центре их внимания оказалась проблема способов видообразования. При этом, в отличие от взглядов самого Ламарка, согласно которым темп эволюционных изменений в общем постоянен, механоламаркизм был связан с обоснованием чрезвычайной быстроты эволюционных изменений, осуществляющихся без вмешательства естественного отбора. В основе механоламаркистских теорий лежало отождествление фенотипической и эволю-

---

[2] В качестве своеобразного рецидива подобных взглядов можно выделить запоздалую попытку А. Б. Ивановского (1976) отстоять положение, что сальтации являются особым самостоятельным фактором эволюции, действующим не только на видовом, но и на надвидовых уровнях организации.

ционной изменчивости, и поэтому считалось, что эволюционное изменение, приуроченное во времени к процессам онтогенеза, достигается практически мгновенно.[3]

С позиций механоламаркизма уже в 20—30-е годы стали выдвигаться обвинения дарвинизма в плоском эволюционизме. И хотя подобные требования пересмотра основ дарвинизма получили должный отпор, они не были, однако, окончательно преодолены и получили дальнейшее развитие через два десятилетия, когда Т. Д. Лысенко выступил с обоснованием теории «порождения видов» (1948б, 1950, 1956). В этой теории на основе обвинения дарвинизма в «постепеновщине» были выдвинуты ничем не обоснованные положения о скачкообразности видовой изменчивости, о внезапном перерождении одних видов в другие. По Лысенко, новый вид возникает сразу из «крупинок живого вещества» в недрах организмов исходного вида под формирующим влиянием условий внешней среды.

Натурфилософский ход рассуждений, несостоятельность фактических и надуманность теоретических аргументов, выдвинутых в псевдодарвинизме, были вскрыты в дискуссиях о виде и видообразовании на страницах «Ботанического журнала» и «Бюллетеня МОИП» в 1952—1958 гг., а также при обсуждении данной проблемы в научных центрах страны.

Значительную роль в укреплении и развитии дарвинистского объяснения неравномерности темпов эволюции сыграли работы А. Н. Северцова (1910, 1912, 1925, 1939), в которых были рассмотрены вопросы о типах филогенетических изменений органов и о главных направлениях эволюционного процесса (см. подробнее гл. 21). В них была показана связь темпов эволюции с характером эволюционных преобразований онтогенеза. Исследования Северцова способствовали также уяснению связи темпов эволюции с определенными направлениями эволюционных преобразований. Особое значение имеют, как показал Северцов, ароморфные изменения живого, связанные с подъемом организации на более высокий морфофизиологический уровень, дающий возможность организмам более широко использовать жизненную среду. Следствием любого ароморфоза было большее или меньшее ускорение темпов эволюции. Следующий за ароморфозом этап идиоадаптивной эволюции характеризуется высокими темпами формообразования, связанными с освоением новых адаптивных зон. Узкая же специализация к условиям среды приводит, как правило, к значительному снижению темпов эволюции. Вместе с тем в работах Северцова была подчеркнута мысль о том, что организм эволюнрует как гармоничное целое. Отсюда с неизбежностью вытекает вывод об известной синхронизации преобразований различных органов и о скоррелированности темпов этих изменений. Основные положения теории Северцова были развиты Б. С. Матвеевым, И. И. Шмальгаузеном и многими другими исследователями.

С особой полнотой проблема неравномерности темпов эволюции была проанализирована Шмальгаузеном (1938, 1939, 1943, 1946а, 1946б). Статья Шмальгаузена, посвященная темпам эволюции и факторам, их определяющим, составившая позднее основу главы в книге «Факторы эволюции», была опубликована в 1943 г., т. е. раньше выхода в свет широко известной монографии Дж. Симпсона (Simpson, 1944), идеи которого во многом перекликаются с выводами Шмальгаузена.

Опираясь на биогеографические и палеонтологические данные (материалы по скорости преобразования островных и озерных фаун, по истории филогенетического развития крупных таксонов беспозвоночных и позвоночных), Шмальгаузен показал, что для понимания причин неравномер-

[3] Критический обзор механоламаркистских гипотез см.: Л. Я. Бляхер (1971б), К. М. Завадский (1973).

ности темпов эволюции необходимо рассматривать действие абиотических и биотических факторов в их единстве. Геологические изменения, сопровождающиеся образованием новых экологических зон, создают благоприятные условия для интенсивного формообразования, но скорость его в конечном итоге определяется системой внутренних факторов, главными из которых являются положение организмов в цепях питания, степень активности и приспособляемости эволюирующих групп. При этом «в меняющихся условиях существования борьба за жизнь... в конце концов сводится к соревнованию отдельных линий популяций, подвидов и видов (а следовательно, и высших таксономических объединений) не только в качествах, но и в темпах адаптации» (1968, с. 403—404).

Как необходимые предпосылки для достижения высоких скоростей эволюции, Шмальгаузен выделяет накопление адаптаций широкого значения (усложнение организации), накопление реакционных механизмов общего значения (возрастание индивидуальной приспособляемости и связанное с ним повышение эволюционной роли избирательной элиминации), усложнение системы морфогенетических корреляций (автономизация онтогенеза). Только при соблюдении этих условий становится возможным рост резерва изменчивости и мобильности, значение которого чрезвычайно велико в связи с историческим преобразованием форм борьбы за существование и сменой форм естественного отбора. Прогрессивная эволюция отличается тем, подчеркивал Шмальгаузен, что в процессе ее «происходит не только направленное изменение организации, генеральная линия которого определяется повышением уровня... активности, но и закономерная перестройка самого механизма эволюции» (1968, с. 240).

Таким образом, темп эволюции в целом зависит от преобразования ее причинных механизмов. Заслуживает особого внимания намеченное в этих работах положение об ускорении темпов эволюции в ходе прогрессивного развития живого. Наиболее полно эта концепция была отражена в более поздних трудах (Шмальгаузен, 1968, 1972, 1974). Оценивая значительный вклад Шмальгаузена в разработку проблемы, необходимо отметить широту и комплексность его подхода. Принципиальное значение имел вывод Шмальгаузена о единстве механизмов, определяющих темпы как микро-, так и макроэволюционных преобразований.

Развивая идеи Шмальгаузена, И. А. Рубцов (1945) на основе обширного литературного материала рассмотрел значение для определения скорости эволюции таких факторов, как интенсивность мутационного процесса, степень пластичности видов, характер ареала и величина популяций. При этом им особо было подчеркнуто значение резерва модификационной изменчивости. В учебной сводке по дарвинизму А. А. Парамоновым (1945) еще раз было показано значение исторического изменения причин и закономерностей эволюции для понимания причин неравномерности ее темпов.

Дальнейшее продвижение вперед в изучении неравномерности темпов эволюции по пути, намеченному в работах Северцова и Шмальгаузена, тесным образом связано с общим развитием эволюционной теории. При этом можно выделить ряд направлений, которые становятся ведущими и разрабатываются наиболее активно.

Во-первых, был специально рассмотрен вопрос о неравномерности темпов эволюционного преобразования органов и их систем, так как именно знание скорости их изменения позволяет судить о скорости эволюции таксонов. Соображения о мозаичном характере эволюционных преобразований организма высказывались и ранее, однако вопрос специально не обсуждался. К настоящему времени эти представления в значительной степени углублены. Было показано, что неравномерность темпов присуща эволюции как разных систем органов, так и органов одной системы. На примере

неравномерности темпов эволюционных изменений корня, стебля, цветка А. Л. Тахтаджян (1961, 1964, 1966) предложил выделить для обозначения этого явления принцип гетеробатмии, особо подчеркнув при этом зависимость скорости эволюции различных систем органов от корреляционной и координационной взаимосвязи, от уровня организации группы в целом и направления ее эволюции. На зоологическом материале Е. И. Лукин (1964) показал, что главной причиной неравномерности темпов филогенетических изменений органов и систем органов являются различия в их значении для данной группы организмов. Так, если у примитивных организмов наиболее высоки скорости эволюции половой системы, то у высших с наибольшими темпами эволюируют нервная, двигательная и транспортная системы, тогда как дыхательная, пищеварительная и выделительная преобразуются более низкими темпами. Конкретные темпы эволюции органов во многом зависят от взаимодействия «ведущих» и «отставших» систем. Н. Н. Воронцов (1957, 1961, 1963, 1967) на примере эволюции пищеварительной системы мышеобразных показал, что быстрое изменение одних органов (внутри единой системы) может компенсировать длительное отставание темпов эволюции других органов той же системы. Таким образом, к настоящему времени стало совершенно ясно, что широкое распространение неравномерности темпов преобразования органов позволяет считать это явление закономерностью общебиологического масштаба.

Во-вторых, в связи с разработкой учения о микроэволюции особое внимание привлек вопрос о темпах видообразования и скорости внутривидовых перестроек. К настоящему времени в результате многочисленных палеонтологических и палеогеографических исследований изучены конкретные темпы эволюции разных групп организмов (Зенкевич, 1947, 1949, 1951; Талиев, 1948; Мартинсон, 1951; Дементьев, 1954; Верещагин, 1959; Мордухай-Болтовской, 1959; Воронцов, 1960; Кожов, 1960, 1962; Невесская, 1965, 1967; Шишкин, 1973) и показано, что в естественных условиях они могут весьма значительно варьировать.[1] Наряду с этим интересные данные получены в ходе изучения интенсивности процессов преобразования групп организмов, подвергшихся антропогенному воздействию. Показано, что темпы формообразования в этом случае могут быть весьма высокими (Цингер, 1913, 1928; Синская, 1935, 1948; Никольский, 1954; Цалкин, 1956, 1961; Громов, 1957; Оленов 1958б; Пузанов, 1959; Второв, 1971; Попов, 1971; Кулагин, 1971; Большаков, Васильев, 1976; Большаков, Смирнов, 1978). В связи с обсуждением проблемы темпов видообразования привлекли внимание данные экспериментальных исследований по получению новых видовых форм путем гибридизации (Карпеченко, 1927, 1929; Карпеченко, Щавинская, 1930), по использованию метода отдаленной гибридизации для синтеза амфидиплоидных форм, близких к природным видам (Рыбин, 1935, 1951; Сорокина 1937б; Розанова, 1938а, 1938б, 1946). Показано также, что быстрые преобразования исходного вида могут осуществляться в результате хромосомных перестроек (Герасимова, 1936, 1939; Дубинин, 1936; Кожевников, 1936).

Исходя из различий в характере исходных изменений организмов, во времени обособления новой формы от исходной популяции, в числе фаз и темпах процесса, К. М. Завадский (1967, 1968) предложил выделить неоформогенный и микроаккумулятивный способы видообразования. Неоформогенное видообразование происходит на основе отбора наиболее адаптивных новых видовых форм, с самого начала изолированных от ис-

[1] Это особенно наглядно видно из таблицы, приведенной во втором издании книги Н. В. Тимофеева-Ресовского, Н. Н. Воронцова и А. В. Яблокова «Краткий очерк теории эволюции» (1977, с. 206).

ходного вида, и дальнейшего преобразования их в популяции, способные к самостоятельной эволюции. Микроаккумулятивное же видообразование осуществляется путем суммации мелких адаптивных сдвигов. Неоформогенное видообразование происходит гораздо более высокими темпами, чем микроаккумулятивное. В качестве факторов, обусловливающих быстрое образование новой видовой формы, можно выделить гибридизацию, полиплоидию, тератогенез, наследственное закрепление неотении и др. (Завадский, 1968; Тимофеев-Ресовский и др., 1969). Важно подчеркнуть, что независимо от неоформогенного или микроаккумулятивного способа видообразование — это исторический процесс, определяемый отбором. Попытки считать образование нового вида как мгновенный акт зачастую связаны с преувеличением роли хромосомных перестроек, гибридизации и полиплоидии, в результате которых новый вид образуется, на первый взгляд, без участия естественного отбора.

В целом можно отметить недостаточную еще изученность конкретных темпов преобразования природных популяций и причин, их обусловливающих. Предполагается (см.: Шварц, 1969, 1980; Тимофеев-Ресовский и др., 1973; Агаев, 1978), что эти причины связаны с величиной, плотностью, степенью изолированности популяций, их положением в ареале вида, половой и возрастной структурой и некоторыми другими факторами. Скорость внутрипопуляционных сдвигов зависит от взаимодействия этих факторов в конкретных условиях существования.

Изучение темпов преобразования популяций затруднено самой сложностью процессов и тем, что для этого необходимо вести непрерывные наблюдения в течение достаточно длительного периода. Поэтому большое значение приобретает выработка новых подходов к исследованию процесса микроэволюции. В частности, стало необходимым создание популяционной морфологии (Яблоков, 1966, 1970; Паавер, 1976). Заслуживают особого внимания попытки исследовать скорость микроэволюции у млекопитающих на субфоссильном материале из голоцена Прибалтики (Паавер, 1964, 1965, 1973). Такой подход является особенно перспективным, так как в этом случае можно достаточно точно проследить популяционные сдвиги в промежуток времени, соизмеримый с требующимся для образования нового вида.

Исследование неравномерности темпов эволюции ведется и по некоторым другим направлениям. Так, в последние годы привлек внимание вопрос о темпах становления ароморфозов. Вопреки широко распространенной точке зрения, высказывается мнение, что ароморфные преобразования совершаются не быстро, а относительно медленно, так как требуют гармоничной перестройки всей организации (А. С. Северцов, 1972, 1973; Татаринов, 1976а, 1976б). Такая трактовка хорошо согласуется с данными о темпах эволюции амфибий и териодонтов, но несомненно требует специального анализа.

Необходимо дальнейшее изучение вопроса о связи темпов эволюции с этапами геологического развития Земли (Лукин, 1970, 1971). Разработка его с позиции дарвинизма имеет первостепенное значение для выяснения истины в дискуссии с неокатастрофизмом, который в настоящее время является единственной серьезной концепцией, противостоящей в вопросе о причинах неравномерности темпов эволюции дарвинизму.

ГЛАВА 27. НЕОБРАТИМОСТЬ ЭВОЛЮЦИИ

Закон необратимости эволюции относят обычно к числу основных законов филогенеза. Для научной концепции развития живого вопрос об общей направленности этого процесса имеет первостепенную важность,

кроме того, именно в связи с признанием необратимости эволюции наиболее отчетливо выявляется такая ее существенная черта, как непрестанное новообразование, как поступательное движение в сторону усложнения организации.

Положение о необратимости эволюционного процесса было впервые сформулировано Ч. Дарвином: «Вид, раз исчезнувший, никогда не может появиться снова, если бы даже снова повторились совершенно тождественные условия жизни — органические и неорганические» (1939, с. 541). Данное обобщение, по его мнению, справедливо и для таксономических категорий более высокого ранга. Вместе с тем Дарвин допускал возможность восстановления исчезнувших в филогенезе отдельных признаков, объясняя это явление передачей их от предков к потомкам в скрытом состоянии в виде «покоящихся геммул». Независимо от Дарвина о необратимости эволюции писал в общей форме А. Уоллес (Wallace, 1855). В последующие годы сходные соображения высказывались многими эволюционистами (см.: Габуния, 1974).

Особую роль в развитии данной проблемы сыграли исследования Л. Долло, который и сформулировал закон необратимости эволюции (Dollo, 1893). В первоначальной формулировке закона его автор подчеркивал невозможность даже частичного возврата к предшествующему состоянию. Позднее он допускал частичный возврат предковых признаков, но при этом подчеркивал его неполноту (Dollo, 1905).

Последующее обсуждение закона Долло велось главным образом в виде критики первоначальной формулировки, абсолютизирующей неповторяемость эволюционных преобразований. Этому весьма благоприятствовало то, что именно такая трактовка необратимости эволюции, особенно отчетливо высказанная О. Абелем (Abel, 1912), была характерной для ортогенетических концепций начала XX в. При таком подходе нацело исключалась возможность даже частичных эволюционных реверсий, а сама необратимость эволюции выступала как доказательство существования неких имманентных живому сил, обусловливающих и контролирующих развитие органического мира.

Недостатки, присущие первоначальной редакции закона необратимости, а также выводы, сделанные на ее основе сторонниками ортогенеза, породили в общем скептическое отношение многих биологов к этому закону. Характерно высказанное А. Н. Северцовым в 1914 г. замечание, что «положение Долло можно принять только с большими оговорками, признавая его, например, как эмпирическое правило, выражающее только то, что мы не знаем случаев, когда вполне атрофировавшийся орган снова восстанавливается» (цит. по: 1945, с. 279). При этом Северцов ссылался в качестве контрпримеров на случаи восстановления редуцированных глаз у некоторых подземных животных и замещения костного скелета хрящевым у некоторых глубоководных рыб. Но основной аргумент в пользу подобной оценки закона необратимости он видел в том, что эволюция в зависимости от условий может одинаково свободно идти как в направлении прогресса, так и в направлении регресса. Правда, Северцов отмечал, что здесь имеет место только общая обратимость, а не частная, так как чрезвычайно редки случаи, когда эволюция идет по тому же самому пути, который она прошла раньше, но только в обратном порядке.[1]

В целом следует отметить, что в течение первых десятилетий нашего века проблема необратимости эволюции привлекла внимание сравнительно

[1] Позднее подобная мысль была высказана И. К. Кольцовым. Такая точка зрения довольно широко распространена среди эволюционистов, не занимавшихся проблемой необратимости специально. Именно она лежит в основе отказа признать общую значимость закона необратимости эволюции.

небольшого числа биологов как у нас в стране, так и за рубежом. Вместе с тем именно в этот период в отечественном эволюционизме сложилось два подхода к обсуждению данной проблемы. Противостоящие друг другу, они до сих пор привлекают внимание, так как по сути дела вплоть до настоящего времени в мировой литературе по проблеме необратимости нет работ более обстоятельных, чем работы авторов этих подходов — Д. Н. Соболева и П. П. Сушкина. Оба они исходили из признания ошибочности абсолютизации необратимости эволюции, но пришли к совершенно противоположным выводам, как относительно значения этого явления, так и относительно его причин.

Соболев выступил с резкой критикой закона необратимости эволюции. В серии работ (1914а, 1914б, 1915, 1924, 1926, 1927а, 1927б, 1928) он обосновывал антидарвиновскую концепцию цикличности эволюционного процесса, в которой утверждал, что обратное развитие широко распространено в эволюции органического мира. Согласно его взглядам, в филогенезе возможно возвращение группы к тому исходному пункту, с которого она начала свою эволюцию. Как онтогенетическое, так и филогенетическое развитие может быть прямым (прогрессивным) или обратным (регрессивным). Это положение легло в основу взгляда на эволюцию как на процесс, в котором каждая филогенетическая ветвь, достигнув некоторой степени специализации, должна либо вымереть, либо избежать эволюционного тупика путем обратного развития и деспециализации. Для подтверждения такого рода обратимых изменений Соболев ссылался на эволюцию многих групп гониатитов, аммонитов и белемнитов, рассматривая в качестве примеров детали строения их раковин — эмбриональную камеру, сутурную линию, скульптуру, степень и характер завитости и др.

Возврат к предковому состоянию может достигаться, по мнению Соболева, либо путем быстрых скачков, либо сравнительно медленно — путем повторения в обратном порядке пройденных уже этапов и стадий филогенеза. Особую роль в процессах обратного развития играет неотения, которая может дать начало ряду попятных стадий или регрессивных градационных изменений. Примеры обратного развития, приводимые Соболевым, недостаточно убедительны, в частности, они основаны на произвольном истолковании отмеченного еще А. П. Павловым (1901) явления предварения признаков или филогенетического ускорения. На их основе вряд ли можно заключить, как это делает Соболев, о существовании особого закона обратимости эволюции, согласно которому «эволюция есть процесс циклический: онтогенетическое и филогенетическое развитие обратимы» (1924, с. 109). В основе этого «закона» лежит неоправданное отождествление всякого упрощения организации с обратным течением эволюционного процесса. Уместно также подчеркнуть, что обратимость эволюции истолковывалась Соболевым в автогенетическом духе как результат действия «закона органического роста», управляющего развитием живых существ.

Концепция Соболева получила поддержку у А. А. Любищева (1925), который также допускал возможность обратимости эволюционного процесса. Правда, в отличие от Соболева Любищев ограничился декларативными утверждениями, не приведя никаких данных для их обоснования. Такого рода подход к решению проблемы необратимости эволюции не получил распространения в отечественной эволюционной теории.[2] Чрезвы-

[2] Можно назвать только попытку В. П. Макридина (1955), который стремился в какой-то степени возродить такую точку зрения на примере ринхонеллотинных плеченогих из девона, юры и мела, подвергая сомнению устоявшееся положение об однократном возникновении вида во времени.

чайно показательна в этом отношении позиция Л. С. Берга, общетеоретические взгляды которого были близки Соболеву и Любищеву. Он пришел к выводу о том, что общая картина эволюции органического мира доказывает справедливость закона Долло, несмотря на существование частных исключений из него (Берг, 1922). Характерно, что его точка зрения не изменилась и после знакомства с вышедшей в 1924 г. обобщающей работой Соболева по данному вопросу.

Тот факт, что попытки ревизии закона необратимости эволюции, предпринятые сторонниками автогенеза, не встретили в нашей стране сочувствия, во многом объясняется влиянием, которое оказали на разработку данной проблемы труды П. П. Сушкина (1915, 1922, 1923а, 1923б). В них доказывалось, что наряду с необратимыми изменениями в эволюции имеют место и процессы, связанные с частичной обратимостью изменений. При этом в отличие от других критиков закона необратимости Сушкин пытался объяснить эти явления с позиции дарвинизма. В качестве примеров, демонстрирующих возврат к предковым признакам, Сушкин приводил данные об особенностях строения задней конечности некоторых птиц — пингвинов и фрегатов, о платибазальности черепа змей, о метопизме черепа у человека, о сохранении жабр взрослыми особями у некоторых стегоцефалов, например двинозавра (Сушкин, 1915, 1923а, 1923б).

На основе рассмотрения этого фактического материала он пришел к выводу о том, что «... принцип Долло, по крайней мере в его классической формулировке и строгом применении, нуждается в переоценке» (1915, с. 14—15). Если допустить возможность возврата к утраченным признакам, то при реконструкции филогенетических отношений исчезает необходимость ставить на место родоначальных групп «схему, лишенную приспособлений». Исчезает и необходимость апеллировать только к параллельному развитию и конвергенции при объяснении сходства отдаленных предков и их потомков по ряду признаков, если у непосредственных предков таких признаков нет.

Факторы, обусловливающие возврат признаков, не всегда ясны, но главным из них, по Сушкину, является вновь возникающая полезность утраченного признака при тех или иных переменах условий существования. Эволюционный возврат не может осуществиться и тем более закрепиться, не будучи адаптивным преобразованием. Решающую роль в этом процессе играет естественный отбор, действующий либо прямо, либо косвенным образом, когда данный признак коррелятивно связан с другим, отбор по которому сопровождается реверсионным изменением первого признака (1915, с. 30—32). Возврат утраченных признаков может достигаться за счет преждевременной остановки онтогенеза с исключением его последних фаз. Естественно, что в таком случае возможен возврат только тех морфологических структур, закладки которых сохранились в онтогенезе. Эволюция обратима лишь «постольку, поскольку онтогенез похож на филогенез», подчеркивал Сушкин (1922, с. 13). Следовательно, можно говорить только о частичной обратимости эволюции. Он считал вполне реальной обратимость отдельных простых признаков. Обратимость же сравнительно несложных их комбинаций уже менее вероятна, что же касается сложных органов и тем более целостной организации, то их эволюция необратима.

Возражения Сушкина были направлены, как это видно, против абсолютизации закона необратимости и отрицания возможности даже частичных реверсий в эволюции. Его работы в значительной мере определили дальнейшую разработку проблемы необратимости в отечественной литературе. Выводы Сушкина были приняты практически всеми советскими

ПЕТР ПЕТРОВИЧ СУШКИН
(1868—1928)

эволюционистами и подтверждены в процессе дальнейшего исследования проблемы.[3]

Большое значение в утверждении дарвинистского взгляда на необратимость эволюционного процесса имели работы А. Н. Северцова, в которых были глубоко проанализированы вопросы о соотношении онтогенеза и филогенеза. Северцовым было убедительно показано, что ни неотения, ни атавизмы не приводят к полной обратимости эволюции признаков. При подобных перестройках онтогенетического развития может происходить лишь частичное воспроизведение предковых структур. При этом Северцов пересмотрел свою первоначальную точку зрения на закон Долло и пришел к выводу о его общей эволюционной значимости (1928, 1939). Более того, в трудах Северцова и его учеников приведены убедительные доказательства справедливости этого закона.

Так, Б. С. Матвеев, вслед за Северцовым, использовал теорию филэмбриогенеза для объяснения рекапитуляции. Им было введено понятие вторичной рекапитуляции, под которой понимался возврат утраченных некогда признаков (Матвеев, 1929). Фактическим материалом для выво-

[3] Хотелось бы отметить, что взгляды Сушкина во многом совпадают с выводами Долло, точка зрения которого за период с 1893 по 1922 г. претерпела определенные изменения. Возражения же Сушкина были направлены в основном против первоначальной формулировки Долло закона необратимости эволюции.

дов послужило исследование карповых рыб, в передних позвонках которых был обнаружен анцестральный признак — диплоспондилия верхних дуг позвоночника, — утраченный большинством современных костистых рыб, но сохранившийся у карповых благодаря сдвиганию времени закладки этих дуг на более ранние стадии онтогенеза и общему удлинению развития. Другим примером вторичной рекапитуляции может служить образование плакоидных чешуй в коже сомовых рыб (Матвеев, 1960).

На рубеже 30-х годов делаются первые попытки исследования обратимых и необратимых изменений на генетическом уровне (Тимофеев-Ресовский, 1927, 1929, 1930). Было экспериментально показано, что мутации во многих случаях имеют вполне обратимый характер. Надо отметить, что сам механизм обратных мутаций вплоть до настоящего времени изучен еще недостаточно (см.: Оленов, 1976, 1977).

Примерно в это же время проблема необратимости эволюции была затронута при изучении направленности эволюции на биохимическом уровне (Крепс, 1933, 1946; Крепс, Смирнова, 1935; Крепс, Ченыкаева, 1942). В ходе регрессивного развития в отдельных случаях возможно частичное обращение эволюции некоторых биохимических признаков. Однако, как отмечал позднее Е. М. Крепс (1972), эти явления служат не опровержением, а подтверждением закона Долло. Одновременно Н. Г. Хлопиным (1943, 1949) была продемонстрирована справедливость закона необратимости и для эволюции тканевых структур. Дальнейшие исследования в этом направлении подтвердили этот вывод, и он был распространен и на клеточный уровень организации (см.: Кнорре, 1971). Однако эти исследования не оказали заметного влияния на развитие проблемы необратимости, изучение которой продолжалось традиционным сравнительно-морфологическим методом.

Результаты обсуждения вопроса о необратимости эволюционного процесса были обобщены в ряде работ (Сергеев, 1935; Шмальгаузен, 1939, 1946а; Тахтаджян, 1943; Парамонов, 1945). В них были подтверждены выводы Сушкина о возможности частичных реверсий, а также подчеркнуто, что необратимость эволюционного процесса является необходимым следствием теории естественного отбора. Высказывалась, однако, и противоположная точка зрения, согласно которой закон необратимости начинает действовать с видового уровня организации, в то время как на организменном уровне вполне возможна полная обратимость признаков и органов в результате неотенических преобразований (Огнев, 1945). С опровержением такого вывода выступил В. Л. Вагин (1947, 1951), который на примере эволюции паразитических ракообразных показал, что в целом ряде случаев такие изменения лишь производят впечатление обратимости эволюционного процесса. Внешне сходные с предковыми структуры и органы часто возникают на основе иного, филогенетически более молодого морфологического материала, отличаясь тем самым от утраченных признаков. Вагин предложил ввести понятие псевдореверсии для случаев «функционально-морфологического возврата к более древнему состоянию при использовании новых материалов» или стадий развития организмов.

В ряде работ 30—40-х годов были подвергнуты критике попытки истолковать проблему необратимости с позиции ортогенеза или циклической концепции эволюции (см.: Шмальгаузен, 1939; Давиташвили, 1940, 1948). Среди отечественных эволюционистов эти попытки не получили признания. В период распространения псевдодарвинизма, для которого было характерно допущение многократного порождения видов и обратимости эволюции признаков в результате «расшатывания наследственности», немногие поддерживали подобные взгляды.

В последующие полтора десятилетия проблема необратимости эволюции практически не обсуждалась. И только с середины 60-х годов стали появляться работы, в которых она рассматривается специально (Шишкин, 1967, 1968, 1973; Тимофеев-Ресовский, Воронцов, Яблоков, 1969; Воронцов, 1966; Хозацкий, 1973; Скарлато, Старобогатов, 1974; Татаринов, 1976а, 1976б; Красилов, 1977). В работах этих авторов обсуждались главным образом два вопроса: во-первых, с какого уровня организации живого начинает действовать закон необратимости и, во-вторых, возможно ли в процессе эволюции абсолютно точное повторение той или иной утраченной ранее особенности организации. Однозначного ответа ни на тот, ни на другой вопрос пока не получено. Вместе с тем на основе представлений об эволюции как статистически детерминируемом процессе был принят вывод о том, что полная и точная обратимость отдельных простых признаков в принципе возможна, но маловероятна. Справедливость этого вывода была подтверждена М. Н. Граммом (1970, 1973, 1976) для количественных признаков в результате изучения направленности эволюции отпечатка аддуктора остракод. Следует иметь в виду, что вероятность полной реверсии уменьшается по мере перехода от молекулярного уровня организации к популяционно-видовому.

Вместе с тем современными авторами показана актуальность дальнейшего исследования закона необратимости эволюции. Прежде всего необходим анализ проявления необратимости эволюционных преобразований не только на макроэволюционном, но и на микроэволюционном уровне. В этом направлении сделано пока еще очень немного. Однако появились уже работы (Паавер, 1965, 1973; Шварц, 1969, 1980; Шапошников, 1978), намечающие пути такого исследования. Так, К. Л. Паавером на субфоссильном материале было показано, что даже и в том случае, когда наблюдается повторное совпадение ряда признаков ископаемых популяций, они все же не являются вполне идентичными, а различаются по другим признакам.

Многое предстоит еще сделать и для выяснения особенностей действия закона необратимости эволюции на разных уровнях организации живого, прежде всего на молекулярном, менее всего изученном. Переход к исследованию этих аспектов проблемы является самой характерной особенностью современного этапа изучения необратимости эволюционного процесса.

Подводя итог краткому обзору работ советских биологов по проблеме необратимости эволюции, отметим, что, пожалуй, главной отличительной чертой отечественной науки является более ранний по сравнению с зарубежным эволюционизмом отказ от автогенетических попыток ее решения. В этом выражается характерное для отечественных эволюционистов единство в общем подходе к проблеме, несмотря на существующее различие точек зрения по отдельным ее аспектам.

ГЛАВА 28. ПРОБЛЕМА МОНО- И ПОЛИФИЛИИ В ЭВОЛЮЦИОННОЙ ТЕОРИИ

Любая теория, пытающаяся объяснить историческое развитие и многообразие видов, неизбежно должна решить две взаимосвязанные фундаментальные проблемы: изменяемости и преемственности видов. Вопрос о моно- или полифилии имеет самое непосредственное отношение ко второй из них.

ОСНОВНЫЕ НАПРАВЛЕНИЯ В РЕШЕНИИ ПРОБЛЕМЫ

В додарвиновское время классификации видов строились на основании их сходства по тем или иным признакам. Степень сходства отображалась в распределении видов по систематическим категориям, имеющим соподчиненный порядок. Графически эти представления выражались разнообразно, но, пожалуй, наиболее часто в виде сетей или иерархических фигур (лестницы, древа, вложенных кругов и т. д.). Большинство натуралистов традиционно полагали, что описываемые ими существа суть продукты творения, а не развития. Такую концепцию можно назвать *афилетической*. Некоторые ученые, вслед за К. Линнеем, придерживаясь в целом этой позиции, признавали возможность возникновения видов за счет гибридизации, положив, таким образом, начало концепции *гибридогенной* полифилии. Другие натуралисты в той или иной степени признавали историческую преемственность видов (*филетизм*) и представляли взаимоотношения между группами организмов в древовидной форме.

Благодаря Ч. Дарвину (1859) систематика наполнилась генеалогическим содержанием. Принципы естественного отбора и дивергенции четко объяснили происхождение видов и надвидовых группировок. Принцип дивергенции логически неизбежно приводит к признанию происхождения любой таксономической группы только от одного предка. Из текста «Происхождения видов» (например, главы IV, XI, XIV) видно, что таким предком Дарвин считает именно вид, а не пару особей, как это иногда полагают. «...в большинстве случаев, именно у всех тех организмов, которые обыкновенно соединяются для каждого рождения или скрещиваются время от времени, особи одного вида, живущие в одной области, останутся почти однообразными благодаря скрещиванию; вследствие этого многие особи должны претерпевать одновременные изменения, и сумма изменений на каждой стадии не определяется происхождением от единственного родителя. Поясняю свою мысль на примере: наша английская скаковая лошадь отличается от всех других пород лошадей, но своими отличительными особенностями и превосходством она обязана не происхождению от одной пары, а постоянному отбору и тренированию многих особей каждого поколения» (1939, с. 569). Такой взгляд на происхождение таксонов можно назвать концепцией *классической монофилии*. В то же время Дарвин допускал возможность возникновения форм даже от одной особи для организмов с бесполым размножением. Дарвин не исключал также возможности и полифилии. «Я полагаю, что животные происходят самое большое от четырех или пяти родоначальных форм, а растения — от такого же или еще меньшего числа» (там же, с. 662).

Теория естественного отбора расколола натуралистов на два лагеря и в вопросе о моно- и полифилии. Сторонники Дарвина были, как правило, строгими «монофилистами», хотя в ряде случаев и не отрицали полифилии. Например, Э. Геккель, автор терминов «монофилия» и «полифилия», считал, что вопрос о моно- или полифилетическом образовании всего органического мира не имеет принципиального значения, так как первичные существа (монеры) состояли из простой, бесструктурной и аморфной массы, отличаясь незначительно только химически (Haeckel, 1868, S. 321—324). Для всех дифференцированных и более высокоразвитых групп растений и животных следует признать несомненным монофилетическое происхождение. Однако очень возможно, что для многих низкоорганизованных групп этих царств в будущем будет доказана полифилия (там же, S. 325). Кроме того, источником новых видов может

быть гибридизация (там же, S. 222). Таким образом, Геккель теоретически признавал возможность полифилии, в том числе гибридогенной, но явно придавал ей подчиненное значение; все его схемы филогении были строго монофилетическими. Геккель, как и Дарвин, считал предковой формой какой-либо филогенетической линии вид, а не пару особей. Признание происхождения видов от гермафродита или пары особей (такую концепцию можно назвать *ноевой монофилией*), по его мнению (Haeckel, 1866, S. 351), связано с религиозным мифом творения.

Противники дарвинизма активно выступали против принципов дивергенции и монофилии, придавая главное значение параллельному развитию, конвергенции и полифилии таксономических групп. Наиболее крайние «полифилисты» придерживались примерно следующей схемы эволюции. В период зарождения жизни возникли многочисленные исходные формы, которые в ходе эволюции претерпевали одинаковые параллельные изменения без дивергенции, проходя последовательно одни и те же стадии развития (например, для позвоночных животных — стадии рыб, амфибий, рептилий и т. д.). В конце XIX—начале XX в. такого понимания эволюции, которое можно было бы назвать концепцией *ортополифилии*, или *абсолютного параллелизма*, придерживались многие биологи разных специальностей: эмбриологи (А. Келликер), ботаники (К. Негели), палеонтологи (Э. Дакке, Г. Штейнманн), генетики (Я. Лотси) и др.[1] В качестве основной причины развития они считали «стремление к усовершенствованию», которое сочеталось с признанием внезапного скачкообразного образования новых форм или прямого влияния внешней среды.

Начиная с конца XIX в. широкое распространение получила идея о полифилетическом происхождении родов и семейств. «Большая часть... богатых видами родов обнаруживают развитие в виде параллельных ветвей и... заслуживают названия *полифилетических родов*.[2] ...все или почти все рода ископаемых животных, когда они будут изучены тщательным образом... окажутся в большей или меньшей степени полифилетическими» (Депере, 1921, с. 125).

Экспериментальное изучение явлений наследственности и изменчивости привело к созданию в начале XX в. ряда новых эволюционных теорий и косвенно должно было затронуть рассматриваемую нами проблему. Признание скачкообразных наследуемых изменений в качестве главного фактора видообразования означало в сущности иное толкование «ноевой» монофилии, признание же гибридизации — гибридогенной полифилии. Слабым местом этих теорий были организмоцентрический подход и сужение понятия вида до единичных крупных мутаций или чистых линий.

РАЗВИТИЕ ПРОБЛЕМЫ МОНО- И ПОЛИФИЛИИ В ДОРЕВОЛЮЦИОННОЙ РОССИИ

Отечественные исследователи также по-разному решали проблему моно- и полифилии. Активная пропаганда дарвинизма К. А. Тимирязевым, работы А. О. и В. О. Ковалевских и других убежденных дарвинистов были важным вкладом в развитие идеи монофилетического происхождения групп самого разного таксономического ранга, хотя сами авторы часто специально на этом вопросе не останавливались. Вместе

[1] Обзор подобных идей см.: Ю. А. Филипченко (1923), А. Н. Северцов (1939), Давиташвили, 1940; К. М. Завадский (1973).

[2] Здесь и далее курсив или разрядка принадлежат автору цитируемой работы.

с тем, например, А. Ф Миддендорф (1869) и И. Ф. Шмальгаузен (1874, с. 113) полагали, что в некоторых случаях виды могут образовываться путем гибридизации.

Согласно же Н. Я. Данилевскому (1885, с. 284—291), одному из наиболее известных отечественных антидарвинистов, одновременное существование низших и высших организмов можно объяснить, лишь принимая неоднократное («полигенетическое») зарождение «простейших одноячеистых существ». Если же признавать монофилетическое развитие (по схеме Дарвина) и генеалогическую иерархию групп организмов, то объяснить это можно, только допуская эволюцию без отбора, идущую закономерно, по предустановленному и предопределенному направлению и плану.

Н. А. Холодковский (1888, с. 132—134), критикуя крайние полифилетические взгляды Келликера, указывал, что этот автор неправильно истолковывал основные положения теории Дарвина, что полифилия вполне возможна как «развитие, при котором сходство разноплеменных форм объясняется происхождением их из сходных же, хотя и не вполне одинаковых источников». Так, большинство зоологов принимают, что *Arthropoda* возникли из двух-трех разных источников. Согласно Холодковскому, с развитием наших знаний число полифилетических групп будет увеличиваться и принципу полифилии предстоит сыграть важную роль в эволюционной теории; он не только не подрывает учение Дарвина, а, напротив, укрепляет его на более широких основаниях.

Ботаники А. Н. Бекетов (1896, с. 8—11) и В. М. Арциховский (1912, с. 542—543), а также сравнительный анатом Ю. А. Белоголовый (1911, с. 157) высказывались в пользу полифилетического возникновения первичных организмов, хотя и занимали в целом разные позиции в вопросе о моно- и полифилии. Так, Бекетов считал, что «полифилетические группы не представляют ничего рационального и, собственно говоря, ничего общего с настоящими родами, в эволюционном смысле, не представляют. Это указывает только на крайнюю слабость наших знаний» (с. 13). С точки зрения Белоголового и Арциховского, параллельное развитие первичных существ объясняет сходство групп организмов, и, таким образом, монофилетичность совершенно невероятна. К представлениям о полифилетическом образовании систематических единиц и сетчатом строении органического мира приходит палеонтолог Д. Н. Соболев (1914), о чем будет подробнее сказано ниже.

Оригинальная концепция симбиогенеза, выдвигающая «формативный» симбиоз в качестве важного фактора эволюции, была разработана А. С. Фаминцыным и К. С. Мережковским (см. гл. 29). Неизбежным следствием ее является признание полифилетического происхождения крупных таксонов органического мира. Согласно Мережковскому (1910, с. 69—70), растения возникли путем симбиоза не менее чем 7—8 линиями. Учитывая специфику концепции, такое понимание путей образования таксонов можно назвать *симбиогенной полифилией*.

С критикой сторонников полифилии и в защиту дивергентной монофилетической эволюции выступил А. Н. Северцов (1914).

Таким образом, в дореволюционной России, как и за рубежом, были представлены практически все главные варианты трактовки проблемы моно- и полифилии.

В 20-е годы появилось большое количество работ по теории эволюции, затрагивающих данную проблему. Автор концепции номогенеза Л. С. Берг (1922а, 1922б) не был склонен, как он писал, «поддерживать современную эволюционную догму о монофилетическом родословном древе». По его мнению, «первичных форм было очень много, — десятки тысяч, если не более. Эволюция этих форм происходила параллельно, т. е. конвергентно и закономерно: близкие формы проходили через похожие ступени развития... Эмблемой нашей эволюционной теории является не родословное древо, берущее начало из единого корня, а, скажем, ржаное поле, где из множества семян закономерно и конвергентно получается масса форм» (1922а, с. 92). Принципу полифилии, основанному на параллельном и конвергентном развитии, как антиподу принципа монофилии, вытекающего из дивергенции видов, Берг придавал очень большое значение. «Но полифилетизм не соединим с принципом отбора, ибо исключает случайность в появлении признаков... чем больше мы углубляемся в изучение мира организмов, тем более убеждаемся, что полифилетизм есть не исключение, а правило» (1922б, с. 75). Приведя множество фактов обнаружения полифилетического характера той или иной группы, этот автор отмечал: «Вообще, строгое проведение монофилетического принципа должно привести к абсурду. В самом деле, тогда необходимо было бы признать, что все млекопитающие (или даже всё позвоночные) или все покрытосеменные произошли от одной особи. Ибо если они берут начало от многих особей, то в этом случае развитием будет руководить не гомология, а аналогия или конвергенция. Но совершенно немыслимо себе представить, чтобы, например, все позвоночные получились от одной пары» (там же, с. 233). Отсутствие переходов между формами также связано не с вымиранием переходных форм, как полагал Дарвин, а с полифилетизмом; «в этом случае, следовательно, связующих звеньев с самого начала не было» (с. 238). В пользу полифилии свидетельствуют также факты образования внутривидовых форм в разных местах ареала, т. е. политопное образование (с. 238—242). «Полифилетизм характерен не только для высших групп, но и для низших таксономических единиц» (с. 246). Но вместе с тем Берг писал: «Кроме того, мелкие таксономические единицы (роды, виды, подвиды) получали начало также и путем расхождения, дивергентно. Таким образом, наша точка зрения есть нечто среднее между монофилетизмом, к которому склоняется Дарвин, и тем абсолютным полифилетизмом, какой сначала признавал Линней, а вслед за ним защищает Лотси» (1922б, с. 245). Как же шло полифилетическое развитие организмов? На основе закономерностей, захватывающих громадные массы особей, на обширной территории, скачками, мутационно (с. 280—281) «вся эволюция идет именно по типу ортогенеза» (с. 87).

Теория номогенеза встретила справедливую резкую критику со стороны многих дарвинистов (Иванцов, 1923; Козо-Полянский, 1923; Теория номогенеза, 1928, и др.). Берг ошибочно понимал монофилию только как происхождение от пары особей (ноева монофилия), а не в виде классической монофилии. Сходство организмов, по Бергу, вторично, а различия первичны. Однако чем вызвано существование глубоких различий уже в период появления первичных форм, остается необъясненным.

Признание господства конвергенции над дивергенцией, считали Н. А. Иванцов (1923, с. 75) и И. И. Шмальгаузен (1939, с. 107), означало бы постепенное сужение разнообразия в ходе эволюции как отдель-

ных таксономических групп (что имело место в ряде случаев), так и всего органического мира. Однако такой вывод не подтверждается данными палеонтологии. Обнаружение полифилетической природы тех или иных таксономических групп говорит лишь о несовершенстве прежних и накоплении новых знаний.

Несмотря на обилие фактов, проблема моно- и полифилии решалась Бергом в известной мере умозрительно, так как полифилия отдельных групп не говорит еще о полифилии всего органического мира. Даже Ю. А. Филипченко (1926, с. 226), явно сочувствующий автогенетическим концепциям, признавал, что номогенез Берга, «...особенно его идеи о полифилетизме и конвергентном развитии едва ли особенно убедительны». Сам Берг (1922б, с. 238), допуская множественность корней для отдельных групп растительного и животного царства, «всецело» поддерживал *«необходимость дробления рода до того предела, когда все гетерогенные виды будут из него удалены»* (курсив мой, — *Л. Б.*) (там же, с. 234). Но «раскассирование» сборных полифилетических групп на монофилетические — обычный прием систематиков-монофилистов.

Концепция конвергентного полифилетического развития вызвала сочувствие со стороны ряда отечественных биологов. Так, например, ботаник Н. М. Гайдуков (1925, с. 75) полагал, что будущие филогенетические схемы будут полифилетичными. Е. С. Смирнов, Ю. М. Вермель и Б. С. Кузин (1924, с. 172—180, 196) представляли эволюцию групп как полифилию на базе параллелизмов. Энтомолог Смирнов (1923, с. 359) прямо заявил: «Окончательное укрепление эволюционизма, последовавшее в результате появления „Происхождения видов" Дарвина, оказало вредное, как нам кажется, влияние на нормальный ход развития систематики. — Но еще гораздо худшие последствия повлекло за собой общее признание монофилетической гипотезы Дарвина».

Близкие к номогенезу идеи развил палеонтолог Соболев (1914, 1924, 1927а), согласно которому группы организмов полифилетичны благодаря направленной параллельной или конвергентной эволюции, а также благодаря резким скачкообразным изменениям, приводящим к появлению одинаковых форм в разных таксономических группах. Кроме того, каждый организм благодаря скрещиванию являет собою комбинацию разных признаков, поэтому говорить о монофилетическом происхождении комбинаций нельзя, кроме случаев бесполого или партеногенетического размножения. Нельзя сказать и о полифилетическом происхождении комбинаций, «поскольку под этим разумеется состав какой-либо систематической единицы из параллельно развивающихся и не смешивающихся ветвей. *Комбинации образуются полианастамозно.* При многократно повторяющемся скрещивании комбинаций одного поколения между собой и с комбинациями — предками и потомками — получается весьма сложная сеть переплетающихся родственных связей. Таким образом, мы приходим к представлению о сетчатом строении органического мира, поскольку последний состоит из комбинаций» (Соболев, 1924, с. 42). В целом взгляды Соболева можно охарактеризовать как сочетание ортополифилии, конвергентной и гибридогенной полифилии. В отношении первых двух они практически такие же, как у Берга. Чисто умозрительный перенос наследования признаков при скрещивании особей на их филогению, что является следствием организмоцентрического подхода, привел к ошибочным представлениям о сетчатом характере надвидовой эволюции.

Вермель (1931, с. 19—20) различал четыре варианта понятия моно- и полифилии в зависимости от таксономического ранга предковой группы. Полифилией (или монофилией) «из равных категорий» он назы-

вал происхождение какой-либо группы от нескольких (или соответственно одной) предковых групп *такого же ранга*. Полифилия (или монофилия) «из низших категорий» характеризует группу, образующуюся из нескольких (или соответственно одной) предковых групп *более низкого ранга*. Этот автор считал, что наиболее возможна «монофилия из равных категорий при полифилии из низших». Например, род А происходит от одного рода Б, но от многих его видов.

Для ряда ученых сильным стимулом к признанию полифилетической эволюции послужили очень популярные в то время представления о параллельной эволюции, в частности закон гомологических рядов Н. И. Вавилова (1920), а также отказ от филогенетического подхода в систематике. Из сопоставления признаков в форме сводных таблиц-решеток и анализа встречаемости их комбинаций у различных представителей какой-либо таксономической группы (прием, в общем-то, очень удобный для выявления рядов изменчивости или составления диагностических ключей) делались ошибочные заключения о полной независимости эволюции отдельных признаков, о периодичности эволюции, о комбинативном характере системы и, следовательно, полифилетическом образовании таксонов. Для такого рода работ характерны отрыв истории признака от истории всего организма, стремление построить систему по сходству, а не родству организмов, признание равноценности признаков (см., например: Любищев, 1923; Смирнов, 1923; Соболев, 1924; Фредерикс, 1926; Вермель, 1931). Однако сами по себе комбинативные ряды признаков никак не противоречат иерархической (генеалогической) системе (Еленкин, 1930; Шмальгаузен, 1946).

С оригинальной гипотезой полифилетического возникновения первичных существ выступил В. И. Вернадский (1931). Согласно его точке зрения, живое вещество биосферы выполняет девять принципиально важных биогеохимических функций (газовая, кислородная, окислительная, кальциевая, восстановительная, концентрационная и т. д.), которые должны были существовать в биосфере изначально и из-за своей сложности и разнообразия не могут быть уделом какой-нибудь одной видовой формы. Поэтому с самого начала живое вещество биосферы должно было быть представлено не совокупностью особей одного вида, «а совокупностью многих видов, морфологически принадлежащих к разным резко разделенным классам организмов, или же гипотетической, особой, отличной от видов, неизвестной нам формой живого вещества» (1931, с. 647—648).

ПРОБЛЕМА МОНО- И ПОЛИФИЛИИ В ТРУДАХ А. Н. СЕВЕРЦОВА И И. И. ШМАЛЬГАУЗЕНА

Высказывания ряда ученых, как отечественных, так и зарубежных, признающих полифилию подчас в ее крайнем истолковании (ортополифилия), не могли не встретить возражений дарвинистов, сторонников классической монофилии. Некоторые важные в этом отношении работы уже были упомянуты при анализе учения Берга. Большое число их было опубликовано в 30-е годы, особенно в связи с празднованием 80-летия выхода в свет «Происхождения видов» Дарвина (например: Козо-Полянский, 1932; В. Полянский, 1936, 1938, 1939; Зенкевич, 1939; Парамонов, 1939, и др.). Особое место занимает защита дарвиновского принципа монофилии в трудах Северцова и Шмальгаузена.

Впервые подробно на проблеме моно- и полифилии в связи с принципами дивергентной, конвергентной и параллельной эволюции Северцов остановился еще до революции (1914, с. 80—91, 147). Указав на крайнее

понимание полифилии (в виде концепции ортополифилии) и монофилии (сведение всех групп многоклеточных животных к одному предковому виду одноклеточных), он отметил, что большинство исследователей занимает «промежуточное положение», принимая полифилию крупных и монофилию и дивергенцию мелких таксонов. Сам Северцов считал, что «при возможно беспристрастной оценке современного состояния фактических данных по этим вопросам мы должны признать дивергенцию как первичный фактор эволюционного процесса, т. е., другими словами, склониться в пользу монофилетической гипотезы» (там же, с. 81).

В монографии 1939 г. Северцов посвятил теории монофилии специальную главу. Критикуя полифилию, он (1939, с. 111—116) различал два ее варианта: полифилию «в собственном смысле этого слова», которая целиком исключает принцип дивергенции, и ее компромиссную форму. Строго логически защищать можно лишь полифилию «в чистом виде», однако эта позиция не подтверждается фактами, имеет спекулятивный характер и приводит к фантастическим выводам (например, согласно Штейнманну, летучие мыши произошли от птерозавров, дельфины — от ихтиозавров). В ряде случаев к утверждению о чистой полифилии приходят на основании изучения эволюции какого-либо одного органа (например, Соболев) — метод доказательств, недопустимый для сравнительного морфолога. Компромиссная точка зрения на полифилию, признающая частично параллельную и частично дивергентную эволюцию, внутренне противоречива, так как непонятно, почему дивергенция существует лишь в определенные фазы эволюции и почему она не может идти вплоть до образования таких высоких систематических групп, как классы и типы (там же, с. 112). В ряде случаев вместо предполагаемой полифилии групп имеет место лишь конвергентное монофилетическое развитие (там же, с. 111). Переходя к обоснованию монофилетической теории, Северцов (там же, с. 116—117) выступал против «ультрамонофилии», признающей в качестве предков лишь пару особей, и защищал принцип классической монофилии. Доказывая дивергентный характер эволюции, Северцов (1939, с. 117) в то же время отмечал, оставаясь объективным: «...сближаются ли они (филогенетические линии, — *Л. Б.*) между собой настолько, что мы действительно можем говорить об одном первичном прародительском виде, — об этом в точности мы еще не знаем ничего», однако вся совокупность данных говорит в пользу дивергентной монофилетической эволюции.

Шмальгаузен (1938, с. 3) решительно подчеркнул, что «эволюируют не отдельные признаки, а целые организмы», и в этой связи подверг резкой критике антидарвиновское понимание макроэволюции (1939), свойственное многим сторонникам принципа полифилии. По его мнению (1935, с. 849, 1946а, с. 445), полифилия есть лишь выражение несовершенства классификации организмов. В случае полифилетического характера какой-либо группы за счет конвергенции ее надо признать искусственной и разбить на монофилетические группировки. Признание полифилии как результата параллельного развития, по мнению Шмальгаузена, не оправдано, так как параллелизмы отражают близкое родство организмов и осуществляются после некоторой начальной дивергенции. Следовательно, они подтверждают монофилию, если только не понимать ее узко, так как параллельные пучки всегда происходят все же от одного какого-то родоначального вида. Шмальгаузен (1935, 1946а) отверг идею возникновения новых видов от одной или немногих особей. В процессе эволюции преобразовываются и дифференцируются всегда целые популяции скрещивающихся между собой особей, поэтому родство этих особей имеет сетчатый характер. Однако о сетчатом родстве можно говорить

лишь до тех пор, пока продолжаются скрещивания, т. е. только внутри вида, а не за его пределами. В этой трактовке монофилии ясно видно различие между популяционным и организмоцентрическим (ср. взгляды Соболева) подходами.

Работы Северцова и Шмальгаузена несомненно имели принципиальное значение для утверждения дарвиновского понимания монофилетической эволюции. Очень важной была не только критика непосредственно самого принципа полифилии, но также и концепции «ноевой» монофилии, которую приписывали дарвинистам сторонники полифилетической эволюции. Вместе с тем следует отметить, что проблема соотношения монофилии и параллельной эволюции не получила однозначного разрешения. В этой связи можно указать на критику Шмальгаузеном (1964) гипотезы о происхождении наземных позвоночных от двух групп кистеперых рыб, являющейся, по его мнению, полифилетической. Однако, исходя из его теоретических представлений, даже эту гипотезу можно было бы считать монофилетической, так как в конечном счете обе группы кистеперых происходят от одного общего предка (Татаринов, 1976а).

О МОНОФИЛИИ В ПОНИМАНИИ В. Л. КОМАРОВА

Развитие дарвинизма в 30—40-х годах привело к явной непопулярности концепции полифилии среди отечественных эволюционистов. В то же время среди сторонников принципа монофилии можно обнаружить довольно различные его толкования. В этом плане необходимо особо отметить взгляды известного ботаника-систематика Комарова (1940), склонного к типологическому пониманию концепции вида и «доведению» предка до отдельных особей. Полемизируя с Вавиловым, он писал: «...вид есть не система, а обособленный в порядке эволюции отдельный организм» (там же, с. 204). Настойчивым рефреном в последней главе книги звучит фраза «вид — это совокупность поколений, происходящих от общего предка», под которым явно подразумевается особь (см.: 1940, с. 116, 197, 209 и т. д.). По-видимому, среди крупных отечественных дарвинистов только Комаров признавал «ноеву» монофилию (правда, в смешанной с классической форме), что тем более удивительно, так как в своих прежних работах он понимал видообразование как процесс изменения всех особей данной местности (см.: Завадский, 1968, с. 92; Скворцов, 1972). Этот известный ученый ясно высказался против полифилетического происхождения таксонов (Комаров, 1940, с. 190—191), но признавал реальное существование гибридных видов (с. 124—125).

КОНЦЕПЦИЯ «ПОЛИТОПНОЙ МОНОФИЛИИ»

Своеобразное обоснование принципа монофилии предложили некоторые ботаники в период распространения псевдодарвинизма. Отвергая концепции ультрамонофилии (ноевой монофилии) и полифилии и подвергнув критике вульгарное понимание дивергентной эволюции (Ильин, 1953, с. 100) и метафизичность классической теории монофилии (Хохлов, 1950, с. 139), они выдвинули концепцию «политопной монофилии» (Хохлов, 1950; Ильин, 1951а, 1951б, 1953; И. С. Виноградов, 1956), которая была даже принята комиссией Всесоюзного Ботанического общества по филогении растений («Постановление...», 1953, пункт 7). Согласно этой концепции, каждая таксономическая группа возникает от одного предкового таксона такого же или меньшего ранга несколькими независи-

мыми линиями. Для возникновения видов надо, чтобы изменения в среде обитания затронули видовые условия существования. Если изменения затронут родовые условия, то произойдет изменение в родовом комплексе признаков — возникнет новый род. Так как этот комплекс есть у всех видов рода, то каждый вид в отдельности может стать источником нового рода. Подобным образом объяснялось происхождение и более высоких рангов (Виноградов, 1956, с. 295). Согласно Хохлову (1950), таксономический ранг образующейся группы зависит от степени глобальности воздействующих факторов среды: «пантопные» (глобальные) факторы обусловливают развитие признаков классов и типов, региональные — видов, родов, семейств и порядков, а локальные — внутривидовых форм. Так как факторы среды в пределах соответствующей территории действуют на все организмы, то и формирование новых групп может происходить независимыми линиями в разных местах. Следует отметить, что рассмотренная концепция монофилии не получила широкого признания среди биологов. Не поддержал ее и Б. М. Козо-Полянский, работа которого (1940, с. 50) дала толчок к выработке этой концепции (Ильин, 1951б, с. 565).

ПРОБЛЕМА МОНОФИЛИИ, СИМБИОГЕНЕЗ, ГИБРИДИЗАЦИЯ

Помимо традиционного понимания проблемы моно- и полифилии в связи с дивергенцией, параллелизмами и конвергенцией, имеются и два других аспекта, являющихся следствием теорий, признающих симбиоз и гибридизацию в качестве факторов эволюции. Рассмотрению роли симбиоза в эволюции в 20—40-е годы был посвящен ряд работ, авторы которых в отличие от Фаминцына и Мережковского (см. гл. 29) не противопоставляли его дарвиновской теории эволюции. «Теория симбиогенеза представляет как бы новую редакцию дарвинизма и, вероятно, будет иметь право называть себя неодарвинизмом» (Козо-Полянский, 1921, с. 24). Родословное дерево «...выражается не только расхождением линий, но и схождением, слиянием или сращением их: две и т. д. ветви, срастаясь, дают суммарное продолжение, которое в свою очередь может подвергнуться слиянию с иными ветвями и дать новую ветвь высшего порядка и т. д.» (1924, с. 128). Путем формативного симбиоза могут возникать самые различные таксоны, вплоть до типа и даже царства (1921, с. 7, 22). Однако теория симбиогенеза в ее обновленном варианте не встретила широкой поддержки и была подвергнута критике эволюционистами разных направлений (см. гл. 29).

В последнее десятилетие благодаря исследованиям в области изучения клетки вновь оживился интерес к этой теории. Сторонники ее, опираясь на новые данные, объясняют происхождение первичных эукариотных организмов путем последовательного эндосимбиоза. Результатом последнего «акта» симбиотической эволюции явилось образование растительных существ (Margulis, 1970, 1975; Тахтаджян, 1973). Как и у лишайников, рассматриваемых обычно на правах отдела или класса растений, признание симбиогенной организации *Eucaryota* означает полифилетическое происхождение ряда высших таксонов органического мира, так как вследствие симбиоза взаимоотношения между ними принимают характер сложной сети.

Развитие генетики стимулировало интерес к роли гибридизации в эволюции (подробнее см. гл. 6). Благодаря совместным усилиям генетиков, экологов и систематиков в 20—30-х годах ботаники вернулись к более обобщенному, хотя и разному, пониманию вида (новым «лин-

неонам»). Это был принципиально важный шаг для новой оценки гибридизации как фактора видообразования.

Среди многих отечественных исследователей этого вопроса особое место занимал М. Г. Попов (1927, 1940, 1954, 1956. 1963), который на основании морфолого-географического метода анализа таксономических групп «в согласии с точкой зрения Лотси» (1927, с. 274) развивал гипотезу о гибридогенезе как главном пути возникновения новых форм в природе. Отдаленной гибридизацией (даже между представителями разных классов) объяснялось образование не только видов, но и происхождение покрытосеменных растений и целых флор. Система растений приобретала вид сети (1954, с. 879—880). Декларативный характер этой гипотезы критиковался рядом авторов (Синская, 1948; Яценко-Хмелевский, 1955; Стеббинс, 1957).

Более существенными были многочисленные работы, связанные с экспериментальным изучением видообразования у растений (см.: Розанова. 1946; Синская, 1948), в которых четко различались скрещивание между особями в пределах популяций одного вида («микрогибридизация») и межвидовые скрещивания («макрогибридизация») и было доказано, что многие виды действительно имеют гибридный характер, причем очень часто гибридизация связана с полиплоидией, а также различными формами апомиксиса. Многие аллополиплоидные формы были «синтезированы» в лаборатории (Розанова, 1946).

Успешное применение генетических методов в систематике в последние десятилетия позволило оценить масштаб гибридизации в эволюции. Если недавно ей отводили явно несущественную роль (см., например: Тахтаджян, 1947), то сейчас четко установлено важное значение этого фактора в видообразовании у растений. Среди высших растений это один из обычнейших путей возникновения видов. Поэтому филогения многих, если не большинства, групп высших растений имеет скорее вид сетки, а не древа (Grant, 1971). Хорошим примером биологического прогресса группы в результате гибридогенного видообразования являются злаки трибы *Triticeae* (Цвелев, 1975а). Эти исследования позволили сделать вывод о том, что гибридогенез — очень существенный (хотя и подчиненный) реальный путь эволюции растений на уровне видов и родов. Тем самым была доказана и реальность гибридогенной полифилии. Сетевидный характер имеют также эволюционные взаимоотношения бактерий. Благодаря обмену генетическим материалом между разными, иногда таксономически отдаленными родами признаки могут как бы «кочевать» по системе (Jones, Sneath, 1970; Заварзин, 1974; Sneath, 1975).

Реальность гибридогенной полифилии признается как зарубежными, так и отечественными авторами (см., например: Тимофеев-Ресовский, Воронцов, Яблоков, 1969), но не всеми. Так, согласно А. Г. Шарову (1971, с. 671), при возникновении гибридных видов «нет независимого возникновения таксона и, следовательно, нет полифилии», поскольку «в случае полифилии предполагается независимое возникновение одних и тех же таксонов без какого-либо обмена между ними генетической информацией». Е. И. Лукин (1975, с. 18) считает гибридные виды монофилетическими, так как «если формально подходить к определению монофилии, новая группа происходит как бы из двух „корней“, но сама-то группа возникает только один раз».

На наш взгляд, понимание полифилии у двух последних авторов несколько односторонне и не совсем соответствует первоначальному смыслу терминов. Если изобразить графически родственные взаимоотношения в пределах какого-либо богатого гибридогенными видами комплекса, то мы

получим многоячеистую сеть, и поэтому было бы нелогично считать сетчатую эволюцию монофилетической. Некоторое пренебрежение к гибридогенной полифилии со стороны эволюционистов-зоологов связано, вероятно, с редкостью ее среди животных, хотя сейчас она доказана даже для позвоночных (Боркин, Даревский, 1980), а стремление включить ее в монофилию объясняется увлеченностью в борьбе против полифилетических концепций.

ДИСКУССИИ ВОКРУГ КЛАССИЧЕСКОЙ И «ШИРОКОЙ» МОНОФИЛИИ (МИКРОПОЛИФИЛИИ)

Большинство отечественных эволюционистов придерживались и придерживаются классической монофилии (Парамонов, 1945; Тахтаджян, 1947, 1961; Давиташвили, 1959; Лукин, 1968, 1975; Толмачев, 1968; Юдин, 1970; Пономаренко, Расницын, 1971; Шаров, 1971; Скарлато, Старобогатов, 1974; Заренков, 1976, и многие другие), полагая, что таксономические группы, не имеющие монофилетического происхождения, должны быть упразднены. Такую же позицию занимают и многие зарубежные ученые, например последователи так называемой филогенетической систематики, разработанной В. Хеннигом (Hennig, 1950, 1965, 1966), и эволюционисты других направлений (например, Remane, 1956; Ax, 1964; Ashlock, 1971, 1972, и др.).

Лишь немногие эволюционисты пытаются в наше время критиковать принцип классической монофилии, противопоставляя ему полифилию, параллельную и конвергентную эволюцию, как это сделал в серии статей А. А. Любищев (1968, 1971, 1973). Отрицая монофилию как неотъемлемую часть селекционизма, этот автор (1968, с. 14) предлагает различать пять вариантов «конвергенции»: 1) габитуальная или 2) далеко идущие конвергенции, объясняющие поверхностное или соответственно глубокое, вплоть до анатомических деталей, сходство; 3) «образование как бы естественной группы»; 4) образование «синтетических видов» путем скрещивания или 5) «синтетических таксонов» путем симбиоза. Однако гибридизация и симбиогенез в качестве факторов эволюции признаются многими селекционистами. Широкое распространение конвергенций и параллелизмов также никто сейчас не отрицает, но этим явлениям придается вторичный характер, так как им всегда предшествует дивергенция, что отмечает, например, П. Г. Светлов (1962), явно сочувствующий идеям Любищева. Критика со стороны Любищева носит необъективный характер. В то же время он справедливо указывает на противоречия в понимании монофилии среди современных дарвинистов. В целом же рассматриваемые работы Любищева представляют собой модифицированное, расширенное изложение его воззрений 20-х годов, близких к концепции номогенеза Берга.

В последние два десятилетия благодаря успехам в области изучения филогенеза позвоночных вновь оживилось обсуждение вопроса о моно- и полифилии в связи с параллелизмами. Многие палеонтологи и зоологи выступили с доводами, указывающими на происхождение наземных позвоночных или их отдельных классов (или более мелких таксономических групп) несколькими параллельными линиями (обсуждение проблемы см.: Шмальгаузен, 1959, 1964; Татаринов, 1959, 1970, 1976; Gross, 1964; Воробьева, 1966, 1977). Учитывая принципиальную сложность этой проблемы, Дж. Г. Симпсон (Simpson, 1961, p. 120—125) пришел к выводу о необходимости расширить понятие монофилии, так как строгая (классическая) трактовка неприложима на практике.

В его понимании «монофилия — это происхождение таксона одной или более линиями... от одного непосредственно предкового таксона того же самого или более низкого ранга» (ibid., p. 124). Это определение поддержали В. Герре (Herre, 1964, S. 87), Э. Майр (1971, с. 94—96), а также некоторые советские авторы (Воронцов, 1966, 1967; Тимофеев-Ресовский, Воронцов, Яблоков, 1969; Цвелев, 1973, 1975б; Яблоков, Юсуфов, 1976). Теоретически считая возможной лишь классическую монофилию, на практике А. Ремане (Remane, 1964, S. 47) также советует использовать «широкую» монофилию, или, по выражению Х. Смита, «микрополифилию» (Smith, 1967). Каковы же теоретические основы такого понимания монофилии? Майр пишет: «Это не полифилия, поскольку генотип, делающий возможным эти параллельные эволюционные изменения, восходит к той же самой предковой программе» (1971, с. 15). Созвучно по содержанию и следующее высказывание: «Ясно, что у родственных видов, родов, семейств сохраняются общие, гомологичные гены и целые группы генов и они могут гомологично мутировать. В сходных условиях существования вектор отбора может быть сходным и приведет к сохранению гомологичных мутаций, возникающих у ранее дивергировавших по другим признакам форм. Называть такую группу родственных форм полифилетичной нет оснований» (Тимофеев-Ресовский и др., 1969, с. 238).

Широкое толкование монофилии вызвало довольно сходную негативную оценку у ряда эволюционистов. Так, Любищев пишет: «Тут уже только один шаг до крайних полифилетиков» (1968, с. 18) — и считает, говоря о Симпсоне, что «...наиболее солидные и вдумчивые защитники филогенетической системы делают такие уступки в пользу полифилии, которые заставляют серьезно ставить вопрос о пересмотре постулатов, которые связаны с монофилетическим пониманием системы» (там же, с. 19). Сторонники «широкой» монофилии критиковались за уступку сугубо практической систематике (Лукин, 1975), за отступление от дарвиновского понимания (Шаров, 1971). А. Г. Пономаренко и А. П. Расницын подчеркивали: «Легко заметить, что широкая монофилия отличается от полифилии только количественно, и достаточно изменить ранг одного из таксонов, чтобы монофилетичный таксон превратился в полифилетичный, и притом без всякого изменения наших знаний о свойствах этого таксона и о процессе его возникновения. Еще более важно, что, согласно этой концепции, монофилия и, следовательно, само право на существование таксона определяется не только его свойствами, но и свойствами (рангом) другого таксона, его предка... Таким образом, широкая монофилия оказывается по существу просто стыдливой полифилией, ширмой, прикрывающей чисто фенетический подход к систематике» (1971, с. 9).

Серьезные доводы против расширенного понимания монофилии выдвинул Л. П. Татаринов (1970, 1976, 1977). «При таком определении, — пишет он, — любую спорную в отношении происхождения группу позвоночных, например, можно считать монофилетической» (1977, с. 684). И далее: «Уже это говорит о непродуманности подобного расширения понятия „монофилия“» (там же). Ранг, который придается тому или иному таксону, в известной мере зависит от мнения исследователя. Так, происхождение амфибий от разных групп кистеперых рыб будет монофилетическим, если последних всех относить к надотряду (или подклассу), или полифилетическим, если этим группам придавать ранг классов. «Применение симпсоновых критериев монофилии может вести к парадоксальным или даже бессмысленным результатам, если учесть, что, даже придерживаясь одного варианта классификации, мы можем один и тот же филогенетический переход рассматривать как осуществ-

лявшийся на различном систематическом уровне». Например, в случае наземных позвоночных, принимая взгляды Ярвика, можно говорить одновременно и о монофилии надкласса тетрапод, и о полифилии класса амфибий (Татаринов, 1976, с. 204; 1977, с. 684). С другой стороны, Татаринов, придерживаясь классического понимания монофилии в интерпретации В. Хеннига (Hennig, 1950, 1966), полагает, что это единственно возможное строгое определение монофилии неприложимо в полной мере к высшим таксонам уже потому, что такие таксоны не имеют на видовом уровне четких границ. С концепцией строгой монофилии гармонировала бы скорее скачкообразная эволюция с внезапным появлением таксонов всех рангов. В реальной же эволюции переходная зона между классами (или другими таксонами высокого ранга) заполняется множеством разнообразно дивергирующих форм, и четкое распределение их между двумя классами невозможно. Вряд ли удастся доказать в обозримом будущем, что демаркационную линию между классами пересек один-единственный вид, как этого требует концепция строгой монофилии. Поэтому в настоящее время серьезный научный интерес по отношению к таксонам высокого ранга имеет не проблема их строгой монофилии или параллельной полифилии,[1] а вопрос о роли параллелизмов в формировании таксонов (Татаринов, 1976, 1977).

При историческом анализе проблемы видно, что определение «широкой» монофилии во многом напоминает воззрения некоторых более ранних эволюционистов, в том числе антидарвиновского направления [см., например, выступление А. Хандлирша по докладу О. Абеля (Abel, 1909, S. 252) или Й. Пиа (Pia, 1921, S. 147)] на формирование какого-либо рода параллельными линиями от разных видов предкового рода. Интересно отметить, что даже Геккель, обычно считающийся наиболее ревностным монофилистом, при обсуждении происхождения человеческих рас от разных видов обезьян писал, что в узком смысле это — полифилия, но в «широком смысле» речь идет о монофилии, так как сами обезьяны происходят от общего корня (Haeckel, 1868, S. 511). Любопытно также, что «широкая монофилия» в формальной части совпадает с концепциями «политопной монофилии» (S. 413), «монофилией из разных категорий при полифилии из низших» (S. 411). В неявной форме она вытекает из воззрений Шмальгаузена (1935, 1946) на параллельную монофилию (Татаринов, 1976а) и Синской (1948, с. 447—448). Таким образом, расширенное толкование монофилии имеет давнюю историю и свойственно не только сторонникам Симпсона—Майра, приверженцам синтетической теории эволюции.

Анализ истории проблемы позволяет дать следующую классификацию концепций.

I. Афилетические*[2] — концепции, отрицающие какую-либо историческую преемственность в развитии; авторы подобных идей были, как правило, одновременно и сторонниками постоянства видов.

II. Филетические * — концепции, признающие эволюцию видов. В за-

[1] В некоторых отечественных работах для обозначения поли(моно)филии, возникающей при параллельной эволюции, используется термин «парафилия». Однако, согласно автору этого термина (Hennig, 1965, 1966), парафилетической является группа, построенная только на так называемых плезиоморфных (примитивных для данной группы) признаках. Некоторые авторы оценивают парафилию как особый вариант классической монофилии (см. дискуссию: Ashlock, 1971, 1972; Platnick, 1977). В случае же параллельной эволюции обычно имеют в виду независимое (параллельное) появление сходных новых признаков, а не унаследование примитивных черт от общего предка.

[2] Звездочками помечены термины, предлагаемые автором данной главы.

висимости от количества линий происхождения и «типа» эволюции можно выделить три основных варианта этих концепций.

1. *Монофилия* (Haeckel, 1868) — происхождение таксона от одного предка в результате дивергентной эволюции. В зависимости от уровня предка монофилия трактовалась в двух аспектах:

а) *новая монофилия** — в качестве предка выступает пара особей или даже только одна самка;

б) *классическая монофилия** — происхождение таксона любого ранга только от одного непосредственно предкового вида.

2. *Микрополифилия* (Smith, 1967) — происхождение надвидового таксона одной или несколькими линиями от одного предкового таксона того же самого или более низкого ранга в результате параллельной эволюции; переходная концепция, относимая одними авторами к монофилии, другими — к полифилии.

3. *Полифилия* (Haeckel, 1868) — происхождение таксона от более чем одного предка; сборное понятие, объединяющее четыре варианта:

а) *ортополифилия, или концепция абсолютного параллелизма** — эволюция органического мира множеством параллельных линий, берущих начало от первичных организмов, проходящих одинаковые стадии филогенетического развития;

б) *конвергентная полифилия* (Татаринов, 1976) — образование таксона в результате конвергенции;

в) *гибридогенная полифилия** — происхождение таксона в результате гибридизации;

г) *симбиогенная полифилия** — образование таксона путем симбиоза.

Как мы видели, на протяжении всей своей истории проблема моно- и полифилии постоянно была предметом оживленных дискуссий между сторонниками самых разных эволюционных течений, и в наше время не достигнуто единого понимания этой проблемы. Довольно часто дарвинисты утверждали, что признание полифилии — это проявление или уступка антидарвинизму. Антидарвинисты в свою очередь заявляли, что отход от монофилии — это свидетельство краха дарвинизма. Следует, однако, отметить, что это — явно полемическое преувеличение важности проблемы, так как ключевой характеристикой этих альтернативных направлений эволюционизма является признание или отрицание роли естественного отбора в эволюции. Решение проблемы: моно- или полифилия — непосредственно не связано с признанием естественного отбора главной движущей силой эволюции. Поэтому нет однозначной корреляции между признанием моно- или полифилии и принадлежностью к тому или иному эволюционному лагерю. «Зачатки» полифилетизма можно обнаружить в воззрениях Дарвина и Геккеля. Концепцию строгой монофилии поддерживали не только убежденные дарвинисты, но и их противники, в частности Абель (Abel, 1909, 1929) — известный приверженец «закона биологической инерции». Полифилию признавали не только многие антидарвинисты, но и сторонники дарвинизма, например Холодковский (1888), и практически в виде концепции «широкой монофилии» признают такие крупнейшие представители современной синтетической теории эволюции, как Симпсон и Майр.

Основные положения проблемы были изложены более 100 лет назад, а частично (гибридогенная полифилия) и значительно ранее. С тех пор попеременно доминировали то сторонники монофилии, то сторонники полифилии. Большое значение для преобладания того или иного взгляда имели общее укрепление или ослабление дарвинизма, типологический или популяционный подход, успехи генетики и палеонтологии. Трудно дать количественную оценку развития проблемы, так как к публикации общих

ЛЕВ СЕМЕНОВИЧ БЕРГ
(1876—1950)

работ склонно, как правило, лишь относительно небольшое число теоретизирующих биологов. Кроме того, многие, если их точка зрения была достаточно традиционной, не опубликовывали ее, образуя «молчаливое» большинство. В то же время не многочисленная, но активная оппозиция может вызвать при историческом анализе смещенную в ее пользу количественную оценку. С учетом всех этих «подводных камней», все же, по-видимому, не будет ошибкой утверждение, что большинство отечественных эволюционистов придерживалось и придерживается концепции классической монофилии.

Помимо идейных убеждений (у ортодоксальных антидарвинистов-полифилистов), часть эволюционистов приходила к полифилии из-за некоторых особенностей изучения филогении. Анализ родственных взаимоотношений между таксонами неизбежно производится путем анализа признаков или их комплексов. Увлеченность какими-либо признаками, разная скорость «эволюции» признаков, конвергентное или параллельное развитие их часто приводили к обнаружению полифилии признаков и соответственно тех таксономических групп, которые были логически выделены по этим признакам. Значительные трудности доставляет ретроспективный подход к изучению эволюции. Группа, четко очерченная в современной фауне или флоре, теряет свою таксономическую ясность, границы ее становятся размытыми при накоплении богатого палеонтологического материала по переходным к ней формам. Превосходный

пример этого представляет становление млекопитающих (Татаринов, 1977). Однако все это — методические трудности. Полифилия признаков не означает еще полифилетической эволюции.

При анализе проблемы монофилии необходимо поэтому различать аспекты, связанные с *логикой и методом* исследования эволюции, и собственно *ход* эволюции. Как вытекает из изложенного выше, попытки решения проблемы касались трех уровней: моно- или полифилия в происхождении видов, надвидовых таксонов и всего органического мира (эти уровни отмечает также Л. П. Татаринов, 1976а, с. 203). Решение последнего вопроса пока недоступно. Реальный ход эволюции можно описать, следуя за Дарвином, как процесс расщепления на виды и накопления эволюционных различий между видами, их группами и т. д. Как следствие этих процессов возможна только монофилия, причем, учитывая популяционный характер видообразования, только в классическом ее варианте. Ноева монофилия в принципе может иметь место для клональных видов, однако четкие примеры доказательства происхождения клонального вида от одной предковой особи нам неизвестны. Признание ноевой монофилии для бисексуальных видов в наше время (Ивановский, 1976, с. 25) можно охарактеризовать как «реликтовое» проявление сугубо организмоцентрического подхода. Частью реального природного процесса эволюции является также гибридогенное видообразование (и обмен генетической информацией между видами в разных его проявлениях), иначе говоря, гибридогенная полифилия. Возможно, реальна также симбиогенная полифилия как отражение теоретически вполне допустимого симбиогенеза. Однако этот тип эволюции многими оспаривается (см. гл. 29).

Эти три аспекта моно- или полифилии, являющиеся отражением реальных природных процессов, неравноценны как по своему типу, так и по эволюционному масштабу. Монофилия и гибридогенная полифилия связаны с генетической преемственностью видов, тогда как симбиогенная полифилия отражает скорее «ценотический» аспект. Гибридогенная полифилия распространена на уровне видов и групп видов (родов у бактерий), монофилия — на уровне видов и надвидовых таксонов, вплоть до самого высокого ранга, симбиогенная полифилия предполагается для таксонов на уровне царств или надцарств (растения, *Eucaryota*) или класса-отдела (лишайники). Все остальные типы полифилии, включая микрополифилию, являются сугубо *логическими понятиями*, связанными с ошибочными теориями (ортополифилия), с недостаточным эволюционным анализом группы и признаков (конвергентная полифилия) или с принципиальными трудностями сегодняшней систематики (невозможность с помощью формальной логики систематики описать динамику исторического развития организмов — подробнее см.: Скарлато, Старобогатов, 1974; Татаринов, 1976а, 1977).

ГЛАВА 29. ПРОБЛЕМА СИМБИОГЕНЕЗА. ОСНОВНЫЕ ЭТАПЫ РАЗРАБОТКИ ПРОБЛЕМЫ

Наиболее очевидным признаком прогрессивной эволюции органического мира является общее повышение сложности строения и функций организмов в филогенезе. Изучение этого феномена, особенно обсуждение причин, его вызывающих, занимает значительное место в истории эволюционного учения (см. подробнее гл. 23).

В современном дарвинизме хорошо обосновано представление, что все черты и признаки организма, в том числе и наиболее общие, составляющие фундамент плана строения того или иного типа, являются приспособительными в своей основе и возникли путем селективного накопления множества мелких наследственных различий. Длительный кумулятивный процесс таких изменений приводит к дифференциации, к расчленению ранее единой системы, части которой в дальнейшем все более обособляются друг от друга, давая начало новым системам органов и тканей.

Вместе с тем ряд хорошо изученных фактов свидетельствует о том, что возможен и другой способ усложнения организации индивида. Он осуществляется через объединение организмов-симбионтов путем нарастающей в процессе эволюции интеграции (связи) между ними. Этот процесс при отборе на усиление полезной для особей связи между компонентами и целостности всей системы может привести в некоторых случаях к столь тесному объединению симбионтов, что возникает новый сложный комплексный организм или сложный комплексный орган.

В процессе эволюции степень связи между симбиотирующими организмами может изменяться. В эволюции множества экосистем эти изменения происходят все время на биоценотическом уровне. В отдельных случаях эволюционные преобразования симбиотических связей заходят столь далеко и интеграция становится такой глубокой, что биоценотические отношения могут перерасти в физиологические, а компоненты становятся частями (тканями, органами) нового комплексного индивида. Эволюционное изменение биоценотических отношений, в результате которого на базе компонентов симбиоза возникает новый более сложный организм или симбиоорган, составляет сущность процесса симбиогенеза и характеризует эволюционную роль симбиоза (Хахина, 1979).

История проблемы симбиогенеза включает четыре основных этапа. Первый этап охватывал время с конца 60-х годов XIX в. до 1905—1907 гг. Этот период характеризовался многолетними экспериментальными работами по симбиозу и основанными на них эволюционно-теоретическими представлениями А. С. Фаминцына, а также работами К. С. Мережковского, в которых была подготовлена база для формирования гипотезы симбиогенеза. Второй этап (с 1905—1907 гг. до начала 20-х годов) был связан с разработкой фактической и логической аргументации в пользу гипотезы симбиогенеза, более полной разработкой самой гипотезы и первой систематической ее критикой со стороны А. А. Еленкина. Главной особенностью первых двух этапов было то, что симбиоз рассматривался как фактор эволюции, дополняющий факторы, открытые Ч. Дарвином, и позволяющий с новой стороны подойти к объяснению усложнения организмов в прогрессивной эволюции. Основным содержанием третьего этапа истории проблемы (начало 20-х—конец 30-х годов XX в.) было соединение учения о симбиогенезе с дарвинизмом: принцип естественного отбора был положен в основу представления об эволюции путем симбиоза (работы Б. М. Козо-Полянского). В эти же годы в разных областях ботаники были критически рассмотрены отдельные стороны проблемы симбиогенеза и заложены главные направления ее дальнейшего исследования. Следующие два десятилетия (40—50-е годы) отмечены паузой в разработке проблемы. Начало четвертого, современного, этапа датируется 60-ми годами, когда была предпринята попытка на основе нового фактического материала и с позиции современной теории эволюции пересмотреть значение симбиогенеза.

Учитывая большое значение для обоснования идеи симбиогенеза работ отечественных ботаников Фаминцына (1835—1918) и Мережковского (1855—1921), деятельность которых захватывает как дореволю-

ционный период, так и первые годы Советской власти, мы сочли необходимым более подробно рассмотреть их взгляды на эволюционную роль симбиоза, несколько нарушая при этом хронологические рамки, которые охватываются данной монографией.

ЗАРОЖДЕНИЕ КОНЦЕПЦИИ ОБ ЭВОЛЮЦИОННОМ ЗНАЧЕНИИ СИМБИОЗА

Наиболее полно концепция Фаминцына об эволюционном значении симбиоза была изложена в статье «О роли симбиоза в эволюции организмов» (1907а). В ней утверждалось, что усложнение организации и функций организмов в процессе эволюции может осуществляться не только путем дифференциации исходной, более простой формы, но и на основе «симбиотического соединения самостоятельных организмов в жизненную единицу высшего порядка» (Фаминцын, 1907б, с. 143). Это суждение базировалось на многолетних экспериментальных работах по доказательству роли симбиоза в эволюционном процессе. Они проводились в нескольких направлениях и включали исследования по образованию зооспор у лишайников (статьи 1867—1918 гг.), изучение симбиоза одноклеточных зеленых и желтых водорослей с некоторыми видами беспозвоночных животных (Фаминцын, 1889, 1891), наблюдения за поведением пластид в семенах и проростках подсолнечника (1893), выделение хлоропластов из растительной клетки и попытки культивирования их на искусственных средах (1907а, 1912а, 1912б). Все экспериментальные работы по анализу явления симбиоза, несмотря на разнообразие объектов, методик и способов постановки опытов, были проведены для того, чтобы осуществить «непосредственные наблюдения», или, как мы бы сейчас сказали, экспериментально моделировать процесс образования сложного организма из более простых и разных по происхождению форм.

Важнейшее значение для фактического обоснования эволюционной роли симбиоза имели результаты экспериментальных исследований природы зеленых клеток (гонидий) лишайников, выполненные им совместно с О. В. Баранецким в 1867 г. Авторами было установлено, что гонидии наиболее распространенных лишайников *Physcia, Evernia, Cladonia* способны к длительной культуре вне слоевища лишайника и что они, подобно водорослям и грибам, могут образовывать зооспоры. Способность выделенных гонидий не только к длительному существованию, но и к размножению с помощью зооспор свидетельствовала о том, что зеленые клетки лишайников тождественны одноклеточным свободноживущим водорослям и что лишайник, следовательно, есть комплексный организм, где тесное объединение (симбиоз) гриба и водорослей привело, по сути дела, к возникновению нового организма. Обобщая результаты исследований по лишайникам, Фаминцын приходит к заключению, что эта группа растений есть «первый доступный строжайшей проверке факт построения сложного организма из более простых... первое фактическое свидетельство возможности непосредственного наблюдения синтеза органических форм» (1907а, с. 3).

Установление факта комплексной природы лишайников, выявление симбиотической водорослевой природы желтых и зеленых включений беспозвоночных наряду с данными, свидетельствующими о цитологической непрерывности хлоропластов в онтогенезе растения и их физиологической самостоятельности, имели, по мысли Фаминцына, большое эволюционное значение. Прежде всего они давали прямое, основанное на непосредственном наблюдении, доказательство эволюционного развития,

без которого, учение Дарвина оказывалось «лишь превосходной гипотезой» (1907а, с. 1). Кроме того, эти данные позволяли обнаружить особый фактор эволюционного преобразования организмов в направлении их усложнения — фактор симбиоза.

Идея о роли симбиоза как фактора эволюции нашла свое отражение в попытке Фаминцына сформулировать представление о клетке как «симбиотическом комплексе». Растительная клетка есть продукт эволюционно сложившегося симбиоза двух простых организмов: «зеленого с хлоропластами (или одним хлоропластом) и бесцветного, амебовидного, построенного из плазмы и ядра» (1907а, с. 4). Основные органеллы клетки (хлоропласты, центросома, ядро) возникли не путем дифференциации плазмы, а представляют собою самостоятельные симбиотические структуры, которые следует рассматривать как клетки, находящиеся в другой клетке.

Большое значение для создания концепции о роли симбиоза в эволюции имело отношение Фаминцына к учению Дарвина. Высоко оценивая это учение в целом, Фаминцын усматривал в нем и некоторые недостатки. Он считал, что дарвинизм не дает удовлетворительного решения вопроса о причинах усложнения организмов в процессе эволюции. Это суждение в известной мере было справедливым, так как позиция Дарвина в понимании прогрессивного развития действительно была недостаточно четкой и последовательной. Пытаясь внести ясность в этот вопрос и восполнить тем самым пробел в дарвинизме, Фаминцын предпринял попытку найти эволюционный фактор, который мог бы объяснить причины прогрессивного развития от простого к сложному. Уже в работах 90-х годов он допускает, что сложные организмы могли возникнуть «через соединение элементарных организмов в колонии и преобразования совокупности их в единицы высшего порядка» (1890, с. 38). Позднее это положение получает развитие и становится основой всей его концепции о роли симбиоза в эволюции (1907, 1912а, 1912б, 1916, 1918).

В первые годы нашего века разработку вопроса об эволюционном значении симбиоза начал Мережковский. Его идеи были сходны с представлениями Фаминцына. Однако их концепции различались методами обоснования развиваемых положений. Если Фаминцын главное внимание сосредоточил на эмпирическом обосновании своей идеи, то Мережковский стремился главным образом к логической аргументации своих суждений.

Впервые с изложением своих взглядов на эволюционную роль симбиоза Мережковский выступил в 1905 г. в статье «О природе и происхождении хроматофоров в царстве растений». Более подробно и аргументированно он высказал их в книге «Теория двух плазм как основа симбиогенезиса, нового учения о происхождении организмов» (1909), а также в более поздних работах (1910, 1920).

В основу гипотезы симбиогенеза Мережковским были положены две относительно самостоятельные концепции. Первая из них сводилась к представлению о том, что любая клетка растения и животного по своей природе есть сложная комбинация и объединение (симбиоз) в одно целое изначально разнородных свободноживущих и очень примитивных живых существ. Это положение базировалось на предположении о симбиотической природе хроматофоров. Наиболее важными аргументами в пользу этого предположения Мережковский считал явление непрерывности (преемственности) пластид, функциональную независимость хроматофоров от ядра клетки (самостоятельность пластид), аналогию хроматофоров с типичными эндосимбионтами (зоохлореллами и зооксантеллами), особенно ярко проявляющуюся в сходстве морфологических признаков и способах передачи из поколения в поколение, а также черты

сходства в строении и размножении хроматофоров и одноклеточных синезеленых водорослей (*Cyanophyceae*). Вероятными предками хроматофоров, по мысли Мережковского, могли быть примитивные представители синезеленых, как *Aphanocapsa* или *Microcystis*.

Другую основу гипотезы симбиогенеза составила «теория двух плазм». Мережковский предположил, что вся органическая природа состоит из двух различных по своим свойствам плазм. Первая, названная им микоплазмой, характерна для всех бактерий, грибов (за исключением фикомицетов), цианофицей (синезеленых водорослей), а также для хроматофоров и ядра. Все другие растения и животные состоят из амебоплазмы, хотя в их клетки входит и микоплазма, представленная у животных в ядре, а у растений — в ядре и пластидах. О наличии в природе двух плазм свидетельствовали принципиально качественные отличия, которыми обладали их носители.

Собрав, как он считал, достаточные свидетельства различий между двумя большими группами организмов (*Mycoidei* и *Amoeboidei* — по терминологии автора), Мережковский предположил далее, что первые носители микоплазмы и амебоплазмы возникли независимо и в разные эпохи истории земли. Первыми организмами, состоявшими из микоплазмы, были бактерии. С течением времени из первичных простых биококков образовались более крупные и сложные формы бактерий, а также высокоорганизованные группы организмов — грибы и цианеи. Амебоплазма появилась позднее в виде маленьких «безъядерных монер», амебообразно передвигавшихся и питавшихся бактериями. В большинстве случаев эти бактерии переваривались монерами, но попадались среди биококков и такие, которые обладали способностью противостоять им. Эти бактерии оставались жить внутри монер и образовали с ними симбиоз. Амебоидные монеры и бактерии, вступив в симбиоз и образовав в физиологическом отношении единый самостоятельный организм, привели к возникновению клетки с оформленным ядром. Этот симбиоз дал начало флагеллятам и амебам — исходным формам всего животного царства. Однако в процессе эволюции осуществился еще второй этап симбиоза: произошло внедрение в амебы и флагелляты новых представителей микоидов — цианей, эволюировавших из первичных бактерий и ко времени вступления в сожительство давших уже большой веер разнообразных форм. Этот симбиоз привел к образованию нескольких самостоятельных и возникших независимо друг от друга ветвей растительного царства. Таким образом, из «теории двух плазм» естественно вытекало признание симбиоза в качестве главного механизма происхождения и эволюции организмов.

В связи с этим возникла необходимость пересмотра традиционных филогенетических схем и создание новой общей системы органического мира. Мережковский считал, что существует три царства организмов: микоиды, растения и животные. Право на выделение царства микоидов давало то, что бактерии, грибы и цианеи, входящие в эту группу, не были результатом симбиоза и развивались из самых первых организмов — бактерий. Царства же растений и животных возникли в результате симбиоза, причем животные — путем простого, а растения — двойного симбиоза. Однако, признавая реальность царства растений и царства животных, Мережковский считал, что такое деление является недостаточным. По его мнению, у ныне живущих организмов имеются значительно более фундаментальные отличия, чем те, по которым различаются между собой высшие растения и высшие животные. Они касаются внутреннего строения их клеток. Если сравнивать организмы по строению клетки, то растения и животные окажутся значительно более схожими, чем,

например, цианеи и настоящие водоросли. И поэтому, если воспользоваться таким признаком, как тип строения клетки, то растения и животные должны оказаться в одной систематической группе.

Таким образом, Мережковский впервые в отчетливой форме поставил вопрос о существовании в природе двух больших самостоятельных групп организмов: прокариотов и эукариотов — и пришел к заключению, что единственно возможной причиной возникновения сложной организации клетки был симбиоз. Применяя современную терминологию, эту мысль Мережковского можно выразить так: эндосимбиоз был ведущим фактором, под воздействием которого из первичной прокариотической клетки возникла клетка эукариотов.

В 1909 г. Мережковский для обозначения способа эволюции путем симбиоза предложил специальный термин «симбиогенез». Более развернутое его определение он дал позднее. «Я назвал этот процесс симбиогенезом, что означает: происхождение организмов путем комбинации или соединения двух или многих существ, вступающих в симбиоз» (1920, с. 65).

РАЗРАБОТКА КОНЦЕПЦИИ СИМБИОГЕНЕЗА В 20—40-Е ГОДЫ

Наиболее характерной чертой третьего этапа развития проблемы симбиогенеза в 20—40-е годы было объединение представления об эволюции путем симбиоза с теорией естественного отбора. Принципиальное значение в этом отношении имели работы Б. М. Козо-Полянского (1890—1957). Если Фаминцын считал, что представление о роли симбиоза в эволюции существенно дополняет учение Дарвина, а Мережковский решение вопроса о происхождении и эволюции организмов рассматривал как не совпадающее с теорией Дарвина, то Козо-Полянский впервые переосмыслил концепцию симбиогенеза с позиций дарвинизма и обосновал ее дарвинистическую сущность.

Разрабатывая теоретические аспекты проблемы симбиогенеза, Козо-Полянский большое внимание уделил ее основным понятиям: симбиоз, консорций, симбиогенез. Определяя симбиоз, он исходил из биологической полезности и того экологического преимущества, которые получают организмы, вступая в тесное совместное существование. Симбиоз он расценивал как особую форму приспособления, обеспечивающую биологический прогресс организмов — его участников. Интегрированности компонентов в симбиотической ассоциации Козо-Полянский придавал большое значение и предложил понятие консорций. Этим понятием он обозначал сочетание более простых и разнородных организмов, которое представляет собой морфологически, физиологически и экологически единый организм (Козо-Полянский, 1921, с. 6; 1932, с. 60). Возникновение консорциев — этот длительный исторический процесс, совершающийся под воздействием естественного отбора, был им назван симбиогенезом. При этом из массы возникающих путем симбиоза сочетаний организмов остаются только наиболее приспособленные консорции. Стремясь оттенить исторический характер этого процесса, Козо-Полянский предлагает различать понятие «симбиогенез» в узком и широком смысле слова. Под симбиогенезом в узком смысле он понимал особую категорию изменений, возникающих на основе естественного синтеза двух или более разнородных организмов. Здесь симбиогенез есть особый способ формообразования в природе. Симбиогенезом в широком смысле слова он обозначал длительный исторический процесс, когда путем естественного отбора биологически полезных симбиотических сочетаний возникает сложный комплексный организм или физиологически целостная система (консор-

ций). Смешение понятий симбиогенеза в широком и узком смысле означало бы отождествление эволюционного процесса с процессом изменчивости и было бы равносильно введению в эволюционное учение механистического принципа (1932, с. 43).

Большие усилия были предприняты Козо-Полянским для обоснования проблемы симбиогенеза с фактической стороны. Ученый сосредоточил внимание на нескольких группах фактов.

Первая группа фактов указывает на существование многочисленной группы примитивных организмов (бактерий и синезеленых водорослей), не имеющих еще обычного клеточного строения, и на способность их к симбиотическим процессам (к образованию консорциев). Последнее обстоятельство представляло особый интерес для теории симбиогенеза, так как зооглеи-консорции могли бы служить хорошими моделями настоящих (или, как бы сказали теперь, эукариотических, — *Л. Х.*) клеток. В книге «Новый принцип биологии . Очерк теории симбиогенеза» (1924) Козо-Полянский привел много примеров существования в природе зооглей-консорциев, особо подчеркивая при этом то обстоятельство, что первоначально все они были описаны в качестве самостоятельных организмов и только в дальнейшем, после тщательного исследования, была обнаружена их симбиотическая природа.

Вторая группа фактов относится к клетке и ее органоидам. Было использовано много данных, свидетельствующих, с одной стороны, о высокой физиологической самостоятельности органоидов клетки, а с другой — об их сходстве с бактериями и синезелеными водорослями. Обобщая материалы, касающиеся структурных и функциональных особенностей отдельных органоидов клетки, Козо-Полянский заключает: «Клетка представляет собой собрание разнородных, автономных жизненных единиц... ведущих симбиотический образ жизни» (1924, с. 63); органоиды клетки представляют собой результат «присоединения и внедрения со стороны перед тем автономных и ведущих самостоятельное существование жизненных единиц» (там же, с. 120).

Третья группа фактов, приводимая Козо-Полянским для обоснования концепции симбиогенеза, относится к существованию в природе комплексных, «суммарных» организмов и наличию у растений и животных симбиотканей и симбиоорганов (мицетомов). Таковы, например, лишайники и губководоросли (*Spongocladia*), железы у *Anthoceros laevis*, слизевые железы листа у *Azolla caroliniana*, железы на надземном стебле и корневище у представителей всех видов рода *Gunnera*, листовые железы у представителей сем. мирсиновых и мареновых, повторно ветвящиеся коралловидные органы у форм всех родов саговников и т. д. Козо-Полянский приводит также примеры существования симбиотканей и симбиоорганов у насекомых, которые имеют отношение к функции пищеварительного аппарата, полового аппарата, а также органы свечения.

Подводя общий итог рассмотренным материалам, Козо-Полянский отмечает, что все они «неизбежно и решительно» приводят к заключению о симбиозе как о факторе эволюции, который приводит к возникновению новых признаков и структур.

Признание естественного отбора главным механизмом развития органического мира и понимание симбиоза в качестве одного из факторов эволюции и составляло, по Козо-Полянскому, сущность теории симбиогенеза как одной из разновидностей эволюционных концепций, лежащих в русле дарвинизма (1932, с. 25). Связь симбиогенеза с дарвиновским принципом отбора представлялась столь тесной, что в случае падения селекционной доктрины отпадала бы и теория симбиогенеза (1926, с. 252). Козо-Полянский решительно возражал против признания сим-

биоза в качестве движущей силы эволюции. Он подчеркивал, что его утверждение об универсальности симбиогенеза не должно быть истолковано как признание симбиоза универсальным механизмом эволюции, равноценным действию естественного отбора. Таким образом, Козо-Полянский осуществил синтез идеи симбиогенеза с учением Дарвина. Его взгляды ознаменовали новый этап в развитии представлений о симбиогенезе.

В 20—30-е годы наблюдался наибольший интерес к концепции симбиогенеза. Среди существовавших точек зрения можно выделить три основные. Прямо противоположные позиции заняли Л. С. Берг (1922) и Б. А. Келлер (1933, 1935). Несостоятельность концепции симбиогенеза Берг видел в том, что для объяснения движущих сил эволюции она привлекала борьбу за существование и естественный отбор. Отвергая дарвинизм, Берг автоматически отвергал и эту концепцию. Что касается аргументации в пользу симбиогенеза, то Берг ее просто не рассматривал. Столь же крайнюю, но уже положительную оценку эта концепция получила в работах Келлера. Распространяя принцип симбиогенеза на все уровни организации жизни — от биосферы до субклеточных структур, Келлер рассматривал его как общий и универсальный фактор эволюции. Как всякие крайние, обе эти точки зрения были в целом неверными. Наиболее объективной была третья точка зрения, высказанная А. Г. Генкелем (1923, 1924). Он писал: «Для нас важна идея (симбиогенеза, — *Л. Х.*), а идея эта как рабочая гипотеза может быть очень плодотворна, особенно если ее основательно проработать и изложить» (1924, с. 561).

В начале 20-х годов представление о роли симбиоза в эволюции подверглось критике Еленкиным с позиции эволюционной концепции, которая была сформулирована им как «закон подвижного равновесия» (Еленкин, 1921).[1] Впервые он выступил еще в 1907 г., вскоре после выхода основной работы Фаминцына. Тогда он поставил под сомнение фактическое доказательство, на которое опиралась вся концепция. Как известно, Фаминцын считал происхождение лишайников наиболее ясным и бесспорным примером эволюции путем симбиоза, при этом он утверждал, что симбиоз в лишайнике носит мутуалистический характер и не имеет ничего общего с типичным проявлением паразитического симбиоза. Против этого утверждения и выступил Еленкин. Он считал, что сущностью отношений компонентов в лишайнике является паразитизм или сапрофитизм и поэтому лишайники должны рассматриваться как грибы, паразитирующие или сапрофитирующие на водорослях (1907). Тем самым Еленкин отвергнул представление о целостности лишайника как о двойственном, но самостоятельном организме — положение, которое служило основным доводом в пользу реальности симбиогенеза.

С точки зрения «закона подвижного равновесия» Еленкин утверждал, что факторы, обеспечивающие жизнедеятельность и развитие симбиотических отношений лишайника, коренным образом отличаются от таковых у настоящих организмов и поэтому особь лишайника не может быть признана за самостоятельный организм. «Если жизнь лишайника, — писал он, — строго подчиняется закону подвижного равновесия и всецело регулируется внешними факторами, то жизнь организма в большей степени регулируется „внутренними законами“» (1921, с. 88). Это возра-

[1] Согласно этой концепции, два или несколько организмов с противоположными свойствами, находясь в постоянной борьбе, образуют длительно существующее единство благодаря постоянным колебаниям внешних условий, которые благоприятствуют то одному, то другому организму. Признание прямой или функциональной зависимости между компонентами сожительства и условиями внешней среды составило основное содержание данной концепции (Хахина, 1981).

жение не может быть признано справедливым, так как оно базировалось на ошибочных представлениях Еленкина о сущности эволюционного процесса и его механизмов. Он считал возможным на основании наблюдаемых различий в жизнедеятельности лишайников и типичных свободноживущих организмов делать заключение об особенностях и специфике их филогенетического развития. Однако такое представление означает признание тождественности законов онтогенеза и филогенеза.

В конце 30-х годов отношение Еленкина к концепции симбиогенеза изменилось. Это было связано с эволюцией его взглядов на сущность лишайникового симбиоза (1975). Если раньше он не рассматривал лишайник как консорций, где гриб и водоросль составляют одно целое, то теперь лишайник рассматривался как единая жизненная единица. Признав лишайники своеобразными, но вполне самостоятельными организмами, Еленкин согласился с концепцией симбиогенеза в объяснении их эволюции. Вместе с тем он продолжал скептически относится к ней как к универсальной теории, объясняющей происхождение хлоропластов и клетки в целом.

В оценке эволюционного значения симбиоза крупнейший отечественный цитолог-морфолог С. Г. Навашин (1916, 1926) исходил из собственного понимания роли пола и полового процесса в эволюции. По Навашину, эволюционный смысл полового процесса состоял в том, что благодаря ему возник совершенно новый принцип организации живого, характеризующийся чередованием поколений или сменой генераций и лежащий в основе растительного царства. Отсутствие чередования поколений, связанного с полом, делало, по мнению Навашина, лишайники и подобные им по типу организации формы замкнутой ветвью развития, определяло их «неподвижность» в процессе эволюции и не позволяло вследствие этого говорить о симбиозе как о факторе эволюции (1926, с. 31). Навашин правильно оценивал возникновение пола и полового процесса как важнейшее эволюционное новшество, имевшее большое ароморфное значение. Однако наряду с этим универсальным способом приспособления организмов возникали и другие приспособления, ведущие к биологическому прогрессу, в том числе и фактор тесного сожительства организмов.

Отношение Навашина к концепции симбиогенеза и, в частности, к представлению о симбиогенетическом происхождении пластид, обусловливалось его взглядами на вопрос о преемственности пластид (Навашин, 1916). Он не признавал преемственности пластид и, отстаивая возможность возникновения пластид и митохондрий de novo в ходе дифференциации плазмы под влиянием ядра, естественно, не мог признавать индивидуальность пластид, а следовательно, и не допускал возможности их происхождения «из живых некогда свободных зеленых организмов» (там же, с. 15).

Значительное внимание вопросу об эволюционной роли симбиоза уделял В. Н. Любименко (1916, 1917, 1923, 1935). Его интерес к этому вопросу был обусловлен тем, что проблема происхождения и эволюции фотосинтеза, над которой работал ученый, была связана с возможным симбиотическим возникновением фотосинтетического аппарата (хлоропластов). Любименко исходил из факта отсутствия постепенных переходов в морфологическом строении фотосинтетического аппарата, с одной стороны, у хлорофилоносных бактерий и цианей, и с другой — у всех остальных зеленых растений. Отсутствие переходных форм дифференцировки пластид было, по мнению ученого, важным аргументом против допущения постепенного формирования их из плазмы и скорее говорило в пользу их симбиотического происхождения. Вместе с тем Любименко

констатировал, что все имеющиеся данные о симбиозе у растений и особенно о симбиозе цветных и бесцветных форм бактерий могли дать лишь косвенное обоснование симбиотическому происхождению пластид. Прямое же обоснование можно получить путем восстановления той первоначальной формы организма, из которой образовалась пластида.

Любименко был первым, кто попытался представить процесс возникновения комплексных организмов. Сделать это, как он писал, было непросто, поскольку в настоящее время отсутствуют все формы симбиоза, которые представляли бы постепенный переход от неустойчивого сожительства к «полному слиянию в одну биологическую единицу». Одним из первых он высказал глубокую и правильную мысль о том, что для понимания сущности симбиогенеза необходимо выяснить постепенные переходы от сочетания организмов в пределах биоценоза к слиянию их в единое физиологическое целое — комплексный организм.

В рассматриваемый период оригинальное суждение по вопросу об эволюционной роли симбиоза было высказано ботаником-физиологом А. Н. Даниловым (1921, 1927, 1929, 1933). Истолкование эволюционной роли симбиоза, отмечал Данилов, может быть различным. Можно рассматривать эволюцию путем симбиоза как процесс, когда сложные симбиотические отношения приводят к образованию нового симбиотического организма. Здесь проявляется «строительная» роль симбиоза. Такой точки зрения придерживался А. С. Фаминцын. Но можно подойти к пониманию эволюционной роли симбиоза и иначе: симбиоз может выступать фактором эволюции признаков и свойств каждого из компонентов, входящих в состав сожительства. В этом случае эволюционная роль симбиоза будет проявляться в изменении каждого сожительствующего организма по сравнению с его состоянием вне симбиоза. Степень действия фактора симбиоза зависит от глубины взаимоотношений между симбионтами (1921, с. 123). Это воззрение, согласно Данилову, более правильно объясняет эволюционный смысл явления симбиоза.

Весьма критическое отношение концепция симбиогенеза встретила со стороны П. А. Генкеля (Генкель, Южакова, 1936; Генкель, 1938, 1946, 1949, 1976). Один из интересовавших его вопросов — методологические аспекты концепции. Генкель полагал, что гипотеза симбиогенеза не может быть признана правильной, поскольку неверны методологические принципы, на которых она была построена (1936, с. 317). Механистичность концепции он усматривал в том, что процесс эволюции сводился к простому комбинированию ряда элементарных существ. На самом же деле гипотеза симбиогенеза, поставив вопрос о разных способах усложнения организмов, приблизилась к действительно диалектическому пониманию путей и факторов развития органического мира (Завадский, 1967).

Несмотря на то что концепция симбиогенеза была подвергнута Генкелем резкой критике, объективно его работами и работами его сотрудников был сделан определенный вклад в ее разработку. Прежде всего это касается данных, которые более глубоко, чем было установлено ранее, раскрывали сложную природу лишайникового симбиоза (Генкель, Южакова, 1936; Генкель, 1946; Генкель, Плотникова, 1973). Генкель предложил важное понятие «симбиоморфоз», которое ценно тем, что отражает существование в природе сложных комплексных организмов, представляющих симбиотическую форму интеграции нескольких разнородных особей. Это понятие фиксирует также то, что основой симбиотических организмов является наличие единого обмена веществами между компонентами и способность размножаться как единое целое. Тем самым понятие симбиоморфоз приводит к признанию реальности эволюционного процесса, где ведущим фактором выступает симбиоз организмов.

Таким образом, на протяжении 20—30-х годов были критически обсуждены морфофизиологические, генетические, методологические аспекты концепции симбиогенеза. Была подготовлена база для дальнейшей разработки концепции и очерчены основные пути ее развития.

СОВРЕМЕННОЕ СОСТОЯНИЕ ПРОБЛЕМЫ СИМБИОГЕНЕЗА

Современный этап в развитии проблемы симбиогенеза начинается с 60-х годов нашего столетия. В этот период предпринимается попытка пересмотреть эволюционный смысл явления симбиоза на основе накопленного в разных областях биологии нового фактического материала с учетом современных знаний о механизмах и закономерностях эволюционного процесса. В свою очередь это позволило по-новому оценить значение и ранее полученных данных.

К числу безупречных свидетельств эволюции путем симбиоза относятся результаты исследования большого таксона растений — лишайников. Особую ценность среди этих материалов представляют данные по изучению путей эволюции слизистых лишайников, полученные еще в 20-х годах (Еленкин, 1912, 1922а, 1922б, 1922в; Данилов, 1929; Голлербах, 1928, 1930), но теоретическое значение которых было в полной мере осмыслено только в настоящее время (Голлербах, Седова, 1974; Хахина, 1979).

Путем сравнительно-морфологического анализа преобразования внешнего облика слоевища слизистых лишайников и характера взаимоотношений между их компонентами был выявлен последовательный ряд ступеней интеграции синезеленых водорослей из рода *Nostoc* с гифами гриба, эндофитирующего внеклеточно в слизи этих водорослей. Изучение этого ряда, включающего формы *Leptogium issatschenkoi, Collema ramenskii, Saccomorpha arenicola, Pseudoperitheca murmanica*, показало, что эволюционный переход от взаимоотношений гриба и водоросли как компонентов биоценоза в качественно отличное состояние — организм лишайника — определяется последовательным возрастанием и совершенствованием связи между этими формами. Было показано, что возникновение настоящего лишайника — это эволюционное изменение биоценотических отношений, в результате которого на базе компонентов симбиоза возникает новый комплексный организм, т. е. идет процесс симбиогенеза.

К числу данных, прямо свидетельствующих в пользу симбиогенеза, должны быть отнесены результаты исследования наиболее продвинутых форм эндоцианозов (внутриклеточных симбиозов синезеленых с бесцветными водорослями). Значение таких, находящихся на высшей ступени развития, эндоцианозов определяется тем, что связь между компонентами и глубина их интеграции достигают столь высокой степени, что симбиотический комплекс, преобразуясь, предстает в качестве единого одноклеточного организма.

Необходимость изучения различных форм эндоцианозов для доказательства симбиогенеза и особенно симбиотического происхождения хлоропластов впервые была отмечена Еленкиным (1936). Он утверждал, что только выявление в длинном ряду эндоцианозов всех переходных форм от свободноживущих синезеленых водорослей через цианеллы к таким образованиям, которые во всех отношениях будут гомологичны хлоропластам растений, дает подтверждение симбиотической природе пластид. Особого внимания заслуживают эндоцианозы с клетками растений, утративших фотосинтетическую функцию. Исследование этих сим-

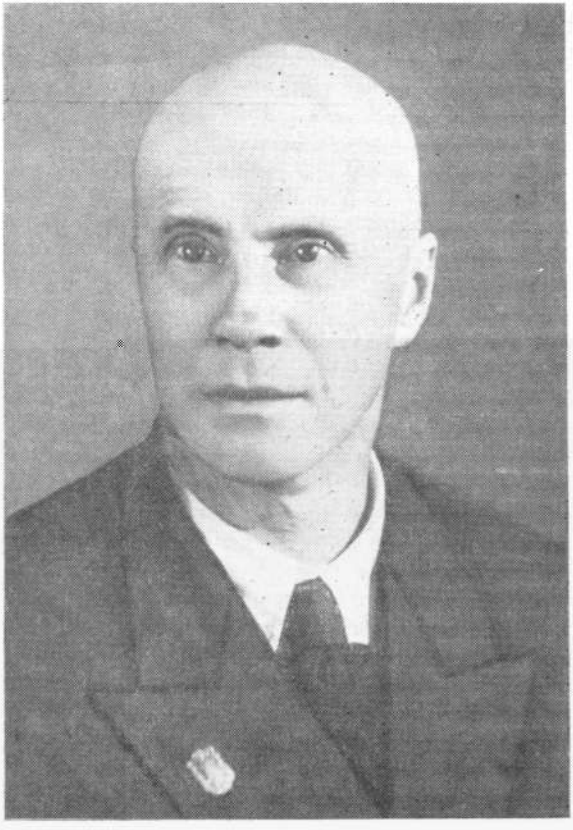
биозов позволило бы выяснить путь, по которому сожительствующие синезеленые водоросли перешли к слиянию с клеткой хозяина, взяв на себя функцию зеленых пластид. Наиболее важными эндоцианозами, с точки зрения Еленкина, были ассоциация одноклеточной бесцветной водоросли *Geosiphon pyriforme* с *Nostoc symbioticum*, цианозы водорослей *Glaucocystis nostochinearum* и *Cyanophora paradoxa*.

В дальнейшем были подробно изучены структурная организация, поведение и связь цианеллы и клетки хозяина, а также выявлены их преобразования в указанном Еленкиным ряду эндоцианозов (см. подробнее: Hall, Claus, 1963, 1967; Taylor, 1970; Голлербах, Седова, 1974). Анализ показал, что в процессе постепенного усиления связи между компонентами закономерно увеличивается целостность симбиотического комплекса и усиливается его индивидуальность. Развитие симбиотических связей сопровождается подчинением индивидуальности симбионтов, их морфологической и функциональной специализацией, что в свою очередь находит выражение в изменении ряда признаков симбионтов в сравнении с организацией соответствующих свободноживущих водорослей. Весь материал, касающийся внутриклеточных эндоцианозов, хорошо подтверждал, что через усиление связи и интеграции между симбионтами могут возникать устойчивые и высокоиндивидуализированные системы. Для разработки фактической аргументации в пользу симбиогенеза исключительный интерес представляют данные о природе важнейших органелл клетки — хлоропластов и митохондрий, которые характеризуют их как высокоинтегрированные и самостоятельно организованные клеточные структуры и вновь ставят вопрос об их происхождении.

Накопленные к настоящему времени данные позволяют провести более глубокое сравнение признаков хлоропластов и одноклеточных синезеленых водорослей, с одной стороны, митохондрий и бактерий — с другой, и обсуждать вопрос о возможной прямой эволюционной связи между ними и прокариотическими организмами.

Капитальным фактом, свидетельствующим об автономности хлоропластов, является наличие у них собственной генетической системы и аппарата синтеза белка, отличающихся по ряду параметров от соответствующих систем ядра и цитоплазмы клетки. Многочисленными работами доказано существование ДНК в пластидах, которая в них синтезируется и реплицируется, а также отчетливо продемонстрировано отличие ее свойств от ядерной ДНК (Антонов, 1969; Беридзе, Одинцова, 1969; Насыров, 1975; Пахомова, 1972, 1974; Светайло, 1973; Одинцова, 1976). Свидетельством высокой степени относительной автономии хлоропластов является их способность к синтезу белка. Фундаментальные исследования в этом направлении были выполнены в 50—60-х годах академиком Н. М. Сисакяном (1959, 1964) и его школой. Установлено, что хлоропласты содержат рибосомы, полирибосомы, информационную РНК, различные типы транспортных РНК, а также ферменты, активирующие синтез белка, которые по основным физико-химическим характеристикам отличаются от соответствующих компонентов цитоплазматического аппарата синтеза белка. Таким образом, генетическую и функциональную относительную автономию хлоропластов можно рассматривать как достаточно обоснованный факт, но факт удивительный, который требует объяснения. Можно думать, что предположение о возникновении пластид из ранее самостоятельных и вступивших впоследствии в симбиоз одноклеточных организмов является наиболее простым и хорошо обоснованным объяснением.

С помощью сравнительного анализа признаков хлоропластов и представителей синезеленых водорослей (отдел *Cyanophyta*) также были по-



БОРИС МИХАЙЛОВИЧ КОЗО-ПОЛЯНСКИЙ
(1890—1957)

лучены важные аргументы в пользу симбиогенетического происхождения пластид. Анализ выявил наличие признаков сходства между ними как в отношении структурной организации, так и в генетико-биохимических свойствах. Данные, экспериментально показывающие черты сходства, представлены в работах Т. Г. Беридзе, М. С. Одинцовой (1969), М. В. Пахомовой (1972, 1974), С. А. Остроумова (1973), Э. Н. Светайло (1973). Эти факты также требуют объяснения. Они могут быть понятыми, если признать возможность эволюционной связи между хлоропластами и сипезелеными водорослями и симбиотического возникновения растительной клетки.

Убедительные и многообразные данные о высокой степени автономности получены у других важнейших органелл клетки — митохондрий, а также об их сходстве с бактериями. С привлечением эволюционного подхода эти данные представлены и обобщены в работах А. Ленинджера (1966), С. Насса (Nass, 1969), Одинцовой (1976), Д. Рудина и Д. Уилки (1970), Л. Маргулис (Margulis, 1970), С. Нейфаха (1972), Г. Гаузе (1977). Они также подводят фактическую основу для установления прямой эволюционной связи между митохондриями и бактериями и, как подчеркивают Рудин и Уилки, делают очень вероятным предположение, что «митохондрии произошли от каких-то примитивных организмов, подобных бактериям, которые проникли в ядросодержащую клетку и превратились в эндосимбионтов» (1970, с. 71).

Подводя общий итог изложенному, можно сказать, что все данные о высокой степени индивидуальности хлоропластов и митохондрий, а также об их сходстве с синезелеными водорослями и бактериями дают хорошую фактическую основу для признания симбиогенетического происхождения этих органелл клетки. Такой материал, как справедливо отмечает Н. П. Дубинин, может указывать на то, что «в свое время предки митохондрий внедрились в клетку эукариот в качестве симбионтов. Затем они стали снабжать клетку хозяина энергией от молекул АТФ и вошли в состав клеточных пластид. То же касается пластид. Они также обладают ДНК и рибосомами бактериального типа. Их происхождение, возможно, было обязано внедрению в клетки эукариот фотосинтезирующих бактерий» (1976, с. 433).

С вопросом о происхождении хлоропластов и митохондрий теснейшим образом связана проблема происхождения и эволюции полиорганоидной (эукариотической) клетки. Эта проблема, поставленная более полувека назад А. С. Фаминцыным и К. С. Мережковским, на современном этапе благодаря новому эмпирическому материалу вновь возрождена американской исследовательницей Л. Саган-Маргулис (Sagan, 1967; Margulis, 1970). Как справедливо отметил С. С. Хохлов, в настоящее время складывается обстановка, подобная той, которая была в середине XIX в., после утверждения в науке клеточной теории. «Можно сказать, — писал он, — что мы являемся свидетелями таких изменений в учении о клетке, которые по праву можно назвать ее вторичным открытием, когда срывается покров с самого исторического процесса происхождения клетки, когда в новом свете предстают закономерности строения и функционирования отдельных органелл и клетки как сложного целого» (1977, с. 6).

Деление органического мира на прокариот и эукариот и признание возможности симбиотического пути эволюции эукариотической клетки нашло отражение в филогенетических макросистемах органического мира, среди которых наиболее разработанной является четырехцарственная генеральная система, предложенная А. Л. Тахтаджяном (1973, 1974, 1976). Весь органический мир делится на две большие группы организмов: надцарство Доядерные (*Prokaryota*) и надцарство Ядерные (*Eukaryota*). Надцарство прокариот включает лишь одно царство — Дробянки (*Mychota*), которое делится на подцарство Бактерий (*Bacteriobionta*) и подцарство Цианеи (*Cyanobionta*). В надцарство эукариот входят три царства: Животные (*Animalia*), Грибы (*Mycetalia*) и Растения (*Vegetabilia*). В царство животных входят подцарство Простейшие (*Protozoobionta*) и подцарство Многоклеточные животные (*Metazoobionta*). Царство грибов включает подцарство Низшие грибы (*Myxobionta*) и подцарство Высшие грибы (*Mycobionta*), царство растений — подцарство Багрянки (*Rhodobionta*), подцарство Настоящие водоросли (*Phycobionta*) и подцарство Высшие растения (*Embryobionta*).

В заключение, можно сделать вывод, что разработка вопроса о роли симбиоза в эволюции теснейшим образом связана с отечественной эволюционной мыслью. Приоритет в создании концепции симбиогенеза принадлежит Фаминцыну и Мережковскому, которые почти одновременно и независимо сформулировали положение об эволюционном значении симбиоза. Ведущая роль в разработке проблемы, особенно на первых этапах ее развития, также принадлежит исследованиям отечественных ученых.

Для таких явлений, как эволюция лишайников, микоризы, симбиоорганов у растений и животных, симбиогенез — твердо установленный

факт. Поэтому для них симбиоз является бесспорно важным фактором эволюции. Что касается эволюции такого крупного ствола филогенеза, как эукариоты, то современное состояние проблемы симбиогенеза позволяет признать участие симбиоза в качестве вероятного фактора их эволюции.

ГЛАВА 30. РАЗРАБОТКА ТЕОРИИ АНТРОПОГЕНЕЗА (ЭВОЛЮЦИОННО-БИОЛОГИЧЕСКИЕ АСПЕКТЫ ПРОБЛЕМЫ)

Принцип историзма, объединивший на базе дарвинизма достижения различных областей биологии, нашел свое воплощение в учении о возникновении и становлении человечества (антропосоциогенез).

Первая естественнонаучная концепция происхождения человека принадлежит Ч. Дарвину. Основные положения этой концепции изложены в работах «Происхождение человека и половой отбор» в 1871 г. и «Выражение эмоций у человека и животных» — в 1872 (Собр. соч., т. 5). Уже в «Происхождении видов» Дарвин поставил вопрос о возможном пересмотре ранее господствовавших представлений о происхождении человека. В работе «Происхождение человека и половой отбор» автор задался целью доказать, что «...человек также должен быть включен в общие выводы о способе появления органических существ на земле» (1953, с. 133). Она положила начало научному оформлению теории антропогенеза. Дарвину удалось теоретически обосновать и материалистически объяснить вопрос о родстве человека и животных, представив весомые доказательства в пользу того, что человеческий род и высшие человекообразные обезьяны имеют общего предка, выявить различия между человеческими расами и убедительно показать, что человечество развивалось в соответствии с общими для всех рас законами эволюции, а также сделать попытку объяснить источники и движущие силы антропогенеза.

Высоко оценивая дарвиновское учение как одну из важнейших естественнонаучных предпосылок формирования диалектико-материалистической концепции развития, Ф. Энгельс писал, что Дарвин «нанес сильнейший удар метафизическому взгляду на природу, доказав, что весь современный органический мир, растения и животные, а, следовательно, также и человек, есть продукт процесса развития, длившегося миллионы лет».[1]

Проблемы первобытной истории, имеющие большое мировоззренческое значение, были предметом систематического изучения в марксистской общественной науке. К. Маркс и Ф. Энгельс показали, что раскрытие диалектики естественной предыстории и начальных этапов становления человечества во всем своеобразии и целостности их конкретных первичносоциальных образований и форм жизнедеятельности (труд, мышление, речь, способы общения) находятся в определенной зависимости от успехов эволюционной теории в изучении их происхождения. Энгельс писал, что дарвинизм исключительно важен как концепция для материалистического объяснения предыстории сознания, без которой «существование мыслящего человеческого мозга остается чудом».[2]

Вклад дарвинизма в разработку проблем антропогенеза несомненен. Дальнейшее развитие проблемы антропогенеза было бы невозможно без фундаментальных исследований социального аспекта проблемы движущих сил и закономерностей антропосоциогенеза как диалектически единого процесса становления человека и общества.

---

[1] *Маркс К., Энгельс Ф.* Соч., т. 20, с. 666.
[2] Там же, с. 512.

Существенный сдвиг в разработке эволюционно-биологического аспекта теории антропогенеза относится к советскому периоду. С введением в научный обиход трудовой теории антропогенеза были существенно раздвинуты рамки этого направления антропогенетических исследований. На базе начавшегося систематического изучения отдельных факторов и законов биологической эволюции появились возможности для более конкретных первобытно-исторических реконструкций и воссоздания общей картины начала человеческой истории.

Советский период развития эволюционно-биологических исследований проблемы антропогенеза, согласно периодизации, в основу которой положена степень изученности проблемы движущих сил и закономерностей процесса гоминизации, можно подразделить на несколько этапов (см.: Ефимов, Стрельченко, 1979). При их выделении мы руководствовались, во-первых, тем, что этапы развития эволюционно-биологических исследований теории антропогенеза в нашей стране в общих чертах отразили сложный и противоречивый путь развития эволюционной теории, хотя, разумеется, они не являются синхронным повторением основных его периодов (см. гл. 1), и, во-вторых, предложенная периодизация должна отвечать требованию, согласно которому для выделения главных этапов развития науки критериями должны служить только капитальные открытия и обобщения, а также переломы, связанные с внедрением новых методик исследования. Весьма существенное значение имеет такой важный показатель изученности проблемы антропогенеза в рассматриваемом аспекте, как характер взаимоотношения философского и естественнонаучного поиска ее решения.

ПЕРВЫЙ ЭТАП РАЗРАБОТКИ ПРОБЛЕМЫ ФАКТОРОВ АНТРОПОГЕНЕЗА В СССР

Первый этап развития эволюционно-биологических исследований проблемы антропогенеза охватывает послереволюционное время вплоть до появления в 1922 г. в русском переводе работы Ф. Энгельса «Роль труда в процессе превращения обезьяны в человека» и включения трудовой теории в русло антропогенетических исследований.

Общая ситуация, сложившаяся в эволюционной теории и антропогенетических исследованиях первой четверти XX в., характеризовалась, во-первых, кризисом теоретических основ эволюционного учения, во-вторых, ограниченностью прямых палеоантропологических сведений о возможных ареалах обитания предлюдей за пределами европейского материка.

В отечественных исследованиях этого периода активная пропаганда дарвиновской теории эволюции сочеталась с широким распространением недарвинистских взглядов на факторы и закономерности формирования *Homo sapiens*. Выработка и отстаивание правильных общеметодологических позиций в теории антропогенеза проходили в условиях борьбы с психо-и механоламаркизмом, автогенетическими и неодарвинистскими концепциями, с распространением механистической и формалистской методологии на область исследования проблем первобытности.

Широкое распространение получили различного рода евгенические и биологические концепции в социологии, что нередко вело к биологизации объяснения движущих сил развития в антропогенезе. Биологизация общественных явлений принимала многообразные формы: отождествление закономерностей развития растительного и животного мира с закономерностями исторического процесса, истолкование общественно-исторических явлений с помощью естественнонаучных понятий («фито- и зоосоциоло-

гия»), попытки слияния дарвинизма с марксизмом в единое «монистическое мировоззрение» (Н. А. Градескул, Д. С. Садынский, Ю. Шаксель и др.), поиски физиологического пути научного решения проблем общественного поведения («социальная рефлексология» — А. А. Богданов и др.), стремление увязать фрейдизм с положениями исторического материализма и «психологизация» категорий исторического материализма («фрейдомарксизм» — А. И. Варьяш, А. Б. Залкинд, М. А. Рейснер и др.).

В критических выступлениях ряда советских ученых-марксистов была продемонстрирована теоретико-методологическая несостоятельность и позитивистская направленность попыток биологизации общественных наук.[3]

В период между 1917 и 1924 г. был сделан ряд эволюционно-биологических обобщений, оказавшихся весьма существенными для разработки теории антропогенеза. Связаны они прежде всего с идеями А. Н. Северцова, впервые изложенными в работе «Эволюция и психика» (1922) и развитыми им в работах более позднего периода. Северцов одним из первых поставил вопрос о поведении как важнейшем факторе приспособительной эволюции и обратил внимание на тесную связь между прогрессивной эволюцией мозга, психики и эволюцией органов. Именно пластичность форм «разумного поведения» у высших стадных млекопитающих стала основой их прогрессивной эволюции. «Разумное поведение» обеспечивало такую перестройку адаптаций в течение онтогенеза, благодаря которой ненаследственные функциональные изменения поведенческих реакций передаются потомству путем обучения. В сочетании с высокой полифункциональностью эктосоматических органов поведение стало основным материалом для выработки универсальных адаптаций, позволяющих быстро приспосабливаться к резким и неожиданным изменениям в условиях существования. При этом Северцов не отождествлял психику «разумного типа» с психической деятельностью в форме простых условных рефлексов, считая, что рефлексы и инстинкты составляли более низкий этап развития психики. Согласно Северцову, надстройка индивидуальной приспособляемости поведения достигает у человека максимальных размеров и именно ею наряду с другими важными факторами была обеспечена в антропогенезе высокая степень пластичности поведения предлюдей в их отношениях к изменениям окружающей среды. Северцов подчеркивал исключительно важное значение орудий труда, искусственной среды обитания в процессе становления и развития человека, в эмансипации его зависимости от стихийных сил природы.

Вклад Северцова в разработку эволюционно-биологического аспекта теории антропогенеза составили также многие положения его учения о главных направлениях эволюционного процесса, и особенно теория ароморфной эволюции, которые, будучи развиты его учениками и последователями, сыграли существенную роль в развитии рассматриваемого здесь подхода в антропогенетических исследованиях. Ценной является также идея, еще ранее высказанная Северцовым, о значении проблемы антропогенеза для понимания современного этапа развития человека и его биологического будущего. «Эволюционное учение, — отмечал Северцов, — раскрыв прошлое филогенеза человека, приступило к изучению направления его современного развития и ставит вопрос о том, нет ли возможности ускорить и направить прогрессивную эволюцию человека в будущем» (1945, с. 17—18).

---

[3] Обстоятельный историко-социологический анализ разработки биосоциальной проблемы в целом и теории антропосоциогенеза в частности см.: *Чагин Б. А., Клушин В. И.* Борьба за исторический материализм в СССР в 20-е годы. Л., 1975, гл. III, с. 121—175.

В эти же годы складывается школа эволюционной зоопсихологии В. А. Вагнера. Вагнер принадлежал к числу тех дарвинистов, которые стремились получить прямое доказательство функций естественного отбора путем кропотливых и детальных наблюдений за действиями процессов селекции в ходе эволюционных перестроек поведения животных. Изучение биологических предпосылок антропогенеза должно начинаться, по мнению Вагнера (1910—1913; 1924—1929), с самых примитивных стадий эволюции и последовательно охватывать все фазы прогрессивного развития животных. Он критиковал попытки отождествления генезиса высших психических способностей с процессом чисто количественного нарастания разумности и рассмотрения инстинктов как редуцированной разумной деятельности. В этой связи Вагнер обосновал идею о сопряженной эволюции инстинктивного поведения и поведения «разумного типа» в филогенезе. Они как бы одновременно выделились из этапа рефлекторной деятельности и претерпели сопряженную эволюцию, а инстинкты утратили в филогенезе гоминид свой исходный машинообразный характер. Следует особо отметить, что поставленный Вагнером вопрос об относительной роли врожденного и индивидуально приобретенного в формировании поведенческих адаптаций, а также его стремление объединить результаты сравнительно-зоопсихологических исследований с достижениями дарвиновского эволюционизма обозначили тенденцию к становлению общебиологической теории поведения. Мысли Вагнера о значении психики и поведения как факторов прогрессивной приспособительной эволюции, о ведущей роли нервной системы в эволюции животных во многом совпадают с аналогичными выводами Северцова.

Вагнер рассматривал стадную жизнь как один из важнейших факторов естественного отбора. В отличие от широко распространенных детальных описаний взаимоотношений, складывающихся в объединениях различных видов животных, Вагнер сосредоточил внимание на выяснении эволюционной роли этих объединений и на анализе внутреннего содержания жизни сообществ. При этом им была установлена прямая зависимость приспособительных форм стадного поведения от уровня организации животных. В качестве критерия уровня стадной организации Вагнер предложил выделить такой признак, как степень индивидуальной активности особей в стаде. По Вагнеру, генеральная линия эволюции общественной жизни животных, ведущая непосредственно к первобытному коллективизму, лежала на пути преодоления внутренних противоречий во взаимодействии вида и индивида, с растущей тенденцией к повышению степени активной независимости индивида, расширения его стадных функций и обогащения общего содержания жизнедеятельности.

Таким образом, идеи Северцова и Вагнера составили основу для изучения этологических и экологических факторов становления человечества, что сыграло важную роль в дальнейшей разработке проблемы движущих сил антропогенеза.

Ф. ЭНГЕЛЬС И ПРОБЛЕМА ФАКТОРОВ АНТРОПОГЕНЕЗА

Следующий этап в разработке теории антропогенеза в СССР связан с опубликованием в нашей стране в 1922 г. работы Ф. Энгельса «Роль труда в процессе превращения обезьяны в человека»,[3] которая сыграла выдающуюся роль в утверждении диалектико-материалистических взглядов на проблемы человеческой предыстории и принципиального их реше-

[3] *Маркс К., Энгельс Ф.* Соч., т. 20.

ния в философской форме. Работа Энгельса становится своего рода программой исследования проблем антропогенеза. Трудовая теория Энгельса стала общепринятой в советской науке. Разработка основных ее положений, подтверждение их данными из области изучения новейших отечественных палеоантропологических находок сочетались в этот период с активными выступлениями советских ученых против идеалистических гипотез и буржуазных теорий антропогенеза, всевозможных попыток перенесения биологических закономерностей на общество и антропосоциологических и расистских измышлений. Эмпирическая база трудовой теории значительно обогатилась конкретными доказательствами филогении человека и периодизации антропогенеза с привлечением данных по сравнительной анатомии современных и ископаемых приматов, изучения костных остатков и орудий древнейших и древних гоминид. Эти материалы были получены в результате развернувшихся в СССР широких археологических изысканий, охвативших значительную часть территории нашей страны.

В 1924 г. Г. А. Бонч-Осмоловским были открыты в пещере Киик-Коба (Крым) костные остатки взрослого неандертальца (Бонч-Осмоловский, 1940—1941). Детальное изучение их, а также последовавших вслед за ними других находок пролило свет на проблему перехода предков человека от древесной жизни к наземному существованию и орудийной деятельности древних гоминид. Его открытие также показало, что уже задолго до палеоантропа была освоена двуногость и наземное хождение, что и подтвердили позднейшие находки австралопитековых. Расширили представления об этом периоде антропогенеза найденные А. П. Окладниковым (1940) костные остатки неандертальского мальчика из грота Тешик-Таш. Эта находка наряду с зарубежными сведениями подкрепила мнение об эволюционной преемственности палеоантропов (неандертальцев) и неоантропов (кроманьонцев). В ходе обсуждения вопроса о прародине человека была высказана гипотеза о возможном обитании непосредственных предков человека в высокогорных областях земного шара, менее заселенных крупными хищниками (Сушкин, 1928). Местообитания подобного рода могли оказаться переходными к занятию открытых наземных биотопов (Неструх, 1934).

Серьезным аргументом в пользу гипотезы о древесной жизни предков человека были исследования проблемы связи онтогенеза и филогенеза в отношении его внутренних органов и мозга. При сопоставлении весовых и морфологических особенностей мозга человека и животных, в том числе и приматов, было установлено, что по отношению абсолютной массы мозга к относительному весу тела человек значительно превосходит всех млекопитающих (Рогинский, 1933а). С позиций теории филэмбриогенеза Северцова была критически рассмотрена гипотеза «фетализации» Л. Болька и показано, что в некоторых своих выводах автор ее исходит из ошибочных ортогенетических соображений (Рогинский, 1933б).

В эти же годы обсуждался вопрос о периодизации процесса человеческой эволюции. Я. Я. Рогинский (1936, 1938) сформулировал концепцию «двух скачков» в антропогенезе, в основу ее положив идею Энгельса о том, что период становления человека являлся одновременно и периодом становления человеческого общества. Были установлены хронологические рамки этого процесса. В. В. Бунак (1938) сформулировал основные теоретические положения о популяционных механизмах расогенеза человека. В рассматриваемый период берут начало многолетние дискуссии, связанные с разработкой теоретических основ расоведения. Все большее обоснование получали представления о принципиальном различии между расами человечества и подвидовыми подразделениями в систематике животных,

об историчности расообразования, таксономической неравнозначности признаков в антропологической классификации человеческих рас, об основных и второстепенных расовых признаках (Ярхо, 1934).

Для понимания факторов антропогенеза большое значение имели работы в области зоопсихологии и физиологии высшей нервной деятельности. Ученики В. А. Вагнера Г. З. Рогинский (1948), Н. Ю. Войтонис (1936, 1949) и др., а также Н. Н. Ладыгина-Котс (1923, 1935) получили интересные данные об орудийной деятельности высших антропоидов и поведении обезьян, их стадном образе жизни, проливающие свет на проблему эволюционно-биологических предпосылок гоминизации.

Исследованиями школы И. П. Павлова были выявлены основные физиологические механизмы сложных форм поведения животных. Получил дальнейшее развитие дарвиновский принцип детерминизма в объяснении их поведения, рассмотрен вопрос о взаимосвязи безусловных и условных рефлексов как о взаимодействии видового и индивидуального поведения. Существенное значение для теории антропогенеза имело открытие Павловым второй сигнальной системы как физиологического основания абстрактного мышления. Эта, по выражению Павлова, «чрезвычайная прибавка к механизмам нервной деятельности» явилась последним эволюционным приобретением, поражающе резко выделившим человека из ряда животных (Павлов, 1951, с. 326).

Вместе с тем в этот же период наметилась определенная тенденция к ошибочной трактовке некоторых идей Энгельса и к ламаркистскому объяснению сущности антропосоциогенеза. Сторонники так называемого творческого дарвинизма, стремясь утвердить свои позиции, истолковывали отдельные формулировки Энгельса исключительно в духе ламаркизма. В этой связи решительным образом отвергались всякие попытки применения учения Дарвина о естественном отборе к исследованию проблемы антропогенеза. Совершенно игнорировался тот факт, что сам Энгельс критически относился к эволюционной концепции Ламарка, в особенности к принципу изначальной целесообразности. По Энгельсу, воздействие трудовой деятельности на приспособляемость и модификационные изменения формирующихся людей осуществлялось не прямым путем, а в результате естественного отбора.

Ближе всего к эволюционно-биологической проблематике в этот период находилась антропология. Основные усилия антропологов, как писал М. А. Гремяцкий, были направлены «... а) на изучение процессов становления человека к открытию и уяснению все новых связей и признаков сходства между человеком и животным миром...; б) детальному сравнительному изучению приматов и уточнению систематического положения человека в отношении к ним; в) исследованию находок ископаемого человека и родственных с ним ископаемых форм; г) установлению конкретной филогении человека. Во всех этих направлениях были достигнуты большие успехи, однако более общая и принципиальная проблема... качественного своеобразия эволюции человека в связи в ведущей ролью труда в ней осталась вне сферы антропологической исследовательской работы» (1934, с. 40—41). В развитии антропологии преобладающими были организмоцентрические тенденции, т. е. процесс становления человечества по существу отождествлялся с процессом формирования физического типа *Homo sapiens*, тогда как в археологии господствовали социологизаторские тенденции, в силу которых социогенез рассматривался как самостоятельный процесс в отрыве от антропогенеза. Междисциплинарные же связи этих наук носили формальный характер. Серьезным препятствием на пути дальнейшего развития теории антропосоциогенеза было отсутствие систематического использования данных о движущих силах органической эво-

люции в разработке проблемы факторов антропогенеза, одностороннее увлечение эмпирическими исследованиями, отсутствие единой программы комплексных исследований проблемы движущих сил человеческой предыстории.

ПРОБЛЕМА ДВИЖУЩИХ СИЛ АНТРОПОГЕНЕЗА В КОНЦЕ 30-х—НАЧАЛЕ 60-х ГОДОВ

Переломный момент в изучении эволюционно-биологических аспектов антропогенеза в нашей стране связан с введением И. И. Шмальгаузеном (1939) понятия «эпиморфоз», составившего эволюционно-биологическую основу для конкретизации идеи Энгельса о специфических закономерностях антропосоциогенеза как «переходного состояния». По Шмальгаузену, эпиморфная эволюция составила «последний мыслимый этап эволюции» (1939, с. 170), на протяжении которого общие закономерности развития живого специфическим образом проявлялись как факторы человеческой предыстории. В процессе эпиморфной эволюции, на основе преодоления капитального противоречия развития живого между приспособленностью группы к существованию в данных условиях и сохранением ею эволюционной перспективности, завершается вызревание эволюционно-биологических продпосылок высшей, социально организованной формы движения материи. С введением понятия «эпиморфоз» открылась реальная перспектива изучить процесс антропосоциогенеза с одной из еще мало исследованных сторон, а именно, как заключительную фазу эволюции хордовых (Ефимов, 1972). Шмальгаузен выдвинул теоретические положения, существенные для анализа антропосоциогенеза, показал широкие возможности подхода к изучению закономерностей предыстории человечества с эволюционно-биологических позиций.

В 1941 г. В. И. Кремянский сформулировал и обосновал принцип «самоустранения естественного отбора», объясняющий механизм перестройки его действия в антропосоциогенезе. Согласно этому принципу, самоустранение естественного отбора происходит посредством накопления ряда уникальных эволюционных приобретений (развитие способностей к индивидуальному научению, группового объединения внешней деятельности и сложных форм поведения), обеспечивших возникновение трудовой деятельности. Труд как новый фактор эволюции неуклонно сокращал сферу преобразующего действия естественного отбора и обеспечивал сложившимся формам выход за рамки воздействия биологических закономерностей. Возрастание активной независимости организмов способствовало быстрой смене форм поведения адекватно требованиям среды.

В поддержку идеи Кремянского выступил С. Н. Давиденков (1947). По его мнению, накопление и стабилизация нервных заболеваний у предыстерического и современного человека получают свое объяснение в поэтапном, но неравномерном свертывании, «затухании» направляющих функций естественного отбора в процессе гоминизации. Вытеснение естественного отбора сопровождалось процессом формирования социальных норм поведения, которыми осуществлялся контроль и упорядочивание эмоционально-психической сферы жизнедеятельности перволюдей. Самоустранение направляющего влияния естественного отбора носило противоречивый характер по отношению к формирующейся человеческой организации.

Как Кремянский, так и Давиденков лишь в самой общей форме обсуждали вопрос о генезисе форм отбора в антропогенезе. Эту задачу попытался решить Г. А. Шмидт (1948). Согласно Шмидту, в эволюции го-

минид возникает новый, принципиально отличный от обычного тип приспособления к условиям существования, для которого было характерным активное воздействие на природу через посредство изготовления и использования орудий. Этот способ активного приспособления, получивший название «суперации», вызвал к жизни новую форму отбора — «общественно-трудовой отбор», который уже не являлся ведущим фактором видовой эволюции гоминид, поскольку действие его было подчинено и направлялось «общественно-производственными» отношениями первобытных людей. Шмидту не удалось раскрыть взаимосвязь общественно-трудового и естественного отбора. Распространение и преобладание новой формы отбора датируется Шмидтом палеолитическим и раннеэолитическим временем, т. е. сравнительно поздним этапом гоминизации. Поэтому остается неясным характер движущих сил более ранних этапов антропосоциогенеза. Тем не менее отстаивание Шмидтом идеи о существовании закономерностей, специфических для некоторых стадий формирования человечества, послужило определенному сдвигу в разработке проблемы факторов антропосоциогенеза.

На сессии ВАСХНИЛ 1948 г. понятие эпиморфоза было отвергнуто. Исследования антропосоциогенеза как специфической формы ароморфной эволюции перестали проводиться. Не получили одобрения и отдельные попытки выяснить значение фактора естественного отбора в антропогенезе, и это направление в исследовании проблем антропогенеза было законсервировано. Однако искусственная приостановка исследовательского поиска не могла быть продолжительной. Так, уже дискуссия, развернувшаяся в 1951 г. на совещании представителей четырех институтов АН СССР — языкознания, археологии, этнографии и истории — показала необходимость комплексного изучения проблем предыстории человека. Было доказано, что на современном уровне научных знаний проблему антропогенеза уже нельзя решить одними традиционными средствами антропологии и археологии, а необходимо систематическое ее исследование на материале общественных и биологических дисциплин.

В эти годы широкое распространение получила концепция «двух скачков», ранее сформулированная Я. Я. Рогинским. Эта концепция нацеливала исследователей на выявление конкретных механизмов взаимосвязи эволюционно-биологических и социальных факторов антропогенеза.

В ходе дискуссии между сторонниками единства или независимого происхождения современных рас (моно- и полицентризм) Рогинским была выдвинута теория «широкого моноцентризма», согласно которой морфологические признаки современных человеческих рас начали формироваться в верхнепалеолитическую эпоху у неоантропа и сложились окончательно значительно позднее. Следует напомнить в этой связи, что в последние годы некоторые советские антропологи, развивая эту теорию с эволюционистских позиций, обосновывают концепцию полицентрического происхождения человеческих рас (см.: Алексеев, 1968, 1978).

Определенным толчком к оживлению дискуссий по проблеме антропогенеза в целом стало выступление Б. Ф. Поршнева (1955), в котором, отмечая неполноту чисто социологического решения, он выдвинул идею о необходимости выяснения действия биологических факторов, и в особенности естественного отбора, в процессе становления человеческого общества. Глубокое и всестороннее изучение начала человеческой истории, писал Поршнев, «немыслимо без того, чтобы допустить биологические методы исследования в науке о становлении человека» (1955, с. 156).

К аналогичным выводам несколько ранее пришла Н. А. Тих (1947). При исследовании вопроса о значении стадного образа жизни в эволюции приматов и в антропогенезе этим автором была продемонстрирована

чрезвычайная плодотворность эволюционно-биологического подхода для анализа движущих сил эволюции общественности животных и выяснения роли стадности как фактора цефализации и сапиентации в целом.

В работах Бунака (1954, 1959, 1966), посвященных исследованию эволюционных особенностей строения стопы предков человека, морфологии и эволюции человеческого мозга и происхождению речи, были широко использованы эволюционно-биологические данные и на основе их изучения намечены некоторые новые теоретические подходы к объяснению закономерностей процесса гоминизации.

Таким образом, в 40—50-е годы была создана определенная база для широкого использования эволюционно-биологических данных в исследованиях проблемы движущих сил и закономерностей антропосоциогенеза. Систематическое привлечение новейших достижений эволюционной теории к разработке проблемы движущих сил антропогенеза наметилось лишь к началу 60-х годов, что было связано в первую очередь с крупнейшими открытиями в палеоантропологии Л. Лики (Leakey, 1961). Последующие два десятилетия ознаменовались началом фронтального применения достижений синтетической теории эволюции к изучению проблем антропосоциогенеза.

СОВРЕМЕННЫЙ ЭТАП

Переход от типологического (организмоцентрического) к новому, популяционистскому мышлению приобрел исключительное значение в исследованиях первобытной истории, и в особенности ее начала: в решении узловых вопросов происхождения и эволюции сознания, языка, первобытного коллективизма, проблемы генезиса труда.

В современной теории эволюции классические понятия учения об ароморфной эволюции Северцова и Шмальгаузена дополнены новыми понятиями: «магистральная линия прогресса» (К. М. Завадский), «неограниченный прогресс» (J. Huxley), «ноогенез» (М. М. Камшилов). Эта система понятий в сочетании с достижениями в области палеоантропологии, приматологии, этологии, экологии и генетики современных человеческих популяций, наряду с результатами новейших исследований в археологии и этнографии, психологии, нейрофизиологии и физиологии высшей нервной деятельности, а также с философскими исследованиями проблем предыстории, значительно стимулировала современную разработку эволюционно-биологических аспектов теории антропосоциогенеза.

У исследователей, разрабатывающих теорию антропогенеза, возрос интерес к учению об ароморфной эволюции. Значение этого учения для проблемы антропосоциогенеза отмечалось в работах К. М. Завадского (1958, 1967а), Ю. И. Семенова (1966), М. Б. Туровского (1963), Ю. И. Ефимова (1967) и др. Было продолжено исследование понятия «эпиморфоз» и рассмотрен вопрос о величине и эволюционной ценности ароморфных преобразований в процессе эпиморфной эволюции (Ефимов, 1972). С позиций теории ароморфозов установлено, что понятие об эпиморфозе является весьма существенным для анализа закономерностей «неограниченного прогресса», т. е. прогрессивного развития эврибионтных групп, способных сохранять внутренние возможности для дальнейшего совершенствования организации в сторону высшей — социальной формы движения материи.

Понятие «эпиморфоз» позволяет выделить для специального анализа собственно биологический аспект проблемы антропогенеза, т. е. сделать упор на выяснении вопроса о значении естественного отбора как фактора гоминизации, а также рассмотреть с эволюционных позиций проблему

формирования надорганизменных, стадных систем организации, послуживших основой для развития высших форм «разумного поведения» (Северцов) и ставших одним из важнейших условий возникновения общественных связей. Анализ соотношения понятия «эпиморфоз» и «неограниченный прогресс» оказался эффективным для понимания проблемы направленности процесса гоминизации и перспектив биологического развития человека.

Заметным событием в жизни советской науки стал VII Международный конгресс антропологических и этнографических наук (Москва, август 1964). Доклады и выступления советских ученых на секциях и симпозиумах конгресса продемонстрировали достижения отечественной науки в разработке главнейших теоретических проблем антропологии (см.: Труды VII Междунар. конгресса антропологических и этнографических наук, М., 1968, т. 1—3). Основные вопросы систематики и филогении гоминид, а также узловые методологические и теоретические проблемы антропогенеза обсуждались на специальном симпозиуме «Проблема грани между человеком и животным» (см.: Вопросы антропологии, 1965, вып. 19).

На конгрессе были доложены материалы о восточноафриканских находках олдувайских австралопитеков (Якимов, 1966; Tobias, 1968). Добытые сведения потребовали по-иному взглянуть на процесс эволюции человека и подвергнуть существенному пересмотру прежние данные о древности человеческого рода. В свете новых данных, значительно подробнее, чем раньше, характеризующих группу австралопитековых, было установлено, что австралопитек как эволюционный тип представляет собой форму непосредственных предшественников человека в животном мире. Этот вывод обосновывается не только анализом морфологических особенностей костных остатков австралопитековых, поразительно сближающих их с человеком, но и в особенности использованием и, возможно, изготовлением ими примитивных орудий (Решетов, 1966; Урысон, 1966; Якимов, 1967, 1974; Рогинский, 1969; Иди, 1977). В литературе, посвященной олдувайским находкам, последнему обстоятельству придается особенно большое значение. С обнаружением презинджантропа — *Homo habilis* — был установлен предполагаемый создатель примитивных каменных орудий, относящихся к так называемой галечной культуре. Открытие Лики значительно прояснило вопрос и о возрасте австралопитека. Если раньше считалось, что австралопитек (предполагаемый возраст около 1 млн лет) представляет собой побочную вымершую ветвь раннечетвертичных антропоидов, спорадически употреблявших природные предметы в качестве орудий, то находки в ущелье Олдувай заставили пересмотреть эти представления, поскольку *Homo habilis* был определен как один из вариантов австралопитековых с возрастом более 1.7 млн. лет. Более того, раскопки последних лет в Африке дали богатый материал, свидетельствующий о значительном увеличении (до 4—5 млн. лет) древности австралопитековых, а следовательно, и приобретения ими прямохождения как первого шага на пути гоминизации. Получены также новые сведения об их расселении и ранней адаптивной радиации, об экологии и образе жизни этих приматов.

В свете новых открытий в Восточной Африке скелетных остатков гоминид типа питекантропа в отложениях более 2 млн. лет и увеличения возраста (до 1.9 млн. лет) местонахождения моджокертского питекантропа на Яве новое звучание обретает проблема первоначальной дивергенции гоминидной и понгидной ветвей эволюции, древности обособления семейства гоминид и формирования рода *Homo* (Урысон, 1969). Хотя несомненно, что начало орудийной деятельности совпадает в широких пределах с выделением семейства гоминид (Алексеев, 1975), ряд исследователей считает, что отделение понгидной линии от гоминидной произошло

примерно 14—12 млн. лет тому назад (Урысон, 1974), тогда как другие, руководствуясь биохимическими данными и соображениями, настаивают на гораздо более позднем отделении линии эволюции, ведущей к человеку, от общего предкового ствола — около 4 млн. лет назад (см.: Sarich, 1974; Иди, 1977).

Существенные расхождения в трактовке этого вопроса вызваны главным образом различием исходных эволюционно-теоретических установок авторов, их ориентацией на определенный исследовательский материал. Затруднения, возникающие при оценке таксономического ранга ископаемых гоминид и определении их места в общем процессе гоминизации, связаны главным образом с отождествлением систематических морфологических концепций с общебиологической эволюционной концепцией вида и видообразования.[5]

В современных интерпретациях палеоантропологических материалов морфологический критерий остается пока основным, хотя отдельные авторы признают, что «это, конечно, не означает, что с дальнейшим прогрессом эволюционно-биохимических и генотипических исследований роль генетического принципа не будет возрастать и в таксономии приматов и собственно гоминид» (Хрисанфова, 1974, с. 25). В качестве обязательного условия полноценного таксономического анализа предполагается руководствоваться не столько единичными признаками, сколько их комплексностью, используя для установления масштабов морфологического своеобразия человека и его ближайших предков «гоминидную триаду» (Алексеев, 1975) или так называемые комплексы гоминизации, т. е. «системы морфологических признаков, в той или иной степени связанных с развитием специфически человеческого габитуса в процессе адаптации к трудовой деятельности, — „комплекс прямохождения", „трудовой руки", а также сапиентного типа мозга и всей крапио-фациальной системы» (Хрисанфова, 1974, с. 25). В этой связи отмечается дифференцирующее значение гоминидного комплекса, последовательность развития и постепенность формирования морфологических структур в процессе естественного отбора, подтверждаемые палеоантропологическими данными (Данилова, 1965; Кочеткова, 1973; Алексеев, 1975). В исследованиях по сравнительной анатомии мускулатуры высших приматов и человека показано также большое значение брахиации для перехода нашего отдаленного предка к двуногой локомоции (Юровская, 1973).

Вместе с тем многие исследователи настаивают на отнесении так называемого орудийного критерия, т. е. совместного нахождения скелетных остатков гоминид и каменных орудий, к разряду философской аргументации, малопригодной для практического выявления отличий человека от других синхронных ему высших приматов (см., например: Рогинский, 1969). Ряд авторов (Григорьев, 1977; Рогинский, 1977; Борисковский, 1979) поддерживает выдвинутую А. А. Зубовым (1964) идею о том, что систематическим критерием может служить не сама по себе трудовая деятельность, а морфологические показатели, как следствие воздействия орудий-

---

[5] В работе, посвященной истории дискуссий вокруг открытий, из которых складываются современные научные представления о происхождении человека, В. Е. Ларичев (1980) отмечает, что исследовательская ситуация в современной теории антропогенеза все больше склоняет «к идее не прямолинейного и однозначного, но сложного и многопланового процесса становления людей, что уже само по себе неизбежно порождает ожесточенные дискуссии. Речь идет не только о потрясающем удревлении возраста обезьянообразного предка, к чему пока трудно привыкнуть, о неравномерности эволюции на ранних стадиях антропогенеза, но также о поисках приемлемого решения проблемы сосуществования особей конкурирующих ответвлений родословного древа человека» (с. 369).

ной деятельности на системы органов труда (строение мозга, руки и других органов), возникшие в процессе отбора. Однако при этом признается явная уязвимость этого критерия с эволюционно-биологических позиций, поскольку известно, что морфологическая перестройка организмов хронологически может и не совпадать с биологическим прогрессом группы. Кроме того, отождествление стадий морфологической эволюции с таксономическими категориями, а также поиски прямолинейного пути развития мозга и руки под влиянием трудовой деятельности существенно расходятся с современными представлениями о темпах и направленности эволюционного процесса. Новейшие палеоантропологические данные также свидетельствуют о многонаправленности и неравномерности процесса гоминизации, в ходе которого отдельные элементы гоминидного комплекса (прежде всего ортоградность) прослеживаются уже у наиболее древних ископаемых (Якимов, 1967; Рогинский, 1969; Нестурх, 1970), а формирование более поздних вариантов консолидации сапиентных признаков могло происходить под контролем естественного отбора в течение длительного времени и параллельно на разных территориях (Бунак, 1980).

С позиций более развитых понятий и представлений предприняты и новые шаги к переосмыслению дарвиновских идей о роли естественного отбора в антропогенезе. Так, Семенов (1966), руководствуясь основными принципами марксистской трудовой теории антропогенеза и представлениями синтетической теории эволюции о приуроченности эволюционного процесса к популяционно-видовому уровню, сформулировал гипотезу о существовании в период антропогенеза особой специфической формы группового отбора, названной им биосоциальным отбором. При этом обнаруженная зависимость между тенденцией естественного отбора к самоустранению и его постепенной трансформацией в особую форму биосоциального отбора позволила значительно углубить имеющиеся представления о действии различных форм естественного отбора в процессе эпиморфной эволюции (см. Ефимов, 1972).

Идея о том, что естественный отбор на основе комплекса эволюционных факторов (мутаций, скрещивания, изоляции, колебания численности и др.) в течение длительного времени направленно формировал биологическую организацию человека, находит все больше приверженцев. Вместе с тем существуют расхождения в трактовке самого характера перестройки механизмов естественного отбора в процессе гоминизации. Ряд авторов (Кочеткова, 1973; Рогинский, 1978; Урысон, 1978, и др.) оспаривает идею Семенова о существовании на начальной стадии формирования человеческого общества закономерностей, специфических для этого периода как промежуточного, переходного состояния.

Последнее десятилетие отмечено проникновением физиологических, генетических и биохимических методов в антропологические исследования, что заметно продвинуло развитие отечественной популяционной антропологии, способствовало формированию популяционно-генетической концепции расообразования на основе сопоставления эволюционно-морфологических и генетических данных, а также изучения географии расовой изменчивости человеческих популяций.

Получили существенное развитие сформулированные еще в 30-х годах Бунаком теоретические представления о популяционных механизмах расогенеза (Бунак, 1938, 1956, 1980). Они исследуются с привлечением данных генетики популяций, геногеографии, демографии, результатов изучения процессов изоляции, флуктуации численности, миграции и других факторов гоминизации и расообразования. Всеми авторами подчеркивается значительная роль социальных факторов, исторически коррелирующих основные биологические факторы расогенеза: стимулирование образования

генетических барьеров и ограничение панмиксии; фильтрационное значение социальных факторов в мутационных процессах и процессах направленного изменения генов и признаков во времени; блокирование действия естественного отбора как формообразующего фактора на ранних этапах расообразования (Алексеев, 1968).

В монографии Алексеева (1978) на обширном палеоантропологическом материале показано, что процессы возникновения, формирования и сложения расовых комплексов носили многоступенчатый, этапный характер. Движущую форму естественного отбора на ранних этапах расообразования сменяет на стадии расовой дифференциации и образования современных больших рас в верхне- и послепалеолитическое время стабилизирующий отбор, с последующим переходом его в форму, поддерживающую интенсивный процесс грацилизации, т. е. шлифовку ранее сложившихся расовых комплексов. Автор проявляет большую осторожность в трактовке этого вопроса, справедливо полагая, что предпринятый им анализ факторов дифференциации древнейших и древних гоминид во времени и пространстве ограничен рамками палеоантропологических исследований, отличающихся фрагментарностью и неполнотой сведений.

Большую роль в разработке проблем антропогенеза играет привлечение материалов из разных областей геологических и географических наук. В особенности это касается тех разделов четвертичной геологии и палеогеографии третичного периода, которые раскрывают древность остатков ископаемого человека и древних ландшафтов и способствуют реконструкции особенностей воздействия природных условий (смены климата, флоры, фауны) на ход эволюции человека (И. Иванова, 1965). В этой связи в последние годы в нашей стране исследуются эволюционно-биологические механизмы адаптации человеческих популяций к условиям разнообразной географической среды в антропогенезе и к современным природным условиям (Решетов, 1966; Якимов, 1967, 1974; Т. Алексеева, 1977; Будыко, 1977; Файнберг, 1980; Адаптация человека, 1972, и др.). Заметно оживилось изучение форм и направлений естественного отбора в современных человеческих популяциях (Эфроимсон, 1964; Алексеев, 1968; Рычков, 1969), а также обсуждение проблемы биологического будущего человечества в связи с дальнейшим развертыванием процессов научно-технической революции и глобальным воздействием человечества на эволюцию биосферы (Быстров, 1957; Эфроимсон, 1964; Дубинин, 1971; Камшилов, 1974б, и др.). Большинство исследователей полагает, что дальнейшее развитие биологических свойств человека исключает видообразующие процессы. Естественный отбор, прекратив свое существование в качестве причины развития, сохраняется в форме поддерживающего достигнутый уровень биологической организации: его роль ограничивается устранением в человеческой популяции аномальных гамет, зигот, эмбрионов и индивидов.

В последнее десятилетие известное развитие получили исследования эволюционно-экологических и этологических аспектов антропогенеза. В нашей стране вышло немало работ, в которых отражены определенные результаты этих исследований (Кряжев, 1955; Камшилов, 1960; Нестурх, 1960; Тих, 1970; Фирсов, 1972, 1977; Алексеев, 1975, 1979; Л. Алексеева, 1977; Крушинский, 1977). Характерно, что именно проблема групповой организации, ее эволюционно-биологический аспект оказались в поле особого внимания философов и специалистов в области проблем предыстории (Леонтьев, 1959; Туровский, 1963; Семенов, 1966; Ефимов, 1969, 1972; Гурьев, 1973; Поршнев, 1974; Стрельченко, 1980). Установлено, что семейно-стадный способ групповой организации был одной из важнейших предпосылок гоминизации. Материалы наблюдений за стадной жизнью при-

матов (как в искуственной, так и в естественной среде обитания) помогают реконструировать древнейший этап развития социальной организации, установить вероятную структуру коммуникаций в предчеловеческом стаде и межстадных объединениях, определить возможную численность, возрастные и половые показатели предчеловеческого стада, особенности его миграции и расселения. Конечно, стадный образ жизни, экология современных обезьян неадекватны стадности как способу бытия формирующихся людей в антропогенезе, внутренняя структура первобытного стада и способы общения в нем нам еще далеко не ясны. Однако реконструкция популяционной структуры человечества на этапах его предыстории требует привлечения в качестве исходных данных материалов экспериментальных исследований закономерностей микроэволюции в сочетании с данными палеоантропологии, археологии и этнографии, относящихся к наиболее раннему периоду антропогенеза.

Значительный интерес представляют также экспериментальные исследования орудийной деятельности антропоморфных обезьян, которыми с помощью совершенных методик выявляется арсенал имитационных средств и границы подражательных возможностей антропоидов, их морфо-психологический потенциал к изготовлению орудий (Ладыгина-Котс, 1965; Хрустов, 1968, 1976).

В заключение следует отметить, что на пути к выяснению эволюционного значения биологических предпосылок антропосоциогенеза делаются лишь первые шаги. Важную роль в этом процессе призвана сыграть современная синтетическая теория эволюции, которая и в трактовке проблем естественной предыстории человечества последовательно восходит к лучшим традициям классического дарвинизма.

называть тимонуклеиновую кислоту, является универсальным компонентом ядер как растительных, так и животных организмов.

В 1944 г. О. Эйвери, С. Мак-Леод и М. Маккарти установили, что так называемый фактор Гриффитса — вещество, передающее наследственные свойства от одних бактерий к другим, не что иное, как ДНК.

И, наконец, в период с 1947 по 1950 г. Дж. Гулландом и Э. Чаргаффом была показана несостоятельность тетрануклеотидной теории. Чаргафф, разработав новые методы определения состава ДНК, показал, что ДНК различных организмов отличаются разным количественным соотношением оснований. Тем самым была обнаружена видовая специфичность ДНК — необходимое условие для того, чтобы это вещество могло быть субстратом наследственности.

Помимо этого, Чаргаффом были сформулированы его эмпирические правила соотношения оснований в ДНК, послужившие не только в качестве критерия правильности определения нуклеотидного состава, но и использованные в 1953 г. Ф. Криком и Дж. Уотсоном для построения модели знаменитой «двойной спирали» ДНК.

Три этих открытия знаменовали начало нового этапа в изучении нуклеиновых кислот, в том числе в изучении эволюции геномов. Уместно здесь привести высказывание Белозерского 1947 г.: «Исследование изомеризма полинуклеотидов и степени их полимеризации в клетке представляет особый интерес с точки зрения филогенетической корреляции в группе нуклеиновых кислот» (Белозерский, 1947, цит. по: Спирин, Шамин, 1976, с. 79).

Следует вспомнить, что в то время арсенал методов зарождающейся молекулярной биологии был еще весьма небогат. Еще не были известны современные «щадящие» методы выделения ДНК из клеток, поэтому первые попытки определения молекулярного веса нуклеиновых кислот давали величины, заниженные на несколько порядков. «Степень полимеризации», по выражению Белозерского, определить с достаточной точностью не удавалось. Фактически единственным методом было определение нуклеотидного состава ДНК, а точнее, процентного содержания суммы гуанина и цитозина (%ГЦ).

Исследование эволюции геномов имеет свои особенности. Так как нуклеиновые кислоты в ископаемом состоянии не сохраняются, мы можем судить о путях их филогенеза по конечным результатам — каким-либо параметрам структуры ДНК ныне живущих форм. Эволюционная молекулярная биология — своеобразный аналог сравнительной анатомии, где о процессе можно судить только по результату.

За короткий период времени были предложены следующие способы изучения эволюции генома: сравнительные исследования нуклеотидного состава ДНК у различных групп организмов; исследования степени метилирования нуклеотидов и наборов изоплит; изучение соотношений фракций с разной степенью повторяемости и чередуемости; молекулярная гибридизация ДНК.

ИЗУЧЕНИЕ НУКЛЕОТИДНОГО СОСТАВА ДНК

Несмотря на ограниченность методов, исследования сравнительной биохимии нуклеиновых кислот развивались довольно быстро. В 1956 г. К. Ли, Р. Вайль и Е. Барбю (Lee, Wahl, Barbu, 1956) пришли к выводу, что состав ДНК бактерий связан с положением видов в системе. Годом позже вышла в свет статья А. С. Спирина, А. Н. Белозерского, Н. В. Шугаевой и Б. В. Ванюшина (1957), в которой авторы пришли к сходным результатам. Наконец, в 1960 г. Белозерский и Спирин подытожили все имев-

ЧАСТЬ VI. ИСТОРИЯ НОВЕЙШИХ ПРОБЛЕМ ЭВОЛЮЦИОННОЙ ТЕОРИИ

ГЛАВА 31. ИССЛЕДОВАНИЯ ЭВОЛЮЦИИ ГЕНОМА

Уже Дарвин понимал, что решение проблемы наследственности имеет первостепенное значение для эволюционной теории. Однако уровень биологических знаний не только во времена Дарвина, но и значительно позже не позволял разрешить эту проблему. До разгадки природы материального носителя наследственности можно было отождествлять наследственность с жизнью или же считать ее дискретные элементы — гены — формальными символами. В конечном счете лишь возникновение в середине нашего века молекулярной биологии позволило установить химическую природу субстрата наследственности и осуществить окончательно синтез генетики и эволюционной теории.

ОСНОВНЫЕ ЭТАПЫ ИЗУЧЕНИЯ МАТЕРИАЛЬНОГО НОСИТЕЛЯ НАСЛЕДСТВЕННОСТИ

Хотя нуклеиновые кислоты были открыты Ф. Мишером в Тюбингенской лаборатории Э.-Ф. Гоппе-Зейлера более 110 лет назад (в 1868—1871 гг.), их долгое время не считали субстратом наследственности. Для этого, казалось бы, имелись веские основания. Прежде всего, в начале нашего века сложилось впечатление, что растительным организмам свойственна нуклеиновая кислота так называемого дрожжевого типа, т. е. впервые выделенная из дрожжей (РНК), а животным — тимонуклеиновая, т. е. выделенная из тимуса (ДНК). Другим не менее распространенным заблуждением была концепция школы Ф. Левина (Рокфеллеровский институт, США) о тетрануклеотидном строении нуклеиновых кислот. Согласно этой концепции, нуклеиновые кислоты содержат нуклеотиды в отношении 1 : 1 : 1 : 1. Естественно, биополимер столь простого и регулярного строения казался не очень убедительным претендентом на роль «наследственного вещества».[1]

Эти ошибочные представления — следствия в то время далеко еще не совершенных биохимических анализов — в конце концов не выдержали проверки экспериментом. Из исследований, знаменующих начало нового этапа в изучении нуклеиновых кислот, следует назвать работы А. Н. Белозерского, выполненные в середине 30-х годов. Именно в это время Белозерский привел убедительные доказательства существования «животной», тимонуклеиновой кислоты (ДНК) в проростках гороха, сои, фасоли, конского каштана и пшеницы (Кизель, Белозерский, 1934; Белозерский, 1935). Из этих работ следовало, что ДНК, как стали в конце 40-х годов

[1] В изложении начального этапа истории изучения нуклеиновых кислот автор руководствовался в основном данными из сводки Олби (Olby, 1974).

шиеся в то время данные о составе ДНК у самых различных организмов. По-видимому, именно с этой публикации можно вести начало двух новых отраслей наук — теории эволюции генома и геносистематики.

Основные результаты работ, выполненных в первое десятилетие геносистематики, изложены в сборнике «Строение ДНК и положение организмов в системе» (1972). Здесь мы можем остановиться лишь на наиболее существенных выводах, полученных при исследовании % ГЦ ДНК различных организмов.

Прежде всего удалось установить, что молярная доля ГЦ может варьировать в разных группах по-разному (Антонов, 1965). Наиболее лабильны по этому признаку геномы микроорганизмов. Состав ДНК беспозвоночных изменяется в довольно узких пределах. Ниже всего лабильность, измеряемая по квадратическому отклонению от среднего состава для группы, у высших организмов — цветковых растений и позвоночных.

Если у микроорганизмов % ГЦ можно использовать как систематический признак, то у высших форм жизни он теряет это значение. Снижение вариабельности нуклеотидного состава ДНК по мере продвижения вверх по эволюционной лестнице можно объяснить различиями в возрасте сопоставляемых таксонов (Антонов, 1965). В принципе % ГЦ может изменяться в результате двух процессов: при умножении (амплификации) каких-либо последовательностей, обогащенных парами ГЦ или АТ, или же в результате мутационных переходов АТ⇄ГЦ. Доля в геноме последовательностей, обогащенных АТ или ГЦ, относительно невелика, поэтому второй процесс имеет большее значение. Так как микроорганизмы имеют короткий жизненный цикл и существуют на Земле уже миллиарды лет, в их геномах успели накопиться достаточные различия. Для молодых высокоорганизованных групп время дивергенции слишком мало, чтобы существенно изменить нуклеотидный состав ДНК.

Это объяснение следует дополнить учетом размеров генома, т. е. количеством ДНК на клетку. У высших организмов геном в тысячи раз больше бактериального. Поэтому случайные, ненаправленные мутации не могут существенно изменить нуклеотидный состав большого генома, подобно тому как случайные флуктуации теплового движения молекул (броуновское движение) не могут сместить достаточно массивную частицу, взвешенную в жидкости. Чем больше геном, тем менее вероятность того, что переходы ГЦ⇄АТ и наоборот, будут нескомпенсированы (Белозерский, Медников, 1972).

С нуклеотидным составом ДНК связан еще один парадокс эволюции, еще ожидающий разрешения. С точки зрения теории информации, максимально возможной информационной емкостью должна обладать эквимолярная ДНК, в которой все нуклеотиды встречаются с равной частотой и ГЦ=50%. Она и должна преобладать в природе. Оказалось, что это не так. Как показано А. С. Антоновым (1974), в природе наиболее часто встречается ДНК АТ-типа (30—44% ГЦ) и ДНК ГЦ-типа (52—56% ГЦ); эквимолярная ДНК встречается относительно редко. Трудно объяснить этот факт. Вспомним, однако, что все коды, применяемые человеком, также не реализуют максимально возможную для них емкость. Наиболее экономичный код далеко не самый помехоустойчивый.

Большинство крупных групп имеет бимодальное распределение % ГЦ — для бактерий, вирусов, простейших, грибов отмечена ДНК как АТ-, так и ГЦ-типа. Напротив, хордовые и беспозвоночные, высшие растения и синезеленые водоросли характеризуются АТ-типом ДНК, а зеленые водоросли и актиномицеты — лишь ГЦ-типом. Анализ частоты встречаемости нуклеотидного состава ДНК позволил Антонову (1974) выдвинуть гипотезу, подтверждающую важную роль симбиогенеза в эволюции таксо-

нов высших категорий. Согласно этой гипотезе, высшие растения, по всей вероятности, — организмы симбиотического происхождения, произошедшие от примитивных грибообразных организмов, внутриклеточными симбионтами которых стали синезеленые водоросли, — предки хлоропластов. Об этом писали уже давно (см. обзор: Хахина, 1979), однако нуклеотидный состав ДНК — одно из самых убедительных доказательств. Традиционные претенденты на роль предков высших растений — зеленые водоросли — имеют ДНК резко выраженного ГЦ-типа (61.3% ГЦ), а высшие растения — АТ-типа (42%). Маловероятно, чтобы в процессе эволюции возникла разница в 19 молярных процентов. Таким образом, грибы — не потерявшие хлорофилл растения, как полагали раньше. Наоборот, растения — это организмы, аналогичные грибам, которые приобрели хлорофилл в составе симбионтов, ставших потом органеллами. Эти данные впоследствии подтвердились удивительным сходством структуры ДНК хлоропластов и синезеленых водорослей, практической идентичностью их рибосом и многими другими факторами.

В новом свете теперь представляется проблема происхождения многоклеточных животных. Их традиционно выводили из организмов, современными аналогами которых могут служить колониальные жгутиковые. Но нуклеотидный состав ДНК жгутиконосцев 58.8% ГЦ (в среднем), а для многоклеточных животных та же величина 40.1—41.9%. Из одноклеточных только инфузории характеризуются ДНК АТ-типа, но эта группа пошла по пути не возникновения многоклеточности, а максимального усложнения одной клетки. Поэтому наиболее вероятным претендентом на роль предков многоклеточных животных были другие жгутиковые, отличные от ныне живущих.

Однако подмеченные Антоновым эволюционные тенденции могут быть использованы при построении системы лишь самого высокого уровня (царства и слагающие их категории самого высокого ранга). Попытки использовать столь крупномасштабный признак, как %ГЦ, для более мелких систематических категорий оказались значительно менее успешными. Вот примеры, где этот показатель работает, если можно так выразиться, на пределе.

Нуклеотидный состав ДНК млекопитающих исследован достаточно полно (Arrighi et al., 1968, 1970). Установлено, что средний % ГЦ для отрядов, ведущих свое происхождение от общего корня, довольно близок. Так, рукокрылые, приматы и современные насекомоядные происходят от общего предка — примитивного насекомоядного конца мелового периода. Нуклеотидный состав ДНК соответственно 39.7, 39.1, 39.4% ГЦ. Хищные, непарно- и парнокопытные выводятся из одного предка (палеоценовый род *Protogonodon* включал в себя формы, близкие как хищным, так и копытным, из которых развились примитивные хищники креодонты и копытные кондиляртры). Нуклеотидный состав соответственно 38.3, 37.4, 38.4% ГЦ.

Грызуны, неродственные ни той, ни другой группировке, имеют в среднем 39.1—40.5% ГЦ. Это, однако, не свидетельствует об их большей близости к древним насекомоядным.

Исследовали также состав ДНК рыб (Попов, Антонов, 1974). Анализ % ГЦ свидетельствует о том, что отряд оригинальных батипелагических рыб — светящихся анчоусов (*Myctophiformes*) — никак не может быть сближен с лососеобразными (*Salmoniformes*) (35.2% ГЦ против 45.7%). Но, с другой стороны, высокий % ГЦ в отряде тресковых рыб (*Gadiformes*) — 47.0% отнюдь не свидетельствует о близости их к акулам (*Lamniformes* — 47.3%). При анализе состава ДНК следует учитывать, что различие по этому признаку свидетельствует о весьма дальнем родстве, в то

время как сходство еще ничего не доказывает. Хороший пример подобного рода приводит Белозерский (1969): актиния (кишечнополостное), морской гребешок (моллюск) и голубь имеют одинаковый состав ДНК (39.6%). Из этого, конечно, не следует, что нуклеотидные последовательности ДНК актинии и голубя идентичны.

ИЗУЧЕНИЕ СТЕПЕНИ МЕТИЛИРОВАНИЯ НУКЛЕОТИДОВ И НАБОРОВ ИЗОПЛИТ

Попытки повысить разрешающую способность метода определения нуклеотидного состава ДНК проводились по двум направлениям.

Первое из них — определение в ДНК доли так называемых минорных, метилированных оснований. Это 5-метилцитозин и 6-метиламинопурин (5-МЦ и 6-МАП). Минорные нуклеотиды не включаются в полинуклеотидные цепи, а возникают в них путем избирательного метилирования цитозина и аденина. Установлены достоверные различия в степени метилирования этих оснований у разных групп организмов (см. обзор: Ванюшин, 1972). Так, 6-МАП — обычный компонент ДНК бактерий; однако, как показал Ванюшин, у некоторых видов и штаммов бактерий он может отсутствовать. Есть он также у водорослей и вирусов. 5-МЦ обнаружен в геномах бактерий и некоторых вирусов, а также водорослей.

У высших растений, позвоночных и беспозвоночных животных минорным основанием является 5-МЦ и не обнаружен в сколько-нибудь заметных количествах 6-МАП. Особенно много 5-МЦ у высших растений — до 10 молярных процентов. Анализ содержания и распределения метилированных оснований может принести пользу при исследовании эволюции геномов. Однако разрешающая способность этого метода не всегда оказывается удовлетворительной. С другой стороны, наиболее перспективно его применение при исследовании процессов онтогенеза — дифференцировки, регуляции активности генов, считывания информации в разных тканях и органах, исследования процесса старения и канцерогенеза.

Второе направление, усиленно развивавшееся последние два десятилетия — так называемый изоплитный анализ ДНК (см. обзоры: Мазин, 1972, 1980). Полинуклеотидные цепи можно рассматривать как линейные последовательности чередующихся пуриновых (А и Г) и пиримидиновых (Ц и Т) нуклеотидов. Методами специфического кислотного гидролиза можно количественно выделить участки, состоящие из одних пиримидиновых или же пуриновых нуклеотидов (изоплиты). Изоплиты могут состоять из 1, 2, 3 и более пуринов или пиримидинов. ДНК с высоким содержанием длинных изоплит считается более сблоченной. Работы А. Л. Мазина и Б. Ф. Ванюшина позволили прийти к важному выводу: в процессе прогрессивной эволюции крупных таксонов сблоченность ДНК возрастала, т. е. возрастало процентное содержание длинных изоплит (так как последовательности ДНК в двойной спирали комплементарны, пуриновому изоплиту в одной нити соответствует пиримидиновый — в другой, и наоборот). Это, по-видимому, чуть ли не единственная известная в настоящее время тенденция в эволюции ДНК, имеющая векторный характер. Смысл ее остается неясным. Наибольшую информационную емкость имела бы ДНК с распределением нуклеотидов в цепи, близким к случайному: при возрастании сблоченности количество информации, приходящейся на один нуклеотид, снижается.

Как показано Мазиным, возрастание сблоченности в конце концов приводит как бы к «перекачке» пиримидинов в одну цепь, а пуринов в другую, т. е. к асимметрии комплементарных цепей ДНК. Точечные мута-

ции — трансверсии типа пурин⇄пиримидин — выполняют роль некоего «мутационного насоса» при работе которого смысловая цепь ДНК обогащается пиримидинами, а комплементарная ей — пуринами. Согласно Мазину, возрастание сблоченности ДНК шло в эволюции с ускорением (естественно, этот процесс имеет пределы, так как с возрастанием асимметрии цепей начинают сказываться кодовые ограничения. Смысловая цепь из одних пиримидинов, например, не могла бы кодировать такую незаменимую аминокислоту, как лизин).

Биологический смысл обогащения пиримидинами смысловой цепи остается неясным. Мазин проанализировал аминокислотные замены в цитохромах *С* различных организмов и пришел к выводу, что в данном случае мы имеем дело с направленной эволюцией не конечного генопродукта — белка, а самого гена, выразив это словами:: «В основе эволюции аминокислотной последовательности цитохромов *С* лежит процесс направленного изменения структуры кодирующих их полинуклеотидных матриц» (1980, с. 369). Естественно, если смысловая цепь ДНК обогащается пиримидинами, то комплементарная ей матричная РНК — пуринами. В связи с этим Мазин обращает внимание на то, что пуриновые кодоны РНК более помехоустойчивы при синтезе белка, чем пиримидиновые. Было показано (Медников, Галимова, Белозерский, 1970), что при действии самых разнообразных индукторов, искажающих работу рибосомы, уридин в мРНК может считываться как цитидин, гуанин и аденин, цитидин — как гуанин и аденин, гуанин —как аденин и лишь аденин всегда считывается правильно. Векторный характер эволюции генов по Мазину в данном случае отражает объективный процесс — возрастание помехоустойчивости белкового синтеза при переходе от примитивных форм к более прогрессивным.

Гипотеза Мазина о более высокой кодовой ценности пуринов — пока единственное объяснение этого факта: пуриновая мРНК более помехоустойчивая матрица и потому побеждает в ходе эволюции. Однако это еще неполное объяснение. Ведь суммарная ДНК, в которой гены, кодирующие белки, составляют лишь немногие проценты, также вовлечена в этот процесс. К концепции Мазина можно добавить, что у эукариот в процессе транскрипции снимается РНК-реплика со всего оперона, включающего как структурную, кодирующую белок часть, так и участки с регуляторной функцией, и в ядре идет созревание мРНК (процессинг), в котором неизбежно взаимодействие с регуляторными элементами — белками и, возможно, низкомолекулярной ядерной РНК. Структура, менее стабильная термодинамически, т. е. не обогащенная пуринами, может затруднять акты рекогниции («узнавания») и тормозить процесс созревания белоксинтезирующей матрицы. Однако пока это еще гипотеза, если не спекуляция.

ИЗУЧЕНИЕ СООТНОШЕНИЙ ФРАКЦИЙ С РАЗНОЙ СТЕПЕНЬЮ ПОВТОРЯЕМОСТИ И ЧЕРЕДУЕМОСТИ

Одним из крупнейших достижений в области изучения структуры геномов явилось открытие сложной структуры генома эукариот. Вначале были открыты фракции ДНК, повторяющиеся многократно (до 10^6 и более раз), состоящие из коротких, тандемно расположенных последовательностей и вследствие иного нуклеотидного состава имеющие удельную плавучую плотность, отличающуюся от суммарной ядерной ДНК. Они получили название сателлитных (см. обзор: Владыченская, Антонов, 1972).

Впоследствии, главным образом группой Р. Бриттена (см. обзор: Петров, 1980), была разработана ставшая классической методика реассоциации денатурированных фрагментов эукариотных ДНК с определением про-

центного содержания фракций, различающихся по повторяемости. Анализ многочисленных опытов, выполненных на разных ДНК во многих лабораториях, позволил прийти к важным выводам. Оказалось, что в ДНК животных 60—70% представлены неповторяющимися, уникальными последовательностями (у высших растений эта величина обычно меньше 10—30%, порой снижается до нуля). По-видимому, в этой первой фракции сосредоточены так называемые структурные гены, кодирующие последовательности аминокислот в белках (за исключением генов гистонов и других множественных белков). Было бы, однако, ошибкой считать, что все «уники» кодируют состав белков, так как их в геноме по меньшей мере в 10—20 раз больше, чем требуется для этой цели.

Вторая большая фракция ДНК — среднеповторяющиеся последовательности (до 10^4 раз). Доля ее в геноме доходит до 30—40%. По меньшей мере часть этой фракции участвует в процессе транскрипции, однако обычно не транслируется. К ней относятся семейства цистронов, кодирующих рибосомную и транспортную РНК, гистоновые цистроны и ряд других. Однако функции большей части этой фракции остаются неясными. Правдоподобно предположение, что значительная часть «средних повторов» выполняет роль регуляции.

Третья фракция — это высокоповторяющиеся, до миллиона и более раз так называемые высокие повторы. К ним относятся упомянутые уже сателлитные ДНК. Роль их в функционировании генома также не выявлена до конца. Отличие даже близких видов, а то и внутривидовых форм по составу и количеству высоких повторов свидетельствует о чрезвычайно быстром темпе их эволюции. По-видимому, они играют какую-то роль в структурировании хромосом и в процессе мейоза и митоза, так как недореплицируются в неделящихся клетках (при образовании политенных хромосом дрозофилы после 10—11 циклов репликации объем ДНК на ядро возрастает в 1024—2048 раз, а сателлитной — только в два раза). Поскольку нуклеотидный состав, последовательности и количество «высоких повторов» у разных видов могут быть различными, можно предположить, что единственное условие, необходимое для выполнения ими своих функций, — это быть идентичными в пределах одной хромосомы.

Существование повторяющихся последовательностей — парадокс, еще ожидающий разрешения. Несомненно, и на них распространяется мутационный процесс, поэтому в каждом тандеме они перестанут через какое-то число поколений быть идентичными копиями. Однако можно считать, что последовательность из 100—1 000 000 копий эволюционирует как целое, каждая мутация распространяется на все повторы. У дрозофилы или дрожжей около 10^2 копий генов рибосомной РНК — и все они идентичны. Эволюционный смысл этого явления понятен: распространение мутации на все повторы как бы приводит организм в гомозиготное по ней состояние и позволяет отбору оценить мутацию. Однако механизм этой «унификации», как мы ее называем, продолжает оставаться загадочным, хотя недостатка в гипотезах нет.

Несколько позже были открыты обращенные повторы (палиндромы) — взаимно комплементарные последовательности, расположенные в одной нити ДНК (см. обзор: Гвоздев, 1978).

Такие последовательности реассоциируют мгновенно, по кинетике реакции первого порядка, независимо от концентрации ДНК в растворе, и образуют шпилечные структуры. Они обнаружены у всех исследованных в этом отношении эукариот; роль их в регуляции генной активности весьма вероятна, но не доказана.

Анализируя кривые реассоциации ДНК, можно получить данные об относительной численности различных фракций в геноме (так называе-

мые «геноспектры»). Так как геноспектры могут отличаться у близких видов и даже у внутривидовых форм, применение подобных методик в геносистематике и изучении эволюции генома весьма перспективно. Однако его не стоит переоценивать: сходные кривые реассоциации ДНК наблюдались и у весьма отдаленных друг от друга форм — этот метод, как и рассмотренные нами ранее, может свидетельствовать о различии, но не о родстве.

Анализ кинетики реассоциации ДНК, фрагментированной на последовательности разной длины, позволяет получить важную информацию о распределении разных фракций ДНК в геноме. Показано, что повторяющиеся последовательности могут быть собраны в группировки (кластеры) или же интерспергированы между уникальными последовательностями (интерсперсы). Длина перемежающихся участков и их доля в геноме различны у разных организмов. После пионерских работ Э. Дэвидсона (Davidson, Hough, 1973) положение в этой проблеме казалось ясным: в отличие от прокариот, геномы которых сложены уникальными последовательностями, эукариоты имеют геномы, на 50—70% состоящие из чередования «уников» (средняя длина 1000—2000 пар оснований) с интерспергированными повторами в 300—500 пар оснований (за единицу измерения последовательностей в настоящее время принимают 1000 пар оснований, сокращенно *кб*). Этот тип строения генома впервые был описан у шпорцевой лягушки *Xenopus* и получил название Xenopus-like; впоследствии он же был описан у вьюна, морских ежей, комнатной мухи и человека. Странным исключением представлялось строение генома дрозофилы, в котором 70% было представлено чередованием длинных (5 *кб*) повторов с еще более длинными (15 *кб*) униками.

Однако исследования последних семи лет показали, что дело обстоит не так просто. Drosophila-like-тип был обнаружен у мотыля, пчелы и голубя; предел его, очевидно, примитивный грибок *Achlya*, 100% генома которого сложены чередованием длинных (27 *кб*) повторов с длинными же (135 *кб*) униками.

Далее оказалось, что у некоторых высших растений уникальных последовательностей в геноме вообще нет (см. обзор: Мирошниченко, 1979). Г. И. Кирьянов, В. Ю. Поляков и Ю. С. Ченцов (1974) объясняют это тем, что хромосомы высших растений полинемны: каждая из них состоит из латерально расположенных копий — до 250 у одного вида лилии. К сожалению, идея полинемности генома высших растений находится в противоречии с основным положением генетики, начиная от работ Менделя. Ведь каждая мутация оказывается в таком случае гетерозиготной в пределах одной хромосомы. Чтобы принять их гипотезу, надо допустить существование гипотетического процесса унификации нитей в хромосомах, аналогичного унификации, сохраняющей идентичность повторов в каждой нити ДНК. Проблема эта еще требует разрешения.

Дальнейшие исследования еще больше затруднили положение. Был найден тип, как бы промежуточный между дрозофилой и ксенопусом (у курицы и черепахи). Наконец, у грибка нейроспоры вообще не обнаружены интерспергированные повторы — 10% имеющихся у этого грибка повторов локализованы в кластерах; перемежаются с униками лишь палиндромы.

Выход из положения как будто бы подсказывают работы А. А. Гинатулина (1979). Исследуя ДНК сусликов р. *Citellus*, он обнаружил у них виды с «ксенопусным» и «дрозофильным» типом генома и все переходы между ними.

Резюмируя вышесказанное, можно заключить, что от ложного знания мы в данном случае пришли к истинному незнанию. Изучение структуры

генома пока ничего не дало изучению его эволюции. Не в лучшем положении оказывается систематика. Ни один систематик не заинтересуется показателем, по которому дрозофила, голубь и пчела объединяются в одну группу, вьюн, ксенопус, комнатная муха и человек в другую, а альбатрос, черепаха и свинья — в третью.

Причина нашего беспокойства гораздо глубже. На протяжении всего периода существования своей науки молекулярные биологи исповедовали наивный тезис о том, что, постигнув структуру, мы поймем функцию. Но неужели функции генома мухи и дрозофилы, голубя и курицы настолько различны, насколько разнятся их структуры? По-видимому, глубокий анализ структуры геномов эукариот с точки зрения их эволюции — дело будущего. Пока это направление в значительной своей части работает на самое себя.

Ретроспективный анализ развития теории эволюции геномов и геносистематики позволяет прийти к выводу, что все применявшиеся для этой цели методы, рассмотренные нами, были недостаточны для описания, адекватного действительности. В самом деле, нуклеотидный состав ДНК, та или иная степень метилирования нуклеотидов, набор изоплит разной длины, соотношение фракций с разной степенью повторяемости и чередуемость их в линейных последовательностях, слагающих хромосомы — все эти параметры, которыми мы характеризовали ДНК, отличаются невысокой разрешающей способностью, и одинаковые их значения могут возникать на разных путях эволюции параллельно и независимо, причем разными способами.

Таким образом, самым перспективным для изучения эволюции геномов и геносистематики должно было быть сопоставление нуклеотидных последовательностей изучаемых ДНК (т. е. «изомеризм полинуклеотидов», по терминологии Белозерского).

Трудности на этом пути представлялись непреодолимыми. Даже сейчас, когда разработаны методы выделения индивидуальных нуклеотидных последовательностей, клонирования их в бактериях и расшифровки, широкое его использование вряд ли возможно. Представим прибор для расшифровки последовательностей (секвенатор), работающий с фантастической для нашего времени скоростью — 1 нуклеотид в минуту. Нетрудно определить, что при непрерывной работе для полной раскодировки генетической программы, заложенной в геноме человека ($2 \cdot 10^9$ пар оснований), потребуется более 4 тыс. лет. А 15 лет назад о таких методах мы могли только мечтать.

МОЛЕКУЛЯРНАЯ ГИБРИДИЗАЦИЯ ДНК

Выходом мог бы быть метод, позволяющий сопоставлять неизвестные нуклеотидные последовательности. Таковым оказался метод молекулярной гибридизации ДНК, разработанный Б. Хойером, Б. Маккарти и Э. Болтоном (Hoyer et al., 1964). С этого времени начинается новый этап исследования эволюции геномов и геносистематики.

Принцип метода молекулярной гибридизации несложен и основан на обратимости реакции денатурации ДНК. Вторичная структура ДНК, «двойная спираль» разрушается в условиях нестабильности водородных связей (высокие температура или pH), но может восстанавливаться при понижении температуры или снижении pH ниже 11. При этом могут возникать гибридные двуцепочечные молекулы, если мы смешиваем денатурированную ДНК из разных источников. Естественно, чем меньше дивергировали сопоставляемые ДНК, тем больше в них гомологичных

участков и тем больше возникает гибридных молекул. В качестве отбирающего фактора здесь выступает хаотическое тепловое движение молекул в растворе. Скорость отбора при этом огромна и при миллионах актов узнавания в секунду какая-то часть одноцепочечных молекул ДНК, доля которой определяется сложностью генома, в конце концов находит комплементарные ей части. В результате, не зная последовательности нуклеотидных звеньев в сопоставляемых геномах, мы можем оценить их степень близости друг к другу. Ценность метода молекулярной гибридизации для эволюционных исследований несомненна. В отличие от всех описанных ранее методов он дает возможность оценить степень генетической близости, причем опасность конвергенции здесь полностью исключена.

Первоначально несходные последовательности ДНК в процессе эволюции не могут стать не только идентичными, но даже сходными. Это положение хорошо обосновано В. А. Ратнером, выразившим его такими словами: «Конвергенция по упорядоченности достаточно длинных кодирующих полимеров практически исключена» (1972, с. 307). На уровне ДНК существует только дивергенция и доля гомологичных последовательностей в геномах дивергирующих видов может только снижаться.

Отсюда естественно вытекает вывод: обнаружение у представителей разных таксонов хотя бы одной последовательности, выявляемой методом молекулярной гибридизации, свидетельствует о происхождении этих таксонов от единого предка. Важность этого вывода для эволюционно-систематических построений трудно переоценить.

Появление нового мощного метода стимулировало дальнейшее развитие работ по геносистематике, в том числе и у нас в стране, где основным центром их был отдел эволюционной биохимии межфакультетской лаборатории биоорганической химии МГУ, возглавлявшийся академиком Белозерским.

Уже первые работы в этом направлении дали интересные результаты. О. Е. Петровым и А. С. Антоновым была исследована степень дивергенции геномов птиц: оказалось, что разные отряды характеризуются степенью гомологичности ДНК в 25—38% (за 100% принимаются результаты гомологичной реакции). Сходные цифры получили Маккарти и Болтон для представителей разных отрядов млекопитающих.

Царство растений характеризуется совершенно иными параметрами генетической дивергенции. По данным Е. И. Мариновой и А. С. Антонова, ДНК высших растений дивергирует необычайно быстро. Между ДНК однодольных и двудольных растений гибридизации получить вообще не удавалось, межпорядковая гибридизация (соответствующая межотрядной у животных) не превышала 2—6% и лишь между ДНК представителей разных семейств внутри одного порядка доходила до 10% (такой процент гомологий характерен для ДНК представителей разных классов в типе хордовых животных!). Это свидетельствовало, с одной стороны, о неравнозначности, неэквивалентности рангов таксонов в крупных группах, а с другой — о различиях в путях эволюции геномов растений и животных.

Впоследствии А. С. Антонов и К. Вальехо-Роман (Антонов, 1979) выдвинули гипотезу о том, что высокий темп дивергенции ДНК растений обусловливается чрезвычайно широко распространенной в этой группе полиплоидизацией геномов и возможной полинемностью хромосом (по некоторым данным растительные хромосомы могут состоять из более чем одной нити ДНК, в отличие от животных).

В результате «первоначального накопления» данных по молекулярной гибридизации ДНК самых разнородных организмов была получена

обширная информация о проценте гомологий в ДНК. Анализ ее позволил прийти к существенным для эволюционной систематики выводам. Обстоятельный обзор данных, позволяющих по-новому подойти к построению естественных систем, — дело будущего. Можно перечислить лишь те результаты, которые мы считаем наиболее важными.

Подлинную революцию изучение ДНК произвело в систематике микроорганизмов, которая в значительной своей степени была искусственной. Это объясняется главным образом тем, что морфологические и физиологические признаки прокариот (и низших эукариот) весьма часто возникали конвергентно или же в результате параллельной эволюции. Однако А. А. Имшенецкий (1978) справедливо указывает, что «рациональная, научная систематика должна носить филогенетический, эволюционный характер применительно к прокариотам» (1978, с. 56). Но какие признаки следовало бы положить в основу системы прокариот, если даже такие критерии, как способность к хемоавтотрофии, фиксации молекулярного азота, наконец, к фотосинтезу, возникают в процессе эволюции у представителей самых разных классов и семейств?

Анализ последовательностей ДНК, не подверженных конвергенции и всегда свидетельствующих о родстве, может принести и приносит в данном случае неоценимые услуги (см. обзор: Блохина, Леванова, 1976). Трудность здесь, однако, заключается в том, что дивергенция основных групп прокариот произошла, как минимум, на 2 млрд. лет раньше, чем возникли эукариотические организмы, и у наиболее древних форм гомологичных последовательностей в ДНК практически не осталось (см. обзор: Fox et al., 1980). Исследования последних лет завершились выделением нового царства археобактерий, равноценного другим прокариотам (к нему относятся метанообразующие бактерии, облигатные галофилы-фотосинтетики и ряд термофилов). Проблемы филогении бактерий в настоящее время являются предметом оживленной дискуссии (Van Valen, Maiorana, 1980).

Применение метода молекулярной гибридизации ДНК для изучения родственных отношений эукариотических организмов также наталкивается на сходные трудности. Гомологий в ДНК представителей разных классов животных и разных семейств растений очень мало и процент гибридизации здесь сравним с ошибкой определения. Однако выход из сложившегося положения подсказывается самой природой. Анализ данных, полученных в разных лабораториях, позволяет прийти к выводу, что концепция так называемых молекулярных часов, т. е. относительной стабильности темпа дивергенции нуклеотидных последовательностей (Wilson, Sarich, 1969), неверна. Не только гены разных белков эволюционируют с разной скоростью. Скорость дивергенции одного и того же цистрона в разных филетических линиях может существенно отличаться. Более того, отчетливо можно проследить периоды, в которые вероятность фиксации мутаций существенно повышалась.

Если же темпы дивергенции нуклеотидных последовательностей в ДНК варьируют в широких пределах, исследуя родственные отношения далеких таксонов, нужно гибридизовать не суммарную ДНК, а наиболее консервативную ее фракцию. Пример медленно дивергирующих цистронов — последовательности, кодирующие рибосомную РНК. Они сходны, в частности, у представителей разных классов позвоночных — человека (клетки HeLa) курицы и шпорцевой лягушки (Khan, Maden, 1976). Бендич и Маккарти (Bendich, McCarthy, 1970) обнаружили гомологии между рРНК гороха, дрожжей, инфузорий, эвглены и даже бактерий. Не менее стабильны, по-видимому, гены, кодирующие большую часть ядерных белков — гистонов.

Однако в среднем уникальная фракция ДНК, по-видимому, более консервативна, чем повторяющаяся. Гибридизация суммарной ДНК человек/шимпанзе дает 91—92% от гомологичной реакции; если же вести гибридную ренатурацию во фракции «уников», степень связывания для той же пары видов достигает 98% (Goodman, Moore, Farris, 1974). Наконец, в уникальной ДНК морских ежей обнаружено 2—3% сверхстабильных последовательностей, оставшихся гомологичными за период раздельной эволюции, больший чем 175 млн. лет. Эта ДНК не кодирует белков, и функция ее остается загадочной, что, однако, не помешает использовать ее для оценки степени родства самых отдаленных эукариот. К сожалению, планомерные исследования в этом направлении развиваются медленнее, чем хотелось бы.

Там, где процент гибридизации существенно выше ошибки метода, материала накоплено гораздо больше. Для высших растений это соответствует гибридизации ДНК представителей одного семейства. Подобные работы проводились на ДНК ирисовых (Шнеер, Антонов, 1975), злаковых (Янева, Антонов, 1976; Flavell et al., 1977) и ряда других семейств.

В царстве животных наиболее обширные исследования проводились в типе хордовых. Хотя на этом материале и были получены интересные для систематики выводы (например, о необходимости объединения человека и человекообразных обезьян в одно семейство или же о монофилетичности отряда китообразных и большей их близости к копытным, а не к хищным), не о них сейчас пойдет речь, а о некоторых принципах эволюции геномов, обнаруженных при исследовании этой группы.

Уже первые работы по гибридизации ДНК форм разной степени систематической отдаленности показали, что в первом приближении логарифм процента гибридизации обратно пропорционален времени, прошедшему с момента дивергенции (Hoyer et al., 1964). Однако не все степени гомологий с одинаковой частотой встречаются в природе (Медников, 1974). Степени родства, обнаруживаемые по гомологичности последовательностей в геномах позвоночных, оказались дискретными; при этом выделяются четыре моды, четыре степени родства, лишь незначительно трансгрессирующие. Низший уровень (10—15% гомологий) соответствует межклассовым гомологиям (птицы — млекопитающие, млекопитающие — рыбы и т. д.). Во вторую общность (от 17.5—20 до 45%, в среднем 25—30% гомологий) попадают результаты опытов по гибридизации ДНК представителей так называемых хороших, признаваемых всеми систематиками классов.

Третий максимум логично толковать как результаты межсемейственной гибридизации внутри одного отряда. Критерием самостоятельности семейства нужно считать, по-видимому, 50—70% гомологий в ДНК.

Наконец, четвертая общность — результаты межродовой (75% и выше), межвидовой (~90%) и внутривидовой (~100% и выше) гибридизации. Отсюда следует, что нет четкой границы между видом и родом: род — это лишь более обособившийся вид. С точки зрения геносистематики, в типе хордовых вполне реальны четыре ранга таксонов — класс, отряд, семейство и род+вид. Нетрудно заметить сходство такой градации с линнеевской. Линней, правда, не выделял ранга «семейство», но почти все его роды впоследствии повышены до ранга семейств, так что наше семейство — род в понимании Линнея.

Анализ родственных отношений многих хордовых, исходя из этих позиций, позволил прийти к ряду выводов о систематическом положении, ранге таксонов и скорости эволюции некоторых интересных в филогенетическом отношении групп (Медников, 1980). При этом можно заме-

тить, что далеко не всегда «фенетическая» и «генетическая» системы совпадают, между дивергенцией геномов и фенотипов нет однозначного соответствия. Так, возможны случаи, когда формы, весьма далеко разошедшиеся в генетическом отношении, в результате параллельной эволюции оказываются фенетически близкими. Это аналог «видов-двойников» в микросистематике. В качестве примера можно привести неестественно заниженные, с точки зрения геносистематики, ранги таксонов в классе земноводных, объединение в один класс костистых рыб, хрящевых ганоидов и двоякодышащих и целый ряд других спорных проблем таксономии.

Возьмем и обратный пример, когда фенетическая дивергенция как бы обгоняет генетическую (аналог в микротаксономии такого положения, когда систематик «дробитель» выделяет внутривидовые формы в самостоятельные виды). Выделение вида «человек разумный» в отдельное семейство с точки зрения геносистематики неоправданно: по ДНК и белкам человек гораздо ближе к шимпанзе (на уровне видов-двойников — см.: Goodman, Moore, Farris, 1974), чем шимпанзе к орангутангу.

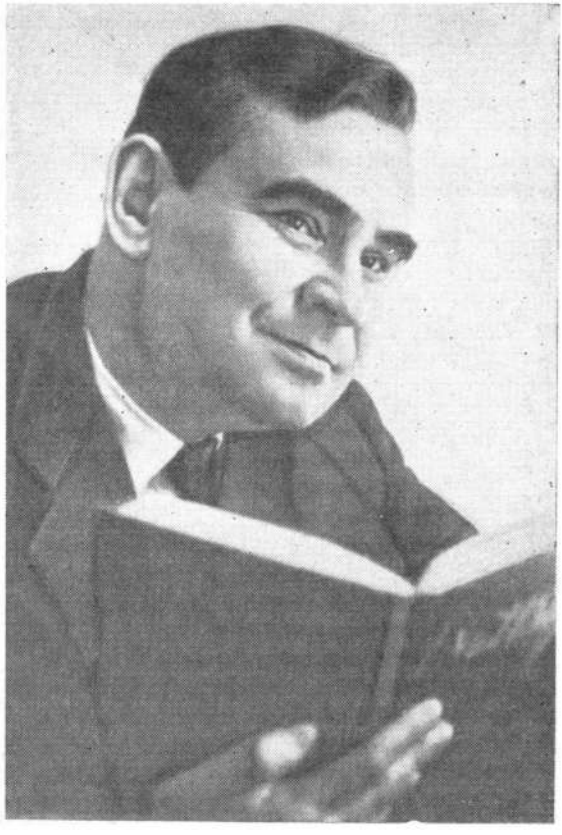
Наконец, генетическая дивергенция может совпадать с фенетической конвергенцией. В этом случае метод молекулярной гибридизации ДНК позволяет выявить искусственные, сборные группировки.

В других группах, помимо хордовых, серьезные попытки обнаружить дискретность распределения гомологий не проводились. Однако у бактерий также обнаружена дискретность, впрочем не совпадающая с линнеевской (Медников, Леванова, 1974). В самое последнее время Антонов и Вальехо-Роман обнаружили дискретность распределения гомологий в ДНК внутри семейств высших растений (личное сообщение). Примечательно, что представители однодольных (ирисы, злаки) и двудольных (сложноцветные, зонтичные) обнаруживают сходное распределение степеней родства.

Однако подобные исследования имеют в первую очередь ценность для систематики и не дают ответа на вопрос, каким путем возникает дискретность степеней родства в процессе эволюции. Попытки моделировать дивергенцию нуклеотидных последовательностей на ЭВМ (Медников, Меншуткин, 1977) позволили прийти к заключению, что такая дискретность не возникает, если эволюция идет посредством случайного накопления селективно нейтральных изменений (так называемая недарвиновская эволюция). Не возникает полимодальное распределение гомологий и при моделировании известных в палеонтологической летописи «эр вымирания» и «эр формообразования». Распад предковой общности на дискретные множества, связанные иерархическим родством, в машинном эксперименте наблюдался лишь в том случае, если в модели имитировались основные положения дарвиновской теории эволюции — в первую очередь дивергенция за счет вымирания промежуточных форм.

Иными словами, система типа линнеевской есть результат эволюции типа дарвиновской, хотя Линней и не вкладывал в свою систему эволюционного толкования. Обособленность таксонов возникает в этом случае как следствие эволюционного процесса, возрастая со временем.

Метод молекулярной гибридизации ДНК, хорошо показавший себя в эволюционных и таксономических исследованиях, продолжает успешно развиваться. В настоящее время стала возможной гибридизация отдельных фракций ДНК — вплоть до одиночных генов, значительно повысилась его разрешающая способность. Раньше мы могли дискриминировать по применявшимся тогда критериям лишь таксоны довольно высокого ранга — до семейства, реже до рода. Сейчас уже реально сопоставление дивергенции геномов близких видов и внутривидовых форм, т. е. изучение дивергенции в процессе микроэволюции (см. обзор: Шубина, 1980).



АНДРЕЙ НИКОЛАЕВИЧ БЕЛОЗЕРСКИЙ
(1905—1972)

Геносистематики теперь могут работать со столь близкими в систематическом отношении объектами, как штаммы и биотипы бактерий, жилые и проходные формы лососей, наконец, расы человека. Здесь геносистематика уже смыкается с популяционной генетикой.

Для кариосистематика микроэволюционный процесс сводится к изменению единиц генетической рекомбинации (хромосом) — к накоплению хромосомных перестроек. Для «молекулярного генетика» (как обычно понимают это словосочетание) микроэволюция — становление новых комплексов аллелей, выявляемых по их продуктам (изменение электрофоретической подвижности и серологических реакций белков и т. д.). Оба этих подхода правомерны и являются источниками важнейшей информации, но не исчерпывают явления во всей полноте. Большая часть ДНК, выполняющая регуляторные функции, может быть исследована лишь при использовании методов молекулярной гибридизации. Уже накоплено много фактов, свидетельствующих о том, что при микроэволюционных процессах изменяются в первую очередь не структурные гены, кодирующие белки, а механизмы регуляции их деятельности. Один и тот же ген определяет разные морфологические и физиологические признаки фенотипа в зависимости от своего генетического окружения. На уровне структурных генов различия кардинального свойства между человеком и шимпанзе исчезают (King, Wilson, 1975). Однако следует на-

помнить, что структурные гены составляют лишь немногие проценты эукариотического генома. Другие фракции ДНК дивергируют гораздо сильнее.

В последние годы начался новый этап в изучении генома физико-химическими методами, на котором наши возможности необычайно расширились. В принципе стали возможными выделение, размножение и расшифровка любого гена. Полностью или частично расшифрованы последовательности нуклеотидов в генах многих белков, рРНК, вирусов и плазмид. По-видимому, в ближайшем будущем будет полностью «прочтена» генетическая программа ряда бактерий, в первую очередь кишечной палочки.

Основой для столь впечатляющих успехов послужило: 1) открытие ферментов-рестриктаз, расщепляющих ДНК в строго определенных местах, специфичных для данной последовательности нуклеотидов; 2) возможность включения полученных фрагментов в молекулы ДНК-векторов (плазмиды и вирусы); 3) клонирование генов в бактериальных клетках; 4) разработка методов структурного анализа фрагментов ДНК (см. обзор: Копылов, 1980).

Некоторые из полученных данных имеют первостепенное значение для изучения эволюции генетических программ. В первую очередь это относится к проблеме единства генетического кода. Факт одинакового соответствия нуклеотидных триплетов в ДНК и мРНК и аминокислотных остатков в белках вирусов, бактерий, животных и растений был веским доказательством в пользу монофилии жизни, доказательством того, что генетический код возник на Земле только один раз. Тем более неожиданным оказалось открытие разночтений в коде у митохондрий млекопитающих (и, по-видимому, всех митохондрий). Именно, триплет УГА, знаменующий в мРНК окончание аминокислотной последовательности (терминирующий), в митохондриях кодирует триптофан, а АУА — метионин, а не изолейцин. Разночтение двух триплетов из 64 позволило некоторым исследователям утверждать, что код возникал по меньшей мере дважды. Однако для этого пока нет оснований. Сторонники монофилии жизни и не собирались утверждать, что изменения кода в принципе невозможны — просто за них нужно было платить чрезвычайно высокую цену. Цена здесь — множественные аминокислотные замены с весьма высокой вероятностью летального эффекта.

В случае с кодом митохондриальных ДНК эта цена оказалась не слишком высокой, и можно понять, почему. Здесь для нас не имеет значения, являются ли митохондриальные ДНК потомками генетических программ симбиотических микроорганизмов или же это получившие самостоятельность обособившиеся участки генома эукариотной клетки. В обоих случаях основным условием совместного существования должна быть согласованность темпов репликации ДНК и биосинтеза белков в цитоплазме и митохондриях и размножения последних. В противном случае практически неизбежны были случаи своего рода «внутриклеточного рака», когда митохондрии размножались бы, опережая темп деления клеток (опередить митохондрию ядерный и цитоплазматический биосинтез не может, так как зависит от поставляемой ею АТФ).

Известно, что эта проблема разрешается тем, что гены, ответственные за синтез некоторых митохондриальных белков, находятся в ядре (см. сводку: Гаузе, 1977). Но этого мало. Митохондриальная ДНК не может реплицироваться в цитоплазме или ядре, за пределами самой митохондрии, так как содержит, по крайней мере у высших организмов, рибо-

нуклеотиды, атакуемые цитоплазматическими РНК-азами. Наконец, мРНК митохондрий не могут быть «считаны» рибосомами цитоплазмы и наоборот именно из-за различий в коде. Четкое разделение функций и приводит к координации скоростей биосинтеза в митохондриях, ядре и цитоплазме.

Быть может, еще более важным открытием последних лет явилось выявление сложной, мозаичной структуры генов эукариот (см. обзор: Дубинин, 1979). Оказалось, что коллинеарность гена и кодируемого им белка не абсолютна: у эукариот и реплицирующихся в их клетках вирусов в генах смысловые участки перемежаются «молчащими», неинформационными, которые получили название интронов. Иногда их суммарная протяженность может превышать длину смысловой части, как, например, в гене инсулина крысы. Ни функция, ни эволюционное значение интронов до последнего времени были неизвестны, и о них мы можем высказывать лишь более или менее вероятные предположения. Ясно лишь то, что наличие интронов — едва ли не единственный признак, по которому можно отличить эукариотный ген от прокариотного. Каким путем коллинеарный прокариотный ген мог превратиться в эукариотный, неясно. Однако это должно было произойти в самый момент дивергенции про- и эукариот.

Лишь в самое последнее время появились некоторые пути для решения этой проблемы. Установлено, что по крайней мере один ген митохондрий дрожжей — ген, кодирующий цитохром b, имеет мозаичную структуру (это, кстати, довольно веский довод против теории симбиотического происхождения митохондрий): в него входят четыре интрона. Мутации в интронах обрывают синтез цитохрома в митохондриях; некоторые же изменяют его структуру. Таким образом, изменение той части гена, которую поспешили назвать «молчащей», изменяет структуру кодируемого этим геном белка. Этот парадоксальный факт еще раз подчеркивает, как опасно считать способность нуклеиновых кислот быть матрицами для белков их единственной функцией. По-видимому, нефункциональной ДНК в геномах просто нет: эволюция не сохраняет ничего ненужного.

Мы можем прийти к выводу, что молекулярная эволюционная генетика начала новый этап своего развития, новый оборот восходящей спирали. В настоящее время затруднительно прогнозировать все то новое, что мы обнаружим на этом пути. Однако следует подчеркнуть, что с 30-х годов, со времени первых работ Белозерского все данные, полученные при изучении геномов физико-химическими методами, удивительно укладывались в рамки синтетической эволюционной теории, лишь исправляя и дополняя ее. Нет никаких оснований полагать, что в будущем эта картина изменится.

ГЛАВА 32. ПРОБЛЕМА ЭВОЛЮЦИИ НА БИОЦЕНОТИЧЕСКОМ УРОВНЕ ОРГАНИЗАЦИИ ЖИЗНИ

Принципы эволюционной теории всегда играли основополагающую роль в развитии отечественной экологии, в особенности фитоценологии. Уже на ранних этапах исследований растительности нашей страны широко использовались как общая идея развития, так и дарвиновский принцип борьбы за существование. Достаточно напомнить имена А. Н. Бекетова, С. И. Коржинского, А. Н. Краснова, П. Н. Крылова, Д. И. Литвинова, И. К. Пачоского, В. И. Талиева, Г. И. Танфильева, которые

главной задачей изучения растительности считали раскрытие путей ее происхождения и эволюции. Так, уже в работах Коржинского 80—90-х годов прошлого столетия во взглядах на растительный покров вырисовывалась последовательная эволюционистская позиция: «Современное состояние растительности какой-либо страны есть лишь одна из стадий непрерывных изменений растительного покрова, результат минувших условий, зачаток будущих» (Коржинский, 1891, с. 144). Одним из первых он применил принцип борьбы за существование к решению биоценологических вопросов, в частности для объяснения процессов смен типов леса и устойчивости сообществ (подробнее см.: Галл, 1976). Именно мысли этого ученого послужили отправной точкой для дальнейшего обсуждения роли борьбы за существование в развитии растительных сообществ в отечественной фитоценологии, в частности в работах В. В. Алехина, Г. Ф. Морозова, В. В. Ревердатто, В. Н. Сукачева, А. П. Шенникова.

На раннем этапе отечественной фитоценологии и ботанической географии идея развития особенно отчетливо проявилась в исследованиях вековых колебаний границ, генезиса и взаимоотношения различных типов растительности. Этому посвящены классические труды Танфильева о взаимоотношениях тундры и леса, леса и степи, Пачоского о последовательных стадиях развития растительного покрова физико-географических стран, А. А. Гроссгейма и П. Д. Ярошенко о генетических взаимоотношениях основных типов растительности, А. И. Толмачева о происхождении тайги, и т. д.

Пачоский (1891, 1921) выдвинул положение о том, что растительность обширной физико-географической страны проходит в своем развитии три последовательные стадии: пустыни, степи и леса, последний в дальнейшем может пойти по регрессивному пути и замениться саванной, а на ее месте возникнет пустыня. Гроссгейм (1929, 1948) считал, что в природе не существует подобной последовательности, а на месте пустынного типа может формироваться либо лес, либо степь. Ярошенко (1946) предложил схему, в которой «предком» современных лесов считались субтропические и тропические дождевые леса. Другими исходными типами он считал тропические пустыни и саванны, которые могли дать начало степям умеренного климата. Луговой тип растительности Ярошенко выводил из травянистого покрова лесов и из субальпийской растительности. Из этих построений следовало, что процессу исторического преобразования сообществ присущи черты полифилетичности и обратимости.

При конкретном анализе растительных сообществ идея развития воплотилась в учении о сукцессиях, которое в отечественной фитоценологии связано прежде всего с именем Сукачева (1928 и др.). Он предложил несколько вариантов классификации сукцессий, подразделив их, в частности, на эндодинамические (идущие под влиянием внутренних факторов, присущих самому фитоценозу) и экзодинамические (образующиеся под влиянием внешних по отношению к фитоценозу факторов — климата, человека и т. д.). Эндодинамические смены, наиболее интересные с эволюционной точки зрения, подразделялись на сингенетические (процессы первоначального заселения местообитаний пионерными формами и подбора растений друг к другу и к среде), экогенетические (смены растительности под влиянием изменения среды самим сформировавшимся сообществом), филогенетические (длительный процесс перестройки сообществ, обусловленный не только перераспределением уже имеющихся форм, но и появлением новых в результате отбора).

В 20—30-х годах Сукачев использовал понятие филогенеза применительно к динамике растительности и даже считал возможным проводить

аналогию между историческим становлением ассоциаций и филогенезом видов. Так, в своем широко известном труде «Растительные сообщества» он писал: «...мы можем говорить о филогении елового леса или его ассоциаций, имея в виду тот путь, какой прошел еловый лес, постепенно вырабатываясь в течение многих тысячелетий. В данном случае филогения ассоциаций будет соответствовать филогении вида» (цит. по: Сукачев, 1975, с. 256).

Однако в более поздних работах, посвященных временны́м сменам, понятие филогенеза он не употреблял, а ввел для обозначения процесса преобразования сообществ термин «филоценогенез» (Сукачев, 1942), что свидетельствует о стремлении отграничить это явление от понятия собственно биологической эволюции. В дальнейшем Сукачев (1952) подчеркивал, что развитие растительного покрова, т. е. филоценогенез, с одной стороны, и формирование флоры как результат видообразования, с другой, «несмотря на наличие известной связи между ними, — процессы совершенно различные, подчиняющиеся своим особым закономерностям» (там же, с. 498).

Таким образом, выявились принципиальные различия между временны́м преобразованием сообществ и эволюционным процессом.

В этом плане особенно важно отметить полифилетичность и обратимость процессов преобразования сообществ. Приведем высказывание по этому поводу Ярошенко: «...лишь в сравнительно редких случаях можно допустить, что какой-либо тип растительности является в полном смысле слова эволюционным предшественником, или „предком", другого типа растительности... но зато не вызывают сомнения факты другой категории, когда одна крупная единица растительного покрова имеет не один, а несколько исходных типов, принявших участие в ее эволюционной выработке» (1961, с. 229). И далее: «...есть основание полагать, что и многие другие типы растительности также имеют не один, а несколько типов „сообществ-предков". Называть эти последние предками можно, однако, лишь в переносном значении этого слова. Если какой-либо эволюционно более молодой тип растительности имеет несколько таких „предков", то это может означать, что он впервые возник в местах их взаимного контакта, причем каждый из них вложил свою долю в образование этого молодого типа. Такие исходные сообщества нужно называть не предками, а вкладчиками или участниками» (там же, с. 230).

В настоящий момент приходится констатировать множество неясностей в вопросе о соотношении понятий биологической эволюции, филогенеза и процессов временно́го преобразования сообществ. Несмотря на признанную тесную связь синэкологии с эволюционным учением, биоценотические формы организации жизни выпадали из поля зрения эволюционистов. С давних пор воплощением всех основных свойств жизни считался организм. На организме концентрировалось внимание при обсуждении проблемы происхождения жизни, ее первичных форм и эволюции. Историческое развитие самих биоценозов рассматривалось по косвенным данным. Как отмечал К. М. Завадский (1966), этапы эволюции биоценозов обычно характеризуются по наиболее изученным палеонтологами группам организмов, а не по специфическим структурно-функциональным показателям, присущим именно этой форме организации жизни. По мнению А. М. Гилярова (1973), важно иметь в виду, что возникновение принципиальных особенностей структуры экосистем, вероятно, восходит к тому времени, о котором мы не можем судить по палеонтологическим данным.

С. С. Шварц (1973) считал, что пока еще невозможно подойти к реше-

нию проблемы развития собственно биоценотических форм жизни. Свою статью он назвал «Эволюция и биосфера», а все ее содержание свидетельствует о том, что автор считал преждевременным говорить об «эволюции биосферы». Так, он писал: «Эволюция организмов сопровождается изменением структуры и организации их сообществ, в конечном итоге — биосферы. Какова взаимосвязь между этими процессами? Автор не считает возможным даже подойти к решению этой проблемы во всей ее многогранности. Можно полагать, что время для этого еще не пришло. Но оно придет завтра» (с. 213). Действительно, в вопросе о том, каковы факторы, механизмы и закономерности исторического преобразования сообществ и биосферы в целом (а биосфера несомненно лежит в ряду биоценотических форм организации жизни — Беклемишев, 1964б), пока еще много неясного. Неясна даже сама постановка вопроса. Например, правомочно ли (и в каком смысле) применять к процессу исторического преобразования сообществ термин «эволюция»?

В настоящее время разработка этой проблемы тесно связана с развитием представлений об уровнях организации жизни (Завадский, 1961, 1968; Лавренко, 1964; Кремянский, 1969; Развитие концепции структурных уровней, 1972). Эти представления базируются на концепции системной организованности жизни, которая находит все больше приверженцев среди биологов. Наиболее популярная в экологии, она внедряется и в сферы других биологических наук, в том числе в эволюционную теорию (Вяткин, Мамзин, 1969; Хайлов, 1970; Сетров, 1971).

На сегодняшний день систему основных уровней организации жизни можно представить следующим образом: молекулярный, клеточный, организменный, популяционно-ценотический. Этим уровням соответствуют основные формы организации: молекула, клетка, организм, сообщество (популяции и биоценозы). Важнейшее положение концепции структурных уровней состоит в том, что каждый верхний уровень включает черты организации нижних (организмы состоят из клеток, биоценозы из организмов), но в то же время несводим к их сумме, обладает специфическими особенностями структуры, взаимодействия частей и развития. Очевидно, имеются какие-либо особенности биоценотического (надорганизменного) уровня, отличающие его от всех прочих и определяющие особенности исторического развития сообществ и их роль в эволюционных процессах.

В нашей литературе многие авторы неоднократно подчеркивали чрезвычайно малую степень индивидуальности, замкнутости и интегрированности всех форм синэкологической организации. Так, В. Н. Беклемишев писал: «Все биологические ступени организации — от океанических и эпиконтинентальных комплексов до каких-нибудь микрососбществ лишайников на стволе сосны — очень мало индивидуализированы, мало интегрированы, низко организованы, слабо замкнуты. Это расплывчатые, не очень определенные, часто трудно уловимые коллективные образования, сложно переплетенные между собой, незаметно переходящие друг в друга, и тем не менее вполне реальные, существующие и действующие, которые нам надо уметь видеть и понимать во всей сложности и расплывчатости, что и составляет задачу биоценологии со всеми ее ответвлениями» (1964б, с. 26). При этом прослеживается уменьшение степени интегрированности в ряду форм организации жизни от молекулярного уровня до биоценотического (Чернов, 1971). Шварц (1973) называл эту сторону организации биоценозов «низким уровнем системности». Хорошим показателем уровня системности он считал эффективность использования энергии, которая сильно падает в ряду клетка—организм—сообщество. Так, по его расчетам эффективность использования энергии на

клеточном уровне составляет 70—80, на уровне организма — 15—50, на биоценотическом — 0.01—2%. Другим показателем уровня интегрированности (системности) может быть эффективность и жесткость регуляторных процессов. Шварц в той же работе отмечал очень низкую эффективность собственно биоценотических механизмов регуляции в сравнении с популяционными и тем более организменными.

Итак, один из важнейших принципов, развиваемых в отечественной экологии, состоит в том, что формы жизни биоценотического уровня неизмеримо меньше интегрированы, целостны, чем организмы, с которыми имеет дело основной механизм эволюционного процесса — отбор. Это обстоятельство необходимо иметь в виду при решении проблемы эволюции сообществ. Отбор действует не на сообщества, биоценозы в целом, а на слагающие их элементы — организмы, относящиеся к иному уровню организации жизни. На этом обстоятельстве заострял внимание И. И. Шмальгаузен: «Движущими силами, регулирующими структуру, а следовательно, и эволюцию целых биоценозов, являются и здесь внутренние взаимоотношения между элементами биоценоза. В этом эволюционном процессе широкого масштаба перестраиваются постепенно флора и фауна — вся жизнь как в воздушной, так и в водной среде, как на суше — материках и островах, так и в морях и океанах. В основе всех этих преобразований лежит, однако, эволюция наиболее интегрированных систем — организмов как индивидуальных представителей видов» (1968, с. 175).

ЧТО ПЕРВИЧНО — ОРГАНИЗМ ИЛИ СООБЩЕСТВО?

Важнейший, но пока еще мало разработанный аспект концепции уровней организации жизни — их преемственность, первичность и вторичность, а также взаимодействие в процессе эволюции. В частности, отнюдь не схоластичен, а чрезвычайно важен для понимания законов эволюции вопрос: какая форма организации жизни возникла раньше, т. е. была первичным носителем свойств жизни? Представления о процессе возникновения жизни как последовательном усложнении макромолекул, об интеграции их в организмы и объединении последних в сообщества сейчас нас не могут удовлетворить. Для того чтобы возникло такое биологическое явление, как естественный отбор, необходимо биотическое окружение, должны существовать биоценотические системы, в которых могли бы совершаться популяционные, ценотические и микроэволюционные процессы. Действительно, практически невозможно представить возникновение любого вида организмов вне сообщества, экосистемы, обеспечивающей элементарное подобие круговорота веществ, энергетического потока, популяционного гомеостаза. Эту мысль очень хорошо высказал Г. Патти при обсуждении теоретических проблем биологии: «Биологи должны подчеркивать еще и еще раз, что жизнь — это неизбежное свойство, присущее *экосистеме в целом*, а не свойство изолированного скопления макромолекул. Мне кажется, что центральный вопрос происхождения жизни — это не вопрос о том, что возникло прежде, ДНК или белок, а вопрос о том, какова простейшая экосистема?» (1970, с. 178).

Первым к этой фундаментальной проблеме эволюционного учения подошел В. И. Вернадский (1926а, б, 1931 и др.), мысли которого значительно опережали развитие биологии того периода. Вернадский неоднократно подчеркивал, что жизнь на Земле возникла в виде «сложных комплексов», что организменная форма существования жизни не могла появиться и существовать сама по себе как единственный носитель

жизни. Вернадский писал: «Среди миллионов видов нет ни одного, который мог бы исполнять один все геохимические функции жизни, которые существуют в биосфере изначала. Следовательно, изначала морфологический состав живой природы в биосфере должен был быть сложным» (1980, с. 288). И далее: «Первое появление жизни при создании биосферы должно было произойти не в виде появления одного какого-нибудь вида организма — а в виде их совокупности, отвечающей геохимическим функциям жизни» (там же, с. 290). Следовательно, надорганизменные системы должны быть столь же древними, в такой же мере «первичными», как и сами организмы. Эти представления долгое время не находили должного отклика у биологов. По инерции многие ученые до сих пор считают именно организм (особь, индивид) основной, первичной формой жизни, а надорганизменные системы (популяции, биоценозы) — вторичными, производными, их свойства — аддитивными, сводимыми к сумме свойств слагающих их организмов.

В последние десятилетия многие советские ученые возвращались к этому вопросу (Наумов, 1956; Камшилов, 1959, 1970, 1979; Завадский, 1968; Шварц, 1973; Плотников, 1979, и др.). Неоднократно, в плане развития идей Вернадского, высказывалось мнение, что для возникновения даже самых простейших форм жизни необходим круговорот веществ, который мог существовать лишь в сообществах, объединяющих качественно разнородные формы, что жизнь возникла прежде всего как круговорот веществ, который следует считать главнейшим механизмом поддержания стабильности любых биосистем. Так, М. М. Камшилов писал: «Жизнь возникла не в виде изолированных протоорганизмов, а как система взаимосвязанных протоорганизмов, как протобиоценоз... Первые протобиоценозы мало отличались от среды; по мере хода эволюции это различие возрастало» (1959, с. 376).

Эти представления находят подтверждение в концепциях химической эволюции. Фактически создание общей теории происхождения жизни сводится к разработке теории саморазвития открытых каталитических систем (Руденко, 1976). Такие системы закономерно должны были возникать как множественные, исключительно вариабельные и первоначально малоустойчивые. При первичной гетеротрофности жизни вещество разрушающихся систем должно было идти на построение функционирующих систем, и этот процесс явился зародышем первых трофических ценотических связей. Конкуренция за вещество, очевидно, осуществлялась химическими системами еще до их структурного обособления. Довольно раннее, по современным представлениям, формирование механизмов утилизации солнечной энергии у ряда первичных организмов увеличило их функциональное разнообразие и послужило становлению биологического круговорота веществ. Таким образом, и ценотический и организменный уровни организации возникли «рука об руку», в неразрывной связи друг с другом.

В плане проблемы отношения организменного и биоценотического уровней в процессе эволюции очень интересна концепция симбиогенеза, которая разрабатывалась в трудах ряда крупных русских дореволюционных и советских ученых. В самом общем виде концепция симбиогенеза сводится к возможности эволюционного преобразования и усложнения определенных групп организмов путем объединения на симбиотической основе ранее самостоятельных особей с более простой организацией. В ее основе лежит идея о возможности образования в процессе эволюции из ценотически связанных организмов таких систем, которые функционировали бы как единый более сложный организм. Симбиогенетический процесс в эволюционном плане — это не что иное, как переход биоцено-

тической организации (симбиоза особей разных видов) в организменную. Таким образом, эта концепция подкрепляет точку зрения о возможности трактовки биоценотического уровня организации жизни как первичного по отношению к организменному (подробнее см. гл. 29).

ФЛОРО-ФАУНОГЕНЕЗ И ФИЛОЦЕНОГЕНЕЗ

Процессы флоро- и фауногенеза, являющиеся следствием видообразования, миграций, вымирания, вытеснения одним видом другого, определенным образом локализованы географически, что отражается в понятиях флористических и фаунистических комплексов и в принципах фаунистического (зоогеографического) и флористического (фитогеографического) районирования.

Главным критерием при выделении флористических и фаунистических категорий служит эндемизм, т. е. наличие на данной территории видов, родов или других таксонов, не встречающихся нигде более. Именно эндемики, их количество и систематический ранг указывают на степень обособленности флоро- и фауногенетических процессов, проходивших на данной территории. Такое районирование отражает не сходство современных условий и общего облика ландшафтов и сообществ, а степень самобытности, автохтонности эволюционных процессов.

Принципы исторического зоогеографического районирования успешно развивались зоологами Советского Союза применительно к его обширной территории. Большой вклад в решение этой проблемы внесли Л. С. Берг, М. А. Мензбир, А. П. Семенов-Тян-Шанский, П. П. Сушкин, В. Г. Гептнер, О. Л. Крыжановский, И. И. Пузанов, Я. И. Старобогатов, Б. К. Штегман и др. Аналогичное направление развивалось и ботаниками. Особенно много сделал в этом направлении Е. В. Вульф (1944). В последнее время ряд отечественных ученых указывает на фактическое тождество фито- и зоогеографического районирований и настаивает на необходимости слияния фито- и зоогеографии в единую биогеографию (Толмачев, 1974; Крыжановский, 1976). Предложен даже специальный термин, объединяющий понятия фаунистического и флористического комплексов — биофилота (Второв, Дроздов, 1978).

Процесс исторического преобразования сообществ растительного покрова, животного населения биоценозов Сукачев (1942) предложил называть филоценогенезом. Как отмечалось выше, Сукачев отказался от использования понятия филогенеза применительно к развитию сообществ, но все же здесь подразумевается аналогия с филогенезом (см.: Работнов, 1978). В качестве частных форм филоценогенеза, точнее его способов, Сукачев (1944, 1954) выделял селектогенез (группирование уже имеющихся видов в новые сообщества, смещение границ типов растительности, миграция видов и внедрение их в новые сообщества) и гологенез (длительные смены растительности и сообществ в целом под влиянием постепенного изменения географической среды).

Б. А. Быков (1973) выделяет следующие способы филоценогенеза: специогенез — постепенное превращение одного сообщества в другое вследствие эволюционного изменения населяющих его видов, в особенности доминантных; эзогенез — преобразование сообществ путем изменения роли видов (например, один доминант уступает место другому); трансгенез — результат инвазии в сообщество одних видов и выпадения других. К эволюционному процессу непосредственное отношение имеет лишь специогенез. Изменения сообществ двумя другими способами могут совершаться и без эволюционных изменений видов, при относи-

тельно кратковременых сукцессиях, в том числе циклических, вследствие нарушения среды обитания, расселения видов, биоценотических факторов.

В наиболее общем смысле взаимоотношения между эволюционным процессом, флоро-, фауногенезом и филоценогенезом состоят в том, что сообщества формируются из того материала (видов, адаптивных типов, слагающих флоры и фауны), который поставляет эволюция, в зависимости от конкретных физико-географических условий. Один и тот же тип биоценоза может сформироваться на базе разных флористических и фаунистических комплексов. В основе лежит формирование аналогичных жизненных форм в неродственных группах организмов, обитающих в разных регионах со сходными условиями. Эта специфичная черта сообществ особенно подчеркивалась одним из родоначальников нашей экологии Д. Н. Кашкаровым (1933, 1944), который указывал, что именно состав жизненных форм, а не видов определяет главные особенности биоценозов. В силу конвергентных эволюционных процессов и экологического викариирования животное население, растительность и биоценозы в целом с принципиально сходной структурой могут формироваться в областях с фаунами и флорами разного генезиса, но в сходных зонально-климатических условиях или в аналогичных зонах северного и южного полушарий.

Высказывалось мнение, что на ранних этапах развития органического мира качественный состав сообществ был сходным на больших пространствах Земли, чему способствовали более выровненные условия, с меньшими зональными градиентами. По мере развития биосферы происходила дифференцировка, с одной стороны, сообществ (в том числе их зональная расчлененность), а с другой — фауны и флоры (разнообразие таксонов и их региональная локализация). В связи с этим в процессе эволюции органического мира усиливались расхождения между флоро- и фауногенетическими и ландшафтно-зональными категориями (Сочава, 1972; Чернов, 1975).

ПРОБЛЕМА МЕХАНИЗМОВ ИСТОРИЧЕСКОГО ПРЕОБРАЗОВАНИЯ СООБЩЕСТВ

В литературе неоднократными были попытки использовать понятия эволюционной теории применительно к процессу преобразования сообществ, в частности растительного покрова. Так, В. В. Ревердатто (1935) выдвинул понятие «отбор сообществ», или «естественный отбор второго порядка». Эти термины в дальнейшем использовали многие геоботаники (см.: Ярошенко, 1961). В недавно опубликованной работе К. А. Куркин (1976) говорит о «микроэволюции» фитоценозов. Аналогичный перенос терминов с организменного на биоценотический уровень наблюдается при изучении сукцессий растительных сообществ. Ф. Клементс, один из родоначальников учения о сукцессиях, постулировал «онтогенез» и «филогенез» растительного покрова. Многие отечественные авторы стремились отождествлять сукцессионные преобразования сообществ с явлениями онтогенеза и филогенеза. Это находит объяснение с позиций теории систем и представлений об уровнях организации жизни (Завадский, 1966; Сетров, 1971). В любых саморазвивающихся открытых системах на разных уровнях организации можно выделить ряд аналогичных этапов и сходных черт внутренней структуры, хотя природа и механизмы этих явлений совершенно различны. Допуская аналогии, естественно, нельзя переносить закономерности одного уровня организации жизни на другой.

Использование таких понятий, как «отбор», «микроэволюция», «онтогенез», «филогенез», применительно к процессам исторического преобразования сообществ возможно лишь в общем метафорическом смысле. Вместе с тем приходится констатировать, что в этом вопросе пока еще много неясного. Как в нашей, так и в зарубежной литературе еще нет глубоких разработок проблемы механизмов и закономерностей временно́го преобразования сообществ и их соотношения с процессами видообразования, микро- и макроэволюции, не уточнена пока и терминология.

Проблема эволюции сообществ обсуждается в основном в сфере учения о сукцессиях. Во всяком случае, так называемые вековые смены, совершающиеся в масштабах геологических эпох, включаются в единые классификационные схемы вместе с частными сменами конкретных ценозов (см.: Александрова, 1964). Понятие сукцессий — одно из основных в экологии. Р. Маргалеф (Margalef, 1968) считает, что представление о сукцессиях должно занимать в экологии такое же место, как представление об эволюции в общей биологии. В учение о сукцессиях растительного покрова много ценного внесли наши отечественные геоботаники — И. К. Пачоский, Л. Г. Раменский, В. В. Алехин, В. Д. Александрова, П. Д. Ярошенко и в особенности В. Н. Сукачев. В последнее время принципиальные вопросы учения о сукцессиях стали разрабатываться и на зоологическом материале (Стебаев, 1976; Чернова, 1977).

Накопленные к настоящему времени данные свидетельствуют о том, что сущность сукцессий определяется прежде всего внутренними ценотическими факторами, взаимодействием компонентов сообществ. Физическое окружение может влиять на направление, скорость сукцессий, вызывать их начало или тормозить, но не является их причиной и механизмом. Среди экологов все более укрепляется мнение о том, что сукцессия сообществ есть результат жизнедеятельности самого сообщества (Одум, 1975). Этот постулат можно распространить и на весь процесс развития жизни. Так, Камшилов (1970) подчеркивал, что изменение условий жизни — неизбежное следствие самой жизни.

Основное направление сукцессий — увеличение стабильности сообществ, приобретение ими все большей автономности от окружающей среды, способности к собственно ценотической эндогенной регуляции, все менее зависимой от флюктуаций внешней среды. Механизмами этих преобразований служат направленные изменения внутренней структуры ценозов: увеличение видового разнообразия, числа видов гетеротрофов, усложнение пищевых цепей, усиление специализации видов, мутуалистических и симбиотических отношений (Гиляров, 1969; Чернова, 1977). В процессе длительных, вековых смен сообщества какой-либо местности могут проходить самые разнообразные стадии, обусловленные особенностями рельефа, материнской породы, увлажнения. Однако с течением сукцессии, по мере формирования все более стабильных и устойчивых ценозов, преобразующих исходные биотопы, физико-химические различия исходных субстратов постепенно выравниваются и почва, главный продукт деятельности сообщества, оказывается сходной, независимо от того, на какой породе она начала формироваться.

В каждой местности наблюдается множество смен растительного покрова, обусловленных внешними причинами (эрозия, пожары, аогенные и антропогенные влияния). Они приводят к бесконечной пестроте растительного покрова. Вместе с тем существует строго детерминированный, обусловленный внутренними ценотическими факторами сукцессионный процесс, который, преодолевая возмущающие и отклоняющие влияния внешней среды, направляет динамику сообществ в определенное русло и в конце концов приводит к формированию климаксового сообщества,

находящегося в полном соответствии с зональными климатическими условиями данной местности.

Основы этой концепции были заложены еще в начале века американским ботаником Клементсом (Clements, 1916). В нашей литературе она неоднократно обсуждалась весьма критически, дополнялась и исправлялась в деталях (Ярошенко, 1961; Александрова, 1964, 1969; Работнов, 1978). В последнее время к ней вновь проявлен повышенный интерес ботаников и зоологов. Так, С. М. Разумовский (1981) на основе концепции Клементса развивает представления о жестко детерминированной гомеостатической сукцессионной системе как совокупности определенного типа климаксовой ассоциации растительности и всех ассоциаций, служащих стадиями ее становления и восстановления. По представлениям Разумовского, каждая сукцессионная система ограничена географически, действует в строго определенном регионе; в историческом аспекте она обладает определенным консерватизмом, но при крупных климатических сменах перестраивается коренным образом во всех основных частях.

И. В. Стебаев (1976) пытается связать основные положения учения о сукцессиях с представлениями об эволюции ландшафта. В частности, он рассматривает разные части ландшафтного профиля (катены) как последовательный ряд единой сукцессионной серии (хроно-хорологический ряд).

Изложенные концепции можно дополнить представлениями о значении зональных и интразональных элементов ландшафта в экспансии и эволюции растительности и животного населения (Алехин, 1951; Чернов, 1974, 1975). Дело в том, что разные стадии длительных, вековых сукцессионных процессов определенным образом локализованы в ландшафте, т. е. каждая из них имеет строго определенные особенности пространственного распределения. Это играло огромную роль во временных сменах в ходе эволюции Земли. Хорошо сбалансированные климаксовые сообщества, конечные стадии долговременных сукцессий, приурочены в основном к плакорам, на которых прогрев и увлажнение соответствуют климатическим условиям региона. Такие сообщества характеризуются высокой степенью стабильности, устойчивости, что определяется сбалансированностью, жесткой эволюционной подогнанностью структурных частей и видов, хорошо налаженными регуляторными механизмами, высокой средообразующей способностью и ценотической активностью. При разрушениях они восстанавливаются очень медленно, должны для этого пройти несколько обязательных промежуточных стадий с участием определенных видов и групп растений.

Сообщества, приуроченные к интразональным частям ландшафта, в которых соотношения тепла и влаги не соответствуют климатическим режимам и наблюдается пестрая гамма элементов среды (депрессии и поднятия рельефа, склоны), резко отличаются от зональных крайней вариабельностью, непостоянством, динамичностью. Наряду со сложными сообществами среди них есть и временные пионерные группировки с крайне примитивной структурой. Среди видов, обитающих в интразональных биотопах, много форм, для которых характерна меньшая зависимость от зональных границ. Это определяется их меньшей специализацией, а также свойствами интразональных биотопов «сглаживать» климатические градиенты среды. В связи с этим интразональные биотопы, вероятно, играли особенно важную роль в флоро- и фауногенетических, а также филоценогенетических процессах. С одной стороны, они могли служить убежищами, сглаживающими колебания климата, с другой — благодаря разнообразию условий стимулировали темпы видообразования и были источниками новых форм для зональных сообществ

с более однородными условиями. В периоды разрушений зональных сообществ формы, приуроченные к интразональным биотопам, выходили на «зональную арену» и формировали ценозы нового типа (Юрцев, 1966; Чернов, 1974, 1975).

СООТНОШЕНИЕ ДИНАМИКИ СООБЩЕСТВ И ЭВОЛЮЦИОННОГО ПРОЦЕССА

Одно из важнейших положений дарвинизма состоит в том, что прогрессивное развитие жизни, усложнение животных и растений — неизбежное следствие самой эволюции, так как по мере ее хода, в результате процессов видообразования и совершенствования адаптаций, увеличения разнообразия жизненных форм все более усложняются сообщества и, следовательно, среда обитания. Сообщества, изменяясь и усложняясь, оказывают огромное влияние на эволюционный процесс, ускоряя или замедляя его, направляя в ту или иную сторону. Ведь эволюция совершается не в абстрактной географической среде, а в конкретных сообществах, в результате межвидовых и внутривидовых отношений, взаимодействий с абиотической средой, трансформированной живым покровом.

Шмальгаузен в «Факторах эволюции» (1946) выдвинул концепцию, согласно которой положение вида в цепях питания, взаимоотношение его с членами ценоза определяют интенсивность и направление отбора. В фундаментальных исследованиях, посвященных кибернетическим аспектам биологии, Шмальгаузен (1968) показал, что эволюционному процессу свойственна саморегуляция по принципу обратной связи. При этом контроль осуществляет сообщество.

Основные моменты контроля процесса эволюции со стороны сообщества, по Шмальгаузену, выглядят следующим образом. Органические формы, образовавшиеся в процессе эволюции, сталкиваются друг с другом и, захватывая разнообразные экологические ниши, создают более сложные системы — биоценозы, регуляция структуры которых осуществляется главным образом посредством межвидовой борьбы за существование. Равновесие в сообществах поддерживается особыми механизмами, имеющими вид замкнутого цикла с отрицательной обратной связью. Рост численности одного или нескольких видов в сообществе приводит к усиленному потреблению жизненных средств и их истощению. В результате размножение сокращается, плотность населения вида падает, что ведет к восстановлению запасов жизненных средств. Этот простейший цикл регуляции в реальных сообществах усложняется самыми разнообразными влияниями биотического и абиотического порядка.

В системе интеграции биоценоза участвует совокупность взаимосвязанных циклов авторегуляции, которые поддерживают его подвижное равновесие. Однако это равновесие чрезвычайно неустойчиво, так как сообщества — мало интегрированные системы. Это приводит к постоянным нарушениям цикличности, обусловливает нестабильность среды и, следовательно, неизбежность отбора и преобразования популяций. Эволюционный процесс, порождая новые адаптивные формы, еще более расшатывает это неустойчивое равновесие и обусловливает постоянные перестройки структуры сообщества.

В ряде зарубежных и отечественных работ обсуждается вопрос о значении в микроэволюционных процессах положения вида в сукцессионных рядах (Margalef, 1968; Чернова, 1977; Жерихин, 1978). В частности, высказаны представления о том, что на разных стадиях сукцессий различны условия и направления отбора. На начальных стадиях процветают организмы с короткими жизненными циклами, дающие многочис-

ленное потомство, с развитыми способностями к адаптивным модификациям, быстрому расселению. Им свойственна пластичность и эвритопность. В незрелых сообществах преобладает отбор ведущего типа и более высок темп эволюции. В зрелых климаксовых сообществах господствуют виды с длительными жизненными циклами, малым числом потомков, существуют биоценотические и этологические объединения видов в системы, высока потребность в активных веществах, вырабатываемых другими организмами, развиты разнообразные механизмы ослабления конкуренции, высока морфологическая и генетическая разнородность, преобладает стабилизирующий отбор, лишь отчасти проявляется ведущий, а эволюционный процесс в целом сильно замедлен.

В трудах советских биологов неоднократно делались попытки вскрыть конкретные механизмы и закономерности взаимовлияния эволюционного процесса и исторического преобразования сообществ (Давиташвили, 1969, 1971; Красилов, 1969, 1972; Яблоков-Хизорян, 1972; Гиляров, 1973; Камшилов, 1979; Жерихин, 1978, и др.). Показано, что характер эволюции зависит от степени сложности, насыщенности экосистем. В насыщенных сообществах эволюция замедлена, направлена в основном в сторону специализации видов. Такой тип эволюционного процесса В. А. Красилов предлагает обозначать термином «когерентная эволюция». В сообществах с менее строгой организацией или дезорганизованных эволюционный процесс часто имеет взрывной характер и приводит к более радикальным перестройкам организмов. Это — «некогерентная эволюция».

Ряд положений «ценотической эволюции», высказанных в трудах Шмальгаузена, Завадского, Камшилова, в последнее время разрабатывают палеоэкологи Палеонтологического института АН СССР. Так, В. В. Жерихин (1978, 1979) развивает концепцию, согласно которой важнейшей причиной коренных преобразований фауны, флоры и сообществ являются внутренние биоценотические процессы. Климатические изменения, вероятно, играют роль не причины, а «пускового крючка» при разрушении ценотических структур и замене их новыми. Они провоцируют экспансию групп, возникших в недрах прежних сообществ и получивших селективное преимущество в новой обстановке. Но такие группы могут оказаться не в любом сообществе, поэтому далеко не все существенные колебания климата приводят к крупным эволюционным последствиям (Жерихин, 1978). Скорость и направления эволюции определяются главным образом особенностями структуры сообществ, биоценотическим положением данной группы. В хорошо сбалансированных зрелых сообществах скорость эволюции, по-видимому, всегда меньше вообще возможной для данной группы организмов. При нарушениях структуры сообществ вновь формирующиеся пионерные группировки оказываются менее стабильными. Их члены недостаточно приспособлены друг к другу. Экологические ниши частично остаются незанятыми или занятыми формами случайными или неконкурентноспособными, регулирующие механизмы в целом развиты слабо. Поэтому в начальный период становления новых типов биоценозов значительно больше эволюционных возможностей для самых различных групп, скорость эволюции сильно возрастает. Быстрая некогерентная эволюция многих групп в короткое время приводит к стабилизации новых биоценозов, к усложнению их структуры, к развитию регуляторных механизмов. В результате эволюция вновь замедляется, становится плавной, идущей в основном в направлении частных специализаций. Таким образом, характер и направление эволюционных изменений в значительной степени определяются состоянием биоценозов и местом в них данной группы организмов.

В качестве примера роли ценотических факторов в эволюции опреде-

ленной группы организмов приведем соображения Жерихина о происхождении покрытосеменных. Многие особенности эволюции покрытосеменных можно объяснить, если принять, что их первичные представители формировались как «сорные» растения, имевшие статус пионеров, поселявшихся на оголенных грунтах, например на эродированных участках. «Сорное» и пионерное положение давало ранним цветковым ряд преимуществ в плане эволюционных возможностей. Например, они в меньшей мере подвергались действию биоценотических регуляционных механизмов и поэтому сформировали свою поразительную пластичность, позволившую им за короткий срок вытеснить из множества местообитаний прочие группы растений. Этому опять-таки способствовал их пионерный характер. Внедряясь в начальные стадии различных сукцессионных рядов и будучи на этих стадиях гораздо более сильными конкурентами по сравнению с другими группами растений, они тем самым прерывали сукцессии, не давали им завершаться климаксными стадиями, которые стабилизировали бы ценотическую среду. При этом, произрастая сплошными плотными куртинами с концентрацией большого количества цветков на небольшом пространстве, ранние покрытосеменные привлекали основную массу антофильных насекомых и, таким образом, оказывались более сильными конкурентами в борьбе за опылителей. Все это и позволяет объяснить поразительную скорость экспансии покрытосеменных, очень быстрое вытеснение ими древней мезозойской флоры. На ранних этапах эволюция покрытосеменных носила отчетливый некогерентный характер, обусловленный вхождением в их состав группировок, не обладавших достаточно сильными механизмами регуляции и стабилизации биоценотических процессов.

Таким образом, синэкологический подход к палеонтологическому материалу, базирующийся на анализе роли собственно ценотических факторов, т. е. свойств ценозов и положения в них групп и видов, позволяет весьма успешно реконструировать течение эволюционного процесса.

О ЗАКОНОМЕРНОСТЯХ ФИЛОЦЕНОГЕНЕЗА

Как отмечалось выше, закономерности преобразования биоценотической организации жизни только начинают разрабатываться, и, обсуждая состояние этого вопроса, мы вынуждены больше говорить на тему «эволюция и сообщества», чем «эволюция сообществ». Уже сравнительно много выяснено о влиянии сообществ, их структуры, ценотических отношений на эволюционный процесс, на направление и характер адаптивных преобразований в популяциях. Однако практически не исследованы общие закономерности развития собственно ценотической организации. По этому вопросу имеются лишь самые общие суждения или частные исследования отдельных синэкологических параметров и комплексов.

Ряд важных положений высказал А. М. Гиляров (1973). По его представлениям, процесс эволюции экосистем, т. е. последовательное усложнение трофо-ценотической структуры (появление добавочных трофических уровней, новых групп консументов, увеличение разнообразия ценотических группировок) не может идти бесконечно, имеет определенный предел, так как для всех этих показателей существует пороговая величина, обусловленная энергетическими факторами. В связи с этим скорость эволюции экосистем замедлилась после того, как были достигнуты максимально возможные величины разнообразия и числа трофических уровней. Работа Гилярова — одна из очень немногих, где в эволюционном аспекте рассмотрена собственно биоценологическая организация

жизни. Одна из попыток выделить основные этапы в эволюции экосистем принадлежит В. В. Мазингу (1970 и др.).

Весьма интересную попытку выявить закономерности эволюции организации растительных сообществ сделал В. В. Плотников (1979). Основой его работы послужило положение о том, что структурно-функциональная организация сообществ, независимо от таксономического положения слагающих их видов, может быть описана и проанализирована в одних и тех же количественных показателях, специфичных для биоценотического уровня организации жизни. Реконструируя организацию древних ценозов, автор использовал принцип аналогии с современными растительными сообществами, сложенными жизненными формами, сходными с вымершими. В качестве моделей, демонстрирующих возможную структуру псилофитовых зарослей, изучались группировки современных плаунов. Как имитации древнейших этапов развития исследовались также современные группировки водорослей, папоротников и т. д. На основании подобных аналогий автор дает общую картину изменения структуры растительных сообществ на фоне общей эволюции жизни на Земле и выделяет несколько этапов преобразования функциональной организации. На первом этапе развития сообществ их функциональная природа характеризуется словом «выжить», на втором — «выжить и дать жизнеспособное потомство», на третьем — «выжить, дать жизнеспособное потомство и обеспечить элементарные условия для его существования» и т. д. Реконструкции истории биоценотической организации пока гораздо более произвольны и спорны, чем восстановление этапов филогенеза и макроэволюции, для чего имеются прямые доказательства в виде ископаемых остатков. Однако они бесспорно правомочны и нужны, так как ориентируют на поиски новых принципов и методов палеоэкологических и палеобиоценологических исследований.

Из приведенных выше высказываний различных авторов следует, что филоценогенез принципиально отличен от филогенеза — последовательной смены таксонов по мере эволюции. Сообщества, сменяющиеся в ходе геологической истории, не наследуют от предшествующих свойств своей структуры, а формируются из того материала, который им поставляет эволюция, в зависимости от условий данной местности. При этом сообщество более продвинутого типа, отражающее определенный этап филоценогенеза, возникает отнюдь не обязательно на месте предшествующего типа. Сообщества одного типа могут возникнуть одновременно или разновременно на генетически единой или принципиально разных фаунистических и флористических базах. В этом и есть различие между процессом эволюции организмов и филоценогенезом. Сущность первого составляет генетическая преемственность, в основе второго лежит абсолютный полифилетизм.

Вместе с тем имеются безусловные аналогии между филоценогенезом и филогенезом. Так же как в таксономическом составе органического мира и в морфологии его представителей выявляются свидетельства прошлой истории, ранних этапов филогенеза, в структуре современных сообществ можно обнаружить черты архаичности, свойственные ранним этапам развития биосферы. В этом плане интересны ценозы, формирующиеся в экстремальных условиях, например в полярных пустынях. Филоценогенез сообществ полярных пустынь можно охарактеризовать как некую инверсию водного сообщества на сушу. Их основу составляют исконно водные группы организмов. Основными продуцентами и главными эдификаторами являются одноклеточные водоросли, размножающиеся в огромном количестве на поверхности почвы и образующие вместе с лишайниками, в том числе и с их наиболее примитивными

группами, сплошные корки на поверхности оголенных грунтов. Потребители первичной продукции — это также в основном исконно или вторично водные формы, такие как нематоды, малощетинковые черви, личинки комаров звонцов, тихоходки, влаголюбивые формы ногохвосток (Матвеева, Чернов, 1976). Сообщество полярной пустыни по существу представляет собой пионерную стадию сукцессии и одновременно отражает в своей структуре ранний этап развития жизни на Земле.

Еще один важный момент в развитии представлений об историческом преобразовании сообществ состоит в том, что масштабы исторического преобразования сообществ и эволюции организмов (т. е. масштабы изменений, происходящих в процессе конкретных филогенезов) совершенно несравнимы. Принципиальные особенности структуры сообществ, например главные механизмы круговорота веществ, основные его функциональные блоки (автотрофы, хищники, сапротрофы) сформировались уже на самом раннем этапе развития жизни на Земле (Гиляров, 1973). Эти блоки были свойственны уже примитивным псилофитовым сообществам (Плотников, 1979). В самых древних лесах были хорошо выражены не только основные функциональные звенья вполне зрелого сообщества, но и важнейшие морфологические части, свойственные и современным лесам: подстилка, травяноподобный ярус, несколько древесных пологов и т. д. Более того, задолго до появления многоклеточных, макроорганизмов, примитивные организмы могли осуществлять важнейшие биоценотические функции. Это было необходимым условием развития и осуществления жизни. Ведь она не могла существовать, а тем более эволюционировать, без налаженного круговорота веществ. Это видно и на примере современных микроорганизмов (бактерий, грибов, водорослей, простейших). Действительно, они могут все, что могут многоклеточные. Среди них есть автотрофы, хищники и паразиты, они могут образовывать разветвленные пищевые цепи и ценотические комплексы со сложными формами отношений (конкуренция, антибиоз, паразитизм). Таким образом, структура сообществ в своих принципиальных особенностях претерпела меньше изменений, чем строение организмов. Вероятно, можно сказать, что биоценотическая организация гораздо более консервативна, чем организменная. Плотников выразил это положение следующим образом: «...структуру растительных сообществ, безотносительно к их видовому составу, можно считать явлением неизмеримо более консервативным и устойчивым, чем любой биологический вид» (1979, с. 96). В связи с этим процессы микроэволюции и видообразования, совершающиеся в сообществах и приводящие к существенным изменениям или коренным преобразованиям видового и вообще таксономического состава, могут и не отразиться существенно на главных структурных и функциональных особенностях биоценозов. Ведь сообществу безразлично, какой вид, один или несколько выполняют ту или иную функцию, например процесс разложения органических остатков. Это можно выразить формулой, что вид как таковой по отношению к структуре сообществ — элемент случайный (Чернов, 1971). Равным образом можно считать, что и степень родства, филогенетической близости не имеет решающего значения в биоценотических процессах. Выше мы уже приводили примеры того, что однотипные сообщества могут формироваться на базе совершенно неродственных флор и фаун. Это возможно благодаря тому, что в процессе эволюции в самых различных группах организмов формируются определенные адаптивные типы, жизненные формы, способные выполнять ту или иную биоценотическую функцию.

Синэкологическая организация гораздо более консервативна, чем организменная. Вместе с тем она служит фактором эволюционного про-

цесса, который проходит в сообществах, обеспечивающих саму возможность существования определенных видов и в то же время служащих факторами их эволюционного преобразования. Эволюция организмов развертывается внутри сообществ и под контролем сообществ. Эту мысль образно выразил известный эколог Дж. Хатчинсон в названии своей книги «Экологический театр и эволюционный спектакль» (Hutchinson, 1965).

В настоящее время проблема временно́го изменения сообществ и биосферы в целом приобретает колоссальное теоретическое и практическое значение, становится своего рода фокусом всего естествознания и практической деятельности человека. Проблемы охраны природы, управления биоценотическими процессами в условиях ноосферы могут быть решены только в том случае, если мы глубоко и всесторонне изучим специфические закономерности и стратегию естественного преобразования ценотической организации жизни. Современная наука еще не может предсказать будущее биосферы. Наряду с резко пессимистическими мнениями высказаны прямо противоположные, в основе которых лежат представления об огромных приспособительных возможностях, заложенных в биоценотической организации, о способности ее целесообразно варьировать в соответствии с меняющимися условиями, сохранять основные функциональные параметры. Так, Шварц в своем последнем публицистическом выступлении выразил следующие мысли: «Нельзя рассматривать биосферу как пассивный объект наших воздействий, способный лишь деградировать в ответ на непривычные условия... биогеоценоз в целом обладает огромной защищенностью от любых изменений... биогеоценоз, явившийся результатом измененной человеком среды, совсем не обязательно хуже первоначального».[1] Вместе с тем тот же автор отмечал очевидное противоречие между основной стратегией естественного развития сообществ и направлением антропогенного преобразования их организации в соответствии с интересами человека: «Природа стремится создавать стабильные системы, их продуктивность ее (природу) не интересует» (1973, с. 227).

Все эти вопросы могут быть разрешены только в результате глубоких и планомерных исследований закономерностей динамики биоценотических отношений и структуры сообществ в целом. Совершенно очевидно, что назрела необходимость всемерного развития исследований в области исторической экологии.

ГЛАВА 33. ЭВОЛЮЦИЯ БИОСФЕРЫ

Эволюционный процесс совершается одновременно в рамках четырех основных форм организации живого, захватывая не только отдельные организмы, виды, биогеоценозы, но и высшую форму организации живого — биосферу. Органический мир, эволюционируя как целое, изменяет геохимическое строение и энергетику биосферы, механизмы регуляции происходящих в ней абиотических процессов. В свою очередь эти изменения, преломляясь через сложную сеть внутривидовых и биоценотических взаимодействий, становятся могучими факторами дальнейшей эволюции живого. Перед эволюционной теорией возникают задачи изучения движущих сил и закономерностей развития надвидовых уровней организации живого, в том числе и биосферы.

[1] Отношения, основанные на доверии. — Знание — сила, 1976, № 9, с. 10.

ОСНОВНЫЕ НАПРАВЛЕНИЯ В ИЗУЧЕНИИ ЭВОЛЮЦИИ БИОСФЕРЫ

Комплекс вопросов, связанных с изучением закономерностей функционирования и эволюции биосферы, был поставлен в трудах В. И. Вернадского. Начиная с работ, написанных в конце 20-х годов, и в посмертно изданных трудах «Химическое строение биосферы Земли и ее окружения» (1965) и «Размышления натуралиста» (кн. 2, 1977) он неоднократно обращался к проблемам преобразования в биогеохимических круговоротах вещества и потоков трансформации энергии. Вернадский впервые предложил биогеохимическую и энергетическую трактовки эволюции биосферы, получившие развитие в трудах его многочисленных учеников и последователей.

Исследования эволюции биосферы проводились в СССР широким кругом ученых. Среди них — биогеохимики (А. П. Виноградов, В. В. Ковальский, Я. В. Самойлов), геохимики (К. И. Лукашев, А. И. Перельман, Б. Б. Полынов), географы (М. И. Будыко, И. П. Герасимов, А. А. Григорьев, В. Б. Сочава), геологи (Н. Б. Вассоевич, Ю. А. Жемчужников, Б. Л. Личков, А. Б. Ронов, А. В. и С. А. Сидоренко, Н. М. Страхов, А. Л. Яншин), геоботаники (Е. М. Лавренко, В. Н. Сукачев, И. А. Титов), палеонтологи (А. Г. Вологдин, Л. Ш. Давиташвили, Д. Н. Соболев, Б. С. Соколов), почвоведы (В. Р. Вильямс, К. К. Гедройц, В. А. Ковда, А. А. Роде), фитофизиологи (А. А. Ничипорович), экологи (А. М. и М. С. Гиляровы, М. М. Камшилов, Ю. И. Чернов, К. М. Хайлов, С. С. Шварц) и др. В их трудах обсуждались физико-географические, геологические, биогеохимические и экологические аспекты эволюции биосферы, имеющие громадное практическое и теоретическое значение. В этой главе будет рассмотрена история изучения биогеохимических закономерностей эволюции биосферы, а ее экологические закономерности обсуждаются в предыдущей главе.

Под эволюцией биосферы понимается необратимый процесс усложнения биотического круговорота вещества и потоков трансформации энергии как результата прогрессивной эволюции органического мира, одновременно протекающего в рамках биосферного, биоценотического, популяционно-видового и организменного уровня существования живого (Колчинский, 1978).

При изучении биогеохимических закономерностей эволюции биосферы наметились следующие направления: 1) изучение роли геохимических факторов эволюции биосферы; 2) исследование химических признаков современных организмов и химических особенностей ископаемых остатков, а также древних биогенных пород с целью выяснения эволюции биогеохимических функций биосферы; 3) изучение влияния эволюции органического мира на эволюцию химического состава атмосферы, гидросферы, литосферы, на процессы выветривания, почвообразования, седиментации и литогенеза, образования полезных ископаемых и т. д.; 4) сравнительное исследование биологической продуктивности, биомассы и биогеохимических циклов в современных адаптивных зонах и геохимических ландшафтах для выяснений эволюции биотического круговорота. В некоторых работах затрагивались также проблемы, связанные с изучением энергетических и информационных аспектов эволюции биосферы.

В. И. ВЕРНАДСКИЙ ОБ ЭВОЛЮЦИИ БИОСФЕРЫ

Вернадский впервые обосновал идею об эволюции поверхностной оболочки Земли как о результате взаимодействия живого вещества с косной материей. Активная, ведущая роль в этом взаимодействии принадлежит жизни, которая признавалась «великим, постоянным и непрерывным нарушителем химической косности поверхности нашей планеты» (Вернадский, 1926а, с. 27). Он стремился найти «кипящий слой» элементарных преобразований биосферы, выделяя видовую форму организации живого как главного носителя эволюции и указывая на «...связь эволюции видов с механизмом биосферы, с ходом биогеохимических процессов». Существование подобной связи не вызывало у него сомнений, так как «...основные числа, характеризующие эти процессы, являются видовыми признаками, меняющимися в процессе эволюции» (Вернадский, 1928, с. 234). К числу этих признаков он относил общую биомассу вида, его химический состав и геохимическую энергию.

Позднее, конкретизируя эти мысли, Вернадский характеризовал эволюцию химической и энергетической структуры биосферы как результат преобразований, происходящих на видовом уровне организации живого. Факторы и движущие силы эволюции видов он считал ведущими источниками преобразований всей биосферы и подчеркивал необходимость исследовать, как «эволюция видов переходит в эволюцию биосферы» (1977, с. 18), и при этом учитывать обратное влияние структуры биосферы на эволюцию каждого вида. Последнее позволяет объяснить некоторые закономерности макроэволюции действием целой совокупности физических законов и механизмов функционирования биосферы.

Таким образом, Вернадский впервые обосновал идею о важности синтеза основных положений эволюционной теории с созданным им учением о биосфере. Для познания механизмов эволюции биосферы следует опираться на данные эволюционной теории о субстрате эволюции органического мира и ее движущих силах. Но и изучение структуры биосферы должно способствовать углублению наших знаний о закономерностях органической эволюции, а в некоторых случаях и объяснять их. Эти положения являются ключевыми для понимания взглядов Вернадского на сложные взаимодействия эволюционных преобразований, происходящих на разных уровнях организации живого.

Вернадский попытался дать геохимическую и энергетическую оценку процессов борьбы за существование. Из составленных им таблиц скорости размножения организмов (Вернадский, 1925, 1965) вытекало, что организмы, обладающие наиболее высокой плодовитостью и численностью популяций, хотя и характеризуются высокой геохимической энергией и продуктивностью, подвергаются интенсивной элиминации (табл. 1). Для них оказался закрытым путь к прогрессивным преобразованиям, а сохранение достигнутого уровня организации обеспечивается за счет продуцирования и расхода большого количества биомассы. В результате таксоны с наиболее высокой геохимической энергией (бактерии, цианофиты, простейшие) остались на относительно низком уровне морфофизиологической организации. Это объясняется, по-видимому, тем, что эволюция биосферы не определяется созданием форм, способных к быстрому накоплению биомассы и заселению потенциально доступной зоны жизни и к быстрому изменению внешней среды в соответствии со своими потребностями. Этот пик эволюции был достигнут еще в начале истории живого. Главными же направлениями в эволюции стали усовершенствование способности использовать солнечную энергию для синтеза органических соединений (эволюция растительного покрова), а также услож-

ТАБЛИЦА 1

Скорость размножения организмов (по: Вернадскому, 1965)

Организмы	Δ	α
Бактерии		
Bacterium coli comm	61.27	$2.78 \cdot 10^{18}$
Vibrio cholerae asiat	61.02—62.47	$2.2 \cdot 10^{18}$—$6.4 \cdot 10^{18}$
Bacillus ramosus	53.33	$1.16 \cdot 10^{16}$
Диатомеи		
Nitzschia putrida	4.8	26.8
Среднее для морских диатомей (планктон)	0.5	0.41
Piridinae		
Среднее для *Ceratium* (планктон)	0.25	0.19
Phytomonadina		
Eudorina elegans	0.79	0.72
Heliozoa		
Actinophrys	1.25	1.38
Инфузории		
Paramecium aurelia	1.78	2.32
P. caudata	1.09	2.12
Leucophrys patula	7.0	127.0
Dicotybedonae		
Trifolium repens	0.016	0.0088
Solanum nigrum	0.04	0.029
Пшеница (среднее для Франции)	0.019	0.013
Mammalia		
Sus scrofa	0.9—$2.25 \cdot 10^{-3}$	0.5—$1.5 \cdot 10^{-3}$
S. domestica	9.7—$10.6 \cdot 10^{-3}$	6.7—$7 \cdot 10^{-3}$
Mus decumanus	9.6 (мин)$\cdot 10^{-3}$	$7.7 \cdot 10^{-3}$
Elephas indicus	0.096—$0.4 \cdot 10^{-3}$	0.067—$0.07 \cdot 10^{-3}$

Примечание. Δ — коэффициент, характеризующий темп размножения (для многих протистов Δ выражает число поколений в сутки); α — суточный прирост делимого при размножении.

нение миграции химических элементов (эволюция высших животных — головоногих моллюсков, насекомых, позвоночных). Эволюция высших растений и животных шла по пути автономизации от внешней среды и развития буферных механизмов.

С большим вниманием относился Вернадский к начавшимся в нашей стране экспериментальным исследованиям борьбы за существование (Гаузе, 1934, 1935). По его мнению, они позволяли приступить к познанию элементарных преобразований в биосфере, так как в ходе борьбы за существование «резко меняется... биогенная миграция атомов» (1965, с. 304).

Вернадский подчеркивал, что высокая эволюционная пластичность организмов обусловливает потенциальную возможность многообразных путей эволюции. В результате создания новых видов увеличивается «всюдность» жизни, расширяется ее область. В качестве примеров он называет происхождение пещерной фауны и глубоководного бентоса. Эта адаптивная экспансия жизни, по мнению Вернадского, продолжается и в настоящее время. Он писал: «Приспособляемость жизни необычайна и формы ее проявления бесконечны» (1927а, с. 446).

Однако существует и ряд ограничений для эволюционных преобразований органического мира и его экспансии в поверхностной оболочке Земли. Среди них, по мнению Вернадского, наиболее важными являются сложившиеся системы круговорота и потоков энергии, которые в какой-то мере канализируют эволюцию. В результате действия этих ограничений, как правило, создаются «формы, все более усиливающие влияние жизни на окружающую среду» (1928, с. 243) и ускоряющие биогенную миграцию атомов. Идея Вернадского о существовании ограничений эволюции на биосферном уровне особенно актуальна в связи с обсуждаемой сейчас проблемой факторов-ограничителей эволюционного процесса (Тимофеев-Ресовский и др., 1969; Завадский, Сутт, 1973; Мейен, 1975; Завадский, Георгиевский, 1977).

В работе «Химическое строение биосферы Земли и ее окружения» Вернадский сделал попытку объяснить с учетом фундаментальных черт организованности биосферы такие филогенетические закономерности, как направленность и необратимость эволюции, полифилетическое происхождение органического мира и др. Так, например, он рассматривал закон Э. Копа—Ш. Депере об увеличении размера тела в филогенезе и закон Дана о цефализации как результаты адаптации органического мира к выполнению биогеохимических функций. Увеличение размеров тела обычно ведет к повышению активности животных в захвате пищи, в борьбе с конкурентами, хищниками. Параллельно росла скорость переноса вещества в биосфере. Усиление же «разумного» поведения совпадало с общим направлением эволюции живого в сторону усложнения биогенной миграции атомов, так как широкие миграции млекопитающих, птиц, рептилий, рыб не только обусловили возникновение новых потоков атомов, но связали прежде разрозненные регионы в единую, целостную биосферу.

По-новому удалось Вернадскому подойти к традиционной проблеме о монофилетическом или полифилетическом происхождении органического мира, решение ее он видел в своей оригинальной гипотезе о возникновении жизни на нашей планете в форме биосферы, согласно которой в биосфере изначально должен был сложиться комплекс живых форм, способный выполнять «разнообразные геохимические функции в биосфере» (1931, с. 639) и обеспечивать зарождающийся биотический круговорот (подробнее см. гл. 32 и 33). Почти одновременно с Вернадским сходные идеи высказал Тейяр де Шарден. Однако французский палеонтолог исходил не из анализа геохимических функций биосферы, как это было сделано Вернадским, а из философской концепции панпсихизма. Принципиально отлична позиция Вернадского и от предшествующих концепций полифилетического происхождения органического мира (см., например: Бекетов, 1896; Берг, 1922). Новизна развиваемых представлений заключалась в признании одновременного образования четырех основных форм организации жизни (организменная, популяционно-видовая, биоценотическая и биосферная).

Подчеркивая неразрывную связь эволюции видов с эволюцией биосферы, Вернадский стремился найти интегральные характеристики эволюции биосферы, ее специфические закономерности. Эволюция химического состава организмов и их метаболических процессов рассматривалась им прежде всего в плане ее влияния на химическое строение, биогеохимические функции и общую энергетику биосферы. «Благодаря эволюции видов, непрерывно идущей и никогда не прекращающейся, резко меняется отражение живого вещества на окружающей среде. Благодаря этому процесс эволюции — изменения — переносится в природные биокосные и биогенные тела, играющие основную роль в биосфере,

в почвы, в наземные и подземные воды... в угли, битумы, известняки, органогенные руды и т. п.» (1977, с. 18).

Жизнь, возникнув в доактуалистическом периоде, быстро (в геологическом масштабе времени) «растеклась» по поверхности планеты. С самого начала эволюция живого шла в соответствии с первым биогеохимическим принципом, согласно которому «биогенная миграция химических элементов в биосфере стремится к максимальному своему проявлению» (Вернадский, 1928, с. 238). Поэтому на каждом этапе развития органического мира общая масса и область распространения жизни должны были достигать возможного предела.

В ходе эволюции первичной биосферы постепенно все геологические и геохимические процессы превратились в биогеологические и биогеохимические. Ведущая роль живого в эволюции биосферы особенно ярко проявилась в формировании и стабилизации газового состава атмосферы, в преобразовании химической и минералогической структуры литосферы, детерминации химической активности природных вод и общего термодинамического баланса биосферы (Вернадский, 1926а, 1927б). Литифицированными продуктами жизнедеятельности организмов являются не только громадные запасы горючих ископаемых, но и все осадочные породы и даже, возможно, гранитная оболочка Земли. Это положение только недавно стало общепринятым и было подтверждено фактическими данными (Сидоренко и др., 1971, 1978).

Избирательно извлекая и выделяя обратно химические элементы и их изотопы, жизнь создает и сохраняет в охваченной ею области общепланетарный биотический круговорот. Тем самым эволюция органического мира обусловливает развитие сложной общепланетарной оболочки, включающей организмы, биокосное и косное вещество. «Живое вещество есть самая мощная геологическая сила, *растущая с ходом времени*» (1965, с. 127; курсив наш, — *Э. К.*). Таким образом, Вернадский впервые показал, что не только кислород, но и другие газы атмосферы являются продуктами эволюции жизни, а вся земная кора по существу представляет собой преобразованные остатки былых биосфер-палеобиосфер.

Некоторое время эти идеи Вернадского с трудом воспринимались представителями географических и геологических наук. Сейчас же они составляют основу представлений об историческом развитии поверхностных оболочек нашей планеты (Сидоренко, 1976; Соколов, 1976, 1981; Лапо, 1979). Как подчеркивал А. В. Сидоренко (1976), с самого начала образования биосферы (3.5—4 млрд. лет тому назад) органическое вещество стало одним из главных действующих сил всех поверхностных и приповерхностных процессов, вызвавших глубокую и мощную дифференциацию и трансформацию первичного земного вещества наружной оболочки нашей планеты. Идеи о громадном преобразующем влиянии живого вещества на геологические, в том числе и геохимические, процессы постепенно занимают все больше места и в трудах зарубежных ученых. В 1940 г. Тейяр де Шарден и П. Леруа основали первый институт по проблемам геобиологии и журнал «Geobiology». В настоящее время эти идеи разрабатываются в Геобиологической лаборатории в Австралии, в Биогеологической лаборатории США и в лабораториях других стран. Поставленная Вернадским проблема эволюции химического состава Земли, ее оболочек, минералов и горных пород интенсивно исследовалась в трудах В. Руби (Rubey, 1951; Руби, 1957), Дж. Пуля (Poole, 1951), Г. Голланд (Holland, 1972), Р. Мейсона (1971), Р. Гаррелса и Ф. Маккензи (1974).

Вернадский поставил вопрос о возможности адаптивных преобразований на биосферном уровне. Важнейшей адаптацией биосферы он счи-

тал возникновение озонового экрана в результате фотосинтезирующей деятельности растительного покрова, защитившего жизнь от губительного воздействия ультрафиолетового излучения (1942). Способность растений улавливать солнечную энергию и переводить ее в формы, пригодные для обеспечения самых разнообразных биосферных процессов, он вслед за К. А. Тимирязевым считал другой важнейшей адаптацией биосферы. Однако вопрос о возникновении адаптаций на уровне биосферы до сих пор остается совершенно неразработанным, что в значительной степени затрудняет понимание сущности преобразований биосферы.

Геохимические функции и энергия отдельных видов, по мнению Вернадского, есть составная часть и основа химического строения и энергетики биосферы (1926а, 1928). Он считал необходимым изучать эволюцию видов не только с точки зрения преобразований их морфологических и физиологических признаков, но и изменения биомассы, химического состава и геохимической энергии живого вещества. Под его руководством были начаты широкие исследования химического состава организмов, принадлежащих к различным таксономическим группам (1921, 1922 и др.). Для измерения геохимического влияния организмов на среду Вернадский предложил ряд формул, в которых геохимическая энергия видов выступает как функция скорости их размножения (1925). Он разработал оригинальную методику для определения биомассы, химического состава и геохимической энергии видов (1926б, 1926в), не потерявшую значения и по сей день. По этой методике в 20—30-е годы исследованиями М. П. Белой, Г. Бергмана, Б. К. Бруновского, А. П. Виноградова, Х. Г. Виноградовой, Т. И. Горшковой, В. М. Дирша, В. В. Ковальского, К. Г. Кунашевой, Д. П. Малюги, А. Н. Лебедянцева, Л. С. Селиванова, М. Р. Сканави-Григорьевой, К. Ф. Терентьевой, Б. А. Холодовского и многих других было получено большое количество точных данных и сделан ряд эмпирических обобщений, характеризующих участие отдельных видов в осуществлении биогеохимических функций биосферы. Было показано, что вид, по выражению Виноградова (1931), является морфологической системой, помноженной на геохимическую определенность. Столь же видоспецифичными оказались и разнообразные формы географической, сезонной, суточной и возрастной внутривидовой изменчивости химического состава (Ковальский, 1941). Вывод геохимиков о постоянстве элементного химического состава видов существенно дополнял сформулированные в эволюционной биохимии растений представления о видовой специфичности основных биохимических признаков (И. П. Бородин, С. Л. Иванов, А. В. Благовещенский). Таксономические различия в химическом составе организмов обусловлены главным образом различным содержанием микроэлементов, концентрация которых изменяется в пределах нескольких порядков. Отсюда следует, что эволюция биогеохимических функций биосферы связана прежде всего с изменением концентрации в организмах этих элементов. Как неоднократно отмечал Виноградов, изучение химического состава различных таксономических групп позволяет связать «явления жизни с историей химических элементов в биосфере» (1931, с. 254).

Таким образом, Вернадский наметил путь для изучения связи эволюции видов с геохимическими и энергетическими преобразованиями биосферы. Измерения биомассы биосферы и элементов, вовлекаемых организмами в круговороты вещества, позволяли изучать геохимическую и энергетическую роль живого в функционировании и развитии биосферы. Отсутствие прямых палеонтологических данных о влиянии преобразований отдельных видов на структуру биосферы побудило Вернадского анализировать это влияние «путем изучения общего эффекта жизни

в истории химических элементов Земли — *биогенной миграции химических элементов и тех правильностей,* которые с этой миграцией связаны» (1928, с. 234).

Как видно из вышеизложенного, в геохимической эволюции живого Вернадский отмечал несколько основных тенденций. Это, во-первых, расширение области миграции элементов в результате усиления «всюдности» жизни и захвата ранее недоступных зон обитания (выход организмов на сушу, проникновение жизни в глубины гидросферы и литосферы и т. д.). Во-вторых, увеличение преобразующего влияния жизни на среду, на косные компоненты биосферы. В-третьих, общее ускорение темпов миграции элементов. В-четвертых, появление качественно новых форм их биогенной миграции, не связанных непосредственно с внутриорганизменным обменом (строительная и орудийная деятельность животных, антропогенное воздействие). В-пятых, резкое усиление отдельных биогеохимических функций биосферы (кальциевой, серной и т. д.). И, наконец, в-шестых, общее усложнение структуры биогеохимических круговоров, связанное с появление новых потоков миграции элементов.

Эти преобразования способствовали тому, что эволюция органического мира все больше подчинялась второму биогеохимическому принципу: «Эволюция видов в ходе геологического времени, приводящая к созданию форм жизни, устойчивых в биосфере, идет в направлении, увеличивающем биогенную миграцию атомов биосферы» (1965, с. 283).

С возникновением общества все большее значение получает третий биогеохимический принцип. Миграция атомов осуществляется в соответствии с потребностями человечества.

Опираясь на высказывания Р. Майера, Л. Больцмана, К. А. Тимирязева и Н. А. Умова о направленности эволюции в сторону уменьшения энтропии, Вернадский независимо от В. Л. Комарова, А. Лотки предложил рассматривать находящуюся в биосфере энергию как результат органической эволюции (1926а). Эволюция биосферы, отмечал он, ведет к прогрессивному накоплению запаса превращаемой энергии в поверхностной оболочке Земли, прежде всего в литосфере, и тем самым к уменьшению «производства» непревращаемых форм энергии в земных условиях. Жизнедеятельность организмов обусловливает рост негэнтропии в биосфере. По мере развития растительного компонента биосферы и усложнения системы ее трофических связей происходило обогащение живого, биокосного и косного веществ биосферы аккумулированной солнечной энергией. Вернадский впервые показал, что ее аккумуляторами являются не только горючие ископаемые, как было общепринято после работ Р. Майера, но и все «вадозные» минералы, причем в них содержится большая часть накопленной в земной коре энергии. И хотя вначале эта мысль вызвала немало возражений со стороны геологов и геохимиков, впоследствии благодаря работам А. Е. Ферсмана о геоэнергетике минералов, Б. Б. Полынова о биогенном генезисе глиняных минералов и особенно Н. В. Белова о «геохимических аккумуляторах» она получила признание.

В работах Вернадского намечена попытка дополнить современную периодизацию жизни, которая строится на изучении ископаемых остатков, другими критериями. Он выделяет четыре этапа: появление первичных автотрофов, возникновение животных с кальциевым скелетом, формирование лесных биогеоценозов и, наконец, создание ноосферы. Для выделения этих этапов он использовал несколько критериев. Так, первый этап связан с появлением нового способа питания и важнейшего компонента биосферы, второй — с усилением одной из биогеохимических функ-

ВЛАДИМИР ИВАНОВИЧ ВЕРНАДСКИЙ
(1863—1945)

ций, третий — с возникновением биотического сообщества, наиболее эффективно осуществляющего аккумуляцию солнечной энергии, и четвертый — с резким изменением всех биогеохимических и энергетических процессов в биосфере. Начатый Вернадским поиск критериев периодизации истории органического мира, отличных от принятых в геохронологии, был впоследствии продолжен в ряде работ (Ковальский, 1963а; Камшилов, 1974б; Завадский, Колчинский, 1977, и др.).

В своих последних работах Вернадский не раз обращался к особенностям эволюции биосферы в условиях перехода ее в ноосферу, когда человеческая деятельность становится решающим фактором преобразования природы (1944, 1965, 1977). Он считал, что важно перейти к сознательному управлению органической эволюцией, необходимость которого неуклонно вызревала в ходе геологического времени. Ноосфера есть закономерный этап развития биосферы.

Огромная роль учения Вернадского об эволюции биосферы и ноосферы стала особо ясно проявляться в середине XX в., в эпоху научно-технической революции. Влияние человечества на процессы органической эволюции стало глобальным и таким интенсивным, что требование Вернадского о переходе к управлению эволюции человеком, к ноогенезу, признается всеми (Камшилов, 1974б).

Основополагающее значение трудов Вернадского для современных представлений о функционировании и эволюции биосферы общеприз-

нанно. «Концепция биосферы, которую мы принимаем сейчас, в основе опирается на идеи Вернадского», — подчеркивает ведущий зарубежный биогеохимик и эколог Дж. Хатчинсон (1972, с. 9). Важнейшие идеи Вернадского использовались в Международной научно-исследовательской программе «Человек и биосфера», проводимой под эгидой ЮНЕСКО, и учитываются практически во всех новейших теориях, посвященных эволюции на надвидовом уровне.

РОЛЬ ГЕОХИМИЧЕСКИХ ФАКТОРОВ В ЭВОЛЮЦИИ БИОСФЕРЫ

В эволюционной теории укоренилось представление, что вопрос о роли химической среды является частью общей проблемы абиотических факторов эволюции, так как адаптация к химической среде по механизму возникновения не отличается от адаптации к температуре, освещенности, влажности и т. д. Подобное представление справедливо при изучении эволюции на организменном и популяционно-видовом уровнях организации живого. Однако при переходе к исследованию эволюции биосферы требуется его существенная корректировка. Функциональную основу биосферы составляет прежде всего биогенная миграция элементов, а химический состав живого вещества является ее важнейшей характеристикой. Единство процессов жизни и ее геохимической среды определяет развитие, строение и функции биосферы (Ковальский, 1979). Необходимо выяснить причины установившегося химического состава живого вещества и его своеобразия в различных регионах биосферы. Такая задача была поставлена Вернадским (1922, 1926а), отметившим закономерный характер распределения элементов в живом веществе биосферы и его зависимость от геохимического строения поверхностных оболочек Земли. Впоследствии эти вопросы затрагивались в работах ряда биогеохимиков, но наибольший вклад в их разработку внесли Виноградов и Ковальский.

В 30-е годы Виноградов дал оригинальное объяснение закономерностям в распространении элементов в живом веществе, исходя из предположения, что количественный химический состав организмов есть периодическая функция атомного номера (1935а). Содержание тех или иных элементов обратно пропорционально их атомным весам. Наблюдается и периодичность в убывании числа атомов. Существует определенная связь между биологическими и геохимическими функциями элементов. Атомы железа и марганца выступают в качестве переносчиков кислорода и в биохимических, и в геохимических процессах, а физиологический антагонизм ряда элементов, находящихся в максимумах четного и нечетного рядов (Ca/K, Fe/Mn, Pb/Sr, Cs/Ba) соответствует их геохимическому антагонизму. Таким образом, Виноградов впервые доказал, что распространенность химических элементов в биосфере зависит не только от их атомного веса, что отмечалось и раньше, но и от других физико-химических свойств. Позднее эта идея была подтверждена и существенно развита в сводке В. Шоу (Shaw, 1960), который составил таблицу встречаемости элементов с учетом их атомного веса, электронной структуры, электроотрицательности, атомного радиуса и т. д.

Химическая дифференциация живого вещества, по Виноградову, связана прежде всего с приспособлением жизни к различным геохимическим средам (1944). Переход морских форм в пресноводные бассейны, а тем более их выход на сушу он считал наиболее крупными событиями в эволюции химического состава организмов. Поэтому сильные различия в химическом составе в пределах отдельных царств наблюдаются между таксонами, обитающими в морских и наземных сообществах. Этот вывод

хорошо согласуется с последними сводками по сравнительному содержанию элементов в организмах (Bowen, 1966).

Собранный Виноградовым материал свидетельствовал о том, что химические особенности отдельных регионов биосферы накладывают глубокий отпечаток на химический состав их обитателей, вызывая далеко идущую конвергенцию по этому признаку в филогенетически различных таксонах. Он считал необходимым исследовать механизм, вызывающий сходный эффект у сильно различающихся групп, но проживающих в одинаковой химической среде. В то же время Виноградов был далек от механоламаркистских представлений. Он подчеркивал, что влияние геохимических факторов на эволюцию организмов было всегда опосредовано совокупностью регуляторных механизмов, контролирующих и направляющих химические взаимодействия организмов и среды. Эти механизмы были выработаны в филогенезе под воздействием естественного отбора и обеспечивают стабильность химического состава организмов. Виноградов впервые показал, что возрастание стабильности химического состава организмов является одной из закономерностей прогрессивной эволюции, особенно ярко проявившейся в филогенезе животных с их кровеносной системой и нейрогуморальной регуляцией. Вероятно, эта стабилизация является следствием общей тенденции прогрессивной эволюции к выработке защитных механизмов индивидуального развития и усовершенствования аппарата его регуляции (Машковцев, 1936; Шмальгаузен, 1938).

Установленные закономерности подтверждаются результатами исследований различий в эволюционных закономерностях рыб и млекопитающих (Шварц и др., 1965). У млекопитающих наблюдается высокая устойчивость биохимического и тканевого уровней организации, а у рыб и при микроэволюции возникают биохимические изменения тканей. Даже внутривидовые группы рыб различаются целым комплексом биохимических особенностей. Интересная попытка оценить роль геохимических факторов в эволюции была сделана Полыновым (1948), предложившим встречающиеся в организме элементы разделить по их биологической значимости на две группы: органогены и примеси. В свою очередь органогены включают как элементы, без которых невозможно существование любых организмов (абсолютные органогены — H, C, O, N, Mg, K, P, S), так и характерные только для некоторых таксонов (специфические органогены — Cu, Na, Ca, Fe, Cl, F, Mn, Sr, B, Zn, Be, I). Последние, по мнению Полынова, не играли существенной роли на начальных этапах эволюции и встречались лишь в виде примесей у организмов, живущих в специфических в химическом отношении регионах формирующейся биосферы. Приспосабливаясь к постоянному присутствию этих элементов в метаболических процессах, организмы постепенно превратили их в необходимые для нормального протекания биохимических процессов. Как видно, Полынов сузил число абсолютных органогенов, но предложенный им подход к оценке роли элементов в эволюции живого совпадает с принципами последующих классификаций элементов по выполняемым ими биогеохимическим, биохимическим и физиологическим функциям (см., например: Фудзио Эгами, 1980).

Труды Виноградова, по словам Камшилова, «представляют большой интерес для эволюциониста... указывая новый аспект в изучении эволюции, значительно углубляют наши знания закономерностей этого процесса» (1947, с. 310). Тем не менее результаты исследований Виноградова, Полынова и других биогеохимиков очень редко упоминаются в работах по эволюционной теории. Подобное положение не случайно. Дело в том, что в рассмотренных работах главное внимание уделялось

среднему химическому составу или всего живого вещества, или крупных таксонов. Иначе говоря, речь шла о макроэволюции. Возможно, поэтому в современный синтез эволюционных знаний, нацеленный на выяснение основ микроэволюции, выводы Виноградова не были включены.

Важный шаг к преодолению разрыва между изучением геохимических факторов макроэволюции и адаптивных преобразований популяций был сделан самим Виноградовым в работе о биогеохимических провинциях (1938). Он выделял те районы биосферы, в которых концентрации каких-либо элементов предопределяют специфику видового состава. В этих провинциях наблюдается сильная фенотипическая изменчивость организмов, возникают различного рода эндемические реакции, носящие чаще всего характер морфозов, дисфункций, эндемичных заболеваний. Специфичность флоры и фауны выражается, однако, не только в возрастании вредных модификаций, но и в формировании эндемичных, наследственно закрепленных форм. В условиях сильного давления отбора формируются адаптации к специфической геохимической среде. Виноградов полагал, что «через существующие и вновь возникающие биогеохимические провинции распространяются разнообразные флоры и связанные с ними фауны. Биогеохимическая провинция является этапом на их пути, поэтому рассмотрение и изучение влияния этих провинций на эволюцию организмов вследствие влияния их на отбор представляет глубоко интересную задачу» (1938, с. 286). Впоследствии он не раз возвращался к вопросу о роли биогеохимических провинций в эволюции, но вынужден был признать, что современный уровень знаний позволяет только в самых общих чертах решить вопрос о влиянии геохимических факторов на видообразование и возникновение эволюционных новшеств (1963).

Сформулированные Виноградовым представления получили дальнейшее развитие в многочисленных исследованиях В. В. Ковальского, Д. П. Малюги, Ю. И. Раецкой, И. А. Самарина, А. М. Симорина, В. С. Чебаевской. Были изучены различные биогеохимические провинции нашей страны, биогеохимические особенности их трофических цепей и биогенных циклов элементов, биохимическое, физиологическое и морфологическое разнообразие населяющих их организмов. Проведенные исследования сыграли важную роль в разработке биогеохимической концепции биосферы. Было выяснено, что «химический состав элементов биосферы — почв, природных вод, организмов — обнаруживает географическую неоднородность, носит мозаичный характер» (Ковальский, 1963б, с. 830). По мнению Сукачева (1964), подобная «мозаичность биосферы есть следствие того, что химизм природных явлений, связанных с нею, отражает ее сложение из различных биогеоценозов» (с. 30). Их различие является результатом эволюции, происходящей на биоценотическом уровне. Биогеохимические изменения биосферы в пространстве в какой-то степени отражают ее изменения во времени, а ее отдельные провинции являются этапами этих изменений.

Изучение особенностей эволюционного процесса в отдельных провинциях позволяет синтезировать основные положения эволюционной теории и биогеохимии. Популяция является не только элементарной единицей эволюционного процесса, но и элементарной биогеохимической и энергетической единицей биосферы. Поэтому преобразование химического состава популяции и ее геохимической энергии представляет собой элементарный эволюционный акт в эволюции биосферы. В биогеохимической провинции специфическое направление отбора в сторону приспособления к химической среде захватывает не отдельные популяции, а все население региона. Это неизбежно сказывается на всей биогеохи-

ческой и энергетической структуре сообщества, на его трофических, конкурентных и кооперативных взаимодействиях.

В связи с этим особую роль приобретает проблема геохимических факторов микроэволюции, которая с середины 50-х годов стала интенсивно рассматриваться эволюционной геохимической экологией, созданной трудами Ковальского, его сотрудников и учеников (Г. А. Андриановой, С. В. Летуновой, Н. С. Петруниной, М. Д. Скарлыгиной-Уфимцевой и др.). Основные положения геохимической экологии были сформулированы Ковальским (1957, 1963б, 1974 и др.), который исходил из того, что воздействие геохимических факторов сказывается на функционировании и эволюции всех форм организации живого, проявляется как в изменении активности ферментов, так и в преобразовании форм миграции элементов в экосистемах. Внутрипопуляционные и внутриорганизменные процессы можно рассматривать как составные элементы целостной системы жизни, организованной и существующей на биосферном уровне в форме биотического круговорота вещества.

По инициативе Ковальского были проведены многочисленные исследования причинных зависимостей между геохимическими факторами среды и биологическими реакциями организмов и популяций. Их объектами стали представители всех крупных таксонов от бактерий и актиномицетов до цветковых растений и высших позвоночных. Своеобразие морфологических, физиологических и биохимических адаптаций организмов изучалось в различных биогеохимических провинциях и зонах СССР. Наблюдения природных популяций дополнялись экспериментами по моделированию селективных процессов выработки адаптаций к необычным для данной группы организмов геохимическим условиям. Особое значение имеют работы Ковальского и Летуновой (Ковальский, Летунова, 1959, 1963, 1974; Летунова, 1960, 1979; Летунова и др., 1968), которые начиная с конца 50-х годов изучили адаптации более тысячи штаммов различных микроорганизмов к разным концентрациям кобальта, бора, бария, селена, молибдена, меди, урана. Было показано, что скорость роста биомассы, а следовательно, и объем вовлекаемых ею в биотический круговорот элементов и сила воздействия организмов на среду прямо зависят от степени их приспособленности к геохимическим факторам. Было выявлено также, что штаммы из районов с высоким содержанием тех или иных элементов сохраняют свою нормальную жизнеспособность и скорость роста в более широком диапазоне колебаний их концентраций, чем штаммы из районов с пониженными концентрациями.

В ряде исследований было установлено, что различия в приспособляемости штаммов являются наследственными. Об этом говорят и результаты экспериментов по генетической трансформации признаков устойчивости к высоким концентрациям селена и бора от штаммов, которые обитали в условиях высоких концентраций, к штаммам, которые никогда раньше не встречались с ними (Ковальский, Летунова, 1974). О генетической основе адаптаций свидетельствует также внутрипопуляционная изменчивость у бактерий, актиномицетов и грибов по их пороговой чувствительности к концентрациям бора, селена, меди, цинка (там же). Подобная гетерогенность популяций будет способствовать селективным процессам в случае резких изменений геохимических условий. Экспериментальные исследования в этом направлении будут весьма полезны.

В силу высокой скорости размножения и громадной численности популяций микроорганизмы являются прекрасной моделью для изучения роли геохимических факторов в адаптивной эволюции. Исследования в этом направлении позволяют изучать взаимосвязь процессов микроэволюции с биогеохимической эволюцией биосферы.

Следует отметить также результаты работ Е. А. Беловой, Т. Ф. Боровик-Романовой, Д. П. Малюги, Н. С. Петрушиной, М. Д. Скарлыгиной-Уфимцевой, М. Я. Школьника, Я. В. Пейве, в которых изучались причины адаптации растений к повышенным концентрациям элементов. Наряду с резкими отклонениями от нормального развития (хлорозы, некрозы, карликовость, недоразвитие генеративных органов и т. п.) в популяции растений, оказавшейся в необычных геохимических условиях, часть особей сохраняет нормальную жизнеспособность. Усиленный отбор таких форм, по мнению Ковальского, резко ускоряет темп видообразования. Как доказательство этого он рассматривал приуроченность центров интенсивного видообразования к горным районам (согласно Вавилову, 1926), где геохимическая среда наиболее разнообразна.

Ковальский и Петрунина (1965) предложили выделить среди адаптивных форм растений три группы: неконцентрирующие элементы, непривычные концентраторы и привычные концентраторы. Для изменения биогеохимических процессов в биосфере особое значение имеет возникновение привычных концентраторов, которые содержат химические элементы в количестве значительно большем, чем их среднее процентное содержание в области обитания. Классическими примерами мощных концентраторов хлора является ряска (Вернадский, Виноградов, 1931), молибдена — все представители семейства бобовых (Ковальский, Петрунина, 1965), лития — семейства лютиковых, магнолиевых, пасленовых (Боровик-Романова, Белова, 1974), алюминия — плауны (Виноградов, 1931) и т. д. В то же время изучение некоторых популяций растений, произрастающих на почвах с повышенным содержанием никеля, меди, кобальта, показало, что даже среди мощных концентраторов существует значительная физиологическая изменчивость по этому признаку. Однако в настоящее время еще мало данных о том, как эта адаптация сказывается на биогеохимических процессах в биосфере. Экспериментально этот вопрос изучен слабо. Столь же мало прямых данных о связи адаптивных преобразований позвоночных, вызванных геохимическими факторами (Ковальский, Риш, Шварц), с эволюцией биосферы. Изучение этого вопроса — задача ближайшего будущего. Его теоретической основой должны стать положения геохимической экологии, сформулированные в трудах отечественных биогеохимиков и экологов-эволюционистов, которые доказали, что степень адаптации организмов к геохимической среде непосредственно сказывается на миграции элементов, на биологической продуктивности и общей биомассе популяции, на количестве концентрируемых в ней элементов. Этот раздел можно завершить словами Ковальского: «Без установления причинной зависимости между развитием живых организмов и формированием живого вещества, с одной стороны, и геохимическими условиями — с другой, не может быть понята эволюция биосферы» (1972, с. 515). Изучение геохимических факторов микроэволюции по существу является изучением и геохимических факторов эволюции биосферы.

ЭВОЛЮЦИЯ БИОГЕОХИМИЧЕСКИХ ФУНКЦИЙ БИОСФЕРЫ

Геохимическая концепция биосферы позволила по-новому взглянуть на известные еще с середины прошлого века факты о таксономических различиях в химическом составе организмов. Появилась проблема корреляции между элементным химическим составом организмов и осуществляемыми ими биогеохимическими функциями, а следовательно, и вопрос о взаимосвязи их эволюционных преобразований.

Один из основателей биогеохимии Самойлов в статьях 1908—1925 гг. (см.: Самойлов, 1929) выступил инициатором систематических исследований минерального состава скелетов и тканей ископаемых и современных организмов с целью реконструкции биогеохимических особенностей прошлых биосфер. В 1917 г. Самойлов предложил создать специальную науку — палеофизиологию (палеобиохимию), в задачу которой должны входить исследования биогеохимической деятельности организмов в прошедшие геологические эпохи. В его классической статье «Биолиты», опубликованной в 1921 г., следующим образом сформулированы главные задачи палеобиохимии: во-первых, поиск ископаемых организмов со специфическим химическим составом и специфическими биогеохимическими функциями, не встречающимися в современной биосфере; во-вторых, выяснение количественного соотношения в прошлых биосферах групп организмов с различным химическим составом и изучение изменения этих соотношений в ходе эволюции. Он считал, что при отсутствии фоссилизированных остатков изучение химического состава биолитов и закономерностей их образования является надежным способом для реконструкции биогеохимических функций организмов прошлого. Отличия же в химическом составе аналогичных биолитов, образовавшихся в различные эпохи, служат надежными показателями «количественных соотношений между организмами со скелетами различного химического состава» (1929, с. 65). Самойловым была сделана попытка оценить геохимическую роль организмов в концентрации соединений бария, стронция, марганца, железа. Высказанные им предположения о биогенном происхождении целестина, барита, фосфоритов, кремнистых пород, железо-марганцевых конкреций вскоре были частично подтверждены в ряде зарубежных и отечественных исследований. Он полагал, что приуроченность какого-либо минерала к определенному периоду указывает на связь его генезиса с доминирующей тогда группой организмов. Так, ссылаясь на данные Р. Ланге, И. Вальтера, Г. Шнейдерхорна по пермским отложениям меди, он объяснял происхождения этих отложений доминирующим положением в морских сообществах перми организмов, у которых функцию переноса кислорода в крови выполнял не гемоглобин, а гемоцианин. Он предположил, что кремневая функция биосферы является наиболее древней.

Новый этап в изучении эволюции биогеохимических функций биосферы связан с развертыванием широких исследований геохимических констант видов, в том числе их химического состава и биогеохимических функций. Как отмечалось выше, эти исследования проводились по инициативе Вернадского с середины 20-х до середины 40-х годов. Крупным событием стала публикация фундаментальной книги Виноградова «Химический элементарный состав организмов моря» (1935б—1944, ч. 1—3), в которой в плане установления закономерностей в эволюции биогеохимических функций биосферы был обобщен материал о химическом составе не только современных организмов, но и ископаемых форм и биогенных пород. В начале 50-х годов эта книга была опубликована в США и по сей день она является наиболее полной сводкой по данной проблеме.

Опираясь на историко-сравнительные и актуалистические приемы исследования, Виноградов сформулировал выводы о главных направлениях в эволюции химического состава органического мира, имеющих непосредственное отношение к эволюции биогеохимических функций биосферы (1944). Среди них — уменьшение числа биогеохимических функций у высших организмов по сравнению с низшими, нарастающая специализация организмов по их функциям, параллелизмы в эволюции функций в генетически несвязанных филумах, усиление роли одних биогеохими-

ческих функций биосферы и уменьшение роли других, перенос отдельных функций с одной группы организмов на другие, приобретение организмами новой функции. Остановимся кратко на этих закономерностях.

Прежде всего поражает удивительное разнообразие геохимических функций прокариотов и эукариотов (одноклеточных), доминирующих в докембрии. Как правило, в роли концентраторов различных элементов выступают бактерии и цианофиты. У одноклеточных минеральные скелеты могут содержать арагонит, кальцит с примесями $MgCO_3$, целестин, сульфат бария, опал, гидроокиси и карбонаты Mn, Fe, Al, кремнезем. Значительная часть таких скелетов не встречается среди многоклеточных, а часть других — лишь у наиболее примитивных их представителей.[1] Это исключительное разнообразие сочетается с высокой модификационной изменчивостью химического состава низших организмов. Можно предположить, что специфический фактор эволюции простейших — способность к длительным модификациям (см. гл. 17) оказывается и фактором стабилизации биосферы.

Виноградов отмечал, что в ходе прогрессивной эволюции происходила интенсификация концентрационных функций. Весьма характерны красные водоросли, у которых впервые появляется способность концентрировать практически все рассеянные элементы в десятки, сотни и даже тысячи раз больше, чем их содержится в среднем в водной среде. Важным этапом в эволюции концентрационных функций стал переход от неспециализированного накопления элементов у примитивных организмов к накоплению их в виде сложных комплексных соединений в специализированных тканях, где они играют важную физиологическую роль (например, иод в щитовидной железе или железо, медь в дыхательных пигментах). Виноградов показал, что совершенствование способа концентрации того или иного элемента протекало зачастую параллельно в различных филумах. Это явление он назвал «параллельными рядами накопления» (1944, с. 199). Как правило, существует прямая зависимость интенсивности той или иной концентрационной функции от общей эволюционной продвинутости группы. В роли мощных концентраторов в каждом филуме обычно выступают более прогрессивные формы. По-видимому, это связано с тем, что эволюция биогеохимических функций в пределах отдельных филумов идет в соответствии со вторым биогеохимическим принципом.

Виноградов показал, что некоторые биогеохимические функции биосферы получают свое наибольшее развитие лишь на отдельных этапах ее эволюции, а затем резко снижают свою интенсивность. Плауны, доминирующие в карбоне и перми, активно осуществляли концентрацию алюминия, в значительной степени сейчас подавленную. К числу угасающих функций по накоплению элементов он относил и кремневую, которая встречается лишь среди наиболее древних представителей животных (простейшие, губки, кишечнополостные) и растений (диатомовые водоросли, хвощи).

Вслед за Вернадским Виноградов считал, что в ходе эволюции биосферы возможен перенос тех или иных геохимических функций с одной группы организмов на другую (1931). Он показал, что такие действующие

---

[1] Последний вывод не соответствует новейшим данным. Как следует из составленной крупнейшим американским биогеохимиком Х. Ловенштамом (Lowenstam, 1974) таблицы распределения минеральной составляющей живого вещества океана, сложноорганизованные животные (хордовые и моллюски) образуют наибольшее количество минеральных скелетов, в то время как бактерии и некоторые водоросли синтезируют только по одному минералу. Фактически лишь простейшие — эта вершина эволюции на клеточном уровне — могут сравниться с высокоорганизованными животными по количеству секретируемых минералов.

с раннего кембрия концентрационные функции, как апатитовая, магнезиально-кальциевая, железная и т. д., в разные периоды осуществлялись различными таксонами.

Виноградов ставил задачу установить связь повышенного содержания элемента в организме с выполняемой им физиологической функцией. Ее решение доказало бы, что вовлечение данного химического элемента в обмен веществ организма означает приобретение им новой геохимической функции (1945). Тем самым открывалась возможность для изучения взаимодействий биохимической и физиологической эволюции организмов с биогеохимической эволюцией биосферы.

В 1935 г. по инициативе Вернадского были начаты исследования эволюции окислительно-восстановительных и концентрационных функций биосферы под влиянием эволюции автотрофов. Они продолжались и в последующие годы, а их многолетние итоги были опубликованы в работах Е. А. Бойченко, Л. Н. Захаровой, М. А. Пушевой, Г. Н. Саенко, Т. М. Удельновой и др. Авторы систематизировали и теоретически обобщили данные физиологии, биохимии, а также исторической геохимии об участии отдельных групп микроорганизмов и растений в эволюции этих функций.

В ряде работ (Бойченко, 1967, 1968; Бойченко и др., 1968, 1972, 1977) были намечены основные этапы эволюции окислительно-восстановительных функций биосферы, связанные с переходом от брожения у анаэробных организмов при низких значениях окислительно-восстановительного потенциала в биосфере к более эффективному окислению в дыхании, в условиях все возрастающего значения потенциала (табл. 2).

ТАБЛИЦА 2

Эволюция восстановительных функций
(по: Бойченко, Удельнова, Юферова, 1969)

Восстановления организмами E_0', *в* при pH 7	Усвоение CO_2 клетками, % от сух. веса в 1 ч	Участие соединений металлов	Время появления в биосфере
При окислениях органических веществ абиогенного происхождения E_0' +0.05	Гетеротрофное усвоение первичными организмами, $n \cdot 10^{-3}$	K, Mg	Архей
При окислениях неорганических веществ в окружающей среде E_0' до +0.30	Хемосинтезы у автотрофных бактерий и синезеленых водорослей, $n \cdot 10^{-2}$	Fe	Архей, протерозой
При окислениях веществ на свету с образованием перекисей E_0' до +0.55	Фоторедукция у разных представителей водорослей, $n \cdot 10^{-1}$	Fe Cu, Ti Mn, Ni	Протерозой Палеозой
При окислении воды на свету с выделением кислорода E_0' до +0.82	Фотосинтез у разных типов зеленых растений, $n \cdot 10^{0}$–10^{1}	Fe, Mn	Протерозой, палеозой, мезозой

Соавторы пришли к выводу, что «наблюдающееся в эволюции биосферы возрастание интенсивности биохимических функций находится в тесной связи с изменением содержания и форм нахождения в организмах поливалентных металлов, которые шире и чаще используются в обмене, и они наложили яркий отпечаток на эволюцию всех биогеохимических функций» (Удельнова и др., 1979, с. 187). Нарастающее разнообразие обмена веществ у растений и усиление их биогеохимических функций

проявилось как в увеличении содержания разных металлов в ферментах, так и в уменьшении доли железа по сравнению с другими металлами.

В совместных работах Бойченко, Саенко и Удельновой (1968, 1972, 1977) было также доказано, что вовлечение все большего числа металлов в качестве катализаторов в окислительно-востановительные реакции означало и эволюцию ряда концентрационных функций биосферы. Она выражалась в увеличении числа концентрируемых металлов, в изменении количественных соотношений между ними, в переходе от «прямого поглощения» металлов к созданию соединений металлов с ферментами, в которых их концентрация в сотни и тысячи раз превышает среднее содержание в клетке. Само возникновение разнообразных концентрационных функций, по мнению авторов, связано со становлением автотрофного способа питания.

Собранный материал свидетельствовал, что основные этапы эволюции концентрационных функций биосферы связаны со сменой доминирующих групп автотрофов (Бойченко и др., 1968; Удельнова и др., 1979). Сопоставление данных об элементном составе различных групп растений с результатами исследований палеобиогеохимиков, геохимиков и геологов (Г. Бовен, Дж. Шопф, Дж. Ламсден, Страхов, Ронов и др.) показало, что наибольший расцвет автотрофов с повышенным содержанием того или иного элемента синхронен с образованием их мощных месторождений и увеличением содержания в осадочных породах. Так, наиболее крупные месторождения никеля, железа и кобальта относятся к периоду доминирования в биосфере синезеленых водорослей, которые содержат эти элементы в больших количествах (Быховер, 1963). В осадочных породах верхнего протерозоя и нижнего палеозоя зафиксировано высокое содержание ванадия, что, возможно, связано с доминирующим положением в биосфере зеленых и бурых водорослей (Перельман, 1961; Сауков, 1961).

Хотя исследования в этих направлениях только начинаются, уже ясно, что крупные изменения в биогеохимических функциях биосферы в значительной степени связаны с преобразованием состава металлов и их соединений в ферментативных системах фотосинтеза. Об этом свидетельствуют данные о химическом составе всех автотрофных организмов и данные о содержании металлов в фоссилизированных остатках древних организмов и биогенных пород. Показано, что в ходе прогрессивной эволюции биосферы возрастает участие организмов в миграции элементов и увеличивается число биогеохимических функций. Дальнейшее изучение взаимообусловленной эволюции биохимических и физиологических процессов организмов с осуществляемыми ими биогеохимическими функциями представляется нам чрезвычайно перспективным для познания закономерностей эволюции биосферы.

ВЛИЯНИЕ ЭВОЛЮЦИИ ОРГАНИЧЕСКОГО МИРА НА ГЕОХИМИЧЕСКОЕ СТРОЕНИЕ БИОСФЕРЫ

Начиная с 40-х годов в СССР публикуется все больше работ, в которых эволюция биосферы трактуется прежде всего как возникновение под влиянием органической эволюции необратимых изменений в химическом составе ее компонентов и процессах миграции атомов. При этом обычно имеют в виду преобразование газового состава атмосферы, химических свойств гидросферы и осадочных пород литосферы, эволюцию минералообразования, процессов формирования месторождений полезных ископаемых, почвообразования и т. д. Тематика этих исследований выходит за

рамки данной монографии, поэтому мы кратко остановимся лишь на их главных результатах и выводах.

Центральным событием в истории биосферы считается переход от первичной восстановительной атмосферы к кислородной, который коренным образом изменил геохимическую обстановку в биосфере, преобразовав ее геологические, физико-географические, биогеохимические и эволюционно-биологические процессы. Прямые доказательства этого перехода были получены в ряде работ по геологии и геохимии докембрия (см.: Виноградов, 1947). В сочетании с исследованиями физиологических и биохимических аспектов эволюции фотосинтеза (Д. И. Сапожников, А. А. Красновский, Б. А. Рубин, В. П. Скулачев, Г. Гаффрон, А. А. Ничипорович и др.) эти работы стали основой для реконструкции эволюции атмосферы в докембрии (Poole, 1951; Руби, 1957; Виноградов, 1959а; Юри, 1959; Berkner, Marshall, 1964). Особо надо отметить работы Виноградова.

В 1941 г. Виноградов совместно с Р. В. Тейс впервые экспериментально доказал, что основная масса выделяемого растениями кислорода образуется не путем восстановления углерода из углекислого газа, как это было общепринято, а в результате дегидрогенизации воды. Несколько позже он показал, что ни один из абиогенных способов образования свободного кислорода по своим масштабам не может сравниться с фотосинтезирующей деятельностью растений и обеспечить накопление свободного кислорода в атмосфере (1947). Оценивая биогенное образование кислорода как важнейший биогеохимический процесс, Виноградов отмечал, что создание азотно-кислородной атмосферы и озонового экрана коренным образом изменило радиационный пояс Земли и в значительной степени предопределило всю дальнейшую эволюцию живого (1973). Возрастающая концентрация кислорода резко расширила пространственные границы биосферы и обеспечила захват жизнью новых экологических зон. Превращение же дыхания в главный способ окисления органических соединений повысило эффективность энергетических процессов в организмах, общую активность их жизнедеятельности, а тем самым и общую интенсивность биогеохимических и энергетических процессов в биосфере.

В последние десятилетия широкое признание получила гипотеза Л. Беркнера и Л. Маршалла (Berkner, Marshall, 1964), согласно которой эволюция кислородной атмосферы распадается на ряд этапов. Каждый из них связан с резким увеличением количества свободного кислорода в атмосфере, что ведет к освоению организмами новых регионов биосферы и к бурной адаптивной радиации. Высказывалась мысль о биогенной регуляции климата путем воздействия растительности на газовый состав атмосферы. Эта мысль получила развитие в работах советских географов и ботаников (Г. В. Бариков, М. И. Будыко, О. П. Добродеев, А. А. Ничипорович и др.), в которых эволюция растительного мира, атмосферы и климата рассматривалась как единый саморегулирующийся процесс. Ведущая роль отводилась изменениям в интенсивности фотосинтезирующей деятельности растений. Ими объяснялись резкие преобразования климата в середине палеозоя, а также периодические общепланетарные смены эпох оледенения и потепления. Эти работы чрезвычайно важны для решения традиционной проблемы о роли климатических и других физико-географических факторов в эволюции живого, так как доказывают биогенное происхождение многих факторов, ранее считавшихся сугубо абиотическими.

Благодаря высокой химической активности кислорода увеличение его парциального давления в атмосфере отразилось на других поверхностных оболочках Земли, в том числе на гидросфере. В основе современных взглядов на эволюцию гидросферы лежат идеи Вернадского о магматическом происхождении морских вод и ведущей роли живого в определении их хи-

мических свойств. Эти идеи были подтверждены в работах Виноградова, Дж. Калпа, В. Руби, М. Г. Валяшко, А. С. Монина и др. Широкую известность получила теория Виноградова (1967) о возникновении и эволюции океана, согласно которой ведущим фактором этих процессов была дегазация вещества мантии. О влиянии жизни на эволюцию океана свидетельствует тот факт, что его основные химические свойства и солевой состав сформировались одновременно с возникновением основных типов органического мира (3 млрд.—600 млн. лет тому назад). Ранняя эволюция живого привела к смене первичной восстановительно-глеевой обстановки на окислительную, к постепенному уменьшению кислотности морских вод и к соответствующему возрастанию их щелочности. Согласно теории Виноградова, первичный океан постепенно терял значительные количества азота, углерода, иода. Менялись миграционные формы таких элементов, как сера, азот, железо. Повысилась подвижность кальция, магния. Происходило осаждение труднорастворимых солей и осуществлялся постепенный переход химического состава океанических вод к современному сульфатному типу. Таким образом, жизнь была важнейшим фактором эволюции гидросферы. В дальнейшем она играла значительную роль в поддержании сложившегося химического состава гидросферы.

Важным направлением в изучении закономерностей эволюции биосферы стали исследования, посвященные преобразованию процессов литогенеза, а также общих путей и способов миграции элементов в литосфере. Мысль об эволюции биогенного осадкообразования была впервые высказана в 1893 г. И. Вальтером, который считал, что «между морфологической формой и ее литогенетической деятельностью, между формой и образом жизни организмов существуют постоянные связи, что каждое изменение видового признака влечет за собой эволюцию литогенетических процессов» (Walther, 1893—1894, S. 1004). Эта мысль далеко не сразу получила должное развитие за рубежом. Между тем уже в 30—40-х годах она стала теоретической основой большинства отечественных исследований по эволюции литогенеза. Это объясняется укоренившейся в нашей стране еще с конца прошлого века биохимической концепцией аутигенного осадкообразования (Н. И. Андрусов, М. А. Егунов, Г. А. Надсон, Н. А. Соколов), а также революционизирующим влиянием биогеохимических работ Вернадского и Самойлова. Одна из задач палеобиохимии, по мнению Самойлова, заключалась в познании закономерностей эволюции литогенеза и минералообразования в связи с эволюцией живого.

Доказательства ведущей роли организмов и продуктов их жизнедеятельности в эволюции геологических и геохимических процессов приводились в работах Л. С. Берга, Н. Б. Вассоевича, А. П. Виноградова, А. Г. Вологдина, Ю. А. Жемчужникова, М. Д. Залесского, С. И. Кузнецова, Б. Л. Личкова, Д. В. Наливкина, Б. В. Перфильева, А. Б. Ронова, А. А. Саукова, Н. М. Страхова, В. О. Таусона, А. И. Тугаринова, М. С. Швецова и других исследователей, опубликованных в 40—70-х годах (см. подробнее: Лапо, 1979). Было продемонстрировано влияние живого на изменение темпов литогенеза, минералогического и химического состава осадочных пород, закономерностей их географического распространения и т. д.

Важным событием в разработке проблемы воздействия эволюции органического мира на геологические процессы стала V сессия Всесоюзного палеонтологического общества, состоявшаяся в 1959 г. Ее материалы опубликованы в книге «Значение биосферы в геологических процессах. Вопросы взаимосвязи палеонтологии и тектоники» (1962). На этой сессии, наряду с палеонтологами, зоологами, ботаниками, участвовали также и геологи — ведущие специалисты по полезным ископаемым осадочного про-

исхождения. В многочисленных докладах была рассмотрена роль живого вещества в формировании земной коры в целом, в образовании карбонатных пород, каустобиолитов, железных и марганцевых руд и т. д. Как подчеркивалось в программном докладе сессии, сделанном Б. П. Марковским, необходимо «рассматривать развитие жизни на Земле, как одну из сторон развития Земли» (1962, с. 10). Проблемы эволюции биосферы были центральными и на XXV сессии Всесоюзного палеонтологического общества (Палеонтология и эволюция биосферы, 1979).

Опираясь на исследования советских ученых и обобщая данные мировой литературы, Страхов впервые попытался создать общую теорию литогенеза и эволюции литогенетических процессов. В наиболее полной форме она была изложена им в начале 60-х годов (1960, 1962, 1963). Автор показал, что все наиболее достоверные следы эволюции осадкообразования связаны с эволюцией биоса и его влиянием на литогенез. Начиная с середины протерозоя хемогенный литогенез постепенно сменился биогенным. Факторами этой замены были все усиливающаяся фотосинтезирующая деятельность растений, рост общей биомассы в связи с освоением жизнью пелигиалических зон моря, выходом ее на сушу и включением все большего числа химических соединений и элементов в процессы метаболизма. Он разработал оригинальную схему эволюции внешних геосфер и осадочного породообразования в истории Земли. Вначале влияние биоса было косвенным. В результате повышения окислительно-восстановительного потенциала и приближения pH к нейтральным значениям снизилась подвижность элементов с переменной валентностью, которые стали перемещаться лишь в составе комплексных оранических соединений, а их осаждение стало происходить преимущественно в форме окисей в прибрежных районах. Появляются новые типы минералов (глаукониты, фосфориты, органогенные известняки и биогенные кремнистые породы). К концу протерозоя резко сокращается хемогенное образование доломитов и карбонатов кальция. Если в архее осадкообразование было одностадийным, то позднее в результате дифференциации биосферы на регионы с различным окислительно-восстановительными и кислотными условиями диагенез становится важной стадией осадочного породообразования. В отличие от одностадийного закисно-доломито-джеспилитового литогенеза в архее, в протерозое осадкообразование приняло форму двустадийного окисно-закисного доломито-джеспилитового. На следующем этапе оно превратилось в двухстадийное углисто-карбонатно-галогенное. Отныне жизнь стала оказывать прямое влияние на процессы литогенеза.

Работа Страхова — наиболее всесторонняя и хорошо обоснованная попытка создать общую концепцию эволюции литогенеза и геохимических процессов в осадочной оболочке Земли под влиянием исторических преобразований живого. Дальнейшее развитие эта концепция получила в работах Саукова (1963), Ронова (1964, 1972, 1980); Ронова и др. (1970, 1972), Лапо (1977). Для разработки проблем эволюции осадочных процессов большое значение имеют работы Яншина и его сотрудников (Яншин, 1977; Яншин и др., 1977; Боголепов, Жарков, 1981).

Начиная со второй половины XX в. в нашей стране развертываются систематические исследования органического вещества в ископаемых осадках. Здесь особенно важно отметить работы советских ученых о влиянии эволюции микроорганизмов и растительности на характер и типы накопления горючих ископаемых. Впервые поставленная В. О. Таусоном (1936, 1941) задача установить связь между «качественным и количественным составом флоры...» и «...образованием данного каустобиолита» (1936, с. 273) успешно решалась в трудах А. И. Гинзбурга, И. И. Горского, А. Н. Гусевой, Ю. А. Жемчужникова, А. А. Карцева, Е. С. Коржевской,

Д. В. Наливкина, П. И. Степанова, С. Г. Неручева и др. Как было недавно показано Н. В. Лопатиным (1979), современные данные о «филогенетическом развертывании» горючих ископаемых явно свидетельствуют о тесной зависимости эволюции типов угленакопления и образования нефтей фанерозоя от исторических преобразований растительного мира. Лопатин предлагает выделить ряд этапов в эволюции биосферы, каждый из которых связан с крупными ароморфными преобразованиями в органическом мире и возникающими под их влиянием изменениями в образовании углеводородистых горючих ископаемых.

Большое влияние на проведение исследований органического вещества в ископаемом состоянии оказала книга В. А. Успенского «Баланс углерода в биосфере в связи с вопросами о распределении углерода в земной коре» (1956). Было окончательно доказано, что «... органическое вещество присуще за редким исключением всем современным и ископаемым осадкам» (Вассоевич, 1973, с. 15). Оно играет исключительно важную роль во всех процессах литогенеза, начиная с гипергенеза, седиментогенеза, диагенеза и кончая катагенезом. Его влияние сказывается в образовании многих сингенетических и эпигенетических рудных месторождений. В концентрированном виде органическое вещество образует угли, горючие сланцы, а гидрофобные и газообразные продукты его фоссилизации лежат в основе образования нефти и углеводородных газов. Сопоставление данных о периодичности накопления высокоуглеродистых формаций в докембрийском осадконакоплении с основными этапами развития живого в докембрии, выделенных Б. С. Соколовым (1976), показало, что «... все крупные эпохи повышенного накопления в осадках органического вещества не просто отвечают... возрастанию биомассы в эти эпохи, но... являются следствием принципиальных „биологических обновлений" живых организмов» (А. В. Сидоренко и др., 1978, с. 925). Среди важнейших событий органической эволюции, обусловивших крупные эпохи осадкообразования, регионального метаморфизма и магматической активности называют возникновение фотосинтеза у прокариот (3.7—3.5 млрд. лет тому назад), появление эукариот (1.9—1.6 млрд. лет тому назад), массовое развитие колониальных форм (1.6—1.3 млрд. лет), возникновение митоза, мейоза, метафитов и метазоев (1.0—0.9 млрд. лет), экспансия многоклеточных (0.6—0.5 млрд. лет) (А. Б. Сидоренко и др., 1978; Св. А. Сидоренко, Теняков, 1978).

Открытие П. Эйбелсоном (Abelson, 1954) аминокислот в остатках ископаемых организмов и некоторых органогенных породах стимулировало новые направления в изучении влияния химического состава организмов и их остатков на эволюцию литосферы. Изучалась геохимическая роль отдельных компонентов органического вещества (аминокислот, углеводов, лигнина, липидов). В нашей стране это направление представлено работами С. М. Манской и ее сотрудников Т. В. Дроздовой, В. Н. Генераловой, Л. А. Кодиной.

Даже краткий обзор основных результатов исследований, непосредственно относящихся к проблеме биогеохимических закономерностей эволюции, позволяет сделать вывод, что идея Вернадского о переходе эволюции органического мира (эволюции видов) в эволюцию биосферы в целом была подтверждена. Следы этого перехода запечатлены в газовом составе атмосферы, в химических свойствах и солевом составе гидросферы, в химическом и минералогическом составе литосферы, в структуре и текстуре образующих ее пород. Не случайно мысль о необходимости создания новой науки — биогеологии, изучающей воздействие жизнедеятельности организмов и их эволюции на развитие геологических процессов и на формирование в земной коре месторождений полезных ископаемых, завоевывает

все большее число сторонников (Walther, 1936; Teihard de Chardin, 1943; А. В. Сидоренко, Св. А. Сидоренко, 1971; А. В. Сидоренко и др., 1978; Соколов, 1981). По точному выражению Соколова (1976), стало очевидным единство стратисферы земли как результат развития былых биосфер.

В то же время необходимо учитывать, что в трактовке геохимической эволюции поверхностных оболочек Земли до сегодняшнего дня переплетаются «...факты различной степени достоверности и различные предположения и гипотезы» (Ронов и др., 1972, с. 88). Имеющихся данных далеко не достаточно для того, чтобы разработать единую, учитывающую достижения различных наук концепцию эволюции геохимического строения биосферы и ее движущих сил. Предстоят еще длительные исследования не только для поиска дополнительных доказательств этой эволюции, а также и методов изучения взаимосвязи эволюционных процессов на популяционно-видовом и биосферном уровнях организации живого. Только после открытия таких методов может быть успешно решена задача синтеза имеющихся данных о геохимической эволюции биосферы с эволюционной теорией.

РОЛЬ БИОТИЧЕСКИХ АГЕНТОВ В ЭВОЛЮЦИИ ПОЧВ

Среди биокосных компонентов биосферы особое место занимает почва, которая, по определению Ковды (1973а), выполняет функцию общепланетарного аккумулятора и распределителя космической энергии в биосфере и является универсальным экраном, удерживающим в биосфере биофильные элементы. Ее особая роль в биосфере была впервые показана создателем генетического почвоведения В. В. Докучаевым. В работе о происхождении русского чернозема он доказал также ведущую роль степной и лесной растительности в образовании чернозема и серых почв (1883).

Докучаевское учение оказало огромное влияние на развитие почвоведения во всех странах. Но поставленную проблему эволюции почв исследовали преимущественно отечественные ученые — Д. Г. Виленский, В. Р. Вильямс, В. Р. Волобуев, Г. Н. Высоцкий, К. К. Гедройц, К. Д. Глинка, Д. А. Драницын, В. А. Ковда, С. И. Коржинский, П. С. Коссович, С. П. Кравков, И. М. Крашенинников, С. С. Неуструев, И. К. Пачоский, Б. Б. Полынов, Л. И. Прасолов, Н. П. Ремезов, А. А. Роде, А. Н. Розанов, Н. М. Симбирцев, И. И. Синягин, Г. И. Танфильев и др.

Особый интерес для нас представляет подчеркнуто биологический подход к эволюции почв, предложенный одновременно в работах Пачоского и Вильямса. Наиболее развернутое обоснование он получил в учении Вильямса о малом биотическом круговороте как форме развития почв. Это учение в законченной форме было опубликовано в 1926 г. Вильямс попытался синтезировать накопленный к тому времени материал и теоретические соображения о биотических агентах почвообразовательного процесса и их роли в эволюции. Основой выводов стали собственные исследования почв лесной зоны.

Сущность почвообразовательного процесса, по Вильямсу, заключалась в циклическом процессе создания и разложения органических соединений. Особое значение он придавал созданию и накоплению их в почвах, что изменяло режимы минерального и водного питания растений и вызывало в итоге смену растительных формаций. Вильямс рассматривал эволюцию почв как составную часть единого почвообразовательного процесса, как «проявление одного общего динамического процесса воздействия элемен-

тов биосферы на однородные элементы литосферы» (1949, с. 184). В ходе этого процесса происходят взаимосвязанные и взаимообусловленные эволюционные преобразования не только органического мира, но и рельефа, водных бассейнов, климата и т. д. Процесс эволюции почв отличался строгой закономерностью. Он шел от тундровых почв через подзолистые, болотные ко все более зрелым черноземам, а затем к сухостепным и, наконец, к пустынным солончакам. Однако подобная схема могла быть применена лишь к почвообразовательному процессу, развертывавшемуся на освободившихся от ледников территориях. Она по существу охватывала лишь заключительные стадии почвообразовательного процесса в последние 1—2 млн. лет существования биосферы. Основная же часть истории почв, насчитывающая 300—400 млн. лет, оставалась вне ее рамок. Кроме того, в ней не учитывалось влияние различных геологических факторов на эволюцию почв, а между тем тектогенез, орогенез, вулканизм, эрозия, денудация, трансгрессия, регрессия и т. д. нередко вмешивались в этот процесс, уничтожая на громадных территориях почвы. При абсолютизации биологических факторов эволюции почв по существу оставались в стороне такие важные факторы, как глобальные изменения климата, рельефа, уровня грунтовых вод и т. д.

В ходе развернувшихся дискуссий вокруг работ Вильямса, в которых немалую роль играли его спорные рекомендации мер по повышению плодородия почв, неоднозначную оценку получила и эта гипотеза. Одни авторы не только ее всецело поддержали, но и старались далее развить и дополнить (Титов, 1934; Герасимов, 1951). Другие же, принимая исходные положения Вильямса, критиковали его за упрощение реальных биогеоценотических взаимодействий, за стремление построить общую схему эволюции почв, базируясь лишь на немногих относительно хорошо известных ему примерах смен почв, за игнорирование роли абиотических факторов и т. д. (Роде, 1947; Шилова, 1957, 1959; Сукачев, 1964; Глазовская, 1972, и др.).

Были предложены и другие, иногда принципиально отличные схемы эволюции почв (Коссович, 1911; Ремезов, 1932, и др.). Так, Коссович исходным пунктом почвообразования считал пустынные, а не тундровые почвы, рассматривая последние вместе с болотными почвами как заключительные стадии эволюции. Отсутствие данных об ископаемых почвах и их связи с живущими в те эпохи организмами стало причиной серьезных расхождений при выделении главных этапов и тенденций в эволюции почв. Эти расхождения резко проявились во время дискуссий на Всесоюзной почвенной конференции в 1933 г. Мы не будем останавливаться на основных точках зрения, высказанных в ходе этой и последующих дискуссий. Сошлемся на мнение Роде, который в результате исторического анализа данной проблемы пришел к выводу, что «наши представления об эволюции почв в большинстве случаев имеют лишь весьма общий характер. Отдельные стадии этой эволюции, движущие факторы ее в большинстве случаев представляются еще в той или иной мере гипотетическими и требующими проверки с приложением более надежных, преимущественно экспериментальных методов» (1947, с. 50). Аналогичные оценки можно встретить в работах Глазовской, Ковды, Полынова. Вместе с тем важно подчеркнуть, что в концепции Вильямса впервые было развито представление об эволюции органического мира как главной движущей силе эволюции почв. Как отмечалось в работах ведущих отечественных почвоведов и геохимиков (Полынов, 1956; Ковда, 1973б; Перельман, 1973), основная идея биологической концепции Вильямса вместе с биогеохимическими идеями Вернадского составляют основу современных знаний об эволюции почв. Они все больше привлекают внимание зарубежных почвоведов, примером

чего могут служить работы французского почвоведа Г. Эрхарта о геохимической роли леса.

Для разработки проблемы эволюции почв большое значение имело внедрение геохимических идей Вернадского в практику почвоведения. Здесь особую роль сыграли разработанный Полыновым метод сопряженного анализа почв, грунтовых вод, зоны гипергенеза и растительности (1934) и осуществленные им на основе этого метода классические исследования начальных этапов почвообразовательного процесса под влиянием литофильной растительности (1945). Было показано, что литофилы, захватывая химические элементы непропорционально их содержанию в породе, обусловливают изменение форм их миграции и накопления в коре выветривания, а также образование вторичных минералов. Работа Полынова позволяет представить некоторые характерные черты развития биосферы при завоевании растительностью суши. Наряду с исследованиями зольного состава лесной (С. В. Зонн, Н. П. Ремезов), степной и галофитной (Н. И. Базилевич, В. А. Ковда) зон работы Полынова подтвердили, что биогеохимическое почвообразовательное действие растительности осуществляется прежде всего через малый биотический круговорот. При этом особая роль в эволюции почв принадлежит процессам разложения, а не создания органических веществ, так как при разложении освобождается громадное количество энергии в тепловой или химически работоспособной форме.

В настоящее время биогеохимические аспекты эволюции почв разрабатываются в трудах М. А. Глазовской, В. А. Ковды, К. И. Лукашева и многих других. Тесная взаимосвязь жизнедеятельности организмов и почвообразовательных процессов была доказана в работах по почвенной микробиологии (Н. А. Красильников, Е. Н. Мишустин, Д. М. Новогрудский, Б. В. Перфильев, Н. Г. Холодный) и почвенной зоологии (К. А. Арпольди, М. С. Гиляров и др.). Были установлены корреляции типа почв с находящимися в них зооценозами и микробоценозами и последовательность распада остатков организмов под воздействием почвенных грибов, простейших, червей, насекомых, их личинок и продуктов их жизнедеятельности. Воздействие корневых систем растений, микроорганизмов и их ферментов на процессы разрушения и синтеза биогенных почвенных соединений обсуждалось также в работах М. М. Кононова, Я. В. Пейве, И. В. Тюрина и др.

В заключение остановимся кратко на представлениях об эволюции почв, изложенных в фундаментальном труде Ковды «Учение о почвах» (1973б). Историческое развитие почв автор связывает с преобразованиями биотического круговорота вещества, возникающими в результате эволюции автотрофов и их экспансии на поверхности Земли. Автор опирается как на палеоботанические данные об эволюции растительного покрова, так и на факты почвенной геохимии о почвообразовательной роли отдельных групп бактерий, грибов и растений. Ковда выделяет пять этапов в эволюции почв: скальный почвообразовательный процесс или первичное биогеохимическое выветривание, первичный почвообразовательный процесс, лесное и болотное тропическое почвообразование, возникновение луговых, черноземных почв, формирование современных почв.

Начало первичного почвообразовательного периода Ковда связывает с выходом на сушу цианофитов и некоторых групп водорослей. В этот период стал осуществляться синтез вторичных минералов, а также формировались болотные почвы. Лишь с широким расселением растительности кустарникового и древовидного типа (псилофиты, хвощи, папоротники) возникает подлинно почвообразовательный процесс, хотя и носящий довольно примитивный характер. Позднее с появлением ар-

хеоптерисовой флоры стали формироваться кислые каолинитовые, аллитные, бокситовые, гидроморфные, обогащенные железом почвы. Развитый лесогумусовый перегнойный горизонт окончательно сложился в эпоху доминирования антрокофитовой флоры. Лесная растительность давала обильный материал для формирования мощной подстилки, значительного количества перегноя, а микробо- и микоценозы обеспечивали их разложение. В условиях доминирования голосеменных преимущественно формировались кислые подзолистые почвы, желтоземы, красноземы, бокситы, а также латериты, торфы. Наконец, с появлением покрытосеменных, и прежде всего трав, существенно ослаб подзолообразующий процесс. Возникает дерновой процесс, ведущий к образованию гумусированных луговых и черноземных почв. Складываются все основные типы современного почвообразования: бокситовый, ферралитный, красноземный, желтоземный, подзолообразование, буроземный, лесостепной (сероземный), черноземный, пустынно-солончаковый и лугово-дерновой. Под антропогенным влиянием резко ускорился процесс смены подзолообразования дерновым процессом.

Предлагаемая Ковдой схема, по признанию автора, является гипотезой. Современный уровень наших знаний позволяет только констатировать, что «почва отражает определенную стадию в эволюции поверхности нашей планеты, она представляет собой результат приспособления процессов образования коры выветривания к потребностям биосферы» (Успенский, 1956, с. 46). И хотя мы еще весьма схематично представляем себе основные этапы становления и эволюции этого важнейшего биокосного компонента в биосфере, необходимо подчеркнуть, что отечественная школа генетического почвоведения, сложившаяся в результате синтеза идей В. В. Докучаева и В. И. Вернадского, стала инициатором в развертывании исследований о биологических агентах почвообразовательного процесса и основных этапах его эволюции.

ЭВОЛЮЦИЯ БИОТИЧЕСКОГО КРУГОВОРОТА

Поиск интегральных характеристик эволюции биосферы является одним из важнейших, но наименее разработанных подходов к изучению ее биогеохимических закономерностей. К числу параметров, характеризующих биосферу как целое, по-видимому, следует отнести ее общую биомассу и продуктивность, энергетику и информационную емкость и, наконец, общепланетарный биотический круговорот. Как уже отмечалось, задача изучения этих параметров была поставлена еще в трудах Вернадского, но из-за ее громадной сложности и отсутствия надежных данных об истории биосферы она еще далека от решения. Здесь по сути дела нет сложившихся направлений исследований, а существуют лишь попытки постановки отдельных проблем.

Остановимся прежде всего на вопросе об изменении общей биомассы биосферы в ходе ее эволюции. Позиция самого Вернадского была довольно противоречива. С одной стороны, он считал, что общее количество живого вещества в биосфере оставалось примерно одним и тем же в течение всего геологического времени. С другой стороны, его многочисленные высказывания о непрерывной экспансии жизни, об образовании более сложных и продуктивных биологических сообществ, об усложнении циклов миграции элементов и т. д. говорят о том, что он допускал возможность увеличения биомассы в ходе эволюции биосферы. Вывод Вернадского о постоянстве биомассы, как правило, не находил поддержки у биологов и палеонтологов, которые констатировали нарастающее разнообразие органического мира и резкое увеличение области его существования (см., например, Криштофович, 1957; Давиташвили, 1971).

Решение этой проблемы зависит прежде всего от развития методов количественной оценки биомассы прошлых биосфер. Такой метод, по-видимому, впервые был предложен Успенским (1956). Исходя из постоянства коэффициента фоссилизации органического углерода (0.8%) и данных о его минерализованных остатках в осадочных породах, Успенский попытался определить суммарную биомассу биосферы за все время ее существования, принятое условно за 600 млн. лет. Даже при столь заниженном возрасте биосферы оказалось, что годовая продукция органического углерода в современной биосфере превышает среднюю годовую продукцию в 29.5 раз. Полученный результат, по мнению автора, дает однозначный ответ о возрастании общей биомассы и хорошо согласуется с данными о среднем содержании углерода в осадочных породах палеозоя, мезозоя и кайнозоя, которые показывают «постепенное возрастание органического углерода в суммарной биомассе фоссилизирующего углерода» (1956, с. 85). Оценивая возрастание углеродистых соединений в породах по мере продвижения их вверх по стратиграфическому разрезу, Ронов (1964) пришел к выводу, что это объясняется прежде всего неуклонным увеличением биомассы, биологической активности растений, усилением перехода их остатков в ископаемое состояние, а также потерями летучих соединений древними отложениями.

Этот вывод был поддержан многими учеными (Страхов, 1971; Монин, 1977), которые пытались как-то количественно оценить процесс. Так, Страхов считал, что выход растений на сушу и захват жизнью все более глубоководных районов привели к возрастанию массы живого вещества в 3—3.5 раза. Подобные расчеты базировались на представлениях, что общие биомассы морских и наземных экосистем примерно равны. Сейчас же установлено, что живое вещество суши превышает живое вещество океана в 700—1000 раз (Суетова, 1976) и, следовательно, выход растений на сушу означал более значительное увеличение биомассы, чем это допускали Успенский, Ронов, Страхов.

В последние годы были опубликованы работы Швеца (1973), Вассоевича (Вассоевич и др., 1976), Св. А. и А. В. Сидоренко (1975), в которых приводились новейшие данные о содержании ископаемого органического вещества в метаморфизованных породах различных геологических фаций. Однако они не могут служить основой для выводов о количественных показателях изменений биомассы, так как скорость и характер фоссилизации органического вещества также изменялись в ходе геологического времени. Вероятно, их надо дополнить результатами сравнительных исследований биомассы различных современных экосистем, каждая из которых может быть рассмотрена как модельная экосистема какого-либо этапа в эволюции биосферы. Особенно перспективными оказываются сравнительные исследования биомассы и биотической продуктивности океана и суши, так как долгое время область жизни была ограничена гидросферой.

В 1951 г. Е. Рабинович, базируясь на данных Г. Райли о продуктивности планктона, оценил среднюю годовую фиксацию органического углерода в Мировом океане в $155 \cdot 10^9$ т, но уже вскоре стало ясно, что эти показатели сильно завышены. Сопоставив данные различных авторов, Г. Г. Винберг (1960) пришел к выводу, что наиболее вероятной величиной будет $35—70 \cdot 10^9$ т в год. Уточнение этих расчетов позволило О. И. Кобленц-Мишке с соавторами (1968) дать цифру, равную $25—30 \cdot 10^9$ т В. Г. Богоров (1969) называет цифру $55 \cdot 10^9$ т. Если сравнить продукцию океана с первичной продукцией континентов за год, которая, по оценке Н. И. Базилевич, Л. Е. Родина, Н. Н. Розова (1970), равна $172.5 \cdot 10^9$ т, то увеличение продуктивности биосферы, а следовательно, и количества вовлекаемого ею за год в биологический круговорот элементов, не вы-

зывает сомнения. Валовая продукция живого вещества континентов по крайней мере в три раза выше валовой продукции океана.

Еще более убедительно сравнение биомассы в различающихся по геологическому возрасту экосистемах. В океане, экологическая структура которого сложилась в раннем палеозое (Зенкевич, 1948), биомасса равняется $3.47 \cdot 10^9$ т (сухого веса) (Богоров, 1969). В более же молодых наземных биогеоценозах суммарная биомасса составляет $1.8 \cdot 10^{12}$ т (Рябчиков, 1971), $2.42 \cdot 10^{12}$ т (Базилевич и др., 1970), $2.68 \cdot 10^{12}$ т (Суетова, 1976) или даже $3.1 \cdot 10^{12}$—$1 \cdot 10^{13}$ т (Ковда, 1973а). Иными словами, даже при столь значительных различиях в оценке биомассы континентов у разных авторов ясно, что «общая биомасса Мирового океана в общем балансе Планеты по весу играет ничтожную роль» (Базилевич, 1979, с. 56). Это является веским доказательством значительного возрастания биомассы в ходе эволюции биосферы.

Увеличение биомассы и накопление ископаемого органического вещества изменяют энергетику биосферы. По самым грубым подсчетам только в месторождениях горючих ископаемых сконцентрировано более 10^{13} т органического вещества (Перельман, 1973), а в рассеянном состоянии в палеобиосферах его находится около $3.5 \cdot 10^{15}$ (Швец, 1973; Вассоевич и др., 1976). Эти цифры позволяют представить, какое колоссальное количество энергии накопилось в земной коре за время существования биосферы. Кроме того, значительная часть энергии, аккумулированной ранее живым веществом, ныне представлена в форме поверхностной энергии дисперсных частиц в зоне выветривания, а также расходуется во многих геологических процессах.

Энергетическая трактовка органической эволюции не раз предлагалась еще во второй половине XIX в. в работах Р. Майера, У. Томпсона, С. А. Подолинского, Л. Больцмана. Так, Больцман в 1886 г. отмечал, что борьба за существование — это прежде всего борьба за энергию. Особая термодинамическая роль органического мира подчеркивалась Тимирязевым и Н. А. Умовым. Последний считал целесообразным ввести дополнительный закон термодинамики, который бы отражал тот факт, что отбор направлен на преодоление энтропии.

Одним из первых, попытавшихся применить эти представления к эволюции биосферы, был Комаров (1921), который считал, что «смысл» эволюции заключается в выработке форм, замедляющих энтропию солнечной энергии. По его мнению, все многообразие органических форм есть не что иное, как своеобразный способ усложнения циклов трансформации энергии на Земле и повышения энергетической эффективности живого, проявляющейся в образовании «стойких систем энергии» (с. 45). «При этом задерживается, обесценивается и удлиняется весь цикл превращений, испытываемых данным количеством солнечной энергии в момент ее появления на Земле в виде солнечного луча до исчезновения с Земли» (там же). Благодаря эволюции живого стала возможной консервация солнечной энергии на сотни миллионов лет. Аналогичные идеи высказывали В. Анри, Вернадский и Ферсман, но они не получили должного развития.

Только в последние десятилетия в связи с возрастанием интереса к эволюции биосферы они привлекают внимание все большего числа ученых различных специальностей. Так, Г. Ф. Хильми подчеркивает: «С энергетической точки зрения появление и развитие биосферы на Земле... следует рассматривать как возникновение грандиозного процесса постоянного накопления запаса превратимой энергии в поверхностной оболочке Земли и тем самым направленного процесса уменьшения „производства" непревратимых форм энергии в земной природе» (1966, с. 271). Это обеспечивается, по мнению Хильми, прежде всего выработкой у растительного

покрова адаптации к максимальному захвату солнечной энергии. На континентах это достигается путем увеличения фотосинтезирующей поверхности (образование листовой мозаики, формирование непрерывного растительного покрова, его ярусной структуры, а также дифференциация растений по сезонам вегетации). В числе основных путей замедления энтропии в биосфере Е. М. Лавренко называл морфологическое усложнение органических форм в сторону увеличения ассимилирующей поверхности, формирование разнообразных жизненных форм, захват новых зон жизни, возникновение гетеротрофных организмов, способных максимально использовать аккумулированную автотрофами энергию (1972). Качественное многообразие органического мира, по мнению Лавренко, играет особо важную

ТАБЛИЦА 3

Значение K (степени прогрессивности ландшафта) для основных типов ландшафтов (по: Перельман, 1973)

Тип ландшафта $K = \frac{\lg П}{\lg Б}$		Тип ландшафта $K = \frac{\lg П}{\lg Б}$	
I. *Эволюционный ряд ландшафтов голосеменные—покрытосеменные*		г) солончаковые	0.66
1. Таежные ландшафты	0.54—0.55	д) эфемерово-полукустарничковые	0.94
2. Ландшафты влажных лиственных лесов		е) субтропические эфемерово-полукустарничковые (Сирия)	0.79
а) умеренного пояса —		6. Примитивные пустыни — такыры водорослевые	1.0
буковые	0.59	III. *Вымершие ландшафты (предположительно)*	
березняки	0.62	7. Лесные ландшафты с папоротникообразными среднего палеозоя	<0.55
б) субтропического пояса	0.66	8. Псилофитовые ландшафты нижнего палеозоя	$\ll 0.55$
в) тропического пояса	0.68	IV. *Культурные ландшафты*	
3. Травяные ландшафты		9. Культурные ландшафты с высокой агротехникой на почвах	>1 (П $>$ Б)
а) степи	0.83—0.91	10. Ландшафты с гидропоникой	$\gg 1$ (П $\gg$ Б)
б) травяные туган	0.95		
II. *Прочие типы современных ландшафтов*			
4. Тундра	0.59		
5. Пустыни			
а) черносаксаульники	0.76		
б) полукустарничковые	0.65		
в) лишайниково-полукустарничковые (Сирия)	0.72		

роль в устойчивости биосферы и выполнении ее «нэгэнтропийной роли».

Для познания энергетических закономерностей эволюции биосферы перспективным является сравнение энергетической эффективности биогеоценозов различного эволюционного возраста. Базируясь на уникальной сводке Л. Е. Родина и Н. И. Базилевич «Динамика органического вещества и биологический круговорот в основных типах растительности» (1965), Перельман (1973) показал, что в эволюционном ряду от голосеменных древесных формаций к покрытосеменным древесным и травянистым формациям существенно возрастает коэффициент (K), характеризующий отношение ежегодной продукции к биомассе, точнее, отношение их логарифмов (табл. 3). Если в таежных формациях, возникших в середине перми, этот коэффициент равен 0.54—0.55, то в неогеновых травянистых формациях он достигает 0.83—0.95. По мнению Перельмана, возрастание ежегодной продукции на единицу биомассы можно рассматривать как показатель возрастания «экономичности» биологических сообществ. Экстраполяция установленной закономерности на вымершие формации (влажные леса папоротниковообразных карбона и псилофитовые кустарники ордовика) дала величины соответственно 0.4 и 0.3.

Энергетическая эволюция биосферы неразрывно связана с возрастанием целесообразности живых систем, которую можно измерить повышением таких показателей, как КПД системы, «энергетическая доходность» и «степень элевации», по Францу (Franz, 1951). Она проявляется в росте общей экономичности обмена веществ и круговорота биомассы, уменьшении непроизводительных потерь при большой работоспособности структур, более высокой их надежностью при большей активности организмов, тенденции к автономизации (по Шмальгаузену), интенсификации и возрастанию точности гомеостатических процессов. Одним из наиболее общих и наглядных способов характеристики эволюции энергетической эффективности биосферы является измерение средней выживаемости особей у доминирующих таксонов, предложенное К. М. Завадским (1958) и Дж. Тудеем (Thoday, 1958). Если у низших организмов, представителей древнейшей биосферы, средняя выживаемость особи очень мала и приближается к величинам порядка $1/10^9$—$1/10^{10}$ из числа родившихся, то у высших животных она достигает 10—30%. Таким образом, популяции высших животных затрачивают гораздо меньше энергии на поддержание стабильной средней численности, чем это вынуждены были делать низшие организмы, уплачивающие громадную «дань» за несовершенство своей организации.

Зависимость энергетики биосферы от адаптации организмов не раз отмечал в последних работах С. С. Шварц (1973а, 1973б, 1976). Он особо выделял исследования Н. И. Калабухова (1946), который впервые показал энергетическую значимость всякой адаптации. В ходе эволюции биосферы особо эффективным оказался адаптациогенез, связанный с увеличением потребления энергии не популяцией, а особью, активно преодолевающей экстремальные воздействия среды. Это обеспечивает захват новых экологических зон, интенсификацию энергетических процессов в биосфере, повышение скорости миграции в ней элементов и т. д. Например, появление гомойотермных животных Шварц оценивал как подлинную революцию в энергетике биосферы, так как расходование ими громадного количества энергии для поддержания физиологического оптимума потребовало дополнительных запасов биомассы на низших уровнях трофических цепей. Если в древних ценозах биомасса растений в 4—5 раз превышала биомассу животных и не менее 15% низших звеньев пищевой цепи переходили в верхние, то в третичных ценозах биомасса автотрофов уже в сотню раз превышает биомассу консументов и лишь 2—3% ее идет на построение их новых органов и размножение. Таким образом, энергетическая эволюция биосферы тесно связана с общим повышением активности животных, увеличением разнообразия их двигательных реакций и расширением ареала миграции (Северцов, 1934а; Ливанов, 1955; Беклемишев, 1964).

Интересная гипотеза об эволюции энергетики поверхностных оболочек Земли была высказана геологами Н. В. Беловым (1952) и В. И. Лебедевым (1957), которые считали, что аккумулированная солнечная энергия может погружаться в глубинные слои нашей планеты и становиться источником мощных тектонических и магматических явлений. При этом авторы предполагали, что заряженные энергией минералы образуются практически во всех геологических процессах, протекающих при участии живого вещества или его продуктов. Погружаясь в зонах геосинклиналей в недра Земли, образовавшиеся минералы «разряжаются», и освободившаяся энергия способствует разогреванию земных недр и используется в процессах гранитизации, образования месторождений рудных ископаемых, а также орогенетической и интрузивной деятельности Земли. В последнее время все большее число геологов, геохи-

АЛЕКСАНДР ПАВЛОВИЧ ВИНОГРАДОВ
(1895—1975)

миков (Верзилин, Ковда, Лапо, Перельман, Сауков) высказываются в поддержку этой гипотезы, которая позволяет установить энергетическую роль органической эволюции в геологическом развитии Земли. Так, например, Н. Н. Верзилин (1977а, 1977б) считает, что возрастание интенсивности геологических процессов на протяжении истории Земли явно свидетельствует о том, что их энергетическим источником является не энергия радиоактивного распада, а эволюция органического мира. Ускорение эволюции геологических процессов происходило параллельно с «усилением интенсивности биологических круговоротов, скорости миграции элементов в биосфере, скорости накопления в минеральном веществе потенциальной химической энергии» (1977а, с. 12). По мнению Верзилина, «основной движущей силой развития земной коры является жизнедеятельность живого вещества во всем многообразии ее проявления» (там же).

Были предложены и информационные трактовки эволюции биосферы (Ковда, Тюрюканов, 1970; Камшилов, 1970; Перельман, 1973). С помощью информационного критерия выделялись такие ее тенденции, как возрастание разнообразия органических форм, увеличение числа геохимических барьеров и нарастающая дифференциация физико-географического строения биосферы.

Увеличение биомассы живого вещества, возрастание энерговооруженности биосферы и ее информационной емкости по сути являются тесно

связанными сторонами единого процесса — эволюции биотического круговорота. Как отмечает Н. П. Наумов, возникновение и эволюция биосферы является процессом «...расширения, углубления и интенсификации биотического круговорота веществ...», поэтому «...особенности биологических явлений на разных уровнях, различия отдельных особей, видов и групп организмов прежде всего следует рассматривать как приспособления, обеспечивающие этот круговорот» (1964, с. 138).

Впервые эта мысль в самой общей форме была высказана Вернадским. Она была поддержана в ряде последующих работ географов, геохимиков, почвоведов и биологов-эволюционистов (Вильямс, 1949; Герасимов, 1951; Шилова, 1959, 1960; Перельман, 1961; Сауков, 1961; Камшилов, 1972, 1974б; Ковда, 1973б). Были сделаны попытки охарактеризовать круговорот веществ на разных стадиях эволюции биосферы и очертить главные тенденции в его эволюции. Так, эволюция круговорота вещества на начальных этапах развития Земли обсуждалась А. П. Виноградовым (1959а, 1959б, 1967). Он показал, что развитие геосферической оболочки в сторону наиболее устойчивого динамического равновесия приводит к обмену веществ между отдельными геосферами и внутри них. Вначале существенную роль играли процессы выноса вещества из недр Земли. В дальнейшем зона обмена веществом между глубинными и поверхностными оболочками резко сократилась, так как области геосинклиналий сузились. Важное значение приобрел большой круговорот воды, благодаря которому происходила миграция элементов и эволюция химического состава геосфер.

Для познания эволюции биогеохимического круговорота вещества большое значение имеют исследования его особенностей в отдельных фанерозойских палеобиосферах и в различных современных геохимических ландшафтах. Эти исследования проводились в рамках геохимического ландшафтоведения, созданного трудами Б. Б. Полынова, который синтезировал геохимические идеи Вернадского и Ферсмана с учением Докучаева о зонах природы (Полынов, 1953). Разработанный им метод сопряженного геохимического анализа всех компонентов ландшафта активно использовался в трудах его многочисленных учеников и последователей (Н. И. Базилевич, М. А. Глазовская, В. В. Добровольский, В. А. Ковда, К. И. Лукашев, А. И. Перельман и др.), в которых исследовались различные геохимические ландшафты. Эти работы стали основой для постановки вопроса об этапах и тенденциях эволюции биогеохимического круговорота в фанерозое, так как сохранилось немало ландшафтов, которые в известном смысле могут рассматриваться как реликты прошлых биосфер: пустыни, горные тундры, хвойные и тропические леса и т. д. (Перельман, 1961, 1973; Лукашев, Вадковская, 1973; Ковда, 1973б). Среди главных тенденций в эволюции биогеохимического круговорота Перельман называет нарастающую его дифференциацию, связанную с появлением все новых циклов элементов и изменением их форм миграции, ускорение темпа круговорота, усовершенствование способности к максимальному и экономному использованию минерального вещества и воды, к повышению биотической продуктивности. Эти процессы сопровождались нарастающим выщелачиванием и обеднением ландшафтов необходимыми элементами минерального питания растений. Особо сильно это сказывалось в периоды спокойного тектонического развития Земли, а в эпоху орогенеза магматические процессы выносили в биосферу глубинные породы, обогащенные фосфором, калием, кальцием, натрием.

Зависимость биотического круговорота от развития растительного покрова была показана Ковдой (1973б). В целом он считает, что «размеры биологического круговорота минеральных веществ непрерывно уве-

личивались как вследствие увеличения числа и видов и массы живого вещества, так и вследствие общего возрастания зольности от хвойных к лиственным древесным породам и от последних к травянистым» (1973б, с. 125). В то же время он отмечает противоречивый характер этого процесса. С колебаниями и отклонениями происходило увеличение в тканях содержания фосфора, серы, железа, магния, кальция и особенно калия. Концентрация кремнезема, достигнув максимума в хвойных и злаках, в дальнейшем уменьшается. Снижается и содержание хлора. По мнению А. П. Хохрякова (1981), определенная тенденция в эволюции высших растений в сторону ускорения смены органов в ходе онтогенеза обусловлена прежде всего действием второго биогеохимического принципа Вернадского, согласно которому в ходе эволюции органического мира неизбежно усиливается биогенная миграция атомов в биосфере.

Необходимо подчеркнуть также, что проводимые геохимические исследования распределения в горных породах содержания различных элементов не только открывают путь к выяснению эволюции состава атмосферы, гидросферы и литосферы, но и позволяют выяснить тенденции в эволюции круговорота вещества в масштабах геологического времени. Как было показано Лапо (1979), изучение «следов былых биосфер» является важным способом познания эволюции биосферы.

В целом проблема эволюции биогеохимического круговорота разрабатывается еще в самой общей форме, так как нет необходимых палеогеографических и палеобиогеохимических данных для детального изучения этого процесса. Изучение минерального и зольного состава современных организмов и исследования особенностей биогеохимического круговорота в современных геохимических ландшафтах — главный метод его познания. Такая же картина наблюдается и в зарубежных геохимических работах.

Мысль о том, что эволюция биосферы состоит в изменении биотического круговорота и в усилении его влияния на среду, наиболее полное развитие получила в работах Камшилова «Биотический круговорот» (1970) и «Эволюция биосферы» (1974б). Он доказывает, что в процессе эволюции органического мира происходит взаимная «пригонка» видов. Минеральные вещества, используемые в процессах жизнедеятельности, в течение долгого времени сохраняются в биотическом круговороте за счет встраивания все новых и новых звеньев в пищевые цепи и усложнения циклов миграции элементов, повышения биогеохимической целостности биосферы. Усиление биотического круговорота происходит и благодаря расширению зоны распространения жизни, росту арсенала используемых элементов, минеральных веществ и источников сырья. Работы Камшилова представляют наиболее полную попытку синтеза основных положений эволюционной теории и учения о биосфере. Они получили признание и переведены во многих странах.

Уже в период формирования синтетической теории эволюции некоторые биологи предвидели, что в нее необходимо включить и «данные биохимии, исторической геологии и геохимии» (Завадский, Шапоренко, 1934, с. 159). Несколько позже Камшилов, подводя итоги развития эволюционной теории в СССР, писал, что для «разработки действенной эволюционной теории мысли и факты, приводимые в работах Вернадского, имеют исключительное значение» (1947, с. 310). При этом он особенно отмечал идеи Вернадского об эволюции биосферы в сторону усиления преобразующего влияния живого на среду, увеличения ее энерговооруженности и завоевания новых минеральных и энергетических ресурсов,

экспансии жизни на поверхности Земли, усиления взаимодействия «живого с неживым».

Несмотря на столь высокую оценку значения идей Вернадского для эволюционной теории, они долгое время оставались вне поля зрения эволюционистов. Не случайно некоторые биогеохимики считают даже, что эволюцию биосферы, которая происходит одновременно с эволюцией организмов и видов «. . . эволюционисты не признали достаточно очевидной» (Дювиньо, 1977, с. 77). В последнее время, однако, необходимость синтеза эволюционной теории с учением Вернадского не раз подчеркивали М. С. Гиляров, К. М. Завадский, М. М. Камшилов, А. А. Ляпунов, Н. В. Тимофеев-Ресовский, Дж. Хатчинсон, С. С. Шварц и многие другие крупные эволюционисты. По мнению А. В. Яблокова и А. Г. Юсуфова, учение об эволюции биосферы и составляющих ее биогеоценозов в будущей эволюционной теории должно «занимать не меньший объем, чем сегодня занимает учение о микроэволюции» (1981, с. 313). В последние годы проблема взаимосвязи эволюции отдельных видов и всей биосферы привлекает все большее внимание зарубежных исследователей (Cloud, 1976; Цветков, 1981) и разбирается в специальных книгах, например «The evolving biosphere» (1981). Как подчеркивает Г. Валерт, «органическая эволюция — это прежде всего эволюция биосферы, в которую каждый вид вносит свой специфический вклад» (Wahlert, 1978, S. 116). Попытки же рассматривать филогенез какой-либо таксономической группы без учета ее роли в осуществлении энергетических и геохимических функций биосферы, по мнению Валерта, неизбежно ведут к признанию финализма или телеологии. Только изучение преобразований таких параметров биосферы, как продуктивность, «энерговооруженность», доступность минеральных веществ и скорость их оборота в биогеохимических циклах позволяет объяснить прогрессивную эволюцию одних форм и сохранение других на более низком уровне. Уместно привести заключительные слова посмертно изданной книги Шварца: «Имеется достаточно оснований рассматривать эволюцию как процесс прогрессивной экспансии жизни на нашей планете, совершающийся на основе создания в ходе филогенеза отдельных групп новых экологических ниш. Таким путем в круговорот биосферы вовлекаются все новые и новые потенциальные среды жизни, повышается продуктивность и стабильность отдельных биогеоценозов и биогеоценотического покрова Земли в целом и создаются предпосылки для создания все новых экологических ниш. Это гарантирует бесконечность эволюции в пространстве и во времени. Но первооснова этого глобального по своей сути процесса заключается в ароморфной специализации отдельных видов и групп животных. Истоки этого процесса отчетливо просматриваются уже на внутривидовом уровне. Связь микро- и макроэволюционного процесса делается, таким образом, очевидной» (1980, с. 253).

Ближайшей задачей эволюционной теории является изучение воздействия микро- и макроэволюции на исторические преобразования биосферы, на ее биогеохимическую и энергетическую эволюцию. Создание общей теории эволюции биосферы станет возможным лишь в результате интенсивной разработки биогеохимических, экологических, энергетических и информационных концепций об эволюции биосферы. Приоритет в создании этих концепций принадлежит отечественной науке. Здесь же предприняты и первые попытки синтеза этих концепций с современной эволюционной теорией. Однако осуществление этого синтеза является задачей будущего.

ГЛАВА 34. ВЛИЯНИЕ ТЕОРИИ ЭВОЛЮЦИИ НА ОТДЕЛЬНЫЕ БИОЛОГИЧЕСКИЕ ДИСЦИПЛИНЫ

Появление дарвинизма положило начало перестройке всего здания биологии. В частных дисциплинах возникают эволюционные направления; меняется понимание предмета данной дисциплины, в его определение вводится исторический параметр; создаются методы исследования, адекватные специфике эволюции объекта данной дисциплины. Возникает комплекс новых эволюционных проблем, например: какова специфика эволюции молекулярно-биохимического, клеточного и тканевого уровней организации живого; как соотносятся эти специфические закономерности с закономерностями эволюции онтогенеза, популяции, вида, с закономерностями макроэволюции.

Эволюционные направления служили мостом между теорией эволюции и частными биологическими дисциплинами, способствуя обмену идеями и фактами между ними. В СССР эволюционные направления успешно развивались в палеонтологии (Л. Ш. Давиташвили, А. Н. Криштофович, А. В. Мартынов, Ю. А. Орлов, Б. Б. Родендорф, Л. П. Татаринов), в биогеографии (М. А. Мензбир, П. В. Серебровский, Е. В. Вульф, Е. М. Лавренко, Е. И. Лукин), в паразитологии (В. А. Догель, Е. Н. Павловский) и в других областях биологии. Развитие эволюционных направлений шло неравномерно. Особенности становления и развития каждого направления определялись сложным комплексом причин — объектом данной дисциплины, ее теоретическим багажом, наличием сравнительного направления исследований. Существенное значение имел арсенал методов, которым располагала данная дисциплина, и умение сочетать специальные методы со сравнительным и историческим. Создание метода или совокупности методов, отвечающих специфике объекта исследования и позволяющих проникать в его историческое прошлое, составляло одну из важнейших задач эволюционного направления. Прогресс эволюционных направлений определялся также запросами данной дисциплины, особенностями ее исторического развития и успехами собственно теории эволюции. Этим объясняется тот факт, что развитие таких направлений совершалось неравномерно и своеобразно. История эволюционных направлений — это интересная и малоизученная страница истории эволюционной мысли.

Возникновение эволюционного направления создавало предпосылку для переосмысления с эволюционных позиций фактического материала и теоретических обобщений в пределах данной дисциплины. В процессе этой работы теория эволюции, отдельные ее положения проходили строгую проверку, испытывалась разрешающая способность исторического метода. Приложение теории эволюции к объектам различных дисциплин породило новые эволюционные проблемы. Например, материал биохимии, цитологии и гистологии нуждался в эволюционном осмыслении. Предстояло еще ближе уяснить закономерности эволюции функций, обобщить под эволюционным углом зрения материал физиологии. Открытие нового разнообразного мира живых существ — микроорганизмов — должно было заставить задуматься над тем, насколько приложимы к ним принципы дарвинизма. Своеобразие обнаруживала эволюция паразитических форм среди растений и животных.

Формирование эволюционных направлений в ряде частных биологических дисциплин предопределило появление эволюционных программ, рассчитанных, в частности, на познание специфики эволюции тех уровней организации живого, которые не нашли достаточного отражения в теории

Дарвина, или тех отрезков эволюции (химической и биохимической), которые не были изучены Дарвином. Содержание каждой такой программы определялось общим состоянием биологии, состоянием теории эволюции, степенью разработанности отдельных вопросов дарвинизма, состоянием данной дисциплины, в пределах которой возникала программа, методической вооруженностью этой отрасли биологии. Перечисленные условия определяли выбор основной цели программы, пути ее осуществления, поиски адекватных методов исследования.

Появление частных эволюционных программ в пределах отдельной дисциплины означало, что сравнительные и эволюционные исследования в ней достигли такого уровня, когда насущной задачей становится сознательный поиск специфических закономерностей эволюции данного уровня организации живого. Следовательно, эволюционная программа — это показатель продвинутости сравнительно-эволюционных исследований в данной области биологии, свидетельство того, что введение исторического метода в данную дисциплину становится внутренней необходимостью ее развития.

Справедливость сказанного подтверждается опытом создания ряда частных эволюционных программ, значение которых в истории эволюционной мысли не подлежит сомнению. Так, в гистологии появление эволюционной программы положило начало систематическому изучению путей и закономерностей эволюции тканей. Попытка уложить данные о гистологических структурах в существующие эволюционно-морфологические и филогенетические представления столкнулась с серьезными методологическими затруднениями. А. А. Заварзин наметил и осуществил широкую программу сравнительно-гистологических исследований, создав в итоге теорию эволюционной динамики тканей. Она предполагала изучение последовательных этапов филогенеза тканей; выяснение потенциального резерва эволюционных возможностей тканей и путей проявления этих тенденций в гистогенезе, а также исследование своеобразия эволюции тканей в пределах целостной организации организма и вида. Для достижения поставленной цели Заварзин предложил оригинальный сравнительно-гистологический метод, основанный на принципе аналогии и системном подходе, а также широко использовал эксперимент. Школа Заварзина показала, что эволюция тканей обнаруживает известную специфику и может быть до конца понята только в пределах эволюции онтогенеза и вида, с учетом закономерностей молекулярно-биохимической организации. Другая эволюционно-гистологическая программа была осуществлена Н. Г. Хлопиным и его школой. Целью ее было построение естественной системы тканей. Хлопин не только создал такую систему, но и предложил теорию дивергентной эволюции тканей. Исследования двух названных гистологических школ привели к созданию фундамента эволюционной гистологии.

В физиологии животных Л. А. Орбели, опираясь на идеи И. М. Сеченова, И. П. Павлова и Н. Е. Введенского, создал широкую эволюционную программу, которая объединила усилия физиологов, морфологов, биохимиков, клиницистов в единый коллектив, решающий одну общую задачу. Эволюционная физиология должна основываться, по мысли Орбели, на использовании данных сравнительной физиологии, эмбриофизиологии, экспериментальной физиологии и клиники. Только применение такого комплекса позволяет решать главные задачи эволюционной физиологии — изучать историю формирования функций, каждой в отдель-

Орбели настойчиво выступал за превращение эволюционной физиологии в самостоятельную дисциплину. Это не означает, однако, что он противопоставлял ее остальной физиологии. Появление эволюционной физиологии он рассматривал как новый этап развития физиологии в целом. Целью эволюционной физиологии является не только проникновение в прошлое, но и предвидение будущего. Эволюционная физиология должна опираться на совокупность методов исследования. Первый метод — сравнительно-физиологический. С его помощью можно выяснить, как осуществляется данная функция у различных представителей животного царства. Второй метод — эмбриофизиологический. Здесь прослеживается развитие данной функции в онтогенезе. При этом Орбели рекомендовал исследовать эмбриофизиологическим методом представителей различных филетических линий, сопоставлять и объединять оба названных метода. Эти методы должны использовать и патологический материал, и экспериментальный прием искусственного разобщения частей, позволяющий наблюдать возврат к более раннему этапу эволюционного прогресса. Основной предпосылкой и руководящей нитью исследований по эволюционной физиологии Орбели считал принцип целостности организма и принцип единства организма и среды.

Как совершается эволюция функций, каким закономерностям подчиняется физиологическая эволюция? Орбели пришел к заключению, что прошлые, филогенетически древние функциональные отношения не уничтожаются в ходе эволюции и продолжают сохраняться в организме. Старые функциональные отношения лишь угнетаются, затормаживаются новыми отношениями, как бы упрятываются за них. Другой вывод Орбели состоял в том, что многое в эволюционном процессе решается однажды и окончательно. Настойчиво проводилась им мысль о необходимости сближения эволюционных направлений. Создание эволюционной физиологии он связывал с использованием методов не только физиологических, но и биохимических, морфологических и даже из области психологии. В комплексном использовании методов и подходов Орбели видел залог создания более полной и адекватной картины развития органического мира.

У истоков эволюционного направления в физиологии растений в нашей стране стоял К. А. Тимирязев. Заметную роль в становлении эволюционной физиологии растений сыграл Н. Г. Холодный. Задачу эволюционной физиологии он сводил прежде всего к исследованию филогенеза функций у растений, к выяснению хода постепенного усложнения и видоизменения физиологических явлений в филогенезе, а также к раскрытию причинных отношений между этапами филогенеза функций. Эта задача, по Холодному, может быть решена при условии использования трех методов — сравнительно-физиологического, эмбриологического и палеонтологического.

Успехи сравнительной физиологии и биохимии позволили раскрыть картину единства органического мира. Так, было выяснено, что все организмы от бактерий до человека содержат в своем составе глюкозу и что это вещество подвергается сходным химическим превращениям. Холодный отверг объяснение этого сходства, согласно которому сложные биохимические и физиологические механизмы возникли вместе с первыми живыми существами и сохранялись затем в неизменном виде. Значительное биохимическое и физиологическое сходство организмов, независимо от положения в системе, обусловлено одинаковой длительностью эволюции живого вещества всех организмов-современников и обменом веществ между организмами путем антибиоза (например, питания) и симбиоза.

Важной задачей Холодный считал изучение различий между организмами в физиологическом и биохимическом отношениях, связывая их с дарвиновским принципом расхождения признаков как результатом действия естественного отбора.

Одним из существенных этапов становления эволюционной биологии явилось формирование эволюционной экологии. Проблемы эволюционной экологии начиная с 30-х годов были впервые систематически рассмотрены в нашей стране С. А. Северцовым. Теоретической основой ему служило учение А. Н. Северцова о морфологических закономерностях эволюции. Концепция А. Н. Северцова с неизбежностью привела к постановке эволюционно-экологических проблем. Биологический прогресс с точки зрения морфобиологической теории представляет собой результат изменений данной группы организмов, что на языке эколога означает изменение природы вида действующими экологическими отношениями путем естественного отбора. Тем самым, согласно С. А. Северцову, возникает вопрос об эволюции экологических отношений, об изменении форм борьбы за существование в процессе адаптациогенеза. Адаптивная радиация и биологический прогресс имеют своей первопричиной приспособления, снижающие смертность. В зависимости от качества приспособления меняется диапазон адаптивной радиации — в одних случаях возникает новый род или семейство, в других — подвиды. Так раскрывается значение экологических факторов эволюции, постулированных морфобиологической теорией А. Н. Северцова. С экологической точки зрения ароморфозы обостряют борьбу за существование и повышают интенсивность естественного отбора, тогда как идиоадаптации понижают смертность и уменьшают плодовитость. Объектом эволюционной экологии, как неоднократно отмечал С. А. Северцов, является не отдельная особь, а популяция. Предмет эволюционной экологии он определял как исследование изменений экологических отношений, форм и типов борьбы за существование при эволюции видов. Основной свой труд «Динамика населения и приспособительная эволюция животных» он рассматривал как синтез эволюционной морфологии и экологии (1941).

В конце XIX в. в эмбриологии сформировались аналитическое и экспериментальное направления, стремившиеся исследовать формообразовательные реакции и проникнуть в их механизмы. Для достижения этой цели В. Ру предложил новый — каузально-аналитический — метод. На его основе сформировалась каузальная морфология, или механика развития. Ру и его последователи исследовали развитие организма, отвлекаясь от предшествующей эволюции вида. Самоизоляция от теории эволюции и исторического метода привела каузальную морфологию к серьезному методологическому кризису.

В 30-е годы XX в. наметился поворот части морфологов-экспериментаторов к эволюционной постановке проблем механики развития. Пионерами здесь оказались советские ученые. В 1934 г. Д. П. Филатов высказывал убеждение, что сравнительные методы применимы и для механики развития. Позднее, в 1939 г., в книге «Сравнительно-морфологическое направление в механике развития, его объект, цели и пути» ему удалось обосновать возможность исторического подхода к явлениям механики развития. Сравнительно-исторический метод был модифицирован применительно к специфике объекта экспериментальной эмбриологии. Об эволюции формирования он предложил судить по двум критериям: по относительному возрасту формообразовательных реакций у низших и высших форм, определяемому по положению животного в системе, и по топографии формообразовательных материалов. По мысли Филатова, исторически более ранним и примитивным состоянием нужно счи-

АЛЕКСАНДР ИВАНОВИЧ ОПАРИН
(1894—1980)

тать рассеянное расположение в организме однотипных органов, или частей формообразовательного аппарата, и вторичным — концентрированное их расположение.

Продолжительное время в учении о развитии органического мира не существовало обоснований теории происхождения жизни. В XX в. в этой области произошел решительный сдвиг. В 1924 г. был опубликован очерк А. И. Опарина «Происхождение жизни», который содержал не только гипотезу возникновения жизни, но и эволюционно-биохимическую программу исследований по этой сложной проблеме естествознания. Отправные принципы этой программы: единство химической организации тел живой и неживой природы, единство молекулярно-биохимической организации живых тел и различная эволюционная подвинутость молекулярно-биохимических процессов.

В 30-х годах XX в. в области биохимии была сформулирована и опубликована программа, целью которой являлось создание сравнительно-эволюционной биохимии животных как самостоятельной дисциплины. Ее автор В. С. Гулевич наметил основные направления исследований и основные проблемы эволюционной биохимии животных. Программа предусматривала систематическое изучение химических составных частей и биохимических процессов в пределах всей зоологической лестницы, особенностей химической статики различных видов, изучение химического состава вымерших форм в сравнении с близкими им современными

животными, сравнительное исследование биохимической динамики в онтогенезе и в ряду животных форм.

Вопросы сравнительной биохимии оказались в центре внимания ряда научных школ. Так, изучается распределение карнозина и анзерина в животном мире (В. С. Гулевич), биохимия мышечного сокращения, фосфорный и углеводный обмены в мышцах на разных этапах филогенеза животного мира (Е. М. Крепс). Серия работ по сравнительной физиологии секретина и пищеварительных ферментов (трипсина и пепсина) была проведена в 30-е годы П. А. Коржуевым. Выявляются закономерности в распределении некоторых масел среди растений и зависимость состава масел в растении от географического происхождения последнего (С. Л. Иванов). Обширный опыт изучения закономерностей превращения веществ в онто- и филогенезе растений накоплен А. В. Благовещенским. Согласно Благовещенскому, подъем на более высокую энергетическую ступень осуществляется в ходе биохимической эволюции через своеобразный ароморфоз (арохимоз). В 30-х годах В. И. Нилов обнаружил параллелизм в развитии химических процессов у организмов, подчинив это явление закону гомологических рядов Н. И. Вавилова.

Эволюционно-биохимические исследования показали, что биохимические системы, причастные к основным проявлениям жизнедеятельности, обнаруживают общий план строения в пределах широкого ряда животных форм. Так, универсальным механизмом оказался биохимический механизм сокращения мышечных волокон. В. А. Энгельгардт и М. Н. Любимова установили, что источником энергии для работы мышц является аденозинтрифосфат (АТФ). Последующие исследования показали, что любой сократительный акт или движение, свойственные растениям и животным, осуществляются за счет энергии АТФ.

Э. Чаргафф в начале 50-х годов обнаружил, что ДНК обладает видоспецифичностью. Это позволило исследовать связь филогенетической систематики с особенностями строения нуклеиновых кислот. Согласно А. Н. Белозерскому и А. С. Спирину, специфичность нуклеиновых кислот обнаруживает связь с положением организмов в филогенетической системе.

В работах В. П. Скулачева были изучены молекулярные основы эволюции регуляторных механизмов. Если большинство других биохимических механизмов обнаруживает единство в пределах всего органического мира, то регуляция обменных процессов оказалась более дифференцированной и совершенной у многоклеточных организмов по сравнению с одноклеточными. Наличие нервной и гормональной систем регуляции биохимических процессов делает животных биохимически более совершенными по сравнению с бактериями и растениями.

Серьезные трудности возникли при изучении эволюции системы трансляции, при объяснении происхождения рибосомного аппарата, механизм работы которого оказался универсальным для всех живых организмов. Экспериментальное воссоздание упрощенной системы трансляции, так называемой неэнзиматической транслокации, недавно осуществленное Л. П. Гавриловой и А. С. Спириным, позволило предположить, что подобные примитивные системы, в которых заложены основные принципы работы рибосомы, могли быть предшественниками современной системы трансляции.

Существует и крепнет тенденция комплексного изучения эволюции с использованием методов морфологии, биохимии и физиологии. Процессы биохимической эволюции подчас истолковываются в понятиях морфологической теории эволюции А. Н. Северцова. Так, появление в ходе биохимической эволюции механизмов, которые обеспечивали оптическую

активность протоплазмы, явилось, по Г. Ф. Гаузе, ароморфозом, обеспечившим повышение интенсивности химических процессов в организме. Д. И. Саножников считает ароморфозом обогащение набора ферментов, вызванное ассимиляцией первичными существами органических веществ биогенного происхождения. Благовещенский обосновывает приложимость к биохимической эволюции понятия брадителической эволюции, введенного Дж. Симпсоном.

Становится все очевиднее, что представление о процессе эволюции должно охватывать не только морфологический, но и физиологический, биохимический и биофизический аспекты эволюции живого. Распространение исторического метода из области морфологии в области генетики, экологии, экспериментальной эмбриологии, гистологии, физиологии, биохимии, молекулярной биологии, а также синтез сравнительного, экспериментального и исторического методов составляют характерные черты развития биологии в XX в.

Опыт эволюционных направлений в перечисленных дисциплинах показывает, что познание эволюции данного объекта совершается тем успешнее, чем больше известно о закономерностях эволюции смежных уровней организации живого, смежных структур и процессов. Возникла новая закономерность развития эволюционной мысли — тенденция к сближению эволюционных направлений и синтезу их достижений. При обсуждении коренных вопросов теории эволюции фактический материал и обобщения эволюционных направлений не привлекались в должной мере. Это объясняется, по-видимому, тем, что опыт эволюционных направлений в частных биологических дисциплинах мало обобщен как исторически, так и теоретически.

Развитие эволюционных направлений показало, что дарвинизм в его классической форме содержит принципиально верный подход к любому биологическому явлению, но не предлагает готовых решений. В пределах каждой биологической дисциплины необходим творческий поиск адекватных методов познания эволюции данного объекта — биополимеров, биохимических процессов, клеток, тканей, организма, популяций и т. д. вплоть до биосферы. Наконец, существуют реальные противоречия, порожденные тем обстоятельством, что развитие каждого конкретного эволюционного направления обнаруживает специфику и что логика развития эволюционных направлений в различных биологических дисциплинах далеко не всегда совпадает с логикой развития теории эволюции.

Взаимодействие теории эволюции и других отраслей биологии привело к значительному расширению области эволюционизма. Все явственнее вырисовываются границы новой ветви знания — эволюционной биологии. Предметом ее изучения, по нашему мнению, являются: закономерности перехода от неживой материи к живой, пути и закономерности химической и собственно биохимической эволюции; взаимодействие законов физики, химии и биологии в эволюции живой материи; становление и эволюция фундаментальных процессов жизнедеятельности; специфические закономерности эволюции функций; закономерности интеграции различных уровней организации живого в ходе эволюции и особенности этой интеграции в пределах эволюции крупных подразделений органического мира (вирусы, микроорганизмы, простейшие, низшие и высшие растения, беспозвоночные и позвоночные); закономерности возникновения и преобразования архитектоники живых форм (эволюционная геометрия живого); закономерности эволюции онтогенеза; закономерности микро- и макроэволюции; направленность эволюции живой материи. Движущими силами развития эволюционной биологии служат внутренняя логика развития теории эволюции и запросы биологии к теории эво-

люции. Сердцевиной эволюционной биологии является дарвинизм в его современной форме.

Эволюционная теория способствовала интеграции биологических дисциплин, формированию единого фронта наук о живой природе, опирающегося на общую научную основу, на единую методологию. Биология все в большей мере начинает развиваться как целое. Ее многочисленные ветви объединяет теперь и глубоко осознанный исторический подход, с принятием которого живая природа предстала перед исследователями как целостный мир, связанный единством происхождения и подлинным родством. Биология как подлинно единая наука о жизни становится источником новых эволюционных вопросов. В ней возникла тенденция к познанию эволюции как целостного процесса. Одно из своих выражений эта тенденция нашла в постановке задачи создания общей теории эволюции живой материи, призванной раскрыть закономерности самодвижения последней на всех этапах развития органического мира, применительно ко всем уровням организации живого, раскрыть закономерности эволюции законов эволюции.

Эволюционная биология охватывает ныне комплекс теорий, объясняющих различные стороны процесса исторического развития живой природы. Были установлены закономерности видообразования. Сформулированы морфологические закономерности эволюции (А. Н. Северцов). Создана и продолжает развиваться концепция происхождения жизни (А. И. Опарин). Раскрыты экологические закономерности эволюции (Г. Ф. Гаузе, С. А. Северцов, В. Н. Сукачев, А. П. Шенников, С. С. Шварц). Развиты концепции эволюции тканей (А. А. Заварзин, Н. Г. Хлопин). Заложены основы теории эволюции онтогенеза (И. И. Шмальгаузен). Вскрываются закономерности эволюции биогеоценозов (М. С. Гиляров, В. Н. Сукачев, С. С. Шварц). Выдвинута идея эволюции биосферы (М. М. Камшилов). Молекулярная биология не только раскрывает основы фундаментальных процессов жизнедеятельности — биосинтеза белка, биоэнергетики, рецепции и т. д., но и стремится проникнуть в историю их возникновения и развития. Получил признание принцип биохимической универсальности. Многие из установленных закономерностей эволюции удалось связать между собой, другие еще ждут вовлечения в синтетическую работу эволюционной мысли.

Основой и руководящим принципом эволюционного синтеза была и остается теория естественного отбора. В современной биологии идет активная работа по созданию новой методологии целостного познания жизненных явлений. В стадии становления находится и новая методология эволюционного синтеза, целью которой является познание эволюции как целостного процесса, синтез знаний о разных сторонах и закономерностях эволюционного процесса, затрагивающих все уровни организации живого.

СПИСОК ЛИТЕРАТУРЫ

Абросов Н. С., Козров Б. Г. Анализ видовой структуры трофического уровня одноклеточных. Новосибирск, 1977.

Авдулов Н. П. Кариосистематическое исследование семейства злаков. Л., 1931.

Аверьянова Т. М. К истории проблемы популяций у высших растений: Автореф. канд. дис. Л., 1973.

Аверьянова Т. М. Экологическая структура популяций и микроэволюция (по работам Е. Н. Синской 20—40-х годов). — В кн.: История и теория эволюционного учения. Л., 1973, № 1, с. 16—27.

Аверьянова Т. М. О значении исследований по генэкологии растений в 20-е годы для формирования современного дарвинизма. — В кн.: История и теория эволюционного учения. Л., 1975а, № 3, с. 78—90.

Аверьянова Т. М. Популяционные исследования в прикладной ботанике. Л., 1975б.

Агаев М. Г. Морфо-биологическая неоднородность внутри сортов хлебных злаков: Автореф. канд. дис. Л., 1958.

Агаев М. Г. Экспериментальная эволюция: На примере модельных популяций автогамных растений. Л., 1978.

Агаев М. Г. Криптоэлементы как универсальные единицы структуры популяций растений. — В кн.: Популяции растений. Л., 1979, с. 202—213.

Агол И. И. Диалектический материализм и эволюционная теория. М., 1930. (1-е изд. — 1927).

Адаптация человека. М., 1972.

Аззелл Т. М., Даревский И. С. Доказательства гибридного происхождения партеногенетических видов кавказских скальных ящериц рода *Lacerta*. — Журн. общ. биол., 1974, т. 35, № 4, с. 553—561.

Азимов Г. И., Криницин Д. Я., Попов Н. Ф. Физиология сельскохозяйственных животных. М., 1954.

Акабори Ш. О происхождении предбелков. — В кн.: Возникновение жизни на Земле. М., 1959, с. 197—204.

Александров В. Я. Клетки, макромолекулы и температура. Л., 1975.

Александрова В. Д. Изучение смен растительного покрова. — В кн.: Полевая геоботаника. М.; Л., 1964, т. 3, с. 300—447.

Александрова В. Д. Классификация растительности. М.; Л., 1969.

Александров Д. А., Сергиевский С. О. Об одном варианте симпатрического видообразования у брюхоногих моллюсков. — В кн.: VI Всесоюз. совещ. по изучению моллюсков. Л., 1979, с. 153—154.

Алексеев В. П. К обоснованию популяционной концепции расы. — В кн.: Проблемы эволюции человека и его рас. М., 1968, с. 228—278.

Алексеев В. П. География человеческих рас. М., 1974.

Алексеев В. П. Возникновение человека и общества. — В кн.: Первобытное общество. М., 1975, с. 5—49.

Алексеев В. П. Палеоантропология земного шара и формирование человеческих рас. Палеолит. М., 1978.

Алексеев В. П. Историческая антропология. М., 1979.

Алексеева Л. В. Полицикличность размножения у приматов и антропогенез. М., 1977.

Алексеева Т. И. Географическая среда и биология человека. М., 1977.

Алехин В. В. Растительность СССР в основных зонах. М., 1951.

Алиханян С. И. Изучение летальных мутаций в левом конце половой хромосомы *Drosophila melanogaster*. — Зоол. журн., 1937, т. 16, вып. 2, с. 247—279.

Алиханян С. И. Выступление на совещании по генетике и селекции в 1939 г. — Под знаменем марксизма, 1939, № 11, с. 94—95.

Алпатов В. В. Изменчивость и низшие систематические категории. — Рус. зоол. журн., 1924, т. 4, вып. 2, с. 227—244.

Алпатов В. В. Биометрическая характеристика среднерусской и украинской пчелы. — Зоол. журн., 1927, т. 7, вып. 4, с. 31—74.

Алпатов В. В. Плотность населения как экологический фактор. — Усп. соврем. биол., 1934, т. 3, вып. 2, с. 229—251.

Алпатов В. В. Среда и рост животных. — В кн.: Рост животных. М., 1935, с. 326—366.

Алпатов В. В. Породы медоносной пчелы. М., 1945.

Алпатов В. В., Тюнин Ф. А. К познанию изменчивости хоботка рабочей пчелы. — Рус. зоол. журн., 1925, т. 5, вып. 4, с. 102—108.

Алтухов Ю. П. Популяционная генетика рыб. М., 1974.

Алтухов Ю. П. Генетический мониторинг популяций в связи с состоянием среды. — В кн.: XIV Международный генетический конгресс. М., 1978, с. 16—17. (Тез. докл.).

Алтухов Ю. П., Калабушкин Б. А. Стабильный полиморфизм в современных и ископаемых популяциях моллюска *Littorina squalida*. — ДАН СССР, 1974, т. 215, № 6, с. 1477—1480.

Алтухов Ю. П., Ливщиц Г. М. Факторы дифференциации и интеграции генофонда изолированной популяции моллюска *Chondrus bidens* (Krup.). — ДАН СССР, 1978, т. 238, № 4, с. 955—958.

Алтухов Ю. П., Рычков Ю. Г. Популяционные системы и их структурные компоненты. Генетическая стабильность. — Журн. общ. биол., 1970, т. 31, № 5, с. 507—526.

Алтухов Ю. П., Рычков Ю. Г. Генетический мономорфизм видов и его возможное биологическое значение. — Журн. общ. биол., 1972, т. 33, № 3, с. 281—300.

Алтухов Ю. П., Салменкова Е. А., Омельченко В. Т., Сачко Г. Д., Слынько В. И. О числе мономорфных и полиморфных локусов в популяции кеты *Oncorhynchus keta* Walb. — одного из тетраплоидных видов лососевых. — Генетика, 1972, т. 8, № 2, с. 67—75.

Амлинский И. Е. Эволюционное учение. — В кн.: Развитие биологии в СССР. М., 1967, с. 656—684.

Андрусов Н. И. Ископаемые и живущие *Dreissenidae* Евразии. СПб., 1897.

Аникин В. П. Некоторые биологические наблюдения над ракообразными из рода *Artemia*. Томск, 1894.

Анохин П. К. Методологический анализ узловых проблем условного рефлекса. — В кн.: Философские вопросы физиологии высшей нервной деятельности и психологии. М., 1963, с. 156—214.

Антонов А. С. Нуклеотидный состав ДНК животных: связь с систематикой этих организмов и его эволюция. — Усп. соврем. биол., 1965, т. 60, вып. 2, с. 161—177.

Антонов А. С. Строение ДНК и положение организмов в системе. — Усп. соврем. биол., 1969, т. 68, вып. 3, с. 299—317.

Антонов А. С. О специфичности первичных структур ДНК хордовых животных. — В кн.: Строение ДНК и положение организмов в системе. М., 1972, с. 237—249.

Антонов А. С. Геносистематика. Достижения, проблемы и перспективы. — Усп. соврем. биол., 1974, т. 77, вып. 2, с. 31—47.

Антонов А. С. Эволюция ДНК высших растений. — В кн.: IV Всесоюз. биохим. съезд. М., 1979, с. 40. (Тез. докл.).

Антонов А. С., Белозерский А. Н. Сравнительное изучение нуклеотидного состава дезоксирибонуклеиновых кислот некоторых позвоночных и беспозвоночных животных. — ДАН СССР, 1961, т. 138, № 5, с. 1216—1219.

Антонович М. А. Теория происхождения видов в царстве животных. — Современник, 1864, № 3, с. 63—107.

Антонович М. А. Избранные философские сочинения. М., 1945.

Аренкова Д. Н. Полиплоидные расы у проса. — ДАН СССР, 1940, т. 29, № 4, с. 332—335.

Арнольди К. В. К вопросу о непрерывной географической изменчивости в ее общем и таксономическом значении. — Зоол. журн., 1939, т. 18, вып. 4, с. 685—710.

Арнольди К. В. К вопросу об экологической дивергенции видовых популяций: дивергенция у жуков *Tentyria nomas* Pall. (Coleoptera, Tenebrionidae). — Тр. Зоол. ин-та АН СССР, 1941, т. 6, № 4, с. 33—66.

Арнольди К. В. О теории ареала в связи с экологией и происхождением видовых популяций. — Зоол. журн., 1957, т. 36, вып. 11, с. 1609—1629.

Аронштам А. А., Боркин Л. Я., Пудовкин А. И. Изоферменты в популяционной и эволюционной генетике. — В кн.: Генетика изоферментов. М., 1977, с. 199—249.

Арциховский В. М. Происхождение растений в связи с учением об ископаемых формах. — В кн.: Итоги науки в теории и практике. М., 1912, т. 6, с. 541—590.

Аршавский И. А. Физиологические механизмы дивергенции. — Зоол. журн., 1959, т. 38, вып. 10, с. 1456—1470.

Аршавский И. А. Некоторые сравнительно-онтогенетические данные в связи с анализом причин, определяющих продолжительность жизни у млекопитающих. — В кн.: Проблемы долголетия. М., 1962, с. 51—69.

Аршавский И. А. О проблеме физиологических механизмов, обусловливающих возникновение ароморфозов и идиоадаптаций по А. Н. Северцову. — Зоол. журн., 1966, т. 45, вып. 9, с. 1308—1322.

Астауров Б. Л. Исследование наследственного изменения галтеров у *Drosophila melanogaster* Schin. — Журн. экспер. биол., сер. А, 1927, т. 3, вып. 1—2, с. 1—61.

Астауров Б. Л. Искусственные мутации у тутового шелкопряда (*Bombyx mori* L.). I. Опыт получения сцепленных с полом леталей действием X- и γ-лучей радия. — Биол. журн., 1933, т. 2, вып. 2—3, с. 116—133.

Астауров Б. Л. Искусственные мутации у тутового шелкопряда (*Bombyx mori* L.). II. Дальнейшие данные о возникновении сцепленных с полом леталей под влиянием γ-лучей радия. — Биол. журн., 1934, т. 3, вып. 3, с. 563—584.

Астауров Б. Л. Искусственные мутации у тутового шелкопряда (*Bombyx mori* L.). III. Опыт получения мутаций действием лучей Рентгена. — Биол. журн., 1935, т. 4, вып. 1, с. 39—80.

Астауров Б. Л. Искусственный партеногенез у тутового шелкопряда: Экспериментальное исследование. М.; Л., 1940.

Астауров Б. Л. Полиплоидия и партеногенез у тутового шелкопряда: I. Получение триплоидного искусственного партеногенеза. — Бюл. МОИП. Отд-ние биол., 1955, т. 60, вып. 2, с. 37—64.

Астауров Б. Л. Две вехи в развитии генетических представлений. — Бюл. МОИП. Отд-ние биол., 1965, т. 70, вып. 1, с. 25—32.

Астауров Б. Л. Проблемы индивидуального развития: Итоги и задачи. — Журн. общ. биол., 1968, т. 29, № 2, с. 139—152.

Астауров Б. Л. Экспериментальная полиплоидия и гипотеза непрямого (опосредованного партеногенезом) происхождения естественной полиплоидии у бисексуальных животных. — Генетика, 1969, т. 5, № 7, с. 129—149.

Астауров Б. Л. Жизнь С. С. Четверикова. — Природа, 1974, № 2, с. 57—67.

Астауров Б. Л. К итогам моей научной деятельности в области генетики. — В кн.: Историко-биологические исследования. М., 1978, вып. 6, с. 116—160.

Астауров Б. Л. Проблемы общей биологии и генетики. М., 1979, с. 261—270.

Астауров Б. Л., Верейская В. Н. Получение искусственного партеногенеза у триплоидных межвидовых гибридов шелковичного червя. — ДАН СССР, 1960, т. 131, № 6, с. 1426—1429.

Астауров Б. Л., Рокицкий П. Ф. Н. К. Кольцов. М., 1975.

Баглай Е. Б. Формирование представлений о причинах индивидуального развития. М., 1979.

Базилевич Н. И. Биогеохимия Земли и функциональные модели обменных процессов природных экосистем. — Тр. Биогеохим. лаб., 1979, т. 17, с. 55—73.

Базилевич Н. И., Родин Л. Е., Розов Н. Н. Географические аспекты изучения биологической продуктивности. Л., 1970.

Базилевская Н. А. Проблема вида в трудах советских ботаников. — В кн.: Анналы биологии. М., 1959, с. 125—154.

(Балкашина Е. И.) Balkaschina E. I. Ein Fall Erbhomeosis (die Genovariation «*aristopedia*») bei *Drosophila melanogaster*. — Roux' Arch. Entwicklungsmech. Org., 1929, Bd 115, S. 448—453.

Балкашина Е. И., Беляева В. Н., Головинская К. А., Черфас Н. Б. Д. Д. Ромашов и его роль в развитии генетики. — В кн.: Из истории биологии. М., 1975, вып. 5, с. 76—91.

Балкашина Е. И., Ромашов Д. Д. Материалы по генетике *Drosophila funebris* F. Ч. 1. — Журн. экспер. биол., 1929, т. 5, вып. 1, с. 102—146.

Балкашина Е. И., Ромашов Д. Д. Материалы по генетике *Drosophila funebris* F. Ч. 2. — Журн. экспер. биол., 1930, т. 6, вып. 3, с. 201—219.

(Балкашина Е. И., Ромашов Д. Д.) Balkaschina E. I., Romaschoff D. D. Beiträge zur Genetik der *Drosophila funebris* F. — Z. ind. Abst. u. Vererb., 1931, Bd 58, H. 1, S. 1—80.

Балкашина Е. И., Ромашов Д. Д. Генетическое строение популяций Drosophila. I. Генетический анализ звенигородских (Московской области) популяций *Drosophila phalerata* Meig., *transversa* Fall. и *vibrissina* Duda. — Биол. журн., 1935, т. 4, вып. 1, с. 81—107.

Банина Н. Н. К. Ф. Кесслер и его роль в развитии биологии в России. М.; Л., 1962.

Баранникова И. А. Вопрос о миграционном импульсе в современной ихтиологии. — В кн.: Тез. докл. науч. сессии Биол. ин-та ЛГУ. Л., 1962, с. 4—6.

Баранский Д. И. Экологическая пластичность и ее роль в процессе «перерождения» сорта-смеси. Одеська крайова сільскодосвідна станція. Відділ селекційний. Короткий звіт за роботу 1924—1925 року. Одесса, 1926, вып. 2, с. 81—91.

Баранский Д. И. Ячмени Одесской области. — Тр. I Всесоюз. съезда по генетике, селекции, семеноводству и племенному животноводству. Л., 1930а, т. 4, с. 41—48.

Баранский Д. И. Ячмени Одесской области, их ботанический состав и биотипическая пестрота. — Тр. I Всесоюз. съезда по генетике, селекции, семеноводству и племенному животноводству. Л., 1930б, т. 3, с. 75—76.

Баркрофт Дж. Основные черты архитектуры физиологических функций. М.; Л., 1937.

Батыренко В. Г. Сортоизучение в сети Всеукраинского общества семеноводства: Программа работ. Харьков, 1926.

Батыренко В. Г. Динамика и продуктивность сортов-смесей. — Тр. I Всесоюз. съезда по генетике, селекции, семеноводству и племенному животноводству. Л., 1930, т. 5, с. 55—57.

Бауман А. Ячмени юго-восточной Украины. — Тр. I Всесоюз. съезда по генетике, селекции, семеноводству и племенному животноводству. Л., 1930, т. 3, с. 83—90.

Бауэр Э. С. Теоретическая биология. М.; Л., 1935.

Бачинский А. Г. Структура и помехоустойчивость генетического кода. — Журн. общ. биол., 1976а, т. 37, № 2, с. 163—173.

Бачинский А. Г. Общая схема возникновения и эволюции генетического кода. — Журн. общ. биол., 1976б, т. 37, № 4, с. 525—532.

Башенина Н. В. Онтогенетические изменения общественно-семейного поведения некоторых видов мелких грызунов и их адаптивное значение. — В кн.: Поведение животных (экологические и эволюционные аспекты). М., 1972, с. 165—166.

Бей-Биенко Г. Я. Принцип смены стаций и проблема начальной дивергенции видов. — Журн. общ. биол., 1959, т. 20, № 5, с. 351—358.

Бекетов А. Н. Есть ли причины предполагать, что формы растений приспособлены к свету? — Натуралист, 1865, № 14, с. 262—267.

Бекетов А. Н. О борьбе за существование в органическом мире. — Вестн. Европы, 1873, № 10, с. 558—593.

Бекетов А. Н. География растений: Очерк учения о распространении и распределении растительности на земной поверхности. С особым прибавлением о Европейской России. Спб., 1896.

Беклемишев В. Н. Морфологическая проблема животных структур: К критике некоторых из основных понятий гистологии. Пермь, 1925.

Беклемишев В. Н. Популяционная биология как одна из теоретических основ борьбы с комарами. — В кн.: Вопросы краевой патологии. М., 1957, с. 92—102. (Тр. науч. сессии АМН СССР совм. с М-вом здравоохр. УзССР).

Беклемишев В. Н. Популяции и микропопуляции паразитов и нидиколов. — Зоол. журн., 1959, т. 38, вып. 8, с. 1128—1137.

Беклемишев В. Н. Пространственная и функциональная структура популяций. — Бюл. МОИП, отд-ние биол., 1960, т. 65, вып. 2, с. 41—50.

Беклемишев В. Н. Основы сравнительной анатомии беспозвоночных. 3-е изд. М., 1964а, т. 1 и 2. (1-е изд. — 1944; 2-е изд. — 1952).

Беклемишев В. Н. Об общих принципах организации жизни. — Бюл. МОИП, отд-ние биол., 1964б, т. 69, вып. 2, с. 22—38.

Белов Н. В. Геохимические аккумуляторы. М., 1952.

Белоголовый Ю. А. Сегментальное положение границы черепа у *Sauropsida*. Опыт анализа сравнительного метода в морфологии. М., 1911.

Белозерский А. Н. О нуклеиновом комплексе ростков семян гороха. — Учен. зап. МГУ, 1935, вып. 4, с. 209—215.

(Белозерский А. Н.) Belozersky A. N. On the nucleoproteins and polynucleotides of certain Bacteria. Cold Spring Harbor Symp. — Quant. Biol., 1947, v. 12, p. 1—6.

Белозерский А. Н. Видовая специфичность нуклеиновых кислот. — В кн.: V Междунар. биохим. конгресс. Симпозиум III. Эволюционная биохимия. М., 1961, с. 11—18.

Белозерский А. Н. Нуклеиновые кислоты и их связь с эволюцией, филогенией и систематикой организмов. Ташкент, 1969.

Белозерский А. Н., Медников Б. М. Нуклеиновые кислоты и систематика организмов. М., 1972.

Белозерский А. Н., Микулинский С. Р. Успехи советской биологии. М., 1967.

Белозерский А. Н., Спирин А. С. Состав нуклеиновых кислот и систематика. — Изв. АН СССР. Сер. биол., 1960, № 1, с. 64—81.

Бельговский М. Л. Влияние гибридизации на мутабильность гена white *Drosophila simulars*. — ДАН СССР, 1934, т. 4, № 1—2, с. 108—110.

Бельговский М. Л. Зависимость частоты транслокаций у *Drosophila melanogaster* от дозы Х-лучей. — Тр. Ин-та генетики АН СССР, 1937, № 11, с. 93—124.

Бельговский М. Л. Зависимость частоты мелких перестроек хромосом у *Drosophila melanogaster* от дозы Х-лучей. — Изв. АН СССР. Сер. биол., 1939, № 2, с. 159—170.

Беляев Д. К. Условные рефлексы не наследуются: Коммент. к статье А. Н. Студицкого «Павлов о наследовании приобретенного опыта». — Природа, 1968, № 11, с. 118—123.

(Беляев Д. К.) Belyaev D. K. Domestication of animals. — Sci. J., 1969, v. 1, p. 47—52.

Беляев Д. К. Генетические аспекты доместикации животных. — В кн.: Проблемы доместикации животных и растений. М., 1972, с. 39—45.

Беляев Д. К. О некоторых вопросах стабилизирующего и дестабилизирующего отбора. — В кн.: История и теория эволюционного учения. Л., 1974, вып. 2, с. 76—84.

Беляев Д. К. Дестабилизирующий отбор как фактор изменчивости при доместикации животных. — Природа, 1979, № 2, с. 36—45.

Беляев Д. К., Рувинский А. О., Бородин П. М. Наследование альтернативных состояний гена Fused у мышей. — Генетика, 1979а, т. 15, № 11, с. 2051—2062.

Беляев Д. К., Рувинский А. О., Трут Л. Н. Значение наследуемой активации и инактивации генов в доместикации животных. — Генетика, 1979б, т. 15, № 11, с. 2034—2050.

Беляев Д. К., Трут Л. Н. Поведение и воспроизводительная функция животных. I. Корреляция свойств поведения с временем размножения и плодовитостью. — Бюл. МОИП. Отд-ние биол., 1964а, т. 69, вып. 3, с. 5—19.

Беляев Д. К., Трут Л. Н. Поведение и воспроизводительная функция животных. II. Коррелятивные изменения при селекции на приручаемость. — Бюл. МОИП. Отд-ние биол., 1964б, т. 69, вып. 4, с. 5—14.

Беляев Д. К., Шмюлер Л., Бородин П. М. Проблемы генетики стресса. Сообщ. III. Дифференциальное влияние стресса на плодовитость мышей разных генотипов. — Генетика, 1977, т. 13, № 1, с. 52—58.

(Беляев М. М.) Beljajeff M. M. Ein Experiment über die Bedeutung der Schutzfärbung. — Biol. Zbl., 1927, Bd 47, H. 2, S. 24—38.

Беляев М. М. Гомохромия окраски у *Mantis religiosa* L., ее защитное значение и отборная ценность. — Журн. общ. биол., 1940, т. 1, № 4, с. 529—542.

Беляев М. М. Окраска животных и естественный отбор. М., 1947.

Беляев Н. К. Сцепленная с полом геновариация у *Drosophila transversa* Fall. — Журн. экспер. биол., 1927, т. 3, вып. 3—4, с. 188—191.

Беляев Н. К. Хромосомные комплексы *Lepidoptera* и их отношение к систематике и филогении этого отряда. — Тр. I Всесоюз. съезда по генетике, селекции, семеноводству и племенному животноводству, 1930а, т. 2, с. 163—171.

(Беляев Н. К.) Beliajeff N. K. Die Chromosomencomplexe und ihre Beziehung zur Phylogenie bei den Lepidopteren. — Z. ind. Abst. u. Vererb., 1930б, Bd 54, H. 3/4, S. 369—399.

Беляева В. И. Изменчивость жилкования крыла в природных популяциях *Drosophila melanogaster*. — ДАН СССР, 1946а, т. 54, № 7, с. 633—636.

Беляева В. И., Ромашов Д. Д. Об отборном значении различных изменений жилкования в природных популяциях *Drosophila melanogaster*. — ДАН СССР, 1946б, т. 54, № 8, с. 729—732.

Берг Л. С. О виде и его подразделениях. — Биол. журн., 1910, т. 1, вып. 3, с. 1—7.

Берг Л. С. Теории эволюции. Пг., 1922а.

Берг Л. С. Номогенез, или эволюция на основе закономерностей. Пг., 1922б.

Берг Л. С. Закономерности в образовании органических форм. — Тр. по прикл. ботанике и селекции, 1925, т. 14, вып. 5, с. 19—68.

Берг Л. С. Яровые и озимые расы у проходных рыб. — Изв. АН СССР. Отд-ние мат. и естеств. наук, 1934, № 5, с. 711—732.

Берг Л. С. Рыбы пресных вод СССР и сопредельных стран. М.; Л., 1948—1949, ч. 1—3.

Берг Л. С. Труды по теории эволюции. Л., 1977.

Берг Р. Л. Стерильные мутации у *Drosophila melanogaster*. — Тр. Ленингр. о-ва естествоисп., 1938, т. 67, вып. 4, с. 96—108.

Берг Р. Л. Пониженная частота возникновения мутаций при внутривидовой гибридизации. — ДАН СССР, 1941, т. 32, № 1, с. 71—74.

Берг Р. Л. Доминирование вредных мутаций в популяциях *Drosophila melanogaster*. — ДАН СССР, 1942а, т. 36, № 7, с. 228—235.

Берг Р. Л. Мутабильность популяций *Drosophila melanogaster*, обитающих на границе ареала распространения вида. — ДАН СССР, 1942б, т. 36, № 4—5, с. 154—159.

Берг Р. Л. Стандартизирующий отбор в эволюции цветка. — Бот. журн., 1956, т. 41, № 3, с. 318—331.

Берг Р. Л. Дальнейшие исследования по стабилизирующему отбору и эволюции цветка. — Бот. журн., 1958, т. 43, № 1, с. 12—27.

Берг Р. Л. Генетический груз популяций. — В кн.: II съезд Всесоюз. о-ва генетиков и селекционеров им. Н. И. Вавилова. М., 1972, с. 66. (Тез. докл.).

Берг Р. Л., Давиденков С. Н. Наследственность и наследственные болезни человека. Л., 1971.

Берг Р. Л., Ляпунов А. А. Предисловие. — В кн.: И. И. Шмальгаузен. Кибернетические вопросы биологии. Новосибирск, 1968, с. 5—13.

Береговой В. Е. Проблема подвида и популяции полиморфных видов. — Журн. общ. биол., 1967, т. 28, № 1, с. 58—63.

Береговой В. Е. Исследование полиморфизма как путь познания хорологической структуры вида. — Журн. общ. биол., 1971, т. 32, № 2, с. 143—151.

Береговой В. Е. Геногеография животных. — В кн.: Проблемы эволюции. Новосибирск, 1975, т. IV, с. 187—192.

Береговой В. Е., Данилов Н. Н. Внутривидовая изменчивость птиц и феногеография. — Тр. Всесоюз. совещ. по внутривидовой изменчивости наземных позвоночных и микроэволюции. Свердловск, 1965, с. 157—166.

Березина Н. М. Получение плодоносящей формы розовой герани методом Иоргенсена—Винклера. — Тр. Всесоюз. ин-та эфиро-масличной пром-сти, 1937, № 5, с. 112—122.

Беридзе Т. Г., Одинцова М. С. Дезоксирибонуклеиновая кислота цитоплазматических структур: пластид и митохондрий. — В кн.: Успехи биологической химии. М., 1969, т. 10, с. 36—63.

Беритов (Бериташвили) И. С. Об основных формах нервной и психонервной деятельности. М.; Л., 1947.

Беритов (Бериташвили) И. С. Нервные механизмы поведения высших позвоночных животных. М., 1961.

Берман З. И., Завадский К. М., Зеликман А. Л., Парамонов А. А., Полянский Ю. И. Современные проблемы эволюционной теории. Л., 1967.

Бернал Дж. Возникновение жизни. М., 1969.

Бернштейн Н. А. Очередные проблемы физиологии активности. — В кн.: Проблемы кибернетики. М., 1961, вып. 6, с. 101—160.

Бетнер Р. Г. О засоряющих озимые и яровые посевы воробейниках (*Lithospermum arvense* L.). — Тр. Бюро по прикл. бот., 1917, т. 10, № 2 (99), с. 203—219.

Бианки В. Вид и подчиненные ему таксономические формы. — Рус. зоол. журн., 1916, т. 1, вып. 9—10, с. 287—297.

Биохимия культурных растений. М.; Л., 1935—1940, т. 1—8.

Бир Ст. Кибернетика и управление производством. М., 1965.

Биркина Б. Н. Влияние холода на мутационный процесс у *Drosophila melanogaster*. — Биол. журн., 1938, т. 7, вып. 4—5, с. 653—660.

Бирюков Д. А. Экологическая физиология нервной деятельности. Л., 1960а.

Бирюков Д. А. Современные проблемы сравнительной физиологии высшей нервной деятельности. — В кн.: Проблемы физиологии и патологии нервной деятельности. Л., 1960б, с. 147—181.

Благовещенский А. В. К вопросу о направленности процесса эволюции. — Бюл. Среднеаз. гос. ун-та, 1925, вып. 10, с. 17—33.

Благовещенский А. В. Биохимическая эволюция растений в связи с изменением качества ферментов. — Усп. соврем. биол., 1939, т. 11, вып. 2, с. 320—339.

Благовещенский А. В. Биохимические основы эволюционного процесса у растений. М.; Л., 1950.

Благовещенский А. В. О белковых комплексах семян некоторых древнейших групп цветковых растений. — В кн.: Проблемы филогении растений. М., 1965, с. 7—13.

Благовещенский А. В. Биохимическая эволюция цветковых растений. — Журн. общ. биол., 1966, т. 27, № 1, с. 22—31.

Блохина И. Н., Леванова Г. Н. Геносистематика бактерий. М., 1976.

Бляхер Л. Я. История эмбриологии в России (с середины XVIII до середины XIX в.). М., 1955.

Бляхер Л. Я. Развитие основных проблем и методов исследования в эмбриологии беспозвоночных за последние сто лет. — Тр. Ин-та истории естествозн. и техники, 1957, т. 14. (История биол. наук, вып. 2, с. 3—64).

Бляхер Л. Я. История эмбриологии в России (с середины XIX до середины XX в.). Беспозвоночные. М., 1959.

Бляхер Л. Я. Георг Зейдлиц и его курс дарвинизма в Дерптском университете. — В кн.: Из истории биологии. М., 1971а, вып. 3, с. 5—58.

Бляхер Л. Я. Проблема наследования приобретенных признаков. История априорных и эмпирических попыток ее решения. М., 1971б.

Бобров Е. Г. Род *Carpinus*. — В кн.: Флора СССР. М.; Л., 1936, т. 5, с. 254—262.

Бобров Е. Г. Об особенностях флоры эрратической области (один из путей формообразования). — В кн.: Советская ботаника. М.; Л., 1944, т. 2, с. 3—20.

Бобров Е. Г. Интрогрессивная гибридизация во флоре Байкальской Сибири. — Бот. журн., 1961, т. 46, № 3, с. 313—327.

Бобров Е. Г. История и систематика рода *Picea*. — В кн.: Новости систематики высших растений. Л., 1970, № 7, с. 5—40.

Бобров Е. Г. История и систематика рода *Larix L.* Л., 1972, с. 5—40. (Комаровские чтения, № 25).

Бобров Е. Г. Лесообразующие хвойные СССР. Л., 1978.

Бобров Е. Г. Об интрогрессивной гибридизации и ее значении в эволюции растений. — Бот. журн., 1980, т. 65, № 8, с. 1065—1070.

Богдановская-Гиенэф И. Д. К вопросу о семенном возобновлении в луговых сообществах. — Зап. Ленингр. с.-х. ин-та, 1926, т. 3, с. 216—254.

Боголепов К. В., Жарков М. А. Проблемы эволюции геологических процессов. — В кн.: Проблемы эволюции геологических процессов. Новосибирск, 1981, с. 7—19.

Боголюбский С. Н. Об аналогичных признаках в черепе собак. — Рус. зоол. журн., 1928, т. 8, вып. 3, с. 7—32.

Боголюбский С. Н. Происхождение и преобразование домашних животных. М., 1959. (1-е изд. — 1940).

Богомолов С. Н. Об эволюции гонад и онтогенеза у ресничных червей. — Тр. О-ва естествоиспыт. при Казан. ун-те, 1961, т. 64, с. 237—255. (Учен. зап., т. 121, кн. 9).

Богоров В. Г. Жизнь океана. М., 1969.

Бойченко Е. А. Об эволюции окислительных функций биосферы. — Геохимия, 1967, № 8, с. 971—976.

Бойченко Е. А. Участие металлов в эволюции окислительно-восстановительных процессов растений. — Изв. АН СССР. Сер. биол., 1968, № 1, с. 24—33.

Бойченко Е. А., Грыжанкова Л. Н., Удельнова Т. М. Значение биогенных комплексов металлов в эволюции биосферы. — В кн.: Разделение элементов и изотопов в геохимических процессах. М., 1979, с. 60—74.

Бойченко Е. А., Саенко Г. Н., Удельнова Т. М. Эволюция концентрационной функции растений в биосфере. — Геохимия, 1968, № 10, с. 1260—1264.

Бойченко Е. А., Саенко Г. Н., Удельнова Т. М. Изменение соотношений металлов в эволюции растений биосферы. — В кн.: Очерки современной геохимии и аналитической химии. М., 1972, с. 454—458.

Бойченко Е. А., Удельнова Т. М. Значение металлов в окислительно-восстановительных функциях растений. — Изв. АН СССР. Сер. биол., 1977, № 2, с. 194—200.

Бойченко Е. А., Удельнова Т. М., Юферова С. Г. Эволюция восстановительных функций биосферы. — Геохимия, 1969, № 11, с. 1392—1396.

Большаков В. Н. О соотношении клинальной изменчивости и структуры вида. — Зоол. журн., 1968, т. 47, вып. 6, с. 807—815.

Большаков В. Н. Пути приспособления мелких млекопитающих к горным условиям. М., 1972.

Большаков В. Н., Васильев А. Г. Сравнительное изучение островной и материковой популяций красной полевки *Clethrinomys rutilus* Pall.: возможная роль «принципа основателя». — Журн. общ. биол., 1976, т. 37, № 3, с. 378—385.

Большаков В. Н., Смирнов Н. Г. Роль некоторых антропогенных факторов в увеличении темпов микроэволюции. — В кн.: Эволюционная теория и проблема «человек — природа». Тарту, 1978, с. 36—41. (Матер. симпозиума).

Бонч-Осмоловский Г. А. Палеолит Крыма. М.; Л., 1940—1941, вып. 1—2.

Борзенков Я. А. Чтения по сравнительной анатомии. — Учен. зап. Моск. ун-та. Отд. естественно-истор., 1884, вып. 4, с. 1—242.

Борисковский П. И. Древнейшее прошлое человечества. Л., 1979.

Борисов А. И. Адаптивное значение хромосомного полиморфизма. Сообщ. III. Дальнейшая эволюция городской расы *Drosophila funebris*. — Генетика, 1969, т. 5, № 5, с. 119—122.

Борисяк А. А. Палеонтология и дарвинизм. — Журн. общ. биол., 1940, т. 1, № 1, с. 25—36.

Боркин Л. Я., Даревский И. С. Сетчатое (гибридогенное) видообразование у позвоночных. — Журн. общ. биол., 1980, т. 41, № 4, с. 485—506.

Боркин Л. Я., Наумов А. Д., Подлипаев С. А. Значение полимеризации и олигомеризации в эволюции систем органов. — Вестн. ЛГУ. Сер. биол., 1971, № 21, вып. 4, с. 7—17.

Борковская В. А., Аверьянова Т. М. Проблема популяций высших растений в работах Е. Н. Синской. — Тр. по прикл. бот., генетике и селекции, 1973, т. 51, № 3, с. 28—38.

Борковская В. А., Филатенко А. А. О внутривидовых таксонах культурных растений. — Бюл. Всесоюз. ин-та растениеводства, 1979, вып. 91, с. 60—64.

Боровик-Романова Т. Ф., Белова Е. А. К биохимии лития. — Тр. Биогеохим. лаб., 1974, т. 13, с. 118—143.

Бородин П. М., Беляев Д. К. Влияние стресса на частоту кроссинговера во 2-й хромосоме домовой мыши. — ДАН СССР, 1980, т. 253, № 3, с. 727—729.

Бородин П. М., Шюлер Л., Беляев Д. К. Проблемы генетики стресса. Сообщ. I. Генетический анализ поведения мышей в стрессирующей ситуации. — Генетика, 1976, т. 12, № 12, с. 62—71.

Брежнев Д. Д. Вступительное слово. — В кн.: Тритикале. Изучение и селекция. Л., 1975, с. 5—11. (Матер. Междунар. симпозиума, 3—7 июля 1973 г.).

Бреславец Л. П. Полиплоидия в природе и опыте. М., 1963.

Брода Э. Эволюция биоэнергетических процессов. М., 1978.

Вагнер Р. П., Митчелл Г. К. Генетика и обмен веществ. М., 1958.

Вакар Б. А. Цитология пшенично-пырейных гибридов. — В кн.: Проблема пшенично-пырейных гибридов. М., 1937, с. 85—104.

Ванюшин Б. Ф. Нуклеиновые кислоты и систематика растений. — В кн.: Проблемы филогении растений. М., 1965, с. 14—24.

Ванюшин Б. Ф. Метилирование ДНК и его значение в дифференцировке видов и эволюции организмов. — В кн.: Строение ДНК и положение организмов в системе. М., 1972, с. 279—319.

Ванюшин Б. Ф., Белозерский А. Н. Сравнительное изучение состава рибонуклеиновых кислот у высших растений. — ДАН СССР, 1959а, т. 127, № 2, с. 455—458.

Ванюшин Б. Ф., Белозерский А. Н. Нуклеотидный состав дезоксирибонуклеиновых кислот высших растений. — ДАН СССР, 1959б, т. 129, № 4, с. 994—946.

Ванюшин Б. Ф., Белозерский А. Н., Богданова С. Л. Сравнительное изучение нуклеотидного состава рибонуклеиновых и дезоксирибонуклеиновых кислот у некоторых грибов и миксомицетов. — ДАН СССР, 1960, т. 134, № 5, с. 1222—1225.

Васильев В. П. О полиплоидии у рыб и некоторые вопросы эволюции кариотипов лососевых (*Salmonidae*). — Журн. общ. биол., 1977, т. 38, № 3, с. 380—392.

Васильева Л. А. Анализ природы селекционных лимитов в популяции, подвергавшейся отбору по количественному признаку (на примере популяции *Drosophila melanogaster*). — Генетика, 1979, т. 15, № 9, с. 1588—1598.

Васильченко И. Т. Экспериментальная систематика и основные направления ее развития. — Бот. журн., 1960, т. 45, № 11, с. 1585—1599.

Васин Б. Н. Генетика овец. М., т. 1, 1928; т. 2, 3. 1929.

Вассоевич Н. Б. Основные закономерности, характеризующие органическое вещество современных и ископаемых осадков. — В кн.: Природа органического вещества современных и ископаемых осадков. М., 1973, с. 11—60.

Вассоевич Н. Б., Конюхов А. И., Лопатин Н. В. Общие особенности в образовании углей, нефти и углеводородных газов. — В кн.: Горючие ископаемые. М., 1976.

Ватти К. В. Исследование последействия Х-лучей на мутационный процесс. — В кн.: Исследования по генетике. Л., 1961, вып. 1, с. 12—18.

Введенский Н. Е. Возбуждение, торможение и наркоз. СПб., 1901.

Верейская В. И., Астауров Б. Л. Доказательство возможности преодоления мужского бесплодия тетраплоидов шелковичного червя посредством получения амфидиплоидов (2n *Bombyx mori*×2n *B. mandarina*). — Бюл. МОИП. Отд-ние биол., 1962, т. 67, № 3, с. 45—55.

Верейская В. И., Астауров Б. Л. О фертильности аллотетраплоидных самцов тутового шелкопряда в первых четырех поколениях тетраплоидной линии. — Бюл. МОИП. Отд-ние биол., 1965, т. 70, № 1, с. 140—152.

Верещагин Н. К. Млекопитающие Кавказа. История формирования фауны. М.; Л., 1959.

Верзилин Н. П. Методы палеографических исследований. Л., 1977а.

Верзилин Н. Н. Роль живого вещества в образовании земной коры. — Вестн. ЛГУ. Сер. геол., 1977б, № 24, с. 5—13.

Верзилин Н. Н., Верзилин Н. Н., Верзилин Н. М. Биосфера, ее настоящее, прошлое и будущее. М., 1976.

Вермель Ю. М. Эскизы о факторах, направляющих эволюцию. М., 1931. (Тр. НИИ зоол. при физ.-мех. фак. МГУ, т. 4, вып. 3).

Вернадский В. И. Записка об изучении живого вещества с геохимической точки зрения. — Изв. Рос. АН, сер. 6, 1921, т. 15, № 1—18, с. 120—123.

Вернадский В. И. Начало и вечность жизни. Пг., 1922а.

Вернадский В. И. Химический состав живого вещества в связи с химией земной коры. Пг., 1922б.

Вернадский В. И. Ход жизни в биосфере. — Природа, 1925. № 11—12, с. 26—38.

Вернадский В. И. Биосфера. Л., 1926а.

Вернадский В. И. Определение геохимической энергии (величины Δ, v, s) некоторых групп насекомых. Л., 1926б.

Вернадский В. И. Определение геохимической энергии (величины Δ, v, s) однолетних цветковых растений. Л., 1926в.

Вернадский В. И. Бактериофаг и скорость передачи жизни в биосфере. — Природа, 1927а, № 6, с. 433—446.

Вернадский В. И. Очерки геохимии. М.; Л., 1927б.

Вернадский В. И. Эволюция видов и живое вещество. — Природа, 1928, № 3, с. 227—250.

Вернадский В. И. Об условиях появления жизни на Земле. — Изв. АН СССР. Сер. 7, 1931, № 3, с. 403—437, № 5, с. 633—653.

Вернадский В. И. О геологических оболочках Земли как планеты. — Изв. АН СССР. Сер. геогр. и геофиз., 1942, № 6, с. 251—262.

Вернадский В. И. Несколько слов о ноосфере. — Усп. соврем. биол., 1944, т. 18, вып. 2, с. 113—120.

Вернадский В. И. Химическое строение биосферы Земли и ее окружения. М., 1965.

Вернадский В. И. Размышления натуралиста. М., 1977, кн. 2.

Вернадский В. И. Проблемы биогеохимии. М., 1980.

Вернадский В. И., Виноградов А. П. О химическом элементарном составе ряски (Lemna) как видовом признаке. — ДАН СССР, 1931, сер. А, № 6, с. 148—152.

Веселов Е. А. А. Н. Северцов. М., 1975.

Веселовская М. К. Мак, его классификация и значение как масличной культуры. Л., 1933.

Викторов Г. А. Колебания численности насекомых как регулируемый процесс. — Журн. общ. биол., 1965, т. 26, № 1, с. 43—55.

Викторов Г. А. Межвидовая конкуренция и сосуществование экологических гомологов у паразитических перепончатокрылых. — Журн. общ. биол., 1970, т. 31, № 2, с. 247—255.

Викторовский Р. М. О возможности полиплоидии в эволюции рыб. — В кн.: Генетика, селекция и гибридизация рыб. М., 1969, с. 98—104.

Викторовский Р. М. Механизмы видообразования у гольцов Кроноцкого озера. М., 1978.

Вильямс В. Р. Почвоведение. М.; Л., 1926, ч. 1—2.

Вильямс В. Р. Развитие первичного почвообразовательного процесса. — Избр. соч., 1949, т. 2, с. 445—478.

Вильямс В. Р. Собр. соч. М., 1951, т. 6, с. 41—310.

Винберг Г. Г. Интенсивность обмена и размеры ракообразных. — Журн. общ. биол., 1950, т. 11, № 5, с. 368—380.

Винберг Г. Г. Первичная продукция водоемов. Минск, 1960.

Винклер Г. Н., Смыслова Г. И. Обнаружение естественной аутоантимутагенной системы. — Генетика, 1967, № 5, с. 52—56.

Виноградов А. П. Химический элементарный состав морских организмов в связи с вопросами их систематики и морфологии. — Природа, 1931, № 6, с. 230—254.

Виноградов А. П. Геохимия живого вещества. Л., 1932.

Виноградов А. П. Химический элементарный состав организмов и периодическая система Д. И. Менделеева. — Тр. Биогеохим. лаб., 1935а, т. 3, с. 5—30.

Виноградов А. П. Химический элементарный состав организмов моря. Ч. 1—3. — Тр. Биогеохим. лаб., 1935б, т. 3, с. 53—278; 1937, т. 4, с. 5—226; 1944, т. 6, с. 5—273.

Виноградов А. П. Биогеохимические провинции и эндемии. — ДАН СССР, 1938, т. 18, № 4—5, с. 283—286.

Виноградов А. П. К химическому познанию биосферы. — Почвоведение, 1945, № 7, с. 348—354.

Виноградов А. П. Геохимическая история кислорода и фотосинтеза. — Изв. АН СССР. Сер. биол., 1947, № 3, с. 409—422.

Виноградов А. П. Возникновение биосферы. — В кн.: Возникновение жизни на Земле. М., 1959а, с. 28—41. (Тр. Междунар. симпозиума, 1957 г.).

Виноградов А. П. Химическая эволюция Земли. М., 1959б.

Виноградов А. П. Биогеохимические провинции и их роль в органической эволюции. — Геохимия, 1963, № 3, с. 199—213.

Виноградов А. П. Введение в геохимию океана. М., 1967.

Виноградов А. П. Фотосинтез и биосфера. — В кн.: Современные проблемы фотосинтеза. М., 1973, с. 7—14.

Виноградов А. П., Тейс Р. В. Изотопный состав кислорода разного происхождения. — ДАН СССР, 1941, т. 33, № 9, с. 497—501.

Виноградов И. С. К вопросу о предках покрытосеменных. — Учен. зап. Сев.-Осетин. пед. ин-та, 1956, вып. 20, с. 287—298.

Владимирова М. С., Смирнов Е. С. Внутривидовая и межвидовая конкуренция *Musca domestica* Phorma *groenlandica* Zeit. — Мед. паразитология и паразитарные болезни, 1938, т. 7, вып. 2, с. 755—777.

Владыченская Н. С., Антонов А. С. Организация полинуклеотидных последовательностей в геномах различных организмов. — В кн.: Строение ДНК и положение организмов в системе. М., 1972, с. 253—278.

Внутривидовая борьба у животных и растений. М., 1947.

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

Воейков А. Д. Соевые бобы близ северной границы их распространения. — Тр. I Всесоюз. съезда по генетике, селекции, семеноводству и племенному животноводству, 1930, т. 3, с. 147—157.

Войтонис Н. Ю. Характерные особенности поведения обезьян. — Антропол. журн., 1936, № 4, с. 42—61.

Войтонис Н. Ю. Предыстория интеллекта: К проблеме антропогенеза. М.; Л., 1949.

Волчанецкий И. Б. Дятлы рода *Picoides* и их распространение и превращение наряда. — Тр. Науч.-исслед. зоол.-биол. ин-та Харьков. гос. ун-та, 1940, № 8—9, с. 169—192.

Волчанецкий И. Б. Превращение окраски и рисунка оперения дятлов. — В кн.: Охрана природы. М., 1948, вып. 5, с. 54—65.

Волчанецкий И. Б. Закономерные географические изменения наряда дятлов. — Тр. Науч.-исслед. ин-та биологии и биол. фак. Харьков. гос. ун-та, 1959, № 28, с. 161—184.

Вопросы развития эволюционной теории в XX в. Л., 1979.

Воробьев С. О. Об изучении местных хлебов на Украине. — В кн.: Дневник Всесоюз. съезда ботаников. Л., 1928, с. 274—275.

Воробьев С. О. Катастрофическая гибель озимых посевов на Украине зимой 1927—1928 гг. Харьков, 1929.

Воробьева Э. И. О моно- или полифилетическом происхождении тетрапод. — Зоол. журн., 1966, т. 45, вып. 9, с. 1355—1368.

Воробьева Э. И. Морфология и особенности эволюции кистеперых рыб. М., 1977. (Тр. Палеонтол. ин-та АН СССР, т. 163).

Воронин Л. Г. Сравнительная физиология высшей нервной деятельности. М., 1957.

Воронихин Н. Н. О полиморфизме *Spirulina platensis* (Nordtst.) Geitl. в связи с вопросом о виде у синезеленых водорослей. — Сов. бот., 1946, т. 14, № 4, с. 239—246.

Воронков Н. В. Планктон пресных вод. М., 1913.

Воронцов Н. Н. Строение желудка и соотносительное развитие отделов кишечника хомяков (*Cricetinae, Rodentia, Mammalia*) Палеарктики и Нового Света. — ДАН СССР, 1957, т. 117, № 3, с. 526—529.

Воронцов Н. Н. Темпы эволюции хомяков (*Cricetinae*) и некоторые факторы, определяющие ее скорость. — ДАН СССР, 1960, т. 133, № 4, с. 980—983.

Воронцов Н. Н. Неравномерность темпов преобразования органов пищеварительной системы грызунов и принцип компенсации функций. — ДАН СССР, 1961, т. 136, № 6, с. 1494—1497.

Воронцов Н. Н. Неравномерность темпов преобразования органов и принцип компенсации функций. — Зоол. журн., 1963, т. 42, вып. 9, с. 1289—1305.

Воронцов Н. Н. О гомологической изменчивости. — В кн.: Проблемы кибернетики. М., 1966а, вып. 16, с. 221—229.

Воронцов Н. Н. Эволюция кариотипа. — В кн.: Руководство по цитологии. М.; Л., 1966б, т. 2, с. 359—389.

Воронцов Н. Н. Эволюция пищеварительной системы грызунов (мышеобразные). Новосибирск, 1967.

Воронцов Н. Н. Историческая зоогеография мышеобразных (*Muroidea*) грызунов. — В кн.: Проблемы эволюции. Новосибирск, 1968а, т. 1, с. 116—141.

Воронцов Н. Н. Дивергенция близких видов на стыках их ареалов. — В кн.: Проблемы эволюции. Новосибирск, 1968б, т. 1, с. 202—207.

Воронцов Н. Н. Синтетическая теория эволюции: ее источники, основные постулаты и нерешенные проблемы. — Журн. Всесоюз. хим. о-ва им. Д. И. Менделеева, 1980, т. 25, № 3, с. 295—314.

Воронцов Н. Н., Ляпунова Е. А. Генетика и проблемы трансберингийских связей голарктических млекопитающих. — В кн.: Берингия в кайнозое. М., 1976, с. 357—373.

Воронцов Н. Н., Мартынова Л. Я., Фомичева И. И. Электрофоретическое сравнение белков крови слепышовых фауны СССР (*Spalacinae, Rodentia*). — Зоол. журн., 1977, т. 56, вып. 8, с. 1207—1215.

Воронцов Н. Н., Фомичева И. И., Баранов О. К. Перспективы и границы применения электрофоретических и иммунологических методов в таксономии млекопитающих. — Зоол. журн., 1972, т. 51, вып. 12, с. 1864—1869.

Второв П. П. Проблемы изучения наземных экосистем и их животных компонентов. Фрунзе, 1971.

Второв П. П., Дроздов Н. Н. Биогеография. М., 1978.

Вульф Е. В. Историческая география растений. М.; Л., 1944.

Вяткин Ю. С., Мамзин А. С. Соотношение структурно-функционального и исторического подхода в изучении живых систем. — Вопр. философии, 1969, № 11, с. 46—56.

Габуния Л. К. К истории открытия закона необратимости эволюции. — В кн.: Тр. XIII Междунар. конгр. по истории науки. Секция IX. История биол. наук. М., 1974, с. 118—121.

Гайдуков Н. М. О филогенетической системе скрытосеменных в связи с серодиагностикой, компликациями и конвергенциями. — Зап. Белорус. ин-та сельск. и лесн. хоз-ва, 1925, вып. 8, с. 67—81.

Гайдуков Н. М. О конвергенции, компликациях и филогенетической системе дробянок и водорослей. — Рус. арх. протистол., 1926, т. 5, вып. 3—4, с. 269—298.

Гайсинович А. Е. Зарождение генетики. М., 1967.

Гайсинович А. Е. У истоков советской генетики. Борьба с ламаркизмом (1922—1927). — Генетика, 1968, т. 4, № 6, с. 158—175.

Галл Я. М. Борьба за существование как фактор эволюции (историко-критический анализ отечественных ботанических исследований). Л., 1976.

Галл Я. М. К дискуссии о законе Гаузе. — В кн.: Вопросы развития эволюционной теории в XX в. Л., 1979, с. 50—60.

Галл Я. М. О неопубликованной книге Г. Ф. Гаузе «Экология и некоторые проблемы происхождения видов». — В кн.: Проблемы новейшей истории эволюционного учения. Л., 1981, с. 38—45.

Галл Я. М., Колчинский Э. И. К. М. Завадский и развитие эволюционной теории. — Бюл. МОИП. Отд-ние биол., 1979, т. 84, вып. 2, с. 117—121.

Галл Я. М., Конашев М. Б. О формировании синтетической теории эволюции. Значение книги Ф. Добржанского «Генетика и происхождение видов». — В кн.: Вопросы развития эволюционной теории в XX в. Л., 1979, с. 74—84.

Галл Я. М., Рубцова З. М. Проблемы эволюционной теории на страницах журнала «Journal of the history of biology». — В кн.: История и теория эволюционного учения. Л., 1975, вып. 3, с. 205—222.

Гаррелс Р., Маккензи Ф. Эволюция осадочных пород. М., 1974.

Гартман Э. Истина и заблуждение в дарвинизме. Спб., 1909.

Гаузе Г. Г. Митохондриальная ДНК. М., 1977.

Гаузе Г. Ф. Математическая теория борьбы за существование и ее применение к популяциям дрожжевых клеток. — Бюл. МОИП. Отд-ние биол., 1934а, т. 43, вып. 1, с. 69—87.

Гаузе Г. Ф. О процессах уничтожения одного вида другим в популяциях инфузорий. — Зоол. журн., 1934б, т. 13, вып. 1, с. 18—26.

Гаузе Г. Ф. Проблемы естественного отбора. — Усп. соврем. биол., 1934в, т. 3, вып. 4, с. 480—490.

(Гаузе Г. Ф.) Gause G. F. The struggle for existence. Baltimore, 1934г.

Гаузе Г. Ф. Исследование над борьбой за существование в смешанных популяциях. — Зоол. журн., 1935, т. 14, вып. 2, с. 243—270.

Гаузе Г. Ф. Естественный отбор у животных. — Зоол. журн., 1939а, т. 18, вып. 4, с. 557—571.

Гаузе Г. Ф. Исследования по естественному отбору у простейших. I. Приспособление *Paramecium aurelia* к повышению солености среды. — Зоол. журн., 1939б, т. 18, вып. 4, с. 631—641.

Гаузе Г. Ф. Исследования по естественному отбору у простейших. IV. Наблюдения над стабилизирующим отбором в культурах солоноватоводных инфузорий рода Euplotes. — Зоол. журн., 1940а, т. 19, вып. 3, с. 363—378.

Гаузе Г. Ф. Роль приспособляемости в естественном отборе. — Журн. общ. биол., 1940б, т. 1, № 1, с. 105—120.

Гаузе Г. Ф. Проблема стабилизирующего отбора. — Журн. общ. биол., 1941а, т. 2, № 2, с. 193—209.

Гаузе Г. Ф. Экологическая приспособляемость. — Усп. соврем. биол., 1941б, т. 14, вып. 2, с. 227—242.

(Гаузе Г. Ф.) Gause G. F. The effect of natural selection in the acclimatization of Euplotes to different salineties of the medium. — J. Exp. Zool., 1941b, v. 87, N 1, p. 87—100.

(Гаузе Г. Ф.) Gause G. F. The relation of adaptability to adaptation. — Quart. Rev. Biol., 1942, v 17, p. 99—114.

Гаузе Г. Ф. Борьба за существование у микробов на службе лечения ран. — Усп. соврем. биол., 1943, т. 16, вып. 5, с. 530—552.

(Гаузе Г. Ф.) Gause G. F. Problems of evolution. — Trans. Connecticut Acad. Arts and Sci., 1947, v. 37, p. 17—68.

Гаузе Г. Ф., Алпатов В. В. Об обратной зависимости между врожденными и приобретенными свойствами организмов. — ДАН СССР, 1941, т. 30, № 3, с. 252—253.

Гаузе Г. Ф., Витт А. А. О периодических колебаниях численности популяции: Математическая теория релаксационного взаимодействия между хищниками и жертвами и ее применение к популяциям двух простейших. — Изв. АН СССР. Отд-ние мат. и естеств. наук, 1934, № 10, с. 1551—1559.

(Гаузе Г. Ф., Витт А. А.) Gause G. F., Witt A. A. Behaviour of mixed populations and problem of natural selection. — Amer. Natur., 1935, v. 69, N 724, p. 596—609.

Гаузе Г. Ф., Максимова Т. С., Ольховатова О. Л. Роль антибиотиков в экологии актиномицетов. — Антибиотики, 1979, № 2, с. 83—86.

Гаузе Г. Ф., Смарагдова Н. П. Потеря в весе и смертность у правозавитых и левозавитых особей улитки *Fruticicola lantzi*. — Зоол. журн., 1939, т. 18, вып. 2, с. 154—160.

(Гаузе Г. Ф., Смарагдова Н. П., Алпатов В. В.) Gause G. F., Smaragdowa N. P.,

Alpatov W. W. Geografic variation in *Paramecium* and the role of stabilizing selection in the origin of geographic differences. — Amer. Natur., 1942, v. 76. N 762, p. 63—74.

(Гаузе Г. Ф., Смарагдова Н. П., Витт А. А.) Gause G. F., Smaragdova N. P., Witt A. A. Further studies of interection between predators and prey. — J. Anim. Ecol., 1936. v. 5, N 1, p. 1—18.

Гвоздев В. А. Организация геномов у эукаритов. — Молек. биол., 1978, т. 12, вып. 5, с. 5—35.

Геккель Э. Мировые загадки. М., 1906.

Геккель Э. Чудеса жизни. Спб., 1908.

Гексли Дж. Теории полового отбора в свете новейших данных. — Усп. соврем. биол., 1940, т. 13, № 2, с. 306—326.

Генкель А. Г. О хелотизме у лишайников. — Изв. Биол. НИИ и Биол. станции при Перм. ун-те, 1923, т. 1, вып. 3—4, с. 60—64.

Генкель А. Г. Симбиоз и симбиогенез. — Человек и природа, 1924, № 7—8, с. 558—564.

Генкель П. А. О лишайниковом симбиозе. — Бюл. МОИП. Отд-ние биол., 1938, т. 47, вып. 1, с. 13—19.

Генкель П. А. Новые наблюдения по тройной природе лишайникового симбиоза. — Бюл. МОИП. Отд-ние биол., 1946, т. 51, вып. 6, с. 51—58.

Генкель П. А. Рец. на кн.: *Бреславец Л. П., Исаченко Б. Л., Комарницкий Н. А., Липшиц С. Ю., Максимов Н. А.* Очерки по истории русской ботаники. М., 1947. — Тр. Ин-та истории естествознания и техники. М.; Л., 1949, т. 3, с. 419—425.

Генкель П. А. Предисловие. — В кн.: *А. Фрей-Висслинг.* Сравнительная органеллография цитоплазмы. М., 1976, с. 5—6.

Генкель П. А., Плотникова Т. Т. Азотфиксирующие бактерии в лишайниках. — Изв. АН СССР. Сер. биол., 1973, т. 6, с. 807—813.

Генкель П. А., Южакова Л. А. Азотфиксирующие бактерии в лишайниках. — Изв. Биол. НИИ и Биол. станции при Перм. ун-те, 1936, т. 10, вып. 9—10, с. 315—328.

Георгиев Г. П., Гвоздев В. А. Мобильные диспергированные гены эукариот. — Вестн. АН СССР, 1980, № 8, с. 19—27.

Георгиевский А. Б. Проблема преадаптации. Л., 1974.

Георгиевский А. Б. Направленность эволюции к предельным состояниям адаптации. — В кн.: Folia Baerianna. Таллин, 1978, вып. 3, с. 144—148.

Георгиевский А. Б. Основные этапы и направления исследований эволюции адаптаций. — В кн.: Историко-биологические исследования. М., 1980, вып. 8, с. 81—107.

Гептнер В. Г. Столетие дарвинизма и книга Э. Майра. — В кн.: *Э. Майр.* Зоологический вид и эволюция. М., 1968а, с. 5—13.

Гептнер В. Г. Некоторые теоретические стороны вопроса о подвиде, подвидовых признаках и границах подвидовых ареалов на примере географической изменчивости двух палеарктических видов млекопитающих. — В кн.: Сб. тр. Зоол. музея МГУ. М., 1968б, т. 10, с. 3—36.

Гептнер М. А., Демидова З. А. Зависимость между дозами рентгеновых лучей и мутациями отдельных генов у *Drosophila melanogaster*. — Биол. журн., 1936, т. 5, вып. 4, с. 541—550.

Герасимов И. П. Палеографическое значение учения В. Р. Вильямса о едином почвообразовательном процессе. — Пробл. физ. геогр., 1951, № 17, с. 7—15.

Герасимова Е. Н. Гаплоидное растение *Crepis tectorum* L., полученное экспериментально. — Биол. журн., 1936, т. 5, вып. 1, с. 5—13.

Герасимова Е. Н. Межвидовые транслокации у *Crepis*. — Тр. Ин-та генетики АН СССР, 1937, № 11, с. 143—178.

Герасимова Е. Н. Изменение хромосом как фактор дивергенции. I. Новые, экспериментально полученные формы. — ДАН СССР, 1939, т. 25, № 2, с. 150—156.

Герасимова Е. Н. Внутривидовые структурные различия хромосом у *Crepis tectorum* L. — В кн.: Рефераты научно-исследовательских работ учреждений АН СССР за 1940 г. Отд-ние биол. наук. М.; Л., 1940, с. 142—143.

Гербильский Н. Л. Биологические группы куринского осетра (*Asipenser güldenstädti persicus* Borodin) и основания для их заводского воспроизводства. — ДАН СССР, 1950, т. 71, № 4, с. 785—788.

Гербильский Н. Л. Сравнительное исследование проявлений внутривидовой биологической разнокачественности у осетровых в связи с особенностями гидрографии южных рек. — В кн.: Вопросы экологии. Киев, 1957, т. 1, с. 25—32.

Гербильский Н. Л. Функциональные основы адаптивной радиации в пределах вида и популяции. — В кн.: Проблемы внутривидовых отношений организмов. Томск, 1962, с. 180—182.

(Гершензон С. М.) Gershenson S. M. Mutant genes in a wild population of *Drosophila obscura*. — Amer. Natur., 1934, v. 68, p. 569—580.

Гершензон С. М. Вызывание направленных мутаций у *Drosophila melanogaster*. — ДАН СССР, 1939, т. 25, № 2, с. 224—227.

Гершензон С. М. Характер мутаций, вызываемых у дрозофилы патриевой солью тимонуклеиновой кислоты. — ДАН СССР, 1940, т. 26, № 4, с. 609—611.

Гершензон С. М. «Мобилизационный резерв» внутривидовой изменчивости. — Журн. общ. биол., 1941а, т. 2, № 1, с. 85—107.

Гершензон С. М. Экспериментальное исследование естественного отбора в мутантной популяции *Drosophila virilis*. — Журн. общ. биол., 1941б, т. 2, № 3, с. 395—415.

Гершензон С. М. Нові дані про генетику природних популяцій *Drosophila fasciata*. — В кн.: Збірник праць з генетики інституту зоології АН УРСР. Київ, 1941в, № 4—5, с. 3—39.

(Гершензон С. М.) Gershenson S. M. Evolutionary studies on the distribution and dynamics of melanism in the hamster (*Cricetus cricetus* L.). — Genetics, 1945, v. 30. N 3, p. 207—251.

Гершензон С. М. Роль естественного отбора в распространении и динамике меланизма у хомяков (*Cricetus cricetus* L.) — Журн. общ. биол., 1946, т. 7, № 2, с. 97—130.

Гершензон С. М. Генетический полиморфизм в популяциях животных и его эволюционное значение. — Журн. общ. биол., 1974, т. 35, № 5, с. 678—684.

Гершензон С. М., Захарченко Н. Л., Скарбан М. К. Судьба мутантных особей в природной популяции *Drosophila fasciata*. — ДАН СССР, 1940, т. 28, № 6, с. 531—533.

Гершензон С. М., Зильберман Р. А., Лавочкина О. Л., Ситько П. О., Таркавский Н. Д. Вызывание мутаций у дрозофилы тимонуклеиновой кислотой. — Журн. общ. биол., 1948, т. 9, № 2, с. 69—88.

Гиляров А. М. Индекс разнообразия и экологическая сукцессия. — Журн. общ. биол., 1969, т. 30, № 6, с. 652—657.

Гиляров А. М. Эволюция на уровне экосистем. — Журн. общ. биол., 1973, т. 34, № 1, с. 13—20.

Гиляров А. М. Современное состояние концепции экологической ниши. — Усп. соврем. биол., 1978, т. 85, вып. 3, с. 431—446.

Гиляров М. С. О причинах дивергентной эволюции обитающих в почве личинок щелкунов (*Elateridae* Col.). — ДАН СССР, 1942, т. 36, № 8, с. 268—270.

Гиляров М. С. Основные особенности вредных насекомых, приспосабливающихся к полевым севооборотам. — ДАН СССР, 1945, т. 47, № 3, с. 217—220.

Гиляров М. С. Особенности почвы как среды обитания и ее значение в эволюции насекомых. М.; Л., 1949.

Гиляров М. С. Вид, популяция и биоценоз. — Зоол. журн., 1954, т. 33, вып. 4, с. 769—777.

Гиляров М. С. Закономерности формирования комплексов вредных насекомых при освоении целинных земель. — Журн. общ. биол., 1955, т. 16, № 6, с. 444—457.

Гиляров М. С. Проблемы современной экологии и теория естественного отбора. — Усп. соврем. биол., 1959, т. 48, вып. 3, с. 267—278.

Гиляров М. С. Закономерности приспособлений членистоногих к жизни на суше. М., 1970а.

Гиляров М. С. Закономерности и направления филогенеза. — Журн. общ. биол., 1970б, т. 30, № 2, с. 179—188.

Гиляров М. С. Обратные связи и направление эволюционного процесса. — Вестн. АН СССР, 1976, № 8, с. 68—76.

Гиляров М. С. Биогеоценология и теория естественного отбора: К столетию со дня рождения В. Н. Сукачева. — Журн. общ. биол., 1980, т. 41, № 3, с. 325—331.

Гинатулин А. А. Внутривидовая изменчивость молекулярной организации генома сусликов. — В кн.: Всесоюз. симпозиум макромолекулы клетки. Структура, функции, взаимодействия. М., 1979, с. 83.

Гинецинская Т. А. Трематоды. Их жизненные циклы, биология и эволюция. Л., 1968.

Глаголев Н. Происхождение жизни. СПб., 1899.

Глазовская М. А. Почвы мира. М., 1972—1973, т. 1—2.

Глембоцкий Я. Л. Сравнительная скорость прямого и обратного мутирования в локусах yellow, achaete, scute у *Drosophila melanogaster*. — Биол. журн., 1936, т. 5, вып. 4, с. 813—832.

Глотов В. В. Амфидиплоидная плодовитая форма *Mentha piperita*, полученная после обработки колхицином. — ДАН СССР, 1940, т. 28, № 5, с. 449—452.

Глотов Н. В. Очерк развития отечественной популяционной генетики. — В кн.: Исследования по генетике. Л., 1981, № 9, с. 85—105.

Глотов Н. В., Семериков Л. Ф., Казанцев В. С., Шутилов В. А. Популяционная структура *Quercus robur (Fagaceae)* на Кавказе. — Бот. журн., 1981, т. 66, № 10, с. 1407—1418.

Голдовский А. М. Изменение биосинтеза жира в организмах в ходе эволюции. — Усп. соврем. биол., 1960, т. 50, вып. 2, с. 136—151.

Голдовский А. М. Закономерности биохимических изменений организмов при их морфологическом усложнении в ходе эволюции. — В кн.: Проблемы прогрессивного развития в живой природе и технике. Л., 1969, с. 58—60.

Голенкин М. И. Победители в борьбе за существование. М., 1927.

Голлербах М. М. Некоторые дополнения к анатомии подводного лишайника *Collema ramenskii* Elenk. — Изв. ГБС РСФСР, 1928, т. 27, вып. 3, с. 306—313.

Голлербах М. М. К морфологии и биологии *Leptogium issatschenkoi* Elenk. в естественных условиях обитания. — Изв. ГБС СССР, 1930, т. 29, вып. 3—4, с. 300—324.

Голлербах М. М., Седова Т. В. Симбиоз у водорослей. — Бот. журн., 1974, т. 59, № 9, с. 1359—1374.

Голубовский М. Д. Распределение и аллелизм аутосомных леталей в двух очагах размножения *Drosophila melanogaster* популяции г. Умани. — Генетика, 1966, т. 2, № 11, с. 89—99.

Голубовский М. Д., Иванов Ю. Н., Захаров И. К., Берг Р. Л. Исследование синхронных и параллельных изменений генофондов в природных популяциях плодовых мух *Drosophila melanogaster*. — Генетика, 1974, т. 10, № 4, с. 72—83.

(Голубовский М. Д., Иванов Ю. Н., Грин М. М.) Golubovsky M. D., Ivanov Y. N., Green M. M. Genetic instability *Drosophila melanogaster*: putative multiple inversion mutants at the single bristle lows. — Proc. Nat. Acad. Sci. USA, 1977, v. 74, p. 2973—2975.

Гольдат С. Ю. Закономерности прямого и обратного мутирования в локусах yellow, achaete, scute. — Биол. журн., 1936, т. 5, вып. 4, с. 803—812.

Гольцман М. Е. Социальное доминирование и поведенческие роли у большой песчанки. — В кн.: Групповое поведение животных. М., 1977, с. 70—74.

Горощенко Ю. Л. Кариотипы аргазовых клещей фауны СССР в связи с их систематикой. — Цитология, 1962, т. 4, № 2, с. 137—149.

Градескул Н. А. Происхождение и развитие общественной жизни. М., 1925, т. 1.

Грамм М. Н. Отпечатки аддуктора триасовых цитереллид (*Ostracoda*) Приморья и некоторые вопросы теории филэмбриогенеза. — Палеонтол. журн., 1970, № 1, с. 88—103.

Грамм М. Н. Неотения и направленность эволюции отпечатка аддуктора остракод. — В кн.: Матер. эволюционного семинара. Владивосток, 1973, с. 31—41.

Грамм М. Н. О двух тенденциях в развитии отпечатка аддуктора остракод. — В кн.: Палеозоологический сборник: Матер. по эволюционной морфологии ископаемых беспозвоночных. Владивосток, 1976, с. 79—94.

Грант В. Эволюция организмов. М., 1980.

Грацианский В. И. Влияние Х-лучей на различные стадии личиночного развития *Drosophila melanogaster* и частота фенокопий. — ДАН СССР, 1939, т. 25, № 3, с. 228—232.

Гремяцкий М. А. Проблемы антропогенеза. — Антропол. журн., 1934, № 3, с. 33—42.

Гремяцкий М. А. Проблема промежуточных и переходных форм от неандертальского человека к современному. — Учен. зап. МГУ, 1948, вып. 115, с. 33—77.

Григорьев Г. П. Палеолит Африки. — В кн.: Возникновение человеческого общества. Палеолит Африки. Л., 1977, с. 45—209.

Громов И. М. Ископаемые четвертичные грызуны северной части Нижнего Дона и прилегающего участка Волго-Донского раздела. — Тр. Зоол. ин-та АН СССР, 1957, т. 22, с. 246—318.

Гроссгейм А. А. Введение в геоботаническое обследование зимних пастбищ Азербайджана. Баку, 1929.

Гроссгейм А. А. К вопросу о графическом изображении системы цветковых растений. — Сов. ботаника, 1945, т. 13, с. 3—27.

Гроссгейм А. А. Растительный покров Кавказа. М., 1948.

Гроссет Г. Э. Распространение рас *Cornus sanguinea* s. l. и история широколиственных лесов европейской части СССР. — Бюл. МОИП. Отд-ние биол., 1958, т. 63, вып. 4, с. 77—86.

Грушвицкий И. В. Роль недоразвития зародыша в эволюции цветковых растений. Л., 1961.

Гуотми А., Каннингем Р. Действие кристаллической грани в катализе. — В кн.: Катализ. М., 1960, с. 74—117.

Гурьев Д. В. Становление общественного производства. М., 1973.

Гусев М. В., Гохлернер Г. Б. Свободный кислород и эволюция клетки. М., 1980.

Густафсон А. Индуцированный мутагенез у сельскохозяйственных культур: Исторический очерк. — В кн.: Проблемы экспериментальной биологии. М., 1977, с. 64—85.

Давиденков С. Н. Эволюционно-генетические проблемы невропатологии. Л., 1947.

Давиташвили Л. Ш. Дарвинизм и проблема вымирания. — Усп. соврем. биол., 1939, т. 11, вып. 2, с. 267—287.

Давиташвили Л. Ш. Развитие идей и методов в палеонтологии после Дарвина. М., 1940.

Давиташвили Л. Ш. История эволюционной палеонтологии от Дарвина до наших дней. М., 1948.

Давиташвили Л. Ш. Очерки по истории учения об эволюционном прогрессе. М., 1956.

Давиташвили Л. Ш. Вопросы дарвинизма в палеонтологии. — В кн.: Основы палеонтологии. М., 1959, с. 44—75.

Давиташвили Л. Ш. Теория полового отбора. М., 1961.

Давиташвили Л. Ш. Причины вымирания организмов. М., 1969.

Давиташвили Л. Ш. Эволюция условий накопления горючих ископаемых в связи с историей органического мира. М., 1971.

Давиташвили Л. Ш. Эволюционное учение. Тбилиси, 1977—1978, ч. 1—2.

Данилевский А. С. Сезонные ритмы и внутривидовая географическая дифференциация у насекомых. — Вестн. ЛГУ, сер. биол., 1957, № 21, с. 93—105.

Данилевский А. С. Фотопериодизм и сезонное развитие насекомых. Л., 1961.

Данилевский А. Я. Основное вещество протоплазмы и его видоизменения жизнью: Речь, читанная на общем собрании XI Междунар. медицинского конгресса в Риме. СПб., 1894.

Данилевский Н. Я. Дарвинизм: Критическое исследование. СПб., 1885, т. 1, ч. 1 и 2.

Данилов А. Н. Симбиоз как фактор эволюции. — Изв. ГБС РСФСР, 1921, т. 20, вып. 2, с. 122—136.

Данилов А. Н. Nostoc в симбиозе. — Рус. арх. протистол., 1927, т. 6, вып. 1—4, с. 83—92.

Данилов А. Н. Введение в синтез лишайника *Leptogium issatschenkoi* Elenk. — Изв. ГБС СССР, 1929, т. 28, вып. 3—4, с. 225—264.

Данилов А. Н. Лишайниковый симбиоз. — Природа, 1933, № 11, с. 34—44.

Данилова Е. И. Эволюция руки в связи с вопросами антропогенеза. Киев, 1965.

Дарвин Ч. Происхождение видов. — Собр. соч. М.; Л., 1939, т. 3.

Дарвин Ч. Изменение животных и растений в домашнем состоянии. М.; Л., 1941.

Дарвин Ч. Избранные письма. М., 1950.

Дарвин Ч. Собр. соч. М.; Л., 1951, т. 4.

Дарвин Ч. Собр. соч. М.; Л., 1953, т. 5.

Даревский И. С. Скальные ящерицы Кавказа. Л., 1967.

Даревский И. С. Гибридизация и партеногенез как факторы видообразования у пресмыкающихся. — Тр. Зоол. ин-та АН СССР, 1974, т. 53, с. 335—348.

Даревский И. С., Куликова В. Н. Естественная триплоидия в полиморфной группе кавказских скальных ящериц (*Lacerta saxicola* Eversmann) как следствие гибридизации между двуполыми и партеногенетическими формами этого вида. — ДАН СССР, 1964, т. 158, № 1, с. 202—205.

Делаж И., Гольдсмит М. Теории эволюции. Пг., 1916.

Делоне Л. Н. Сравнительно-кариологическое исследование нескольких видов *Muscari* Mill. — Зап. Киев. о-ва естествоиспыт., 1915, № 25, с. 33—61.

Делоне Л. Н. Сравнительно-кариологическое исследование видов *Muscari* Mill. и *Bellevalia* Lapeyr. — Вестн. Тифлис. бот. сада, 1922, т. 2, вып. 1, с. 1—32.

Делоне Л. Н. Хромосомная теория наследственности и хромосомы у некоторых лилейных. — Вестн. Тифлис. бот. сада, 1926, т. 2, вып. 2, с. 1—32.

Делоне Л. Н. Рентгено-мутации у пшеницы. — Тр. Лаб. генетики АН СССР, 1932, № 9, с. 173—180.

Дементьев Г. П. К вопросу о правиле Бергмана. — Бюл. МОИП. Отд-ние биол., 1935, т. 44, вып. 7—8, с. 338—340.

Дементьев Г. П. К вопросу о границах основных систематических категорий. — Зоол. журн., 1936, т. 15, вып. 1, с. 82—95.

Дементьев Г. П. Концепция целостности организма и некоторые задачи систематики. — Зоол. журн., 1946, т. 25, вып. 6, с. 481—494.

Дементьев Г. П. Исследования по окраске позвоночных животных. — Тр. Центр. бюро кольцевания, 1948а, вып. 7, с. 7—31.

Дементьев Г. П. Исследования по окраске позвоночных животных. III. Правило климатических вариаций окраски птиц и млекопитающих. — Зоол. журн., 1948б, т. 27, вып. 1, с. 47—52.

Дементьев Г. П. Замечания о виде и некоторых сторонах видообразования у птиц. — Зоол. журн., 1954, т. 33, вып. 4, с. 525—537.

Дементьев Г. П., Ильичев В. Д., Курочкин Е. Н. Функциональный анализ некоторых явлений полиморфизма у птиц и начальные этапы формообразования. — В кн.: Тр. Всесоюз. совещ. по внутривидовой изменчивости наземных позвоночных и микроэволюции. Свердловск, 1965, с. 141—155.

Дементьев Г. П., Ларионов В. Ф. Исследования по окраске позвоночных животных. I. О возникновении географических вариаций окраски. — Зоол. журн., 1944, т. 23, вып. 5, с. 189—197.

Денисова М. Н. Изменчивость суточного режима пения птиц в связи с направлением их географического распространения. — В кн.: Орнитология в СССР. Ашхабад, 1969, вып. 2, с. 190—192.

Денисова М. Н., Артамонова З. В. Особенности роста воробьиных птиц в Заполярье в связи с расселением видов. — Зоол. журн., 1971, т. 50, вып. 5, с. 741—750.

Депере Ш. Превращения животного мира. Пг., 1921.

Добржанский Ф. Г. О географической и индивидуальной изменчивости *Adalia bipunctata* L. и *Adalia decempunctata* L. — Рус. энтомол. обозр., 1924, т. 18, № 4, с. 201—212.

Добржанский Ф. Г. К вопросу о наследовании приобретенных признаков. — В кн.: Преформизм или эпигенезис. Вологда, 1926, с. 1—24.

Добринский Л. Н., Большаков В. Н., Данилов Н. Н. С. С. Шварц и современная экология. — Бюл. МОИП. Отд-ние биол., 1977, т. 82, вып. 6, с. 118—127.

Догель В. А. Ход развития видов и семейств *Ophryoscolecidae*. — Рус. архив протистол., 1923, т. 2, с. 89—104.

(Догель В. А.) Dogiel V. A. Polymerisation als ein Prinzip der progressiven Entwicklung bei Protozoen. — Biol. Zbl., 1929, Bd 49, S. 451—469.

Догель В. А. Олигомеризация гомологичных органов как один из процессов эволюции животных организмов. — Архив анатомии, гистол. и эмбриол., 1936, т. 15, № 3, с. 101—114.

Догель В. А. Сравнительная анатомия беспозвоночных. Л., 1938, т. 1; 1940, т. 2.

Догель В. А. Курс общей паразитологии. Л., 1947а.

Догель В. А. Явления полимеризации и олигомеризации гомологичных органов в животном царстве и их эволюционное значение. — Изв. АН СССР. Сер. биол., 1947б, № 4, с. 471—486.

Догель В. А. Явление «сопряженных видов» у паразитов и эволюционное значение этого явления. — Изв. АН КазССР, сер. паразитол., 1949, т. 74, вып. 7, с. 3—15.

Догель В. А. Общая протистология. М., 1951.

Догель В. А. Процесс олигомеризации и полимеризации числа органов во время эволюции животных. — Учен. зап. ЛГУ, 1952, № 141, сер. биол. наук, вып. 28, с. 3—44.

Догель В. А. Олигомеризация гомологичных органов как один из главных путей эволюции животных. Л., 1954.

Догель В. А., Полянский Ю. И., Хейсин Е. М. Общая протозоология. Л.; М., 1962.

Докучаев В. В. Русский чернозем. СПб., 1883.

Дорошенко А. В., Разумов В. И. Фотопериодизм некоторых культурных форм в связи с их географическим распространением. — Тр. по прикл. ботан., генет. и селекции, 1929, т. 22, № 1, с. 219—276.

Дубинин В. Б. Понятие вида у паразитических животных в связи с построением естественной системы. — Тр. пробл. и тематич. совещ. ЗИН АН СССР. Л., 1954, вып. 4, с. 163—185.

Дубинин Н. П. Генетика и неоламаркизм. — Естествознание и марксизм, 1929, № 4, с. 75—89.

Дубинин Н. П. Генетико-автоматические процессы и их значение для механизма органической эволюции. — Журн. экспер. биол., 1931, т. 7, вып. 5—6, с. 463—479.

Дубинин Н. П. О некоторых основных проблемах генетики. — Биол. журн., 1932, т. 1, вып. 2, с. 112—146.

Дубинин Н. П. Экспериментальное уменьшение числа пар хромосом у *Drosophila melanogaster*. — Биол. журн., 1934, т. 3, вып. 4, с. 719—736.

Дубинин Н. П. Экспериментальное изменение числа пар хромосом у *Drosophila melanogaster*. — Биол. журн., 1935, т. 4, вып. 5, с. 833—850.

Дубинин Н. П. Новый тип эффекта положения генов. — Биол. журн., 1936, т. 5, вып. 5, с. 850—874.

Дубинин Н. П. Выступление на Совещании по генетике и селекции в 1939 г. — Под знаменем марксизма, 1939, № 11, с. 181—199.

Дубинин Н. П. Дарвинизм и генетика популяций. — Усп. соврем. биол., 1940а, т. 13, вып. 2, с. 276—305.

Дубинин Н. П. Генетика и «Происхождение видов» Чарлза Дарвина. — Журн. общ. биол., 1940б, т. 1, № 1, с. 37—74.

Дубинин Н. П. Об эволюции мутабильности и ее источниках в природных популяциях. — Усп. соврем. биол., 1947, т. 23, вып. 3, с. 431—444.

Дубинин Н. П. Экспериментальное исследование интеграции наследственных систем в процессах эволюции популяций. — Журн. общ. биол., 1948, т. 9, № 1, с. 202—244.

Дубинин Н. П. Эволюция популяций и радиация. М., 1966.
Дубинин Н. П. Генетика и будущее человечества. М., 1971.
Дубинин Н. П. Вечное движение. М., 1975. (1-е изд. — 1973).
Дубинин Н. П. Проблема гена в свете молекулярной организации эукариотов и прокариотов. — Усп. соврем. биол., 1979, т. 87, вып. 3, с. 331—344.
Дубинин Н. П., Гептнер М. А., Бессмертная С. Я. и др. Экспериментальный анализ экогенотипов *Drosophila melanogaster*. Ч. 1. — Биол. журн., 1934а, т. 3, вып. 1, с. 166—206.
Дубинин Н. П., Гептнер М. А., Демидова З. А., Дьячкова Л. И. Генетическая структура популяций и ее динамика в диких населениях *Drosophila melanogaster*. — Биол. журн., 1936, т. 5, вып. 6, с. 939—976.
Дубинин Н. П., Гептнер М. А., Никоро З. С. и др. Экспериментальный анализ экогенотипов *Drosophila melanogaster*. Ч. 2. — Биол. журн., 1934б, т. 3, вып. 1, с. 207—216.
Дубинин Н. П., Глембоцкий Я. Л. Генетика популяций и селекция. М., 1967.
Дубинин Н. П., Ромашов Д. Д. Генетическое строение вида и его эволюция. — Биол. журн., 1932, т. 1, вып. 5—6, с. 52—95.
Дубинин Н. П., Ромашов Д. Д., Гептнер М. А. Демидова З. А. Аберративный полиморфизм у *Drosophila fasciata* Meig (syn. — *melanogaster* Meig.) — Биол. журн., 1937, т. 6, вып. 2, с. 311—354.
Дубинин Н. П., Соколов Н. Н. Хромосомные мутации и система вида. — Журн. общ. биол., 1940, т. 1, № 4, с. 543—564.
Дубинин Н. П., Соколов Н. Н., Тиняков Г. Г. Внутривидовая хромосомная изменчивость. — Биол. журн., 1937, т. 6, вып. 5—6, с. 1007—1054.
(Дубинин Н. П., Тиняков Г. Г.) Dubinin N. P., Tiniakov G. G. Seasonal cycle and the concentration of inversions in populations of *Drosophila funebris*. — Amer. Natur., 1945, v. 79, p. 570—572.
(Дубинин Н. П., Тиняков Г. Г.) Dubinin N. P., Tiniakov G. G. Inversions gradients and natural selection in ecological races of *Drosophila funebris*. — Genetics, 1946a, v. 31, p. 537—545.
Дубинин Н. П., Тиняков Г. Г. Структурная изменчивость хромосом в популяциях города и сельской местности. — ДАН СССР, 1946б, т. 51, № 2, с. 151—154.
Дубинин Н. П., Тиняков Г. Г. Естественный отбор в экспериментах с популяционными инверсиями. — ДАН СССР, 1946в, т. 51, № 9, с. 715—718.
Дубинин Н. П., Тиняков Г. Г. Сезонный цикл и концентрация инверсий в популяциях. — ДАН СССР, 1946г, т. 52, № 1, с. 77—79.
Дубинин Н. П., Тиняков Г. Г. Миграция и естественный отбор в опыте с природными популяциями. — ДАН СССР, 1947, т. 55, № 6, с. 541—544.
Дубинин Н. П., Хвостова В. В. Механизм образования сложных хромосомных реорганизаций. — Биол. журн., 1935, т. 4, вып. 6, с. 935—976.
Дубинин Н. П., Хвостова В. В., Мансурова В. В. Хромосомные аберрации, летальные мутации и доза Х-лучей. — ДАН СССР, 1941, т. 31, № 4, с. 386—388.
Дубинин Н. П., Щербаков В. К., Сурков В. В. Антимутагенный и мутагенный эффект аминокислот, обладающих противолучевым действием. — ДАН СССР, 1964, т. 159, № 4, с. 913—914.
Дубовский Н. В. К вопросу о сравнительной мутабильности у *Drosophila melanogaster* линий различного происхождения. — ДАН СССР, 1935, т. 4, № 1—2, с. 89—91.
Дубовский Н. В. Значение естественного отбора в создании локальных форм и дальнейшей дивергенции у *Ostracoda*. — Журн. общ. биол., 1941, т. 2, № 2, с. 169—192.
Дусеева Н. Д. О распределении высокой мутабильности в популяциях *Drosophila melanogaster*. — ДАН СССР, 1948, т. 59, № 1, с. 151—153.
Дучинский Ф. Ф. Является ли дарвинизм тихогенезом? — Под знаменем марксизма, 1925, № 8—9, с. 116—125.
Дучинский Ф. Ф. Эволюционное учение. Л., 1928.
Дысса Ф. М., Нестеренко П. Г., Стовас М. В., Широков А. З. К вопросу о причинах вымирания больших групп организмов. — ДАН СССР, 1960, т. 131, № 1, с. 183—185.
Дювиньо П. Ноосфера и будущее растительности земного шара. — В кн.: Отчет XII Междунар. бот. конгресса. Л., 1979, с. 76—96.
Евреинова Т. Н. Концентрирование веществ и действие ферментов в коацерватах. М., 1966.
Ежиков И. И. Метаморфоз насекомых. М., 1929.
Ежиков И. И. Метаморфоз, скрытое и прямое развитие. — Усп. соврем. биол., 1936, т. 5, вып. 3, с. 479—490.
Ежиков И. И. Соотношение онтогенеза и филогенеза. — Усп. соврем. биол., 1939а, т. 11, вып. 2, с. 215—239.
Ежиков И. И. О типах развития многоклеточных из яйца. — В кн.: Памяти акад. А. Н. Северцова. М.; Л., 1939б, с. 261—279.

Еленкин А. А. Отношение лишайникового симбиоза к эволюции организмов. — Тр. С.-Петерб. о-ва естествоиспыт., 1907, т. 38, вып. 1, № 4, с. 160—175.

Еленкин А. А. Закон подвижного равновесия в сожительствах и сообществах растений. — Изв. ГБС РСФСР, 1921, т. 20, вып. 2, с. 75—121.

Еленкин А. А. О взаимоотношениях генеалогической и комбинативной систем на основе классификации лишайников. — Журн. Рус. бот. о-ва, 1930, т. 14, № 3, с. 233—254.

Еленкин А. А. Синезеленые водоросли СССР. Общая часть. М.; Л., 1936.

Еленкин А. А. Реф. кн.: *Л. Гейтлер.* Очерки к познанию лишайникового симбиоза. I—V. — Сов. ботаника, 1935, № 6, с. 134—139.

Еленкин А. А. Понятия «лишайник» и «лишайниковый симбиоз». — В кн.: Новости систематики низших растений. Л., 1975, т. 12, с. 3—81.

Емельянов С. В. Современное состояние и задачи проблемы эволюции темпов индивидуального развития животных. — В кн.: Темп индивидуального развития животных и его изменения в ходе эволюции. М., 1968, с. 9—21.

Енкен В. Б. К познанию эколого-географических типов сои. — Тр. по прикл. ботан., генет. и селекции, сер. 9, 1932, № 1, с. 47—69.

Енкен В. Б. Роль сорта в экспериментальном мутагенезе. — Генетика, 1965, т. 5, № 2, с. 124—135.

Ефимов Ю. И. Эпиморфоз как специфическая форма ароморфной эволюции. — Вестн. ЛГУ, сер. эконом., филос., права, 1967, вып. 1, № 5, с. 66—74.

Ефимов Ю. И. Специфичность закономерностей антропосоциогенеза. — Вопр. философии, 1969, № 7, с. 120—131.

Ефимов Ю. И. Эпиморфоз и неограниченный прогресс. — В кн.: Закономерности прогрессивной эволюции. Л., 1972, с. 105—118.

Ефимов Ю. И., Стрельченко В. И. Об основных этапах эволюционно-биологических исследований проблемы антропогенеза в СССР. — В кн.: Вопросы развития эволюционной теории в XX в. Л., 1979, с. 114—123.

Жданов Ю. А. Гомология и олигомерия в биохимии. — Вестн. ЛГУ, сер. биол., 1956, № 3, вып. 1, с. 63—70.

Жебрак А. Р. Новый вид пшеницы. М., 1939.

Жебрак А. Р. Экспериментальное получение амфидиплоидов у стерильных гибридов пшениц. — Тр. ТСХА, 1940, т. 4, вып. 1, с. 161—173.

Жебрак А. Р. Синтез новых видов пшениц. — Тр. ТСХА, 1944, т. 6, с. 1—54.

Жебрак А. Р. Роль полиплоидии в селекции и эволюции пшеницы. — Сов. агрономия, 1946, т. 1, с. 59—68.

Жеребина З. И. Опыт ботанико-агрономического изучения костра безостого (*Bromus inermis* Leyss.). — Тр. по прикл. ботан., генет. и селекции, 1931, т. 25, № 2, с. 201—351.

Жерихин В. В. Развитие и смена меловых и кайнозойских фаунистических комплексов. М., 1978.

Жерихин В. В. Использование палеонтологических данных в экологическом прогнозировании. — В кн.: Экологическое прогнозирование. М., 1979, с. 113—132.

Жинкин Л. Н. Особенности дробления яйцеклеток у низших беспозвоночных. — Природа, 1951, № 2, с. 70—73.

Жирмунский А. В. Теплоустойчивость клеток и распределение донных животных в верхних зонах моря: Доклад о работах, представленных к защите на соискание учен. степ. д-ра биол. наук. Л., 1971.

Житков Б. М. О половом подборе и явлениях полового диморфизма у птиц. — Журн. М-ва нар. просвещ. Нов. сер., 1910, с. 96—154.

Жуковский П. М. Дарвинизм в кривом зеркале. — Селекция и семеноводство, 1946, № 1—2, с. 71—79.

Жуковский П. М. Спонтанная и экспериментальная интрогрессия у растений, ее значение в эволюции и для селекции. — Бот. журн., 1970, т. 55, № 3, с. 364—368.

Жуковский П. М. Эволюционные аспекты полиплоидии растений. — Природа, 1971, № 6, с. 29—33.

Завадовский Б. М. Дарвинизм и марксизм. М.; Л., 1926.

Завадовский Б. М. Происхождение жизни на земле. М., 1934.

Завадовский М. М. Динамика развития организма. М., 1931.

Завадовский М. М. Выступление на Совещании по генетике и селекции в 1939 г. — Под знаменем марксизма, 1939, № 11, с. 88—89.

Завадский К. М. Влияние густоты насаждений на изменение численности и рост кок-сагыза. Канд. дис. Л., 1947.

Завадский К. М. О прогрессивном значении взглядов В. Л. Комарова на реальность вида. — Вестн. ЛГУ, сер. биол., геогр., геол., 1952, № 4, с. 3—25.

Завадский К. М. О причинах выпада растений в гнездовых посевах различной плотности в зависимости от размеров гнезд и условий минерального питания. — Бот. журн., 1954а, т. 39, № 4, с. 515—544.

Завадский К. М. О некоторых вопросах теории вида и видообразования. — Вестн. ЛГУ, сер. биол., геогр., геол., 1954б, № 10, с. 3—15.

Завадский К. М. К вопросу о дифференциации вида у высших растений. — Вестн. ЛГУ, сер. биол., 1957, № 21, вып. 4, с. 18—44.

Завадский К. М. Перенаселение и его роль в эволюции. — Бот. журн., 1957, т. 42, № 3, с. 426—449.

Завадский К. М. К пониманию прогресса в органической природе. — В кн.: Проблемы развития в природе и обществе. Л., 1958, с. 79—120.

Завадский К. М. Учение о виде. Л., 1961.

Завадский К. М. Основные формы организации жизни и их подразделения. — В кн.: Философские проблемы современной биологии. Л., 1966, с. 29—47.

Завадский К. М. Проблема прогресса живой природы. — Вопр. философии, 1967а, № 9, с. 124—136.

Завадский К. М. Вид как форма существования жизни. Структура вида. Видообразование. — В кн.: Современные проблемы эволюционной теории. Л., 1967б, с. 145—295.

Завадский К. М. Вид и видообразование. Л., 1968.

Завадский К. М. Синтетическая теория эволюции и диалектический материализм. — В кн.: Философские проблемы эволюционной теории. М., 1971а, ч. 2, с. 4—30.

Завадский К. М. К исследованию движущих сил арогенеза. — Журн. общ. биол., 1971б, т. 32, № 5, с. 515—529.

Завадский К. М. Развитие эволюционной теории после Дарвина. Л., 1973.

Завадский К. М. Эволюционная теория. — В кн.: История биологии с начала XX в. до наших дней. М., 1975, с. 362—386.

Завадский К. М., Берман З. И. Об одной из форм псевдодарвинизма. — Вестн. ЛГУ, сер. биол., геол., геогр., 1966, № 9, вып. 2, с. 5—22.

Завадский К. М., Галл Я. М. Разногласия в оценке борьбы за существование как фактора эволюции. — В кн.: История и теория эволюционного учения. Л., 1973, с. 28—41.

Завадский К. М., Георгиевский А. Б. К оценке эволюционных взглядов Л. С. Берга. — В кн.: *Л. С. Берг.* Труды по теории эволюции. Л., 1977, с. 7—42.

Завадский К. М., Горобец Л. М., Ходьков Л. Е., Хахина Л. Н. Некоторые результаты изучения популяций высших растений. — Тр. Петергоф. биол. ин-та ЛГУ, 1962, № 19, с. 17—34.

Завадский К. М., Ермоленко М. Т. Эволюционная теория во второй половине XIX в. — В кн.: История биологии с древнейших времен до начала XX вв. М., 1972, с. 492—509.

Завадский К. М., Колчинский Э. И. Эволюционно-биологическая формация. — В кн.: Закономерности прогрессивной эволюции. Л., 1972, с. 149—156.

Завадский К. М., Колчинский Э. И. Эволюция эволюции. Л., 1977.

Завадский К. М., Сутт Т. Я. К вопросу о природе ограничений эволюционного процесса. — В кн.: История и теория эволюционного учения. Л., 1973, с. 42—49.

Завадский К. М., Шапоренко К. К. Реф. кн.: *J. B. S. Haldane.* The causes of evolution. London, 1932. — Сов. ботаника, 1934, № 2, с. 151—159.

Заварзин А. А. Параллелизм структур как основной принцип морфологии. — Изв. Биол. НИИ при Перм. ун-те, 1923, т. 2, № 4, с. 135—140.

Заварзин А. А. Очерки эволюционной гистологии крови и соединительной ткани. — Избр. тр. М.; Л., 1953, т. 4. (1-е изд. — 1947).

Заварзин Г. А. Фенотипическая систематика бактерий. Пространства логических возможностей. М., 1974.

Закарян С. Ф. Борьба за жизнь между всходами солянок (отчет о работах 1929 г.). — Тр. Азерб. отд. Закавк. фил. АН СССР, 1930, вып. 1, с. 25—39.

Закарян С. Ф. Борьба за жизнь между всходами солянок. — Тр. Азерб. отд. Закавк. фил. АН СССР, 1934, вып. 5, с. 89—102.

Закономерности прогрессивной эволюции. Л., 1972.

Залесский В. В. О биогенетическом законе. — Зап. Новорос. ун-та, 1884, т. 40, с. 1—26.

Заморский А. Д. Полимеризация организма. — Журн. общ. биол., 1971, т. 32, № 3, с. 332—340.

Заморский А. Д. О границах понятия полимеризации. — В кн.: Значение процессов полимеризации и олигомеризации в эволюции. Л., 1977, с. 12—16.

Заренков Н. А. Лекции по теории систематики. М., 1976.

Заславский В. А. Репродуктивное самоуничтожение как экологический фактор (экологические последствия генетического взаимодействия популяций). — Журн. общ. биол., 1967, т. 28, № 1, с. 3—12.

Заславский В. А. Ареал и репродуктивная изоляция у некоторых долгоносиков (*Coleoptera, Curculionidae*). — В кн.: Проблемы эволюции. Новосибирск, 1972, т. 2, с. 233—243.

Заугольнова Л. Б., Михайлов Т. Д., Просвирина Е. А. Морфобиологическое разнообразие особей в пределах ценопопуляций. — В кн.: Ценопопуляции растений. М., 1976, с. 13—70.

Захаров А. А. Внутривидовые отношения у муравьев. М., 1972.

Захаров И. А., Сергиевский С. О. Изучение генетического полиморфизма популяций двуточечной божьей коровки *Adalia bipunctata* L. Ленинградской обл. I. Сезонная динамика полиморфизма. — Генетика, 1980, т. 16, № 2, с. 270—275.

Захваткин А. А. Сравнительная эмбриология низших беспозвоночных: Источники и пути формирования индивидуального развития многоклеточных. М., 1949а.

Захваткин А. А. Сравнительная эволюция низших позвоночных. М., 1949б.

Захваткин А. А. Сборник научных работ. М., 1953.

Захваткин Ю. А. Проблема полярности яйца. — Журн. общ. биол., 1974, т. 35, № 1, с. 89—99.

Зеликман А. Л. Опыт экспериментального изучения действия стабилизирующего отбора на плодовитость *Cyclops serrulatus*. — Журн. общ. биол., 1946, т. 7, № 4, с. 239—252.

Зеликман А. Л., Гейнрих А. К. Плодовитость циклопов в культурах различной плотности. — ДАН СССР, 1948, т. 6, № 5, с. 925—927.

Зеликман А. Л., Гейнрих А. К. К вопросу о влиянии плотности популяции на смертность и развитие ее компонентов у циклопов (*Copepoda, Cyclopidae*). — Бюл. МОИП. Отд-ние биол., 1959, т. 64, вып. 4, с. 125—139.

Зенкевич Л. А. Система и филогения. — Зоол. журн., 1939, т. 18, вып. 4, с. 600—611.

Зенкевич Л. А. Очерки по эволюции двигательного аппарата животных. — Журн. общ. биол., 1944, т. 5, № 3, с. 129—171.

Зенкевич Л. А. Фауна и биологическая продуктивность моря. Моря СССР, Л., 1947, т. 2.

Зенкевич Л. А. Биологическая структура океана. — Зоол. журн., 1948, т. 27, вып. 2, с. 113—124.

Зенкевич Л. А. О древности возникновения холодноводной морской фауны и флоры. — Тр. Ин-та океанол. АН СССР, 1949, т. 3, с. 191—199.

Зенкевич Л. А. Фауна и биологическая продуктивность моря. Мировой океан, М., 1951, т. 1.

Зенкевич Л. А. Эволюция двигательного аппарата у животных. Ч. 3. Конечности членистоногих. — Тр. Ленингр. о-ва естествоиспыт., отд. зоол., 1957, т. 73, вып. 4, с. 19—31.

Зернов С. А. Общая гидробиология. М.; Л., 1934.

Значение биосферы в геологических процессах. Вопросы взаимосвязи палеонтологии и тектоники. М., 1963.

Зубов А. А. О систематике австралопитековых. — Вопр. антропологии, 1964, вып. 17, с. 99—105.

Зуйтин А. И. Влияние температурных контрастов на частоту летальных мутаций у *Drosophila melanogaster*. — ДАН СССР, 1937, т. 15, № 6—7, с. 353—356.

Зуйтин А. И. Комбинированное действие смены температурного режима и последующего температурного контраста на частоту летальных мутаций у *Drosophila melanogaster*. — ДАН СССР, 1938, т. 21, № 1—2, с. 54—58.

Иванов А. В. Морфологические адаптации к паразитическому образу жизни. — Учен. зап. ЛГУ, № 13, сер. биол., 1937, т. 3, вып. 4, с. 53—94.

Иванов А. В. Погонофоры. — В кн.: Фауна СССР. М.; Л., 1960.

Иванов А. В. Пауки, их строение, образ жизни и значение для человека. Л., 1965.

Иванов А. В. Происхождение многоклеточных животных: Филогенетические очерки. Л., 1968.

Иванов А. В., Мамкаев Ю. В. Ресничные черви (*Turbellaria*), их происхождение и эволюция. Л., 1973.

Иванов П. П. Общая и сравнительная эмбриология. М., 1937.

Иванов С. Л. Физиологические признаки растений, их изменчивость и отношение к эволюционной теории. — В кн.: Сообщение Бюро по частному растениеводству... Пг., 1914, вып. 2, с. 3—31.

Иванов С. Л. Влияние климатических факторов на физико-химические признаки растений. — Тр. по прикл. ботан., генет. и селекции, 1924, т. 13, № 2, с. 483—491.

Иванов С. Л. Эволюция вещества в растительном мире. — Изв. АН СССР, сер. биол., 1926, № 5—6, с. 355—362.

Иванов С. Л. Климатическая изменчивость химического состава растений. — Изв. АН СССР, сер. биол., 1937, № 6, с. 1789—1800.

Иванов С. Л., Кокоткина И. Ф. Физиологические признаки растений и ботанические семейства. — В кн.: Сообщение Бюро по частному растениеводству... Пг., 1915, вып. 7, с. 3—24.

Иванова Е. А. К вопросу о связи этапов эволюции органического мира с этапами эволюции земной коры. — ДАН СССР, 1955, т. 105, № 1, с. 154—157.
Иванова Е. А. Развитие фауны в связи с условиями существования. М., 1958.
Иванова И. К. Геологический возраст ископаемого человека. М., 1965.
Иванова О. А. Генетика крупного рогатого скота. М., 1931.
Иванова-Казас О. М. Об эволюции эмбрионального развития у перепончатокрылых. — ДАН СССР, 1954. т. 96, № 6, с. 1269—1272.
Иванова-Казас О. М. Сравнительная эмбриология и филогения у перепончатокрылых. — Тр. Ин-та морфологии животных, 1959, вып. 27, с. 231—248.
Иванова-Казас О. М. Сравнительная эмбриология низших беспозвоночных. Простейшие и низшие многоклеточные. Новосибирск, 1975.
Иванова-Казас О. М. Сравнительная эмбриология беспозвоночных животных. Трохофорные, щупальцевые, щетинкочелюстные, погонофоры. М., 1977.
Иванова-Казас О. М. Сравнительная эмбриология беспозвоночных животных. Иглокожие и полухордовые. М., 1978а.
Иванова-Казас О. М. Сравнительная эмбриология беспозвоночных животных. Низшие хордовые. М., 1978б.
Иванова-Казас О. М. Сравнительная эмбриология беспозвоночных животных. Неполноусые. М., 1981.
Иванова-Казас О. М., Иванов А. В. О происхождении Metazoa и их онтогенеза: Критическая оценка гипотезы синзооспоры А. А. Захваткина. — Тр. Зоол. ин-та АН СССР, 1967, т. 44, с. 5—25.
Ивановская Т. Л. Опыты с густотой посева свеклы и пшеницы в связи с проблемой внутривидовой борьбы у растений. — Тр. Ин-та генетики, 1948, вып. 16, с. 116—131.
Ивановская Т. Л. Опыты с густотой стояния кок-сагыза и пшеницы в связи с изучением внутривидовых и межвидовых взаимоотношений. — Тр. Ин-та генетики, 1950, вып. 18, с. 100—131.
Ивановский А. Б. Палеонтология и теория эволюции. Новосибирск, 1976. (Тр. Ин-та геол. и геофиз. СО АН СССР, вып. 331).
Иванцов Н. А. Факторы эволюции. М.; Пг., 1923.
Ивлев В. С. Некоторые вопросы пищевой конкуренции животных. — Усп. соврем. биол., 1947, т. 24, вып. 6, с. 417—432.
Ивлев В. С. Опыт оценки эволюционного значения уровней энергетического обмена. — Журн. общ. биол., 1959, т. 20, № 2, с. 94—103.
Иди М. Недостающее звено. М., 1977.
Из истории биологии. М., 1971, 1973, 1975, вып. 3—5.
Ильин М. М. Основные принципиальные положения к построению новой системы растений. — Бот. журн., 1951а, т. 36, № 2, с. 128—145.
Ильин М. М. Против идеализма в филогении растений. — Бот. журн., 1951б, т. 36, № 6, с. 565—574.
Ильин М. М. Филогенез покрытосеменных с позиций мичуринской биологии. — Бот. журн., 1953, т. 38, № 1, с. 97—118.
Ильин Н. А. Генетика и разведение собак. М., 1932.
Ильичев В. Д. Биоакустика птиц. М., 1972.
Ильичев В. Д., Вилкс Е. К. Пространственная ориентация птиц. М., 1978.
Имшенецкий А. А. Новые формы микроорганизмов. — Природа, 1978, № 4, с. 42—57.
Иоганнсен В. О наследовании в популяциях и чистых линиях. Л., 1935.
Исаков Ю. А. К вопросу об элементарных популяциях у птиц. — Изв. АН СССР. Сер. биол., 1949, № 1, с. 54—70.
Историко-биологические исследования. М., 1978, 1980, вып. 6, 7, 8.
История и теория эволюционного учения. Л., 1973—1975, вып. 1—3.
История эволюционных учений в биологии / Под ред. В. И. Полянского, Ю. И. Полянского. М.; Л., 1966.
Ищенко В. Г. Динамический полиморфизм бурых лягушек фауны СССР. М., 1978.
Кайданов Л. З. Анализ генетических последствий отбора и инбридинга у *Drosophila melanogaster*. — Журн. общ. биол., 1979, т. 10, № 6, с. 834—849.
Кайданов Л. З., Новиков С. Н. Поведение и микроэволюция позвоночных. — В кн.: Зоология позвоночных. М., 1975. т. 7, с. 29—65.
Калабухов Н. И. Материалы по изучению оцепенения (спячки и «анабиоза») у пчелы *Apis mellifera* L. — Зоол. журн., 1933, т. 12. вып. 4, с. 121—153.
Калабухов Н. И. Изменчивость и массовое размножение. — Журн. общ. биол., 1941, т. 2, вып. 3, с. 381—394.
Калабухов Н. И. Сохранение энергетического баланса организма как основа процесса адаптации. — Журн. общ. биол., 1946, т. 7, № 6, с. 417—434.
Калабухов Н. И. Эколого-физиологические особенности животных и условия среды. Харьков, 1950.

Калабушкин Б. А. Внутрипопуляционная изменчивость в современной и среднеголоценовой популяции *Littorina squalida.* — Журн. общ. биол., 1976, т. 37, № 3, с. 369—377.

Каменева С. В. Молекулярные механизмы генетического контроля темпов спонтанного мутирования. — В кн.: Усп. соврем. генетики. 1976, вып. 6, с. 88—101.

Камшилов М. М. Доминирование и отбор. — ДАН СССР, 1939а, т. 22, № 6, с. 360—363.

Камшилов М. М. Отбор как фактор, меняющий зависимость признака от изменений внешних условий. — ДАН СССР, 1939б, т. 23, № 4, с. 361—364.

Камшилов М. М. К вопросу об отборе на холодоустойчивость. — Журн. общ. биол., 1941а, т. 2, № 2, с. 211—229.

Камшилов М. М. Корреляции и отбор. — Журн. общ. биол., 1941б, т. 2, № 1, с. 109—128.

Камшилов М. М. Исследования советских биологов в области эволюционной теории за тридцать лет. — Усп. соврем. биол., 1947, т. 24, вып. 2 (5), с. 297—320.

Камшилов М. М. Отбор — фактор усложнения организации. — Изв. АН СССР, сер. биол., 1948, № 3, с. 349—356.

Камшилов М. М. Взаимные отношения между организмами и их роль в эволюции. — Журн. общ. биол., 1959, т. 20, № 5, с. 370—378.

Камшилов М. М. Значение взаимных отношений между организмами в эволюции. М.; Л., 1960.

Камшилов М. М. Влияние ультрафиолетового света на бесцветных жгутиконосцев. — Тр. Ин-та биол. внутр. вод, 1965, вып. 9, с. 255—299.

Камшилов М. М. Биотический круговорот. М., 1970.

Камшилов М. М. Значение в эволюции определенной изменчивости. — Журн. общ. биол., 1974а, т. 35, № 5, с. 685—691.

Камшилов М. М. Эволюция биосферы. М., 1979. (1-е изд. — 1974б).

Камшилов М. М. Преобразование информации в ходе эволюции. М., 1974в.

Карандина С. Н. Рост сеянцев дуба в зависимости от количества высеянных в лунку желудей. — Сообщ. Ин-та леса АН СССР, 1953, вып. 1, с. 45—58.

Карзинкин Г. С. Попытка практического разрешения понятия «биоценоз». — Рус. зоол. журн., 1926, т. 4, вып. 4, с. 97—133.

Карп М. Л. О кооперации щетиночных генов у *Drosophila melanogaster.* — Зоол. журн., 1936, т. 15, вып. 4, с. 604—639.

Карпеченко Г. Д. Межродовые гибриды *Raphanus sativus L.*×*Brassica oleracea L.* — Науч.-агротехн. журн., 1924, т. 1, № 5—6, с. 390—410.

Карпеченко Г. Д. Полиплоидные гибриды *Raphanus sativus L.*×*Brassica oleracea L.* — Тр. по прикл. ботан., генет. и селекции, 1927, т. 17, № 3, с. 305—410.

Карпеченко Г. Д. К синтезу константного гибрида из трех видов. — Тр. I Всесоюз. съезда по генетике, селекции, семеноводству и племенному животноводству. Л., 1930, т. 2, с. 277—294.

Карпеченко Г. Д. Теория отдаленной гибридизации. — В кн.: Теоретические основы селекции растений. М.; Л., 1935, т. 1, с. 293—354.

Карпеченко Г. Д. Увеличение скрещиваемости вида путем удвоения числа хромосом. — Тр. по прикл. ботан., генет. и селекции, 1937, т. 2, вып. 7, с. 37—62.

Карпеченко Г. Д. Скрещиваемость видов и удвоение хромосомного набора. — Изв. АН СССР, сер. биол., 1938, № 3, с. 963—964.

Карпеченко Г. Д., Щавинская С. А. О половом обособлении тетраплоидных гибридов Raphanus×Brassica. — Тр. I Всесоюз. съезда по генетике, селекции, семеноводству и племенному животноводству. Л., 1930, т. 2, с. 267—276.

Карпов В. Г. О конкуренции между древостоем и подростом в насаждениях засушливой степи. — Бот. журн., 1955, т. 40, № 3, с. 376—401.

Карпов В. Г. О некоторых физиологических особенностях сеянцев дуба в условиях корневой конкуренции. — Бот. журн., 1956, т. 41, № 9, с. 1263—1272.

Кастлер Г. Азбука теории информации. — В кн.: Теория информации в биологии. М., 1960, с. 8—53.

Касьяненко В. Г. Принципы филогенетического изменения органов и их значение для выяснения физиологических преобразований органов и систем. — Зоол. журн., 1961, т. 40, вып. 12, с. 1759—1769.

Кашкаров Д. Н. Целесообразные структуры как частный случай общего физического закона и правила Le Chatelier. — Бюл. Среднеаз. гос. ун-та, 1926, № 14, с. 65—77.

Кашкаров Д. Н. Экология в современной зоологии (от формального статического изучения к динамическому). — Журн. экол. и биоценол., 1931, т. 1, № 1, с. 111—132.

Кашкаров Д. Н. Среда и сообщество. М., 1938а (1-е изд. — 1933).

Кашкаров Д. Н. Основы экологии животных. М.; Л., 1945. (1-е изд. — 1938б).

Кашкаров Д. Н. Адаптивна ли эволюция и что такое видовые признаки? — Зоол. журн., 1939, т. 17, вып. 1, с. 31—43.

Кашкаров Д. Н., Коровин Е. П. Опыт анализа путей расселения флоры и фауны Средней Азии. — Журн. экол. и биоценол., 1931, т. 1, № 1, с. 28—87.

Кашкин П. Н. Расообразование у бактерий рыбьего туберкулеза (*Bact. tuberculosis piscium*) под влиянием ультрафиолетовых лучей. — Вестн. рентгенол. и радиол., 1934, т. 13, № 1—2, с. 59—79.

Квитко К. В., Матвеев В. В., Чунаев А. С. Двигательная и поведенческая формы активности хламидомонады и их изменения, вызванные мутациями. — В кн.: Движение и поведение одноклеточных животных. Л., 1978, с. 130—158.

Кедров Б. М., Серебровская К. Б. Проблема происхождения жизни и ее философский аспект. — Журн. ВХО им. Д. И. Менделеева, 1980, № 3, с. 252—266.

Келлер Б. А. Очерки и заметки по флоре юга Царицынского уезда. — В кн.: *Н. А. Димо и Б. А. Келлер.* В области полупустыни. Саратов, 1907, с. 1—215.

Келлер Б. А. Растительный мир русских степей, полупустынь и пустынь. Воронеж, 1923, вып. 1.

Келлер Б. А. Генетика. М., 1933.

Келлер Б. А. Ботаника. Главные факты и закономерности. М., 1935.

Келлер Б. А. Основы эволюции растений. М.; Л., 1948.

Кеосян Дж. Начало жизни —возникновение или эволюция? — В кн.: Происхождение жизни и эволюционная биохимия. М., 1975, с. 118—128.

Керкис Ю. Я. Идентичны ли спонтанный мутационный процесс и вызываемый действием Х-лучей. — Изв. АН СССР. Сер. биол., 1938, № 5—6, с. 1037—1050.

Керкис Ю. Я. Физиологические изменения в клетке как причина мутационного процесса. — Усп. соврем. биол., 1940, т. 12, вып. 1, с. 143—159.

Кесслер К. Ф. О законе взаимной помощи. — Тр. СПб. о-ва естествоиспыт., 1880, т. 11, № 1, с. 124—136.

(Кизель А., Белозерский А.) Kiesel A., Belozersky A. Untersuchungen über Protoplasma. V. Über die Nucleinsäure und die Nucleoproteide der Erbsenkeime. — Hoppe-Seyler's Z. physiol., 1934, Bd 229, N 4—6, S. 160—166.

Кириков С. В. К вопросу о распространении черного хомяка и количественном его отношении к обыкновенной форме. — Зоол. журн., 1934, т. 13, вып. 2, с. 361—368.

Кириков С. В. О связях между клестами (*Loxia curvirostra*) и некоторыми хвойными породами. — Изв. АН СССР. Сер. биол., 1940, № 3, с. 359—376.

Кирпичников В. С. К вопросу об образовании рас у рыб. — Биол. журн., 1933, т. 2, вып. 6, с. 609—627.

Кирпичников В. С. Роль ненаследственных изменений в процессе естественного отбора. — Биол. журн., 1935, т. 4, вып. 5, с. 775—801.

Кирпичников В. С. Гибридизация рыб и проблема гетерозиса. — Изв. АН СССР. Сер. биол., 1938, № 4, с. 957—974.

Кирпичников В. С. Выступление на Совещании по генетике и селекции в 1939 г. — Под знаменем марксизма, 1939, № 11, с. 98—99.

Кирпичников В. С. Значение приспособительных модификаций в эволюции. — Журн. общ. биол., 1940, т. 1, № 1, с. 121—152.

Кирпичников В. С. Приспособительный характер внутривидовой систематической изменчивости. — Биол. журн., 1944а, т. 5, вып. 3, с. 172—192.

Кирпичников В. С. О гипотезах наследственного закрепления модификаций. — Усп. соврем. биол., 1944б, т. 18, вып. 3, с. 314—339.

(Кирпичников В. С.) Kirpichnikov V. S. The problem of nonhereditary adaptive modifications (coincident or organic selection). — J. Genet., 1947, v. 48, N 2, p. 164—175.

Кирпичников В. С. Модификационные системы и эволюция. — В кн.: Конференция по проблемам дарвинизма. М., 1948, с. 81—82.

Кирпичников В. С. Биохимический полиморфизм и проблема так называемой недарвиновской эволюции. — Усп. соврем. биол., 1972, т. 74, вып. 2 (5), с. 231—246.

Кирпичников В. С. У истоков теории стабилизирующего отбора. — В кн.: История и теория эволюционного учения. Л., 1974, с. 61—67.

Кирпичников В. С. Генетические основы селекции рыб. Л., 1979.

Кирьянов Г. И., Поляков В. Ю., Ченцов Ю. С. Биохимический подход к проблеме полиплоидности хромосом некоторых растений. — ДАН СССР, 1974, т. 218, № 2, с. 485—488.

Киселева С. Д. Морфобиологические группы и распределение их по экотипам у вики озимой. — В кн.: Сб. трудов аспирантов ВИР. Л., 1961, вып. 2 (6), с. 151—155.

Кистяковский А. Б. Половой отбор и видовые опознавательные признаки. Киев, 1958.

Кнорре А. Г. Эмбриональный гистогенез. Л., 1971.

Кнорре А. Г. Изменения гаструляционных процессов в филогенезе животного мира. — Архив анат., гистол. и эмбриол., 1978, т. 75, № 10, с. 29—38.

Кобленц-Мишке О. И., Волковинский В. В., Кабанова Ю. Г. Новые данные о величине первичной продукции Мирового океана. — ДАН СССР, 1968, т. 183, № 5, с. 1189—1192.

Ковалев Н. В. Новые виды слив. — ДАН СССР, 1939, т. 23, № 3, с. 289—291.

Ковалев Н. В. Значение алычи в селекции косточковых плодовых пород. — В кн.: Проблемы ботаники. Л., 1955, т. 2, с. 223—260.

Ковалев Н. В. К образованию видов плодовых растений при гибридизации. — Бот. журн., 1956, т. 41, № 3, с. 387—389.

(Ковалева В. Г., Райков И. Б.) Kovaleva V. G., Raikov I. B. Diminution and resynthesis of DNA during development and senescence of the «diploid» macronuclei in the Ciliate *Trachelomena sulcata*. Chromosoma, 1978, v. 67, p. 177—192.

Ковалевский А. О. История развития *Amphioxus lanceolatus* или *Branchiostoma lubricum*., Спб., 1865.

Ковалевский В. О. Остеология *Anchitherium aurelianense* Cuv. Киев, 1873.

Ковалевский В. О. Остеология двух ископаемых видов из группы копытных *Entelodon* и *Gelocus* Aymardi. — Собр. науч. трудов. М., 1956, т. 2, с. 145—226.

Ковальский В. В. Периодическая изменчивость химических свойств организмов и ее биологическое значение. — Усп. соврем. биол., 1941, т. 14, вып. 3, с. 380—423.

Ковальский В. В. Новые направления и задачи биологической химии сельскохозяйственных животных в связи с изучением биогеохимических провинций. М., 1957.

Ковальский В. В. Возникновение и эволюция биосферы. — Усп. соврем. биол. 1963а, т. 55, вып. 1, с. 45—67.

Ковальский Б. В. Геохимическая экология и ее эволюционные направления. — Изв. АН СССР, сер. биол., 1963б, № 6, с. 830—849.

Ковальский В. В. Некоторые задачи геохимической экологии. — В кн.: Очерки современной геохимии и аналитической химии. М., 1972, с. 514—528.

Ковальский В. В. Геохимическая экология. М., 1974.

Ковальский В. В. Современные задачи и проблемы биогеохимии. — Тр. Биогеохим. лаб., 1979, т. 17, с. 12—29.

Ковальский В. В., Летунова С. В. Значение иловой микрофлоры в миграции кобальта и приспособление микроорганизмов к среде в биохимических провинциях с различным содержанием кобальта. — ДАН СССР, 1959, т. 126, № 1, с. 167—170.

Ковальский В. В., Летунова С. В. Адаптация иловой микрофлоры к искусственному повышенному содержанию кобальта в естественной среде обитания. — Микробиология, 1963, т. 32, № 5, с. 850—856.

Ковальский В. В., Летунова С. В. Геохимическая экология микроорганизмов. — Тр. Биогеохим. лаб., 1974, т. 13, с. 3—37.

Ковальский В. В., Петрункина Н. С. Геохимическая экология и эволюционная изменчивость растений. — В кн.: Проблемы геохимии. М., 1965, с. 565—577.

Ковда В. А. Почвенный покров как компонент биосферы. — Вестн. АН СССР, 1973а, № 9, с. 16—26.

Ковда В. А. Основы учения о почвах. М., 1973б.

Ковда В. А., Тюрюканов А. Н. Биосфера. — БСЭ. 3-е изд. М., 1970, т. 3, с. 364—365.

Кожанчиков И. В. Об условиях возникновения биологических форм у *Gastroidea viridula* Deg. (*Coleoptera, Chrysomediae*). — Тр. Зоол. ин-та АН СССР, 1941, т. 6, № 4, с. 16—32.

Кожанчиков И. В. Биологические формы ивового листоеда (*Lochmaea capreae* L.). — Тр. Зоол. ин-та АН СССР, 1946, т. 8, № 1, с. 7—42.

Кожевников Б. Ф. Экспериментальное получение кариотипической расовой изоляции. — Биол. журн., 1936, т. 5, с. 727—752.

Кожевников Г. А. Систематика рода *Apis* в связи с вопросами о низших таксономических единицах и принципах научной систематики. — Тр. III Всерос. съезда зоол., анат. и гистол. М., 1928, с. 73—76.

Кожов М. М. О видообразовании в озере Байкал. — Бюл. МОИП. Отд-ние биол., 1960, т. 65, вып. 6, с. 39—47.

Кожов М. М. Биология озера Байкал. М., 1962.

Козо-Полянский Б. М. Симбиогенезис в эволюции растительного мира. — Вестн. опытн. дела, 1921, № 4, с. 1—24.

Козо-Полянский Б. М. Последнее слово антидарвинизма. Изложение и критический разбор теории номогенеза, нового учения об эволюции органического мира. Краснодар, 1923.

Козо-Полянский Б. М. Новый принцип биологии: Очерк теории симбиогенеза. М., 1924.

Козо-Полянский Б. М. Дарвинизм. Схема. Вологда, 1925а.

Козо-Полянский Б. М. Диалектика в биологии. Краснодар, 1925б.

Козо-Полянский Б. М. К выяснению некоторых наших позиций в дарвинизме. — В кн.: Диалектика в природе. Вологда, 1926, с. 233—264.

Козо-Полянский Б. М. Введение в дарвинизм. Воронеж, 1932.

Козо-Полянский Б. М. Основной биогенетический закон с ботанической точки зрения. Воронеж. 1937.

Козо-Полянский Б. М. Законы филогенеза растений и дарвинизм. — В кн.: Растение и среда. М.; Л., 1940, с. 43—66.

Козо-Полянский Б. М. О филогенетическом значении апомиксиса. — Бот. журн., 1948, т. 33, № 1, с. 123—127.

Козюпа Д. Е. Влияние сулемы на возникновение летальных мутаций у *Drosophila melanogaster*. — Бюл. экспер. биол. и мед., 1936, № 2, с. 183—187.

Колесник Н. Н. Правило Бергмана в географическом изменении домашних животных. — Зоол. журн., 1948, т. 27, вып. 3, с. 389—402.

Колесник Н. Н. О животноводстве Таджикистана в связи с местными особенностями природных условий. — Тр. Тадж. филиала АН СССР, 1951, т. 28, с. 3—13.

Колесниченко М. В. Влияние различной густоты посева желудей на рост однолеток дуба. — ДАН СССР, 1954, т. 96, № 1, с. 201—203.

Колчинский Э. И. О некоторых особенностях разработки советскими биологами в 20-е годы проблемы вымирания организмов. — В кн.: Наука и техника. Л., 1972, вып. 7, ч. 2, с. 47—50.

Колчинский Э. И. Об отношении теории Ч. Дарвина к униформизму. — В кн.: История и теория эволюционного учения. Л., 1973, вып. 1, с. 48—56.

Колчинский Э. И. К определению понятия «эволюция биосферы». — В кн.: Эволюционная теория и проблема «человек—природа». Тарту, 1978, с. 62—67.

Кольцов Н. К. Взгляды Лотси на эволюцию организмов. — Природа, 1915, октябрь (№ 10), с. 1253—1264.

Кольцов Н. К. Образование новых видов и число хромосом. — Усп. экспер. биол., 1922, т. 1, вып. 2, с. 181—195.

Кольцов Н. К. Об экспериментальном получении мутаций. — Журн. экспер. биол., 1930, т. 6, вып. 4, с. 237—249.

Кольцов Н. К. Искусственный партеногенез у тутового шелкопряда. — Пробл. животноводства, 1932, № 4, с. 55—64.

Кольцов Н. К. Проблема прогрессивной эволюции. — Биол. журн., 1933, т. 2, вып. 4—5, с. 479—486.

Комаров В. Л. Флора Маньчжурии. СПб., 1902, ч. 1.

Комаров В. Л. Введение к флорам Китая и Монголии. 2. Монография рода Caragana. СПб., 1908.

Комаров В. Л. Видообразование. — В кн.: Итоги науки в теории и практике. М., 1912, т. 6, кн. 18, с. 509—540.

Комаров В. Л. Смысл эволюции. — В кн.: Дневник I Всерос. съезда русских ботаников. Пг., 1921, № 5, с. 45.

Комаров В. Л. Ламарк. М.; Л., 1925.

Комаров В. Л. Флора полуострова Камчатки. Л., 1927, т. 1.

Комаров В. Л. Происхождение культурных растений. М.; Л., 1931.

Комаров В. Л. Предисловие. — В кн.: Флора СССР. Л., 1934, т. 1, с. 1—12.

Комаров В. Л. Учение о виде у растений (страница из истории биологии). М.; Л., 1940.

Комаров В. Л. Происхождение растений. М.; Л., 1943 (1-е изд. 1933).

Коновалов С. М. Субизолят как относительно жесткая система. Структура субизолята. — Журн. общ. биол., 1974, т. 35, № 6, с. 819—839.

Коновалов С. М. Популяционная биология тихоокеанских лососей. Л., 1980.

Константинов А. В. Основы эволюционной теории. Минск, 1979. (1-е изд. — 1975).

Константинов К. Г. Направленная изменчивость или естественный отбор. — Зоол. журн., 1956, т. 35, вып. 7, с. 972—977.

Копылов А. М. Технология первичной структуры ДНК. — В кн.: Молекулярные основы геносистематики. М., 1980, с. 19—34.

Кордюм Е. Л. Эволюционная цитоэмбриология. Киев, 1978.

Коренберг Э. И. Биохорологическая структура вида (на примере таежного клеща). М., 1979.

Коржинский С. И. Северная граница черноземной области восточной полосы Европейской России в ботанико-географическом и почвенном отношении. — Тр. О-ва естествоиспыт. при Казан. ун-те, 1891, т. 22, № 6, с. 1—201.

Коржинский С. И. Флора востока Европейской России в ее систематическом и географическом отношениях. Томск, 1892.

Коржинский С. И. Гетерогенезис и эволюция. К теории происхождения видов. СПб., 1899.

Корнс-Смит А. Научные методы и происхождение жизни. — В кн.: Происхождение жизни и эволюционная биохимия. М., 1975, с. 128—133.

Коровин Е. П. Род *Scaligeria* D. C. (*Umbelliferae*) и его филогения. Опыт приложения экологии к филогении мелких таксономических групп. — Тр. Среднеаз. гос. ун-та, сер. 8б, 1928, вып. 2, с. 1—92.

Коровин Е. П. Типы миграций в растительном мире. — Тр. Среднеаз. гос. ун-та. Сер. 8б, 1934, № 16, с. 3—15.

Коровин Е. П. Дифференцирующая роль условий существования в эволюции растений. Род *Ferula L.* — В кн.: Растение и среда. М.; Л., 1940, с. 272—274.

Королева В. А. Об экотипах сорного растения *Leontodon autumnalis* L. — Тр. Петергоф. биол. ин-та ЛГУ, 1932, № 8, с. 173—196.

Короткова Г. П. О классификации и эволюции регуляторных процессов. — Журн. общ. биол., 1968, т. 29, № 5, с. 515—528.

Короткова Г. П. Происхождение и эволюция онтогенеза. Л., 1979.

Корчагин А. А. Внутривидовой (популяционный) состав растительных сообществ и методы его изучения. — В кн.: Полевая геоботаника. М., 1964, т. 3, с. 63—131.

Корытин С. А. Поведение и обоняние хищных зверей. М., 1979.

Коссович П. С. Основы учения о почвах. СПб., 1911.

(Костов Д.) Kostoff D. The origin of cultivated tobacco. — Curr. Sci., 1936, N 4, p. 872—885.

Костов Д. Современное состояние вопроса о межвидовой гибридизации у растений. — Изв. АН СССР, сер. биол., 1938а, № 3, с. 565—596.

Костов Д. Исследования полиплоидных растений. XVIII. Цитологические исследования гибридов и амфидиплоидов *Nicotiana sylvestris* и *Nicotiana tomentosiformis* и их значение для вопроса о происхождении *N. tabacum*. — ДАН СССР, 1938б, т. 18, № 7, с. 457—460.

Костов Д., Аксамитная И. А. Исследования полиплоидных растений. VII. Химические анализы гибридов и их амфидиплоидов. — ДАН СССР, 1935, т. 1, № 5, с. 325—329.

Костов Д., Тибер Е. Тетраплоидный каучуконос *Taraxacum kok-saghys*, полученный под воздействием колхицина. — ДАН СССР, 1939, т. 22, № 3, с. 119—120.

Костычев С. П. О появлении жизни на Земле. Спб., 1913.

Котикова Е. А. Некоторые особенности нервного аппарата *Proseriata* (*Turbellaria*). — Зоол. журн., 1976, т. 55, вып. 4, с. 508—514.

Кочеткова В. И. Палеоневрология. М., 1973.

Красилов В. А. Типы палеофлористических сукцессий и их причины. — Палеонтол. журн., 1969а, № 3, с. 7—23.

Красилов В. А. Филогения и система. — В кн.: Проблемы филогении и систематики. Владивосток, 1969б, с. 12—30.

Красилов В. А. К вопросу о происхождении и гомологии репродуктивных органов цветковых растений. — Журн. общ. биол., 1970, т. 31, № 6, с. 679—689.

Красилов В. А. Палеоэкология наземных растений. Владивосток, 1972.

Красилов В. А. Этапность эволюции и ее причины. — Журн. общ. биол., 1973, т. 34, № 2, с. 227—240.

Красилов В. А. Популяция, вид, дем и демогенез. — Журн. общ. биол., 1976, т. 37, № 4, с. 506—516.

Красилов В. А. Эволюция и биостратиграфия. М., 1977.

Краснощеков Г. П. Гипотеза эндокринной регуляции численности популяций. — В кн.: Материалы по экологии мелких млекопитающих Субарктики. Новосибирск, 1975, с. 34—52.

Красовская И. В. Обзор работ по морфологии и физиологии корней. Ч. 2. — Тр. по прикл. ботан., генет. и селекции, 1928, т. 18, № 5, с. 1—121.

Красовская И. В. К вопросу о соревновании первичных и вторичных культур в совместных посевах. — Тр. по прикл. ботан., генет. и селекции, 1931, т. 25, № 3, с. 273—323.

Красовский В. И., Шкловский И. С. Возможное влияние вспышек сверхновых на эволюцию жизни на Земле. — ДАН СССР, 1957, т. 116, № 2, с. 197—199.

Красочкин В. Т., Узунов В. Свекла в странах ее древней культуры. — Тр. по прикл. ботан., генет. и селекции, 1931, т. 25, № 2, с. 76—193.

Кремянский В. И. Переход от ведущей роли естественного отбора к ведущей роли труда. — Усп. соврем. биол., 1941, т. 14, вып. 3, с. 356—371.

Кремянский В. И. Некоторые особенности организмов как «систем» с точки зрения физики, кибернетики и биологии. — Вопр. философии, 1958, № 8, с. 97—107.

Кремянский В. И. Структурные уровни живой материи. М., 1969.

(Кренева Р. А., Бреслер С. Е., Калинин В. Л., Шелегедин В. Н.) Kreneva R. A., Bresler S. E., Kalinin V. L., Shelegedin V. N. Mutagenic action of X-rays on transforming DNA of *Bacillus subtilis*. — Mutat. Res., 1976, v. 34, p. 527—532.

Крепс Е. М. Сравнительная биохимия мышцы и эволюционное учение. — Природа, 1933, № 8—9, с. 65—74.

Крепс Е. М. Угольная ангидраза в филогенезе и онтогенезе. — Тр. Юбил. сессии ЛГУ, 1946, с. 161—170.

Крепс Е. М. Некоторые вопросы биохимической эволюции нервной системы. — В кн.: Эволюция функций нервной системы. Л., 1958, с. 243—252.

Крепс Е. М. История земли и биохимическая эволюция. — Журн. эвол. биохим. и физиол., 1972, № 8, с. 222—232.

Крепс Е. М., Смирнов А. А. К эволюции буферных свойств крови в животном мире. — Физиол. журн., 1935, т. 18, вып. 3, с. 338—353.

Крепс Е. М., Ченыкаева Е. Ю. О дыхательной функции крови насекомых. — ДАН СССР, 1942, т. 34, № 4—5, с. 154—157.

Креславский А. Г. Репродуктивная изоляция как критерий вида. — Журн. общ. биол., 1973, т. 34, № 4, с. 617—619.

Креславский А. Г. Наследственный полиморфизм, наследственный мономорфизм и их роль в эволюции окраски у листоедов (*Coleoptera, Chrysomelidae*). — Журн. общ. биол., 1975, т. 36, № 6, с. 878—886.

Креславский А. Г., Михеев А. В., Соломатин В. М., Гриценко В. В. Генетический обмен и изолирующие механизмы у симпатрических рас *Lochmaea capreae* (*Coleoptera, Chrysomelidae*). — Зоол. журн. 1981, т. 60, № 1, с. 62—68.

Кривиский А. С. Значение внешних факторов и физиологического состояния организма в процессе наследственной изменчивости бактерий. I. Зависимость процесса расообразования у уксуснокислых бактерий от дозы лучистой энергии. — Вестн. рентгенол. и радиол., 1938, № 20, с. 375—394.

Кривошеина Н. П. Онтогенез и эволюция двукрылых насекомых. М., 1969.

Криштофович А. Н. Палеоботаника. Л., 1957.

(Кропоткин П. А.) Kropotkin P. A. Mutual aid among animals. — Nineteenth century, 1890, v. 28, N 165, p. 699—744.

Кропоткин П. А. Взаимная помощь как фактор эволюции. СПб., 1907.

Крушинский Л. В. Наследственное «фиксирование» индивидуально приобретенного поведения животных и происхождение инстинктов. — Журн. общ. биол., 1944, т. 5, с. 261—283.

Крушинский Л. В. Экстраполяционные рефлексы у птиц. — Учен. зап. МГУ. Орнитология, 1958а, вып. 197, с. 145—159.

Крушинский Л. В. Биологическое значение экстраполяционных рефлексов у животных. — Журн. общ. биол., 1958б, т. 19, № 6, с. 457—466.

Крушинский Л. В. Экстраполяционные рефлексы как элементарная основа рассудочной деятельности у животных. — ДАН СССР, 1958в, т. 121, № 4, с. 762—765.

Крушинский Л. В. Биологические основы рассудочной деятельности. М., 1977.

Крыжановский О. Л. Объем вида и внутривидовая систематика с точки зрения зоолога. — В кн.: Тез. совещ. по объему вида и внутривидовой систематике. Л., 1967, с. 10—11.

Крыжановский О. Л. О принципах зоогеографического районирования суши. — Зоол. журн., 1976, т. 55, вып. 7, с. 965—975.

Кряжев В. Я. Высшая нервная деятельность животных в условиях общения. М., 1955.

Кулагин Ю. В. Преадаптация растений и антропогенные факторы. — Журн. общ. биол., 1971, т. 32, № 5, с. 593—596.

Кулешов Н. Н. Борьба рас яровой пшеницы. Харьков, 1922.

Кулешов Н. Н. Сортовый состав полей Украины в 1923—1924 гг. — Тр. по прикл. ботан., генет. и селекции, 1926, т. 16, вып. 4, с. 3—90.

Кулябко А. А. Происхождение жизни на Земле. М., 1928.

Купцов А. И. Географическая изменчивость вида *Carthamus tinctorius L.* — Тр. по прикл. ботан., генет. и селекции, 1932, сер. 9, № 1, с. 99—181.

Купцов А. И. Формы борьбы за существование при переходе диких растений в культуру. — В кн.: Конференция по проблемам дарвинизма. М., 1948, с. 19—20.

Купцов А. И. Параллелизм в изменчивости у систематически удаленных видов растений. — В кн.: Вопросы эволюции, биогеографии, генетики и селекции. М.; Л., 1960, с. 119—124.

Купцов А. И. Элементы общей селекции растений. Новосибирск, 1971.

Курилов В. А. К учению об аммиакатах. Екатеринослав, 1905.

Курилов В. А. Эволюционный принцип в химии в приложении к почвоведению. — Тр. I Менделеевск. съезда по общей и прикладной химии. Спб., 1909, с. 475—483.

Куркин К. А. Системные исследования динамики лугов. М., 1976.

Кушниренко В. П. К вопросу о взаимоотношениях сорно-полевых и культурных растений на полях Полтавского сельскохозяйственного политехникума. — В кн.: Дневник Всесоюз. съезда ботаников в Ленинграде в январе 1928 г. Л., 1928а, с. 187—188.

Кушниренко В. П. К вопросу о влиянии густоты посева на развитие и изменчивость культурных и сорных видов. — В кн.: Дневник Всесоюз. съезда ботаников в Ленинграде в январе 1928 г. Л., 1928б, с. 288—289.

Кэйн А. Вид и его эволюция. М., 1958.

Лавров П. А. Влияние повышенной температуры на мутационный процесс у *Drosophila melanogaster*. — Биол. журн., 1935, т. 4, вып. 6, с. 983—992.

Лавренко Е. М. Об изучении процесса видообразования в природе: К обсуждению проблемы вида и видообразования. — Бот. журн., 1953, т. 38, № 6, с. 846—852.

Лавренко Е. М. Об уровнях изучения органического мира. — Изв. АН СССР, сер. биол., 1964, № 1, с 32—46.

Лавренко Е. М. Об энергетической трактовке В. Л. Комаровым эволюции организмов. — В кн.: Сто лет со дня рождения В. Л. Комарова. Л., 1972, с. 82—89.

Ладыгина-Котс Н. Н. Исследование познавательных способностей шимпанзе. М., 1923.

Ладыгина-Котс Н. Н. Дитя шимпанзе и дитя человека в их инстинктах, эмоциях, играх, привычках и выразительных движениях. М., 1935.

Ладыгина-Котс Н. Н. Особенности элементарного мышления животных. — Вопр. психологии, 1955, № 3, с. 13—24.

Ладыгина-Котс Н. Н. Конструктивная и орудийная деятельность высших обезьян (шимпанзе). М., 1959.

Ладыгина-Котс Н. Н. Предпосылки человеческого мышления: Подражательное конструирование обезьяной и детьми. М., 1965.

Ламарк Ж. Б. Философия зоологии. М.; Л., 1935—1937, т. 1—2.

Лапо А. В. Живое вещество биосферы и формирование осадочных пород и руд. — Изв. АН СССР, сер. геол., 1977, № 11, с. 121—150.

Лапо А. В. Следы былых биосфер. М., 1979.

Ларина Н. И. Об эволюционном значении географических изменений и межвидовой гибридизации у грызунов. — Науч. докл. высш. школы. Биол. науки, 1958, № 4, с. 37—49.

Ларина Н. И. Направления географической изменчивости размеров тела у гомотермных животных и условия возникновения и расселения видов. — В кн.: Внутривидовая изменчивость наземных позвоночных животных и микроэволюция. Свердловск, 1965, с. 97—108.

Ларичев В. Е. Сад Эдема. М., 1980.

Лебедев В. И. Основы энергетического анализа геохимических процессов. Л., 1957.

Лебедев В. Н. Явления аутосинтеза в межвидовых гибридах мягкой пшеницы и их значение для проблемы филогенеза пшеницы. Харьков; Киев, 1933.

Лебедев Н. В. Элементарные популяции рыб. М., 1967.

Леваковский Н. Ф. О влиянии некоторых внешних условий на форму корней. — Учен. зап. Казан. ун-та. 1868, т. 4, с. 395—460.

Леваковский Н. Ф. К вопросу о вытеснении одних растений другими. I. Отношение семян растений к влаге. — Тр. О-ва естествоиспыт. при Казан. ун-те, 1871, т. 1, № 2, с. 35—52.

Леваковский Н. Ф. К вопросу о вытеснении одних растений другими. II. Значение семян и подземных частей растений, находящихся в почве. — Тр. О-ва естествоиспыт. при Казан. ун-те, 1873, т. 2, с. 19—31.

Левит С. Г. Эволюционные теории в биологии и марксизм. — В кн.: Медицина и диалектический материализм. М., 1926, с. 15—32.

Левитский Г. А. Материальные основы наследственности. Киев, 1924.

Левитский Г. А. Карио- и генотипические изменения в процессе эволюции. — Тр. по прикл. ботан., генет. и селекции, 1925, т. 15, № 5, с. 3—28.

Левитский Г. А. Морфология хромосом и понятие «кариотипа» в систематике (на основе исследования подсемейства *Helleboreae*). — Тр. по прикл. ботан., генет. и селекции, 1931, т. 27, № 1, с. 187—240.

Левитский Г. А. Цитологические основы эволюции. — Природа, 1939, № 5, с. 33—44.

Левитский Г. А., Бенецкая Г. К. Цитология пшенично-ржаных амфидиплоидов. — Тр. по прикл. ботан., генет. и селекции, 1931, т. 27, № 1, с. 241—264.

Левитский Г. А., Кузьмина Н. Е. Кариологический метод в систематике и филогенетике рода *Festuca* (подрод *Eufestuca*). — Тр. по прикл. ботан., генет. и селекции, 1927, т. 17, № 3, с. 1—36.

Ленинджер А. Митохондрия. М., 1966.

Леонтьев А. Н. Проблемы развития психики, М., 1959.

Леппик Е. Е. Гомологические и аналогические ряды в эволюции типов цветков. — Генетика, 1969, т. 5, № 5, с. 12—23.

Летер Р. Август Вейсман и его место в истории биологии. — В кн.: Из истории биологии. М., 1970, вып. 2, с. 90—98.

Летичевский И. А. К вопросу об озимых и яровых расах у белорыбицы. — ДАН СССР, 1958, т. 122, № 1, с. 131—133.

Летунова С. В. О роли иловой микрофлоры стоячих водоемов в миграции кобальта. — Тр. Биогехим. лаб., 1960, т. 11, с. 107—119.

Летунова С. В. Проблемы геохимической экологии микроорганизмов. — Тр. Биогеохим. лаб., 1979, т. 17, с. 101—110.

Летунова С. В., Ковальский В. В., Ермаков В. В. Геохимическая экология почвенной микрофлоры в условиях различного содержания селена в естественной среде обитания. — Тр. Биогеохим. лаб., 1968, т. 12, с. 238—258.

Лещенко П. И. Культурное и сорное растение в борьбе за место и влагу. —

В кн.: Дневник Всесоюзн. съезда ботаников в Ленинграде в январе 1928 г. Л., 1928, с. 290—291.

Ливанов Н. А. Пути эволюции животного мира. Анализ организации главнейших типов многоклеточных животных. М., 1955.

Ливанов Н. А. О закономерностях живой природы. — Тр. Казан. о-ва естествоиспыт., 1960, т. 120, кн. 6, с. 3—32.

Лившиц Г. М. Адаптивное поведение как фактор поддержания генетической стабильности изолированной популяции наземного моллюска *Chondrus bidens* (Krup). — Генетика, 1978, т. 14, № 3, с. 449—455.

Лиознер Л. Д. К истории вопроса об эволюции регенерационной способности животных. — В кн.: Историко-биологические исследования. М., 1980, вып. 8, с. 49—71.

Личков Б. Л. Происхождение жизни. Киев, 1923.

Личков Б. Л. Геологические периоды и эволюция живого вещества. — Журн. общ. биол., 1945, т. 6, № 3, с. 157—182.

Личков Б. Л. К основам современной теории Земли. Л., 1965.

Лобашев М. Е. О действии химических агентов на мутационный процесс у *Drosophila melanogaster*. — Тр. Ленингр. о-ва естествоиспыт., 1937, т. 66, вып. 3, с. 345—376.

Лобашев М. Е. Влияние температуры на зачатковый отбор у *Drosophila melanogaster*. — Тр. Ленингр. о-ва естествоиспыт., 1938а, т. 67, вып. 4, с. 64—92.

Лобашев М. Е. Частота летальных мутаций в зрелых и незрелых половых клетках *Drosophila melanogaster* в зависимости от дозы Х-лучей. — Биол. журн., 1938б, т. 7, № 3, с. 581—594.

Лобашев М. Е. Физиологическая (паранекротическая) гипотеза мутационного процесса. — Вестн. ЛГУ, сер. биол. 1947, № 8, с. 10—29.

Лобашев М. Е. Сигнальная наследственность. — В кн.: Исследования по генетике. Л., 1961, сб. 1, с. 3—11.

Лобашев М. Е. Генетика. Л., 1969. (1-е изд. — 1967).

Лобашев М. Е., Лучникова Е. М., Кайданов Л. З. О некоторых механизмах регуляции структуры и численности популяций животных. — Тр. Петергоф. биол. ин-та ЛГУ, 1970, № 20, с. 155—174.

Лобашев М. Е., Смирнов Ф. А. К природе действия химических агентов на мутационный процесс. — ДАН СССР, 1934, т. 2, № 5, с. 307—311.

Логачев Е. Д. Материалы к вопросу о взаимоотношениях тканей внутренней среды и пограничных тканей у плоских червей в онто- и филогенезе. Кемерово, 1957.

Лойт Т. В. Теоретическая биология как метатеория биологической науки. — Вопр. философии, 1974, № 6, с. 83—89.

Лопатин Н. В. Эволюция биосферы и горючие ископаемые. — Изв. АН СССР. Сер. геол., 1979, № 7, с. 5—22.

Лопатина Н. Г. Сигнальная деятельность в семье медоносной пчелы (*Apis mellifera* L.). Л., 1971.

Лотси Дж. Опыты с видовыми гибридами и соображения о возможности эволюции при постоянстве вида. — В кн.: Новые идеи в биологии. Спб., 1914, вып. 4, с. 112—123.

Лукашев К. И., Вадковская И. К. Биосфера и биогеохимические провинции. Минск, 1973.

Лукин Е. И. Проблема географічної мінливості організмів. — Учен. зап. Харьков. ун-та, 1935, № 2—3, с. 155—170.

Лукин Е. И. Про класифікацію явищ мінливості. — Учен. зап. Харьков. ун-та, 1935, кн. 4, с. 73—79.

Лукин Е. И. Про причини заміни в процесі органічної еволюції неспадкових змін спадковими з погляду теорії природного добору. — Учен. зап. Харьков. ун-та, 1936, № 6—7, с. 199—209.

Лукин Е. И. Про локальну і сезонну мінливість *Pyrrhocoris apterus*. — Праці Зоол.-біол. ін-ту при Харьків. ун-ті, 1939а, вип. 6, с. 57—73.

Лукин Е. И. Про географічну мінливість величини деяких комах. — Праці Зоол.-біол. ін-ту при Харьків. ун-ті, 1939б, вип. 6, с. 74—82.

Лукин Е. И. Дарвинизм и проблема закономерных географических изменений организмов. — Усп. соврем. биол., 1939в, т. 11, вып. 2, с. 241—266.

Лукин Е. И. Дарвинизм и географические закономерности в изменении организмов. М.; Л., 1940.

Лукин Е. И. Адаптивные ненаследственные изменения организмов и их судьба в эволюции. — Журн. общ. биол., 1942, т. 3, № 4, с. 235—261.

Лукин Е. И. Различия в скорости эволюции разных систем органов и приспособлений к размножению и развитию животных. — Зоол. журн., 1964, т. 43, вып. 8, с. 1105—1120.

Лукин Е. И. Некоторые данные и соображения о внутривидовой дифференциа-

ции животных. — В кн.: Внутривидовая изменчивость наземных позвоночных животных и микроэволюция. Свердловск, 1965, с. 33—44.

Лукин Е. И. Некоторые общие вопросы построения системы животного мира. — В кн.: Проблемы эволюции. Новосибирск, 1968, т. 1, с. 71—81.

Лукин Е. И. Неравномерность темпов органической эволюции. — В кн.: Философские проблемы эволюционной теории. М., 1971, ч. 2, с. 31—40.

Лукин Е. И. Проблемы типов животного мира и теория ароморфозов. — В кн.: Проблемы эволюции. Новосибирск, 1972, т. 2, с. 124—143.

Лукин Е. И. Дарвиновский принцип монофилии и проблема уменьшения количества параллельных систематических групп в зависимости от повышения их ранга: К 90-летию со дня рождения И. И. Шмальгаузена. — Зоол. журн., 1975, т. 54, вып. 1, с. 5—19.

Лус Я. Я. О наследовании окраски и рисунка у божьих коровок *Adalia bipunctata* L. и *Adalia decemipunctata* L. — Изв. Бюро по генетике, 1928, вып. 6, с. 89—163.

Лус Я. Я. Анализ явления доминирования при наследовании рисунка элитр у *Adalia bipunctata L.* — Тр. Лаб. генетики АН СССР, 1932, вып. 2, с. 135—162.

Лус Я. Я. Концентрация летальных мутаций в природных популяциях божьих коровок. — ДАН СССР, 1947, т. 57, № 8, с. 825—830.

Лусис Я. Я. О биологическом значении полиморфизма окраски у двуточечной божьей коровки — *Adalia bipunctata* L. — Latv. Entomolog., 1961, № 4, с. 3—28.

Лусис Я. Я. Экспериментальные данные о таксономическом статусе трех форм рода *Calvia* (*Coccinellidae*) из Средней Азии. — Latv. Entomolog., 1971, вып. 14, с. 69—80.

Лусис Я. Я. Таксономические отношения и географическое распространение форм жуков рода *Adalia Mulsant.* — В кн.: Проблемы генетики и эволюции. Рига, 1973, т. 184, вып. 1, с. 5—128.

Лутков А. Н. Экспериментальное получение безлигульной формы ячменя под влиянием Х-лучей. — Тр. по прикл. ботан., генет. и селекции, 1935, № 7, с. 197—202.

Лутков А. Н. Об экспериментальном получении полиплоидных гамет под влиянием низкой температуры и хлороформа. — Тр. по прикл. ботан., генет. и селекции, 1937, т. 2, № 7, с. 127—150.

Лутков А. Н. Тетраплоидия у льна, вызванная действием высокой температуры на зиготу. — ДАН СССР, 1938, т. 19, № 1, с. 87—90.

Лутков А. Н. Массовое получение тетраплоидных растений льна действием колхицина. — ДАН СССР, 1939, т. 29, № 4, с. 177—181.

Лутков А. Н. Экспериментальное получение аллополиплоидной формы перечной мяты *Mentha piperita* L. — В кн.: Краткий отчет о научно-исследовательской работе за 1956 г. НИИ масличных и эфиро-масличных культур ВАСХНИЛ. Краснодар, 1957, с. 112—115.

Лутков А. Н. Полиплоидия в эволюции и селекции растений. — В кн.: Экспериментальная полиплоидия в селекции растений. Новосибирск, 1966, с. 7—34.

Лучник А. Н. Спонтанный мутационный процесс и скорость эволюции. — В кн.: Общая генетика. М., 1978, т. 3, с. 38—73.

Лучникова Е. М. Сохранность резистентности к ДДТ у дрозофилы в отсутствие поддерживающего отбора. — Вест. ЛГУ, сер. биол., 1964, № 3, с. 156—162.

Лысенко Т. Д. Естественный отбор и внутривидовая конкуренция. — Селекция и семеноводство, 1946, вып. 1—2, с. 3—26.

Лысенко Т. Д. О положении в биологической науке. — В кн.: О положении в биологической науке. М., 1948а, с. 7—41. (Докл. на август. сессии ВАСХНИЛ).

Лысенко Т. Д. Агробиология. М., 1948б.

Лысенко Т. Д. Новое в науке о биологическом виде. — Агробиология, 1950, № 6, с. 15—25.

Лысенко Т. Д. О биологическом виде и видообразовании. — Агробиология, 1956, № 4, с. 3—30.

Лэк Д. Дарвиновы вьюрки. М., 1949.

Любименко В. Н. О превращениях пигментов пластид в живой ткани растения. — Зап. АН, физ.-мат. отд-ние. Сер. 8, 1916, т. 33, с. 1—274.

Любименко В. Н. К вопросу о физиологической самостоятельности пластид. — Журн. Рус. бот. о-ва, 1917, т. 2, № 1—2, с. 46—56.

Любименко В. Н. Курс общей ботаники. Берлин, 1923.

Любименко В. Н. Фотосинтез и хемосинтез в растительном мире. М.; Л., 1935, с. 5—321.

Любименко В. Н. К теории процесса приспособления в растительном мире. — Природа, 1935, № 12, с. 44—54.

Любименко В. Н., Щеглова О. А. О фотопериодической адаптации. — Журн. Рус. бот. о-ва, 1927, т. 12, № 1—2, с. 113—162.

Любименко В. Н., Щеглова О. А., Булгакова З. П. Опыты над соревнованием за место у растений. — Журн. Рус. бот. о-ва, 1925, т. 10, вып. 3—4, с. 293—338.

Любищев А. А. О форме естественной системы организмов. — Изв. Биол. НИИ при Перм. ун-те, 1923, т. 2, вып. 3, с. 99—110.

Любищев А. А. Понятие эволюции и кризис эволюционизма. — Изв. Биол. НИИ при Перм. гос. ун-те, 1925, т. 4, вып. 4, с. 137—153.

Любищев А. А. Проблемы систематики. — В кн.: Проблемы эволюции. Новосибирск, 1968, т. 1, с. 7—29.

Любищев А. А. Значение и будущее систематики. — Природа, 1971, № 2, с. 15—23.

Любищев А. А. О постулатах современного селектогенеза. — В кн.: Проблемы эволюции. Новосибирск, 1973, т. 3, с. 31—56.

Ляпунов А. А. Об управляющих системах живой природы. — В кн.: О сущности жизни. М., 1964, с. 66—80.

Ляпунов А. А. Математическая интерпретация биологических закономерностей. — В кн.: Математическое моделирование жизненных процессов. М., 1966, с. 5—16.

Магржиковская К. В. Влияние $CuSO_4$ на мутационный процесс у *Drosophila melanogaster*. — Бюл. экспер. биол. и мед., 1936, т. 2, № 2, с. 95—97.

Магржиковская К. В., Сахаров В. В. Роль внутренних факторов в мутационном процессе. Влияние гибридизации на темп мутационной частоты. — ДАН СССР, 1941, т. 31, № 7, с. 698—699.

Мазин А. Л. Определение частоты встречаемости разных пиримидиновых последовательностей в ДНК; степень сблоченности нуклеотидов — новая характеристика структуры ДНК. — В кн.: Строение ДНК и положение организмов в системе. М., 1972, с. 44—57.

Мазин А. Л. Эволюция генома. — Журн. Всесоюз. хим. о-ва им. Д. И. Менделеева, 1980, т. 25, № 4, с. 362—372.

Мазинг В. В. Мысли о Г. Ф. Морозове и лесоведение. — Природа Эстонии, 1967, № 5, с. 285—291.

Мазинг В. В. К вопросу об эволюции биоценотических систем. — В кн.: Теоретические проблемы фитоценологии и биогеоценологии. М., 1970, с. 95—106.

Мазинг Р. А. Повышенная жизнеспособность гетерозиготных по летали мух *Drosophila melanogaster*. — ДАН СССР, 1938, т. 20, № 2—3, с. 173—176.

Мазинг Р. А. Различная жизнеспособность мух *Drosophila melanogaster*, гетерозиготных по леталям. — ДАН СССР, 1939, т. 23, № 8, с. 834—837.

Мазинг Р. А. Наследование избирательной способности при яйцекладе у *Drosophila melanogaster*. — ДАН СССР, 1946, т. 51, № 7, с. 543—546.

Мазурмович Б. Н., Полянский Ю. И. В. А. Догель. М., 1980.

Майр Э. Систематика и происхождение видов. М., 1947.

Майр Э. Зоологический вид и эволюция. М., 1968.

Майр Э. Принципы зоологической систематики. М., 1971.

Майр Э. Популяции, виды и эволюция. М., 1974а.

Майр Э. Систематика и происхождение видов с точки зрения зоолога. М., 1974б.

Майр Э., Линсли Э., Юзингер Р. Методы и принципы зоологической систематики. М., 1956.

Маккей А. Джон Десмонд Бернал (1901—1971). — Вопр. истории естествозн. и техники, 1973, вып. 2 (43), с. 21—34.

Максимович М. А. Систематика растений. М., 1831.

Макридин В. П. О проблеме вида в палеонтологии. — Учен. зап. Харьков. ун-та, 1955, т. 57, с. 17—29.

Малеев В. П. Теоретические основы акклиматизации. Л., 1933.

Малецкий С. И., Денисова Э. В., Лутков А. Н. Получение самоопыленных линий у самонесовместимых растений сахарной свеклы. — Генетика, 1970, т. 6, № 6, с. 180—191.

Малиновский А. А. О роли фенотипических и генотипических явлений в эволюции вида. — Изв. АН СССР, сер. биол., 1939, № 4, с. 575—614.

Малиновский А. А. Закономерности наследственности в свете учения об отборе. — Усп. соврем. биол., 1941, т. 14, вып. 1, с. 171—176.

Малиновский А. А. Вид как эволюционное целое. — В кн.: Рефераты научно-исследовательских работ учреждений АН СССР за 1945 г. Отд-ние биол. наук. М.; Л., 1947, с. 286—287.

Мальчевский А. С. Местные напевы и географическая изменчивость песни у птиц. — Вестн. ЛГУ, сер. биол., 1958а, № 9, с. 110—119.

Мальчевский А. С. О биологических расах обыкновенной кукушки (*Cuculus canorus* L.) на территории европейской части СССР. — Зоол. журн., 1958б, т. 37, вып. 1, с. 87—95.

Мальчевский А. С. О консервативном и дисперсном типах эволюции популяций у птиц. — Зоол. журн., 1968, т. 47, вып. 6, с. 833—842.

Мамаев Б. М. Эволюция галлообразующих насекомых-галлиц. Л., 1968.

Мамаев Б. М. Гравитационная гипотеза происхождения насекомых. — Энтомол. обозр., 1975, т. 54, вып. 3, с. 499—506.

Мамаев С. А. Вариации сосны обыкновенной по окраске генеративных органов. — В кн.: Внутривидовая изменчивость древесных растений. Свердловск, 1965, с. 3—40.

Мамаев С. А. Некоторые вопросы формирования популяционной структуры вида древесных растений. — Экология, 1970, № 1, с. 39—49.

Мамаев С. А. Формы внутривидовой изменчивости древесных растений. М., 1972.

Мамкаев Ю. В. Полимеризация и олигомеризация как закономерности в эволюции организменных систем. — В кн.: Значение процессов полимеризации и олигомеризации в эволюции. Л., 1977, с. 18—21.

Манойленко К. В. Развитие эволюционного направления в физиологии растений. Л., 1974.

Мантейфель Б. П. Значение особенностей поведения животных в их экологии и эволюции. — В кн.: Методологические основы управления поведением рыб. М., 1970, с. 12—35.

Мануйлова Н., Козьмина Н., Алпатов В. Влияние плотности населения на рост гусениц шелковичного червя и большой вощинной моли. — Соц. шелководство, 1931, вып. 3, с. 39—44.

Маркелов Г. И. Оптико-вегетативная система. — Невропатология и психиатрия, 1945, т. 14, № 3, с. 3—11.

Маркелов Г. И. Эволюционная вегетология. — Учен. зап. Одес. психоневр. ин-та, 1949, вып. 1, с. 5—88.

Маркелов Г. И. Кора головного мозга и вегетативная нервная система. — Врач. дело, 1951, № 11, с. 1—11.

Маркель А. Л., Бородин П. М. Генетико-эволюционные аспекты стресса. — В кн.: Доклады XIV-го Междунар. генет. конгресса. М., 1978, с. 115.

Марковский Б. П. Жизнь как геологический фактор. — В кн.: Значение биосферы в геологических процессах. Вопросы взаимосвязи палеонтологии и тектоники. М.; Л., 1962, с. 8—11.

Мартинсон Г. Г. Третичная фауна моллюсков Прибайкалья. — Тр. Байкальск. лимнол. станции АН СССР, 1951, т. 13, с. 5—93.

Мартынов А. В. О крыльях термитов в связи с вопросом филогении этой и соседних групп насекомых. — В кн.: Акад. Н. В. Насонову к 80-летию со дня рождения и 60-летию науч. деятельности. М., 1937, с. 83—150.

(Матвеев Б. С.) Matwejeff B. S. Die Entwicklung der vorderen Wirbel und des Webersche Apparates bei Cypriniden. — Zool. Jahrb. Abt. Anat. und Entwicklungsgesch., 1929, Bd 51, S. 348—375.

Матвеев Б. С. Закономерности эволюционной морфологии и дарвинизм. — Зоол. журн., 1939, т. 18, вып. 4, с. 572—599.

Матвеев Б. С. Учение об этапности (стадийности) индивидуального развития животных. — В кн.: Проблемы современной эмбриологии. Л., 1956, с. 111—122.

Матвеев Б. С. Факторы, определяющие изменение онтогенеза в эволюции. — Архив анат., гистол. и эмбриол., 1960, т. 28, № 3, с. 3—15.

Матвеев Б. С. Сравнительный метод исследования и его значение в изучении причин изменения темпов развития в эволюции онтогенезов. — В кн.: Темп индивидуального развития животных и его изменения в ходе эволюции. М., 1968, с. 22—37.

Матвеева Н. В., Чернов Ю. И. Полярные пустыни полуострова Таймыр. — Бот. журн., 1976, т. 61, № 3, с. 297—311.

Материалы к биобиблиографии ученых СССР. Александр Иванович Опарин. М., 1964.

Махотин А. А. О взаимоотношениях типов филогенетических изменений органов. — В кн.: Памяти академика А. Н. Северцова. М., 1940, т. 2, с. 209—250.

Машковцев А. А. Смена эндогенных и экзогенных факторов эмбриологического развития в онтогенезе и филогенезе. — Изв. АН СССР. Сер. биол., 1936, № 5, с. 945—997.

Машковцев А. А. Морфо-физиологические закономерности в развитии позвоночных животных. — В кн.: Памяти акад. А. Н. Северцова. М., 1939, т. 1, с. 383—438.

Машталер Г. А. Основные закономерности эволюции приспособления. — Сов. наука, 1938, № 2, с. 57—80.

Машталер Г. А. Роль фенотипической и генотипической изменчивости в эволюции. Одесса, 1940.

Медведев Л. Н. О разграничивающей изменчивости близких видов на примере жуков-листоедов (*Coleoptera, Chrysomelidae*). — Зоол. журн., 1968, т. 47, вып. 6, с. 843—849.

Медведев Н. Н. Совместное действие холода и облучения на возникновение мутаций. — ДАН СССР, 1935, т. 4, № 6—7, с. 265—268.

Медведев Н. Н. Ю. А. Филипченко. М., 1978.
Медведева И. М. Орган обоняния амфибий и его филогенетическое значение. Л., 1975.
Медников Б. М. Экологические формы у рыб и проблема симпатрического видообразования. — Зоол. журн., 1963, т. 42, вып. 1, с. 70—77.
Медников Б. М. О реальности высших систематических категорий позвоночных животных. — Журн. общ. биол., 1974, т. 35, № 5, с. 659—665.
Медников Б. М. Изучение родственных взаимоотношений в группе лососевых методом молекулярной гибридизации. — В кн.: Лососевидные рыбы (морфология, систематика и экология). Л., 1976, с. 74—75.
Медников Б. М. Геносистематика и типология. — Зоол. журн., 1978, т. 57, вып. 9, с. 1301—1310.
(Медников Б. М.) Mednikov B. M. DNA×DNA hybridization in taxonomy. — Sov. Sci. Rev., 1980, v. 1, p. 447—469.
Медников Б. М. Современное состояние и развитие закона гомологических рядов в наследственной изменчивости. — В кн.: Проблемы новейшей истории эволюционного учения. Л., 1981, с. 127—135.
Медников Б. М., Ахундов А.-Д. Г. Систематика рода благородных лососей *Salmo* (*Pisces, Salmonidae*) в свете данных по молекулярной гибридизации ДНК. — ДАН СССР, 1975, т. 222, № 3, с. 744—746.
Медников Б. М., Галимова Л. М., Белозерский А. Н. О закономерностях ошибок трансляции in vivo и in vitro. — Биохимия, 1970, т. 35, № 2, с. 216—223.
Медников Б. М., Леванова Г. Ф. О возможных принципах построения естественной системы микроорганизмов. — В кн.: Физиология и биохимия микроорганизмов. Горький, 1974, вып. 2, с. 7—13.
Медников Б. М., Максимов В. А. Генетическая дивергенция гольцов (*Salvelinus*) Чукотского полуострова и проблемы видообразования в этой группе. — В кн.: Тез. докл. II Всесоюз. совещ. по биохим. генетике, кариол. полиморфизму и мутагенезу рыб. Л., 1978, с. 39.
Медников Б. М., Меншуткин В. В. Опыт моделирования эволюции нуклеотидной последовательности ДНК на ЭВМ. — Журн. общ. биол., 1977, т. 38, № 2, с. 198—203.
Медников Б. М., Попов Л. С., Антонов А. С. Характеристика первичной структуры ДНК как критерий для построения естественной системы рыб. — Журн. общ. биол., 1973, т. 34, № 4, с. 516—529.
Медников Б. М., Решетников Ю. С., Шубина Е. А. Изучение родственных связей сиговых рыб (*Coregonidae*) методом молекулярной гибридизации ДНК. — Зоол. журн., 1977, т. 56, вып. 3, с. 333—341.
Медников Б. М., Шубина Е. А. Роль промоторных участков транскриптонов в микроэволюционных процессах. — ДАН СССР, 1976, т. 229, № 5, с. 1237—1239.
(Мейен С. В.) Meyen S. V. Plant morphology in its nomothetical aspects. — Bot. Rev., 1973, v. 39, N 3, p. 205—260.
Мейен С. В. Проблема направленности эволюции. — В кн.: Зоология позвоночных. М., 1975, с. 66—117.
Мейен С. В., Урманцев Ю. А., Алексеев В. П., Скворцов А. К. По поводу теории эволюции Л. С. Берга. — Природа, 1979, № 9, с. 113—126.
Мейер К. И. Предисловие. — В кн.: *Б. М. Козо-Полянский.* Основной биогенетический закон с ботанической точки зрения. Воронеж, 1937, с. 3—5.
Мейер К. И. О заложении и развитии проводящей системы у папоротников. — Вестн. МГУ, 1949, вып. 8, с. 129—145.
Мейер К. И. Морфогения высших растений. М., 1958.
Мейер М. Н. Комплексный таксономический анализ вида на примере серых полевок. — В кн.: Тез. совещ. по объему вида и внутривидовой систематике. Л., 1967, с. 76—77.
Мейер Н. Ф. Биологический метод борьбы с вредными насекомыми и результаты его применения в СССР. — Зоол. журн., 1938, т. 17, вып. 5, с. 905—933.
Мейер Н. Ф. Трихограмма. М.; Л., 1941.
Мейер Н. Ф., Мейер З. А. Об образовании биологических форм у *Chrysopa vulgaris* Schr. (*Neuroptera, Chrysopceae*). — Зоол. журн., 1946, т. 25, вып. 2, с. 115—120.
Мейсель М. Н. Действие цианистых солей на развитие дрожжей. — Изв. АН СССР. Отд-ние мат.-естеств. наук, 1932, № 9, с. 1337—1342.
Мейсель М. Н. О комбинированном действии каменноугольной смолы и ультрафиолетовых лучей на развитие дрожжей. — Изв. АН СССР. Отд-ние мат.-естеств. наук, 1933, № 6, с. 849—853.
Мейсон Р. Основы геохимии. М., 1971.
Мейстер Г. К. Проблема межвидовой гибридизации в освещении современного экспериментального метода. — Журн. опыт. агрономии юго-востока, 1927, т. 4, вып. 1, с. 3—88.
Мейстер Г. К. Современные задачи изучения межвидовых гибридов. — Тр.

l Всесоюз. съезда по генетике, селекции, семеноводству и племенному животн. Л., 1930, т. 2, с. 27—43.

Мейстер Г. К., Мейстер Н. Г. Ржано-пшеничные гибриды. М., 1923.

Мёллер Г. Д. Современное состояние экспериментальных данных о природе гена. — В кн.: Спорные вопросы генетики и селекции. М.; Л., 1937а, с. 114—149.

Мёллер Г. Д. Проблема изменчивости гена. — В кн.: *Г. Д. Мёллер.* Избр. работы по генетике. М.; Л., 1937б, с. 178—205.

Мензбир М. А. Орнитологическая география Европейской России. М., 1882.

Мензбир М. А. Успехи биологии и близких к ней наук. — Рус. мысль, 1885, кн. 4, с. 37—80.

Мензбир М. А. За Дарвина. М.; Л., 1927.

(Мережковский К. С.) Mereschkowsky C. Über Natur und Ursprung der Chromatophoren im Pflanzenreiche. — Biol. Zbl., 1905, Bd 25, N 18, S. 593—604.

Мережковский К. С. Теория двух плазм как основа симбиогенезиса, нового учения о происхождении организмов. Казань, 1909.

(Мережковский К. С.) Mérejkovsky C. La Plante considérée comme un complexe symbiotique. — Bull. Soc. Sci. Natur., 1920, N 6, p. 17—98.

Местергази М. М. Основные проблемы органической эволюции. М., 1930.

Мечников И. И. Избранные работы по дарвинизму. М., 1958.

Мечников И. И. Очерк вопроса о происхождении видов. — Соч. М., 1960, т. 4, с. 155—328.

Мечников И. И. Борьба за существование в обширном смысле. — Соч. М., 1960, т. 4, с. 328—338.

Миддендорф А. Путешествие на север и восток Сибири. Ч. II. Север и восток Сибири в естественно-историческом отношении. Отд. 5. Сибирская фауна. СПб., 1869.

Миклин А. М О значении кибернетического подхода к эволюционной теории. — В кн.: История и теория эволюционного учения. Л., 1974, вып. 2, с. 162—167.

Микулинский С. Р. Развитие общих проблем биологии в России. М., 1961.

Микулинский С. Р. Карл Францевич Рулье. Ученый, человек и учитель. Москва, 1979.

Милейковский С. А. О связи между температурными границами нереста вида и его географической принадлежностью у морских беспозвоночных. — Зоол. журн., 1960, т. 39, вып. 5, с. 666—669.

Милейковский С. А. Некоторые проблемы экологии размножения морских донных беспозвоночных с пелагическим развитием. — Тр. Мурман. морск. биол. ин-та, 1961, вып. 3, с. 147—169.

Мильн-Эдвардс А. Введение в общую зоологию. М., 1859.

Мина М. В. Изоляция во времени и формообразование. — В кн.: Докл. МОИП, зоол. и ботан., 1971, с. 128—131.

Мина М. В. О популяционной структуре вида у рыб. К оценке некоторых гипотез. — Журн. общ. биол., 1978, т. 39, № 3, с. 453—460.

Мина М. В., Клевезаль Г. А. Рост животных. Анализ на уровне организма. М., 1976.

Миничев Ю. С., Бубко О. В. Некоторые особенности нервного аппарата трохофорных животных. — Зоол. журн., 1973, т. 52, вып. 5, с. 637—648.

Мирзоян Э. Н. Индивидуальное развитие и эволюция. Очерк истории проблемы соотношения онтогенеза и филогенеза. М., 1963.

Мирзоян Э. Н. Развитие учения о рекапитуляции. М., 1974.

Мирзоян Э. Н. Развитие основных концепций эволюционной гистологии. М., 1980.

Мирошниченко Г. П. Некоторые проблемы исследования ДНК высших растений. — Успехи соврем. биол., 1979, т. 88, вып. 1 (4), с. 141—159.

Митрофанов В. Г. Модификация доминантности признака у дрозофил группы virilis. — Генетика, 1969, т. 5, № 12, с. 62—66.

Митрофанов В. Г. Физиологические основы и эволюция доминантности. — В кн.: Проблемы экспериментальной биологии. М., 1977, с. 21—31.

Михайлович А. Жизнь, ее происхождение и развитие. Л., 1934.

Мишустин Е. Н. Эколого-географическая изменчивость почвенных бактерий. — Природа, 1939, № 4, с. 27—36.

Мишустин Е. Н. Эколого-географическая изменчивость почвенных бактерий. М.; Л., 1947.

Мозелов А. П. К переоценке философских основ неодарвинизма. — В кн.: Методологические проблемы биологии. Л., 1971, с. 59—65.

Монин А. С. История Земли. М., 1977.

Морган Т. Г. Теория эволюции в современном освещении. М.; Л., 1926.

Мордвилко А. К. Эволюция циклов и происхождения гетерогении (миграций) у тлей. — Защита растений, 1926, т. 2, № 7, с. 476—484.

Мордвилко А. К. К вопросу о распространении тлей. — В кн.: Акад. Н. В. На-

сонову к 80-летию со дня рождения и 60-летию науч. деятельности. М.; Л., 1937, с. 667—670.

Мордухай-Болтовской Ф. Д. Некоторые данные о темпах видообразования водной фауны. — Бюл. МОИП. Отд-ние биол., 1959, т. 64, вып. 4, с. 141—144.

Мороз П. Э. Эволюция биологических параметров к их физическим пределам. — В кн.: Закономерности прогрессивной эволюции. Л., 1972, с. 270—285.

Морозов Г. Ф. Учение о лесе. Спб., 1912.

Морозов Г. Ф. Дарвинизм в лесоводстве. — Лесн. журн., 1913, № 5, с. 3—14.

Морозов Н. А. В поисках философского камня. Спб., 1909.

Мошков Б. С. Фотопериодизм у растений. М.; Л., 1961.

Муретов Г. Д. Физиологические мутации и динамика генного состава популяций *Drosophila melanogaster*. — ДАН СССР, 1939, т. 24, № 3, с. 481—486.

Муретов Г. Д. Возникновение физиологических мутаций и их распространение в популяциях *Drosophila melanogaster*. — Журн. общ. биол., 1941, т. 2, № 2, с. 273—300.

Мухина Н. А. Популяционная структура сортов клевера красного. — Бюл. Всесоюз. ин-та растениеводства им. Н. И. Вавилова, 1979, вып. 91, с. 50—52.

Мюнтцинг А. Генетические исследования. М., 1963.

Навашин М. С. Гаплоидные, диплоидные и триплоидные ядра у *Crepis virens* Vill. — Зап. Киев. о-ва естествоиспыт., 1915, т. 25, с. 1—14.

(Навашин М. С.) Nawaschin M. S. Morphologische Kernstudien der Crepis-Arten in Bezug auf die Artbildung. — Z. Zellforsch., 1925a, Bd 2, N 1, S. 98—111.

(Навашин М. С.) Navashin M. S. Polyploid mutations in *Crepis capillaris*. Triploid and pentaploid mutants of *Crepis capillaris*. — Genetics, 1925б, v. 10, N 6, p. 583—592.

Навашин М. С. Проблема происхождения жизни в свете цитологического исследования. — Вестн. Ком. акад., 1926а, № 14, с. 170—183.

(Навашин М. С.) Nawaschin M. S. Variabilität des Zellkerns bei *Crepis*-Arten in Bezug auf die Artbildung. — Z. Zellforsch., 1926б, Bd 4, N 2, S. 171—215.

Навашин М. С. Об изменении числа и морфологических признаков хромосом вследствие гибридизации. — Тр. по прикл. ботан., генет. и селекции, 1927, т. 17, № 3, с. 121—150.

Навашин М. С. Морфология клеточного ядра у видов *Crepis* в связи с вопросом видообразования. — В кн.: Сборник им. С. Г. Навашина. М., 1928а, с. 171—186.

(Навашин М. С.) Nawaschin M. S. «Amphiplastie» — eine neue karyologische Erscheinung. — In: Verhandlungen des V International Kongress fur Vererbungswissenschaft. Berlin, 1928б, S. 1148—1152.

(Навашин М. С.) Navashin M. S. Studies on polyploidy. I. Gytological investigations on triploidy in *Crepis*. — Univ. Calif. Publ. Agr. Sci., 1929, v. 2, N 14, p. 377—400.

(Навашин М. С.) Navashin M. S. Spontaneous chromosomal alterations in *Crepis tectorum* L. — Univ. Calif. Publ. Agr. Sci., 1931, v. 6, N 7—8, p. 201—206.

(Навашин М. С.) Navashin M. S. The dislocation hypotesis of evolution of chromosome numbers. — Z. induct Adstammungs- und Vererbungslehre, 1932, Bd 63, N 3, S. 224—231.

Навашин М. С. Новые данные по вопросу о самопроизвольных мутациях. — Биол. журн., 1933а, т. 2, вып. 2—3, с. 111—115.

(Навашин М. С.) Navashin M. S. Origin of spontaneous mutations. — Nature, 1933б, v. 131, N 3308, p. 436.

Навашин М. С. Кариотипическая изменчивость и ее значение. — Усп. соврем. биол., 1934, т. 3, вып. 1, с. 3—26.

(Навашин М. С.) Navashin M. S. Chromosome alternations caused by hybridisation and their bearing upon certain general genetic problems. — Cytologia, 1934, v. 5, N 2, p. 169—203.

Навашин М. С. Наследственность и изменчивость как стадии единого процесса развития. — Учен. зап. МГУ, 1935, № 4, с. 266—272.

Навашин М. С. Хромосомная изменчивость и видообразование. — В кн.: Памяти К. А. Тимирязева. М.; Л., 1936а, с. 257—281.

Навашин М. С. Новое о мутациях как факторе эволюции. — Под знаменем марксизма, 1936б, № 6, с. 133—142.

Навашин М. С., Герасимова Е. Н. Природа и причины мутаций. I. О природе и значении хромосомных мутаций. — Биол. журн., 1935, т. 4, вып. 4, с. 593—634.

Навашин М. С., Герасимова Е. Н. Получение полиплоидов из листьев, обработанных колхицином. — ДАН СССР, 1939, т. 24, № 9, с. 942—944.

Навашин М. С., Герасимова Е. Н. Получение тетраплоидного кок-сагыза и его практическое значение. — ДАН СССР, 1941, т. 3, № 1, с. 47—50.

Навашин М. С., Шкварников П. К. Об ускорении мутационного процесса в покоющихся семенах под влиянием повышенной температуры. — Природа, 1933, т. 22, № 10, с. 54—55.

Навашин С. Г. Об индивидуальных и видовых отличиях хромосом. — В кн.:

Протоколы заседаний Киевского общества естествоиспытателей, 19.02.1911. Киев. 1911, с. 25—27.

Навашин С. Г. Новые наблюдения над превращением клеточного ядра у *Galtonia candicans*. — В кн.: Протоколы заседаний Киевского общества естествоиспытателей, 25.09.1912. Киев, 1912а, с. 28—33.

Навашин С. Г. О диморфизме клеточных ядер в соматических клетках у *Galtonia candicans*. — Изв. АН, 1912б, т. 6, вып. 4, с. 373—385.

Навашин С. Г. Принцип преемственности и новые методы в учении о клетке высших растений. — Журн. Рус. бот. о-ва, 1916, т. 1, № 1—2, с. 1—38.

Навашин С. Г. Резюме возражений на доклад Делоне. — Журн. Рус. бот. о-ва, 1921, т. 6, с. 171—172.

Навашин С. Г. Единицы жизни. Вологда, 1925.

Навашин С. Г. Пол — фактор органической эволюции. Вологда, 1926.

Надсон Г. А. О действии радия на дрожжевые грибки в связи с общей проблемой влияния радия на живое вещество. — Вестн. рентгенол. и радиол., 1920, т. 1, № 1—2, с. 45—137.

(Надсон Г. А.) Nadson G. A. Changements das caracteres hereditaires provoques experimentlement et la creation de nouvelles races stablles chez les levures. Paris, 1937.

Надсон Г. А., Рохлина Э. Я. Радиорасы дрожжей и их практическое значение: К проблеме экспериментального расообразования. — Вестн. рентгенол. и радиол., 1932, т. 11, вып. 3, с. 239—254.

Надсон Г. А., Филиппов Г. С. О влиянии рентгеновых лучей на половой процесс и образование мутантов у низших грибов (*Mucoraceae*). — Вестн. рентген. и радиол., 1925, т. 3, вып. 6, с. 305—310.

Надсон Г. А., Филиппов Г. С. Об образовании новых рас дрожжевых и плесневых грибков под влиянием рентгеновых лучей. — Журн. Рус. бот. о-ва, 1928, т. 13, № 1—2, с. 221—239.

Надсон Г. А., Филиппов Г. С. Об образовании новых стойких рас микроорганизмов под влиянием рентгеновых лучей. Радиорасы Sporobolomyces. — Вестн. рентгенол. и радиол., 1932, т. 10, с. 275—299.

Назаров В. И. Эволюционная теория во Франции после Дарвина. М., 1974.

Назаров В. И. Значение исследований Ж. Тесье для формирования синтетической теории эволюции. — В кн.: Проблемы новейшей истории эволюционного учения. Л., 1981, с. 136—147.

Нарчук Э. П. Некоторые аспекты эволюции двукрылых — фитофагов (*Insecta, Diptera*). — Журн. общ. биол., 1979, т. 40, № 1, с. 83—92.

Насонов Д. Н., Александров В. Я. Реакция живого вещества на внешние воздействия. М.; Л., 1940.

Насыров Ю. С. Фотосинтез и генетика хлоропластов. М., 1975.

Наука и техника: Вопросы истории и теории. Л., 1972, вып. 7, ч. 2.

Науменко В. А. О влиянии марганцевокислого калия на возникновение летальных мутаций у *Drosophila melanogaster*. — Бюл. экспер. биол. и мед., 1936, т. 1, № 3, с. 199—201.

Науменко Б. А. Закрепление определенных мутаций при искусственном отборе соответствующих модификаций. — ДАН СССР, 1941, т. 32, № 1, с. 75—78.

Наумов Д. В. Роль процессов олигомеризации и полимеризации в эволюции колониальных гидрозоев. — Тр. Ленингр. о-ва естествоиспыт., 1957, т. 73, № 4, с. 38—42.

Наумов Н. П. Очерки сравнительной экологии мышевидных грызунов. М.; Л., 1948.

Наумов Н. П. Типы поселений грызунов и их экологическое значение. — Зоол. журн., 1954, т. 33, вып. 2, с. 268—289.

Наумов Н. П. Экология животных. М., 1963.

Наумов Н. П. О методологических проблемах биологии. — Философские науки, 1964, № 1, с. 136—145.

Наумов Н. П. Пространственные особенности и механизмы динамики численности наземных позвоночных. — Журн. общ. биол., 1965, т. 26, № 6, с. 625—633.

Наумов Н. П. Структура популяции и динамики численности наземных позвоночных. — Зоол. журн., 1967, т. 46, вып. 10, с. 1470—1486.

Наумов Н. П. Структура и саморегуляция биологических макросистем. — В кн.: Биологическая кибернетика. М., 1972, с. 301—377.

Наумов Н. П. Сигнальные (биологические) поля и их значение для животных. — В кн.: Вопросы териологии. Успехи современной териологии. М., 1977, с. 93—110.

Невесская Л. А. Позднечетвертичные двустворчатые моллюски Черного моря, их систематика и экология. М., 1965.

Невесская Л. А. Вопросы видообразования в свете палеонтологических данных. — Палеонтол. журн., 1967, № 4, с. 17—34.

Невский С. А. Род *Triticum*. — В кн.: Флора СССР. Л., 1934, т. 2, с. 675—688.
Невский С. А. К вопросу о системе рода *Triticum*. — Сов. ботаника, 1935, № 6, с. 120—128.
Невский С. А. Материалы к познанию дикорастущих ячменей. — Тр. Бот. ин-та АН СССР, сер. 1, 1941, вып. 5, с. 64—255.
Нейгауз М. Е. Мутабильность локуса bobbed у *Drosophila melanogaster*. — Биол. журн., 1934а, т. 3, вып. 2, с. 342—345.
Нейгауз М. Е. Мутационный процесс под влиянием Х-лучей в зрелых и незрелых половых клетках самца *Drosophila melanogaster*. — Биол. журн., 1934б, т. 3, вып. 4, с. 602—608.
Нейгауз М. Е., Шехтман Я. Л. Влияние длины волны рентгеновских лучей на частоту видимых мутаций у *Drosophila melanogaster*. — Биол. журн., 1935, т. 4, вып. 5, с. 923—928.
Неймайр М. Корни животного царства: Введение в науку о происхождении животных. М., 1919.
Нейман Г. Б. Влияние количества растений в гнезде на крупность корней коксагыза. — Докл. ВАСХНИЛ, 1947, № 10, с. 16—22.
Нейфах С. А. Новые данные об эндосимбиотическом происхождении митохондрий. — В кн.: Молекулярная биология вирусов. М., 1972, с. 108—109.
Некрасов А. Д. Борьба за дарвинизм. М., 1926.
Немилов А. В. Аналогии между явлениями живой и мертвой природы и происхождение жизни на Земле. — В кн.: Итоги науки в теории и практике. М., 1912, с. 1—8.
Нестурх М. Ф. Человек и его предки. М., 1934.
Нестурх М. Ф. Приматология и антропогенез. М., 1960.
Нестурх М. Ф. Происхождение человека. М., 1970.
Никитин С. Н. Дарвинизм и вопрос о виде в современной палеонтологии. — Мысль, 1881, № 8, с. 144—170; № 9, с. 229—245.
Николаева А. Г. Применение цитологического метода при решении некоторых вопросов генетики. — В кн.: Тр. III Всерос. съезда по селекции и семеноводству. Саратов, 1920, с. 31.
Николаева А. Г. Цитологический метод в селекции и генетике. — Науч. изв., 1922, № 4, с. 183—188.
Николаева А. Г. Цитологическое исследование рода *Triticum*. — Тр. по прикл. ботан., генет. и селекции, 1922—1923, т. 13, № 1, с. 33—44.
Никольский А. М. Номогенез Л. С. Берга. — Учен. зап. Наркомпроса УССР. Харьков, 1923, с. 229—256.
Никольский Г. В. Частная ихтиология. М., 1954.
Никольский Г. В. Теория динамики стада рыб. М., 1974.
Николюкин Н. И. Межвидовая гибридизация рыб. Саратов, 1952.
Никоро З. С., Гинзбург Э. Х. Генетико-математические методы внутрипопуляционной селекции. — В кн.: Генетическая теория отбора, подбора и методов разведения животных. Новосибирск, 1976, с. 33—40.
Никоро З. С., Гусев С. Н. Экспериментальная проверка действия генетико-автоматических процессов в популяции. — Биол. журн., 1938, т. 7, вып. 1, с. 197—216.
Новиков К. Л. Систематические особенности хомяка (*Cricetus cricetus* L.). — Бюл. МОИП, сер. биол., 1935, т. 44, вып. 6, с. 302—313.
Новоженов Ю. И. Эффект популяционного ареала восточного майского хруща (*Melolontha hippocastani* F.) и его вероятные причины. — В кн.: Проблемы эволюции. Новосибирск, 1972, т. 2, с. 179—187.
Новоженов Ю. И. Географическая изменчивость сбалансированного полиморфизма (на примере восковика обыкновенного (*Trichius fasciatus* L.)) — Журн. общ. биол., 1977, т. 38, № 5, с. 709—724.
Новоженов Ю. И. Полиморфизм и видообразование. — Журн. общ. биол., 1979, т. 40, № 1, с. 17—34.
Новоженов Ю. И. Полиморфизм и непрерывная изменчивость в популяциях насекомых. — Журн. общ. биол., 1980, т. 41, № 5, с. 668—679.
Новоженов Ю. И., Береговой В. Е., Хохуткин И. М. Обнаружение границ элементарных популяций у полиморфных видов по частоте встречаемости форм. — В кн.: Проблемы эволюции. Новосибирск, 1973, т. 3, с. 252—260.
Новоженов Ю. И., Коробицын Н. М. Аберративная изменчивость в природных популяциях насекомых. — Журн. общ. биол., 1972, т. 33, № 3, с. 315—324.
Нодэн Ш. Новые исследования над гибридностью у растений. — В кн.: *Г. Мендель, Ш. Нодэн, О. Сажрэ.* Избранные работы. М., 1968, с. 69—102.
О внутривидовой борьбе за существование среди организмов (решение Бюро отделения биологических наук АН СССР). — Вестн. АН СССР, 1948, № 3, с. 106.
Огнев С. И. Обратим ли процесс эволюции? — Бюл. МОИП. Отд-ние биол., 1945, т. 50, вып. 1—2, с. 3—16.

Одинцова М. С. ДНК хлоропластов и митохондрий (структура, репликация, физико-химические свойства). — В кн.: Биологическая химия. М., 1976, т. 10, с. 1—179.

Одум Ю. Основы экологии. М., 1975.

Окладников А. П. Исследование палеолитической пещеры Тешик-Таш. — Тр. Узб. фил. АН СССР. сер. 1. Ташкент, 1940, вып. 1, с. 3—45.

Олейников А. Н. О роли живого вещества в эволюции атмосферы Земли. — В кн.: Значение биосферы в геологических процессах. М., 1962, с. 117—121.

Оленов Ю. М. Естественный отбор в природных популяциях *Drosophila melanogaster*. — ДАН СССР, 1937, т. 15, № 2, с. 97—101.

Оленов Ю. М. Борьба за существование между расами дрожжевых грибков в кишечнике *Drosophila melanogaster*. — Вестн. рентгенол. и радиол., 1940, т. 22, с. 217—220.

Оленов Ю. М. Ненаследственная изменчивость и эволюция. — Журн. общ. биол., 1946, т. 7, № 2, с. 251—282.

Оленов Ю. М. Факторы, определяющие численность вредных наследственных изменений в природных популяциях. — Журн. общ. биол., 1948, т. 9, № 4, с. 327—340.

Оленов Ю. М. О роли отбора и прямого приспособления в повышении резистентности к действию инсектицидов. — ДАН СССР, 1958а, т. 118, № 2, с. 414—416.

Оленов Ю. М. О повышении резистентности насекомых к действию ДДТ. — Энтомол. обозр., 1958б, т. 37, № 3, с. 520—537.

Оленов Ю. М. Некоторые проблемы эволюционной генетики и дарвинизм. М.; Л., 1961.

Оленов Ю. М. Гены и эпигеномная изменчивость. — Цитология, 1965а, т. 7, № 3, с. 285—302.

Оленов Ю. М. Явления фенотипического параллелизма в природных популяциях *Drosophila melanogaster*. — Генетика, 1965б, т. 1, № 2, с. 87—94.

Оленов Ю. М. Молекулярная биология и теория стабилизирующего отбора. — Журн. общ. биол., 1976, т. 37, № 1, с. 7—17.

Оленов Ю. М. Проблемы молекулярной генетики. Л., 1977.

Оленов Ю. М., Галковская К. Ф., Пушницына А. Д. Материалы к характеристике действия ионизирующей радиации на индивидуальное развитие. — Цитология, 1959, т. 1, № 3, с. 293—301.

Оленов Ю. М., Хармац И. С. Трансформация нормального генотипа в природных популяциях *D. melanogaster*. — ДАН СССР, 1939, т. 24, № 3, с. 472—475.

Оленов Ю. М., Хармац И. С., Галковская К. Ф., Княжева Н. И., Лебедева А. Д., Попова З. Ф. Естественный отбор в природных популяциях *Drosophila melanogaster*. — ДАН СССР, 1937, т. 15, № 2, с. 97—100.

Оленов Ю. М., Хармац И. С., Галковская К. Ф., Муретов Г. Д. Факторы, обуславливающие генный состав природных популяций *Drosophila melanogaster*. — ДАН СССР, 1939, т. 24, № 5, с. 476—480.

Олифан В. И. Изменчивость *Paramecium caudatum* при длительном воздействии разных температур. — Биол. журн., 1935, т. 4, вып. 6, с. 1097—1116.

Опарин А. И. Происхождение жизни. М., 1924.

Опарин А. И. Возникновение жизни. М., 1957. (1-е изд. — 1936).

Опарин А. И. Эволюционные взгляды К. А. Тимирязева и проблема происхождения жизни. М., 1969.

Опарин А. И. Природа жизни и проблема ее происхождения. — В кн.: Критерий живого. М., 1971, с. 5—27.

Опарин А. И. Мой путь в науке. — Вопр. истории естествозн. и техники, 1975, вып. 1 (50), с. 76—79.

Опарин А. И. Проблема происхождения жизни. М., 1976.

Опарин А. И., Серебровская К. Б. Образование коацерватных капель при синтезе полиаденилловой кислоты полинуклеотидфосфорилазой. — ДАН СССР, 1963, т. 148, № 4, с. 943—944.

О положении в биологической науке: Стенографический отчет сессии ВАСХНИЛ 31 июля—7 августа 1948 г. М., 1948.

Орлов А. А. Географическое распространение и происхождение разновидностей ячменя вида *Hordeum sativum* Lessen. — Тр. I Всесоюз. съезда по генетике, селекции, семеноводству и племенному животноводству. Л., 1930, т. 3, с. 399—401.

Орлов В. Н. Становление изолирующих механизмов у полевок рода Clethrionomis. — В кн.: Проблемы эволюции. Новосибирск, 1968, т. 1, с. 184—194.

Орлов В. Н. Кариосистематика млекопитающих. М., 1974.

Осадчук Л. В., Красс П. М., Трут Л. Н., Иванова Л. Н. Изменение эндокринной функции яичников у серебристо-черных лисиц в процессе доместикации. — ДАН СССР, 1978, т. 238, № 3, с. 758—760.

Осипов Д. В. Анализ наследственных механизмов, определяющих теплоустойчивость *Paramecium caudatum* Ehrbg. — Генетика, 1966, № 1, с. 119—131.

Осипов Д. В., Громов Б. В., Мамкаева К. А., Раутиан М. С., Скоблко И. И., Борхсениус О. Н. Использование симбиотических бактерий для анализа структуры

и функции ядерного аппарата инфузорий. — В кн.: Кариология и генетика простейших. Л., 1976, с. 101—139.

Остроумов А. А. Происхождение видов и естественный подбор: К пятидесятилетию дарвинизма. Казань, 1910.

Остроумов С. А. О чем говорит сходство митохондрий, хлоропластов и прокариотов? — Природа, 1973, № 3, с. 21—29.

Паавер К. Л. О вековой изменчивости субфоссильных популяций млекопитающих в Прибалтике. — Бюл. МОИП. Отд-ние биол., 1964, т. 49, вып. 2, с. 83—95.

Паавер К. Л. Формирование териофауны и изменчивость млекопитающих Прибалтики в голоцене. Таллин, 1965.

Паавер К. Л. Изменчивость остеонной организации млекопитающих. Опыт динамического подхода к морфологической структуре. Таллин, 1973.

Паавер К. Л. Вопросы синтетического подхода в биоморфологии. Таллин, 1976.

(Павлов А. П.) Pavlov A. P. Le Crétacé inferieur de la Russe et sa faune. — Nouv. Mém. Soc. Nat. Moscou, 1901, t. 16 (21), liv. 3, p. 1—87.

Павлов А. П. О некоторых малоизученных факторах вымирания. — В кн.: *Павлова М. В.* Причины вымирания животных в прошедшие геологические эпохи. М.; Пг., 1924, с. 89—130.

Павлов И. П. Полн. собр. соч. М.; Л., 1951а, т. 3, кн. 2.

Павлов И. П. Лекции о работе больших полушарий головного мозга. — Полн. собр. соч. М.; Л., 1951б, т. 4. (1-е изд. — 1927).

Павлова М. В. Причины вымирания животных в прошедшие геологические эпохи. М.; Пг., 1924.

Павловская Т. Е., Пасынский А. Г. Первичное образование аминокислот в ультрафиолетовых лучах и в электрическом разряде. — В кн.: Возникновение жизни на Земле. М., 1959, с. 161—167.

Палеонтология и эволюция биосферы: Тез. докл. XXV сессии Всесоюз. палеонтол. о-ва. Л., 1979.

Пальмова Е. Ф. Введение в экологию пшениц. М.; Л., 1935.

Панов Е. Н. Этологические механизмы изоляции. — В кн.: Проблемы эволюции. Новосибирск, 1968, т. 1, с. 142—168.

Панов Е. Н. Межвидовая гибридизация и судьба гибридных популяций (на примере двух видов сорокопутов-жуланов: *Lanius collurio* L. и *L. phoenicuroides* Schalow). — Журн. общ. биол., 1972, т. 33, № 4, с. 409—427.

Панов Е. Н. Взаимоотношения двух близких видов овсянок (*Emberiza citrinella* L., *E. leucocophalos* Gm.) в области их совместного обитания. — В кн.: Проблемы эволюции. Новосибирск, 1973, т. 3, с. 261—294.

Панов Е. Н. Этология — ее истоки, становление и место в исследовании поведения. М., 1975.

Панов Е. Н. Методологические и гносеологические принципы в исследовании поведения. — В кн.: Управление поведением животных. М., 1977, с. 234—235.

Панов Е. Н. Механизмы коммуникации у птиц. М., 1978.

(Панов Е. Н.) Panov E. N. Divergenz und Hybridisation in der Gruppe der Elstersteinschmätzer (*Oenanthe picata*). — Mitt. Zool. Mus. Berlin, 1980, Bd 56, N 4, S. 3—23.

Панов Е. Н., Зыкова Л. Ю., Костина Г. Н., Андрусенко Н. Н. Социально обусловленная ювенильная смертность в колониях черноголового хохотуна (*Larus ichtyaëtus*). I. Масштаб и причины ювенильной смертности. — Зоол. журн., 1980, т. 59, вып. 11, с. 1694—1705.

Панов Е. Н., Раджабли С. И. Взаимоотношения домового воробья (*Passer domesticus* L.) и черногрудого (*P. hispaniolensis* Temm.) в Таджикистане и возможные механизмы изоляции. — В кн.: Проблемы эволюции. Новосибирск, 1972, т. 2, с. 263—275.

Пантелеев П. А. О системе популяций вида у грызунов. — Журн. общ. биол., 1966, т. 27, вып. 3, с. 313—322.

Папалашвили Г. М. Искусственное вызывание наследственных изменений у млекопитающих. — Усп. соврем. биол., 1935, т. 4, вып. 2, с. 216—228.

Парамонов А. А. Курс дарвинизма. М., 1945.

Парамонов А. А. Основы фитогельминтологии. М., 1962, т. 1.

Парамонов А. А. Пути и закономерности эволюционного процесса. — В кн.: Современные проблемы эволюционной теории. Л., 1967, с. 342—441.

Парамонов С. Я. Должна ли биосистематика быть филогенетической? — Усп. соврем. биол., 1939, т. 10, вып. 3, с. 504—514.

Парамонов С. Я. Что такое вид в биологии. — Сов. ботаника, 1943, № 2, с. 3—18.

Патти Г. Замечания о теме второго симпозиума. — В кн.: На пути к теоретической биологии. М., 1970, т. 1, с. 177—179.

Пахомова М. В. ДНК водорослей. — В кн.: Строение ДНК и положение организмов в системе. М., 1972, с. 176—195.

Пахомова М. В. Нуклеиновые кислоты синезеленых водорослей. — В кн.: Актуальные проблемы биологии синезеленых водорослей. М., 1974, с. 104—113.

Пачоский И. К. Стадии развития флоры. — Вестн. естествозн., 1891, № 8, с. 261—270.

Пачоский И. К. Современные задачи изучения растительного покрова. Одесса, 1910.

Пачоский И. К. Херсонская флора. Введение. Херсон, 1914.

Пачоский И. К. Основы фитосоциологии. Херсон, 1921.

Перельман А. И. Геохимия ландшафта. М., 1961.

Перельман А. И. Геохимия биосферы. М., 1973.

Перлова Р. Л. Изменчивость *Galeopsis tetrahit* L. — Тр. Петергоф. биол. ин-та ЛГУ, 1932, № 8, с. 225—240.

Перлова Р. Л. Получение автогексаплоидного *Solanum vallis mexici* Juz. путем выращивания его на Памире. — ДАН СССР, 1939, т. 25, № 5, с. 415—418.

Петров Н. Б. Методы изучения реассоциации ДНК. — В кн.: Молекулярные основы геносистематики. М., 1980, с. 51—77.

Петропавловский М. Ф. К познанию культурных овсов СССР. — Тр. I Всесоюз. съезда по генетике, селекции, семеноводству и племенному животноводству. Л., 1930, т. 3, с. 433—444.

Писарев В. Е. Перерождение пшеницы. — Тр. по прикл. ботан., генет. и селекции, 1923, т. 13, № 1, с. 59—68.

Писарев Д. И. Прогресс в мире животных и растений. — Русское слово, 1864, апрель, с. 1—52; май, с. 43—70; июнь, с. 233—274; июль, с. 1—46; сентябрь, с. 1—46.

Писарева А. В. Ячмени Абиссинии в условиях нечерноземной полосы Союза. — Тр. I Всесоюз. съезда по генетике, селекции, семеноводству и племенному животноводству. Л., 1930, т. 4, с. 273—282.

Плотников В. В. Эволюция структуры растительных сообществ. М., 1979.

Погосянц Е. Е. Кариотипы некоторых представителей воробьиных птиц (*Passer domesticus* L., *Coloeus monedula* L., *Turdus pilaris* L.). — Биол. журн., 1937, т. 6, вып. 3, с. 665—688.

Поддубная-Арнольди В. А. Эмбриологический метод в систематике покрытосеменных растений. — Изв. Ассоц. НИИ при физ.-мат. фак. 1-го МГУ, 1930, т. 3, вып. 1-А, с. 62—101.

Поддубная-Арнольди В. А. Значение эмбриологических исследований высших растений для систематики. — Усп. соврем. биол., 1951, т. 32, вып. 3, с. 352—392.

Поддубная-Арнольди В. А. Общая эмбриология покрытосеменных. М., 1964.

Подлипаев С. А., Наумов А. Д., Боркин Л. Я. К определению понятий полимеризации и олигомеризации. — Журн. общ. биол., 1974, т. 35, № 1, с. 100—113.

Поздняков Л. К. Межродовой гибрид из семейства розоцветных. — ДАН СССР, 1952, т. 85, № 5, с. 1161—1164.

Полежаев В. Борьба за существование у тополевой моли (*Lithocolletis populifoliella* Tr.). — Зоол. журн., 1934, т. 13, вып. 3, с. 485—505.

Полынов Б. Б. Основы построения генетической классификации почв. — В кн.: Задачи и методы почвенных исследований. М.; Л., 1933, с. 23—33.

Полынов Б. Б. Кора выветривания. Л., 1934.

Полынов Б. Б. Первые стадии почвообразования на массивно-кристаллических породах. — Почвоведение, 1945, № 7, с. 327—339.

Полынов Б. Б. К вопросу о роли элементов биосферы в эволюции организмов. — Почвоведение, 1948, № 10, с. 594—607.

Полынов Б. Б. Учение о ландшафтах. — Вопр. географии, 1953, вып. 33, с. 30—44.

Полынов Б. Б. Роль Докучаева и Вильямса в естествознании. — Избр. тр. М., 1956, с. 726—740.

Поляков И. М. Современная эволюционная теория. Харьков, 1928.

Поляков И. М. Дарвинизм и проблема мимикрии. — Усп. соврем. биол., 1939, т. 11, вып. 2, с. 288—319.

Полянский В. И. К вопросу о значении таксономических единиц у низших водорослей. — В кн.: Споровые растения. М.; Л., 1936, с. 7—97.

Полянский В. И. Дарвин и проблемы систематики. — Природа, 1938, № 7—8, с. 44—56.

Полянский В. И. Об одной попытке «опровержения» дарвинизма в современной систематике: По поводу «динамической системы» *Bunzô Hayata*. — Сов. ботаника, 1939, № 6—7, с. 145—154.

Полянский В. И. Избранные главы дарвинизма. Л., 1947.

Полянский В. И. О виде у низших водорослей. М.; Л., 1956.

Полянский В. И. Понятие о виде в альгологии. — В кн.: Проблема вида в ботанике. М.; Л., 1958, с. 7—33.

Полянский В. И. О целостности вида и его эволюции. — Бюл. МОИП. Отд-ние биол., 1959, т. 64, вып. 4, с. 5—13.

Полянский Ю. И. О внутривидовой дифференциации и структуре вида у простейших. — Вестн. ЛГУ. Сер. биол., 1957, № 21, вып. 4, с. 45—64.

Полянский Ю. И. Эволюция генетических систем. — В кн.: Современные проблемы эволюционной теории. Л., 1967, с. 32—52.

Полянский Ю. И. О некоторых морфологических закономерностях эволюции паразитических животных. — Паразитол. сб., 1969, вып. 24, с. 208—219.

Полянский Ю. И. О своеобразных чертах прогрессивной эволюции на клеточном уровне. — Журн. общ. биол., 1971, т. 32, № 5, с. 541—548.

Полянский Ю. И. Эволюция простейших и морфофизиологические закономерности эволюционного процесса. — В кн.: Закономерности прогрессивной эволюции. Л., 1972, с. 286—293.

Полянский Ю. И. Генетический аппарат инфузорий и его эволюция. — Природа. 1974, № 4, с. 14—23.

Полянский Ю. И. Механизмы интеграции в клетках простейших. — Вестн. ЛГУ. Сер. биол., 1975, № 15, с. 113—117.

Полянский Ю. И. Некоторые генетические аспекты проблемы структуры вида и видообразования у агамно размножающихся простейших. — В кн.: Кариология и генетика простейших. Л., 1976а, вып. 1, с. 5—18.

Полянский Ю. И. Проблема физиологических адаптаций в связи с формами изменчивости у свободноживущих простейших. — В кн.: Исследования по генетике. Л., 1976б, сб. 6, с. 73—89.

Полянский Ю. И. Развитие эволюционного учения в СССР. — Биология в школе. 1977а. № 5, с. 24—31.

Полянский Ю. И. Формы изменчивости, популяции и адаптации у инфузорий. — В кн.: Проблемы экспериментальной биологии. М., 1977б, с. 132—142.

Полянский Ю. И. Формы фенотипической изменчивости простейших, их адаптивное значение и биологические механизмы. — В кн.: Вопросы экологии простейших. Л., 1978, с. 5—25.

Полянский Ю. И. Морфофизиологические закономерности эволюции на клеточном уровне организации: К проблеме «эволюция эволюции». — В кн.: Микро- и макроэволюция. Тарту, 1980, с. 37—42.

Полянский Ю. И. О специфике эволюционного процесса в крупных таксонах (на примере эволюции простейших). — В кн.: Проблемы новейшей истории эволюционного учения. Л., 1981, с. 156—169.

Полянский Ю. И. Проблема вида и внутривидовая изменчивость в протозоологии. — Вестн. АН СССР, 1982, № 3, с. 76—81.

Полянский Ю. И., Орлова А. Ф. Об адаптивных изменениях и длительных модификациях у инфузорий *Paramecium caudatum*, вызванных действием высоких и низких температур. — ДАН СССР, 1948, т. 59, № 5, с. 1025—1028.

Полянский Ю. И., Райков И. Б. Роль полиплоидии в эволюции простейших. — Цитология, 1960, т. 2, № 5, с. 509—518.

Полянский Ю. И., Райков И. Б. Ядерный аппарат инфузорий и проблемы полиплоидии. — Вестн. ЛГУ, сер. биол., 1972, № 9, вып. 2, с. 7—14.

Полянский Ю. И., Райков И. Б. Полимеризация и олигомеризация в эволюции простейших. — Журн. общ. биол., 1977, т. 38, № 3, с. 325—335.

Полянский Ю. И., Стрелков А. А. Экспериментальное исследование изменчивости некоторых *Ophryoscolecidae*. — Тр. Петергоф. биол. ин-та ЛГУ, 1938, т. 16, с. 44—134.

Пономарев В. П. Воздействие на мутационный процесс *Drosophila melanogaster* азотнокислым свинцом. — Биол. журн., 1937, т. 6, вып. 1, с. 69—80.

Пономаренко А. Г., Расницын А. П. О фенетической и филогенетической системах. — Зоол. журн., 1971, т. 50, вып. 1, с. 5—14.

Попов В. А. Антропогенные факторы эволюции млекопитающих. — Бюл. МОИП. Отд-ние биол., 1971, т. 76, вып. 2, с. 16—21.

Попов Л. С., Антонов А. С. Нуклеотидный состав ДНК представителей некоторых отрядов рыб. — Науч. докл. высш. школы. Биол. науки. 1974. № 6, с. 33—39.

Попов М. Г. Phlomis vavilovii sp. n. и родственные ему виды. К познанию подрода *Phlomidopsis* Bnth. в Средней Азии. — Бюл. Среднеаз. гос. ун-та, 1926, вып. 13, с. 129—152.

Попов М. Г. Географо-морфологический метод систематики и гибридизационные процессы в природе. — Тр. по прикл. ботан., генет. и селекции, 1927, т. 17, № 1, с. 221—290.

Попов М. Г. Гибридизационные явления в природе и значение их для эволюции. — В кн.: Дневник Всесоюз. съезда ботаников. Л., 1928, с. 92—93.

Попов М. Г. Опыт монографии рода *Eremostachys* Bge. М., 1940.

Попов М. Г. Система покрытосеменных растений в связи с проблемой их эволюции. — Бот. журн., 1954, т. 39, № 6, с. 867—881.

Попов М. Г. К вопросу о происхождении покрытосеменных. — Бот. журн., 1956, т. 41, № 5, с. 768—769.

Попов М. Г. Основы флорогенетики. М., 1963.

Попова Г. М. Виды *Aegilops* и их массовая гибридизация с пшеницей в Туркестане. — Тр. по прикл. ботан. и селекции, 1922—1923, т. 13, № 1, с. 461—482.

Попова Г. М. Гибриды *Aegilops crassa* Boiss.×*Triticum vulgare* Host. — Тр. по прикл. ботан., генет. и селекции, 1928, т. 19, № 1, с. 469—473.

Попова Г. М. Гибриды *Aegilops juvenalis* (Thell.) *Eig*×*Triticum vulgare* Host. — Тр. по прикл. ботан., генет. и селекции, 1929, т. 22, № 2, с. 435—454.

Попова Н. К., Войтенко Н. Н., Трут Л. Н. Изменения в содержании серотонина и 5-оксииндолуксусной кислоты в головном мозге при селекции серебристо-черных лисиц по поведению. — ДАН СССР, 1975, т. 233, № 6, с. 1498—1500.

Попов-Подольский М. Пробный камень диалектики. — Коммунистическая мысль, 1923, № 12, с. 31—45.

Поршнев Б. Ф. Материализм и идеализм в вопросах происхождения человека. — Вопр. философии, 1955, № 5, с. 143—156.

Поршнев Б. Ф. О начале человеческой истории. М., 1974.

Постановление комиссии Всесоюзного Ботанического общества по филогении растений от 6 февраля 1952 г. — Бот. журн., 1953, т. 38, № 2, с. 313—314.

Пояркова А. И.×*Sorbocotoneaster* Pojark. — новый естественный межродовой гибрид. — Ботан. матер. Гербария Ботан. ин-та им. В. Л. Комарова АН СССР. М.; Л., 1953, т. 15, с. 92—108.

Пратасеня Г. Д. Получение полиплоидных растений при регенерации. II. Автотетраплоид *Nicotiana glauca*. — ДАН СССР, 1937, т. 14, № 7, с. 449—451.

Пресман А. С. Космические итоги возникновения и эволюции биологической организации. — В кн.: Космос и эволюция организмов. М., 1974, с. 179—198.

Пресман А. С. Идеи В. И. Вернадского в современной биологии. М., 1976.

Проблемы новейшей истории эволюционного учения. Л., 1981.

Проблемы эволюции. Новосибирск, 1968, т. 1; 1972, т. 2; 1973, т. 3; 1975, т. 4.

Происхождение жизни и эволюционная биохимия. М., 1975.

Происхождение предбиологических систем. М., 1966.

Прокофьева А. А. Исследование морфологии хромосом некоторых рыб и амфибий. — ДАН СССР, 1934, т. 1(2), № 2, с. 80—84.

Прокофьева А. А. Морфология хромосом некоторых рыб и амфибий — Тр. Ин-та генетики АН СССР, 1935, № 10, с. 153—178.

Промптов А. Н. Эволюционное значение миграций птиц. — Зоол. журн., 1933, т. 13, вып. 3, с. 409—436.

Промптов А. Н. Биология дубровника (*Emberiza aureola* Pall.) в связи с вопросом о расселении видов птиц. — Зоол. журн., 1934а, т. 13, вып. 3, с. 523—539.

Промптов А. Н. Об экологических факторах изоляции у птиц. — Зоол. журн., 1934б, т. 13, вып. 4, с. 616—628.

Промптов А. Н. Влияние повышенной температуры на половой зачаток в яйце *Drosophila melanogaster*. — Биол. журн., 1934в, т. 3, вып. 1, с. 126—145.

Промптов А. Н. Эколого-генетические факторы эволюционной дивергенции у птиц. — Биол. журн., 1936, т. 5, вып. 6, с. 1001—1010.

Промптов А. Н. Очерки по проблеме биологической адаптации поведения воробьиных птиц. М.; Л., 1956.

Протасов В. Р. Поведение рыб. М., 1978.

Прягин И. П. К вопросу о естественном отборе и внутривидовой конкуренции в лесу. — Агробиология, 1947, № 1, с. 23—26.

Пузанов И. И. О некоторых изменениях акклиматизированной в Крыму белки-телеутки. — Бюл. МОИП. Отд-ние биол., 1959, т. 64, вып. 1, с. 15—23.

Пятницкий С. С. Межвидовые гибриды дуба. — В кн.: Отдаленная гибридизация растений и животных. М., 1960, с. 184—187.

Рабинович Е. Фотосинтез. М., 1951.

Работнов Т. А. Длительность виргинильного периода жизни травянистых растений в естественных ценозах. — Бюл. МОИП. Отд-ние биол., 1946, т. 51, вып. 2, с. 91—97.

Работнов Т. А. Вопросы изучения состава популяций для целей фитоценологии. — В кн.: Проблемы ботаники. М.; Л., 1950а, т. 1, с. 465—483.

Работнов Т. А. Жизненный цикл многолетних травянистых растений в луговых ценозах. — Тр. Ботан. ин-та АН СССР, сер. 3, 1950б, № 6, с. 7—204.

Работнов Т. А. К биологии порезника промежуточного (*Libanotis intermedia* Rupr.). — Тр. МОИП. Отд-ние биол., 1960, т. 3, с. 221—228.

Работнов Т. А. Луговедение. М., 1974.

Работнов Т. А. Фитоценология. М., 1978.

Радаков Д. В. Стайность рыб как экологическое явление. М., 1972.

Раджабли С. И., Панов Е. Н., Булатова Н. Ш. Сравнительный анализ кариотипов обыкновенной (*Emberiza citrinella* L.) и белошапочной (*E. leucocephalos* Gm.) овсянок, гибридизующих в области перекрывания их ареалов. — Зоол. журн., 1973, т. 49, вып. 12, с. 1857—1863.

Развитие концепции структурных уровней в биологии. М., 1972.

Разумовский С. М. Закономерности динамики биоценозов М., 1981.
Райков Б. Е. Русские биологи-эволюционисты до Дарвина. М.; Л., 1951—1959. т. 1—4.
Райков Б. Е. Из истории дарвинизма в России. — Тр. Ин-та истории естествозн. и техники, 1960, т. 31, вып. 6, с. 17—81.
Райков И. Б. Ядро простейших. Морфология и эволюция. Л., 1978.
Райков И. Б., Аммерманн Д. Новые успехи в изучении макронуклеуса инфузорий. — В кн.: Кариология и генетика простейших. Л., 1976, с. 64—90.
Райкова И. А., Кузьмина И. В. Спонтанные намирские межродовые гибриды злаков. — Тр. Среднеаз. гос. ун-та, 1958, № 136, с. 111—127.
Рапопорт И. А. Карбональные соединения и химический механизм мутаций. — ДАН СССР, 1946, т. 54, № 1, с. 65—67.
Рапопорт И. А. Наследственные изменения, возникающие под действием диэтилсульфата и диметилсульфата. — Докл. ВАСХНИЛ, 1947а, № 12, с. 12—15.
(Рапопорт И. А.) Rapoport I. A. On the synthesis of geneproducts in equimolar quantities. — Amer. Natur., 1947б, N 81, p. 30—37.
Рапопорт И. А. Алкилирование генной молекулы. — ДАН СССР, 1948а, т. 59. № 6, с. 1183—1186.
Рапопорт И. А. Действие окиси этилена, глицида и гликолей на генные мутации. — ДАН СССР, 1948б, т. 60, № 3, с. 469—472.
Рапопорт И. А. Феногенетический анализ независимой и зависимой дифференцировки. — Тр. Ин-та цитологии, гистологии и эмбриологии, 1948в, т. 2, № 1, с. 3—135.
Расницын А. П. Усиление регулятора как критерий эволюционного прогресса. — Бюл. МОИП. Отд-ние биол., 1966, т. 21, вып. 3, с. 149—150.
Расницын А. П. О ранней эволюции насекомых и происхождении *Pterygota*. — Журн. общ. биол., 1976, т. 37, № 4, с. 543—555.
Расс Т. С. Географические параллелизмы в строении и развитии костистых рыб северных морей. М., 1941.
Расс Т. С. Состав и история ихтиофауны южных морей СССР в свете экологических данных. — Вопр. экологии, 1957, № 1, с. 19—28.
Расс Т. С. Географические закономерности размножения рыб в разных климатических поясах. — Тр. Ин-та океанол., 1977, т. 109, с. 7—41.
Ратнер В. А. Об определении последовательности оснований в биохимическом коде. II. Принцип связности серий. — Пробл. кибернетики, 1964, № 12, с. 181—200.
Ратнер В. А. Принципы организации и механизмы молекулярно-генетических процессов. Новосибирск, 1972.
Ратнер В. А. Молекулярно-генетические системы управления. Новосибирск, 1975.
Ревердатто В. В. Введение в фитоценологию. Томск, 1935, ч. 1.
Регель Р. Э. Селекция с научной точки зрения. — Тр. Бюро по прикл. бот., 1912, т. 5, № 11, с. 425—623.
Регель Р. Э. К вопросу о видообразовании. — Тр. Бюро по прикл. бот., 1917, т. 1. с. 157—181.
Рего Г. Р. Влияние вегетационных и агрокультурных факторов на ботанический состав популяции. — Науч.-агрон. журн., 1927, вып. 3, с. 191—200.
Ремезов Н. П. Противоположные процессы как основа генетического развития почв. — Почвоведение, 1932, т. 27, № 2, с. 178—211.
Ренард К. Г. Случаи иммунности некоторых «чистых линий» льна к поражению льняной ржавчиной. — Зап. Белорус. гос. акад. с.-х. наук, 1927, т. 3, с. 64—78.
Ренард К. Г. К вопросу о причинах вырождения льна. — Науч.-агрон. журн., 1928, вып. 5—6, с. 324—351.
Решетников Ю. С. Экология и систематика сиговых рыб. М., 1980.
Решетов Ю. Г. Природа Земли и происхождение человека. М., 1966.
Рогинский Г. З. Навыки и зачатки интеллектуальных действий у антропоидов (шимпанзе). Л., 1948.
Рогинский Я. Я. Весовой указатель мозга: К вопросу о значении веса мозга в эволюции человека. — Антропол. журн., 1933а, № 3, с. 66—82.
Рогинский Я. Я. Помолодение в процессе человеческой эволюции: Изложение и критика теории Л. Болька. — Антропол. журн., 1933б, № 3, с. 83—103.
Рогинский Я. Я. К вопросу о периодизации процесса человеческой эволюции. — Антропол. журн., 1936, № 3, с. 346—351.
Рогинский Я. Я. Проблема происхождения Homo sapiens. — Усп. соврем. биол., 1938, т. 9, вып. 1(4), с. 115—136.
Рогинский Я. Я. Проблемы антропогенеза. М., 1977. (1-е изд. — 1969).
Рогинский Я. Я. Антропология. М., 1978.
Рогинский Я. Я., Левин М. Г. Основы антропологии. М., 1955 (1-е изд.), 1963 (2-е изд.).
Рогинский Я. Я., Левин М. Г. Антропология. М., 1963.
Роде А. А. Почвообразовательный процесс и эволюция почв. М., 1947.

Родин Л. Е., Базилевич Н. И. Динамика органического вещества и биотический круговорот в основных типах растительности. М., 1965.

Розанова М. А. К вопросу о переходных формах между *R. cassubicus L.* и *R. auricomus L.* — Журн. Рус. бот. о-ва, 1922, т. 7, с. 31—45.

Розанова М. А. Изменчивость *R. auricomus L.* и *R. cassubicus L.* — Журн. Рус. бот. о-ва, 1925, т. 10, № 1—2, с. 95—104.

Розанова М. А. О низших систематических единицах. — Журн. Рус. бот. о-ва, 1928, т. 13, № 3—4, с. 329—342.

Розанова М. А. Экспериментально-генетический метод в систематике. — Журн. Рус. бот. о-ва, 1929, т. 13, № 3—4, с. 245—269.

Розанова М. А. Современные методы систематики растений. — Тр. по прикл. ботан., генет. и селекции. Прил. 41, 1930, с. 5—184.

Розанова М. А. Опыт аналитической монографии consp. *Ranunculus auricomus* Korsh. — Тр. Петергоф. биол. ин-та ЛГУ, 1932а, № 8, с. 19—148.

Розанова М. А. Расовая экология растений и значение ее изучения для теории и практики. — Тр. Петергоф. биол. ин-та ЛГУ, 1932б, № 8, с. 13—18.

Розанова М. А. Пути формирования в роде *Rubus*. — Бот. журн., 1934, т. 19, № 4, с. 376—384.

Розанова М. А. Экспериментальная систематика растений и ее задачи. — Тр. Петергоф. биол. ин-та ЛГУ, 1935, № 15, с. 135—148.

Розанова М. А. О полиморфном возникновении видов. — ДАН СССР, 1938а, т. 18, № 9, с. 681—684.

Розанова М. А. Межвидовая гибридизация в пределе родов Rubus и Fragaria в связи с вопросами формообразования. — Изв. АН СССР. Сер. биол., 1938б, № 3, с. 667—679.

Розанова М. А. О происхождении сибирской малины в связи с явлением автополиплоидии. — ДАН СССР, 1939, т. 24, № 1, с. 57—59.

Розанова М. А. О биологической изоляции и «скрытых» видах. — Бот. журн., 1940, т. 25, № 4—5, с. 304—308.

Розанова М. А. Экспериментальные основы систематики растений. М.; Л., 1946.

Рокицкий П. Ф. Генетический анализ числа грудных щетинок у *Drosophila melanogaster*. — Журн. экспер. биол., 1927, т. 3, вып. 3—4, с. 356—364.

Рокицкий П. Ф. Введение в статистическую генетику. Минск, 1978. (1-е изд. — 1974).

Рокицкий П. Ф. С. С. Четвериков и развитие эволюционной генетики. — В кн.: Из истории биологии. М., 1975, вып. 5, с. 63—75.

Рокицкий П. Ф., Нейгауз М. Е., Кардымевич Э. П. Искусственное вызывание мутаций у сельскохозяйственных животных. II. Получение первого поколения от овец, осемененных рентгенизированной спермой. — Биол. журн., 1934, т. 3, вып. 3, с. 547—562.

Рокицкий П. Ф., Папалашвили Г. М. Искусственное вызывание мутаций у сельскохозяйственных животных. IV. Влияние рентгеновских лучей различной жесткости на оплодотворяющую способность сперматозоидов и первое поколение у кролика. — Биол. журн., 1935, т. 4, вып. 4, с. 653—658.

Рокицкий П. Ф., Папалашвили Г. М., Христова Т. Ф., Шехтман Я. Л. Искусственное вызывание мутаций у сельскохозяйственных животных. III. Влияние доз лучей Рентгена на оплодотворяющую способность сперматозоидов и первое поколение у кролика. — Биол. журн., 1934, т. 3, вып. 4, с. 655—668.

Рокицкий П. Ф., Савченко В. К., Добина А. И. Генетическая структура популяций и ее изменения при отборе. Минск, 1977.

(Ромашов Д. Д.) Romaschoff D. D. Uber die Variebilität in der Manifestierung eines erblichen Merkmales (*Abdomen abnormale*) bei *Drosophila funebris* F. — J. Psychol. u. Neurol., 1925, Bd 31, N 5, s. 323—325.

Ромашов Д. Д. Об условиях «равновесия» в популяции. — Журн. экспер. биол., 1931, сер. А, т. 7, вып. 4, с. 442—454.

Ромашов Д. Д., Беляева В. Н. Об изменчивости жилкования в популяциях комнатной мухи (*Musca domestica L.*) — ДАН СССР, 1946, т. 54, № 9, с. 829—832.

Ронов А. Б. Общие тенденции в эволюции состава земной коры, океана и атмосферы. — Геохимия, 1964, № 8, с. 715—743.

Ронов А. Б. Эволюция состава пород и геохимических процессов осадочной оболочки Земли. — Геохимия, 1972, № 2, с. 137—147.

Ронов А. Б. Осадочные породы земли. М., 1980.

Ронов А. Б., Мигдисов А. А. Эволюция химического состава пород щитов и осадочного покрова Русской и Северо-Американской платформ. — Геохимия, 1970, № 4, с. 403—438.

Ронов А. Б., Мигдисов А. А., Ярошевский А. А. К геохимической истории внешних оболочек Земли. — В кн.: Очерки современной геохимии и аналитической химии. М., 1972, с. 88—93.

Ростова Н. С. Структура популяций кок-сагыза. — Вестн. ЛГУ, сер. биол., 1965, № 15, вып. 3, с. 138—152.

Ростова Н. С. Концепция сезонных рас Р. Веттштейна—Н. В. Цингера в связи с проблемой внутривидового фенологического полиморфизма. — Бот. журн., 1967, т. 52, вып. 5, с. 704—715.

Ростовцева Т. С. Влияние нового индустриального центра на эволюцию популяций *Drosophila funebris*. — ДАН СССР, 1948, т. 61, № 4, с. 717—719.

Рощевский Ю. К. Особенности группового поведения животных. Куйбышев, 1978.

Рубашевская М. К. Дикая морковь в культуре и в природе. — Тр. по прикл. ботан., генет. и селекции, 1931, т. 26, № 2, с. 194—252.

Руби В. В. Эволюция гидросферы и атмосферы в связи со специальным рассмотрением вероятного состава древней атмосферы. — В кн.: Земная кора. М., 1957, с. 650—671.

Рубцов И. А. Теория кругов форм в энтомологии. — Тр. Зоол. ин-та АН СССР, 1941, т. 6, с. 191—206.

Рубцов И. А. О неравномерности темпов эволюции. — Журн. общ. биол., 1945, т. 6, № 4, с. 381—410.

Рубцов И. А. Значение эколого-географических факторов в теории и практике биологического метода борьбы с вредителями. — Журн. общ. биол., 1948, т. 7, № 3, с. 209—238.

Рубцова З. М. Развитие эволюционной цитогенетики растений в СССР. Л., 1975.

Рубцова З. М. К вопросу о реальности и эволюции вида у апомиктов. — В кн.: Проблемы новейшей истории эволюционного учения. Л., 1981, с. 177—188.

Рудаков О. Л. Эволюционные предпосылки образования несовершенных грибов и биологическая роль гетерокариоза. — Тр. Всесоюз. ин-та защиты растений. 1964, вып. 23, с. 173—183.

Руденко А. П. Теория саморазвития открытых каталитических систем. М., 1969.

Руденко А. П. Химическая добиологическая эволюция каталитических систем и критерий живого. — В кн.: Критерий живого. М., 1971, с. 37—56.

Руденко А. П. Эволюционный катализ и проблема происхождения жизни. — В кн.: Взаимодействие методов естественных наук в познании жизни. М., 1976, с. 186—235.

Руденко А. П. Эволюционная химия и естественноисторический подход к проблеме происхождения жизни. — Журн. Всесоюзн. хим. о-ва им. Д. И. Менделеева, 1980, № 4, с. 390—404.

Рудин Д., Уилки Д. Биогенез митохондрий. М., 1970.

Рулье К. Ф. О животных Московской губернии. М., 1845.

Рулье К. Ф. Образование каменного угля. — Вестн. естественных наук, 1857, № 3, с. 65—83; № 4, с. 97—110.

Руттен М. Происхождение жизни. М., 1973.

Рыбин В. А. Полиплоидные гибриды *Nicotiana tabacum* L.×*Nicotiana rustica* L. — Тр. по прикл. ботан., генет. и селекции, 1927, т. 17, № 3, с. 191—240.

Рыбин В. А. Опыт синтеза культурной сливы из родственных ей диких видов. — Социалистическое растениеводство, 1935, № 15, с. 87—100.

Рыбин В. А. Гибриды терна и алычи и проблема происхождения культурной сливы. — Тр. по прикл. ботан., генет. и селекции, 1936, т. 2, вып. 10, с. 1—44.

Рыбин В. А. Получение тетраплоидов у *Helianthus annuus* L. путем воздействия колхицина. — ДАН СССР, 1939а, т. 24, № 4, с. 370—373.

Рыбин В. А. Получение тетраплоидных растений Vicia faba путем воздействия колхицином. — ДАН СССР, 1939б, т. 24, № 5, с. 465—467.

Рыбин В. А. Роль межвидовой гибридизации в происхождении полиморфизма терна *Prunus spinosa L.* — В кн.: Сб., посвящ. 75-летию акад. В. Л. Комарова. Л., 1939в, с. 687—695.

Рыбин В. А. Экспериментальные данные по вопросу гибридного происхождения садовой сливы *Prunus domestica*. — Тр. Крым. фил. АН СССР, 1951, т. 1, с. 45—61.

Рындзюнский А. Типы связей между преобразованиями органов в филогенезе животных (филогенетическая корреляция органов). — В кн.: Памяти акад. А. Н. Северцова. М.; Л., 1939, т. 1, с. 231—255.

Рычков Ю. Г. Антропология и генетика изолированных популяций. М., 1969.

Рябчиков А. М. Баланс энергии и биомасса Земли. — Вестн. МГУ. Сер. географ., 1971, № 1, с. 13—19.

Рязанская (Манойленко) К. В. Развитие экспериментальной морфологии растений в трудах русских ботаников 60—80-х годов XIX в. — Тр. Ин-та истории естествозн. и техники, 1960, т. 31, вып. 6, с. 102—134.

Сабинин Д. А. О внутривидовой борьбе в искусственных и естественных насаждениях растений. — В кн.: Внутривидовая борьба у животных и растений. М., 1947, с. 33—46.

Савин В. Н. К характеристике морфобиологических групп в популяциях неко-

торых перекрестноопыляющихся растений. — Вестн. ЛГУ, сер. биол., 1957а, № 3, вып. 1, с. 44—51.

Савин В. Н. Характеристика морфобиологических групп мари белой. — Вестн. ЛГУ, сер. биол., 1957б, № 21, вып. 4, с. 148—152.

Савин В. Н. Сравнительное изучение состава популяций некоторых видов перекрестноопыляющихся растений: Автореф. канд. дис. Л., 1959.

Савченко В. К. Генетика полиплоидных популяций. Минск, 1976.

Салоп Л. И. О связи оледенений и этапов быстрых изменений органического мира с космическими явлениями. — Бюл. МОИП. Отд-ние геол., 1977, т. 52, № 1, с. 5—32.

Самойлов Я. В. Биолиты. Л., 1929.

Самофал С. А. Дарвинизм в лесоводстве. — Тр. и исслед. по лесному хоз-ву и лесной пром-сти, 1931, вып. 18, с. 107—141.

Сапегин А. А. Наблюдения над «перерождением» искусственного сорта-смеси. — Тр. Одесск. с.-х. селекционной станции, 1922, т. 6, с. 42—43.

Сапегин А. А. (Sapegin A. A.) Röntgen-Mutationen bei den Weizen (*Triticum vulgare*). — Züchter, 1930, N 2, s. 257—259.

Сапегін А. О. Сучасні шляхи селекції в УРСР. — Тр. першого всеукраїнського генетико-селекційного з'їзду, Одеса, 1931, с. 39—54.

Сапегин А. А. Рентгено-мутации как источник новых сортов сельскохозяйственных растений. — Природа, 1934, № 9, с. 28—31.

Сауков А. А. Эволюция факторов миграции элементов в геологической истории. — Изв. АН СССР, сер. геол., 1961, № 5, с. 3—16.

Сахаров В. В. Иод как химический фактор, действующий на мутационных процесс у *Drosophila melanogaster*. — Биол. журн., 1932, т. 1, вып. 3—4, с. 1—8.

Сахаров В. В. Иод как химический фактор, действующий на мутационный процесс у *Drosophila melanogaster*. II. Серия на летали. — Биол. журн., 1933, т. 2, вып. 4—5, с. 414—418.

Сахаров В. В. Иод как химический фактор, действующий на мутационный процесс у *Drosophila melanogaster*. III. Серия на аутосомные летали. — Биол. журн., 1935, т. 4, вып. 1, с. 107—112.

Сахаров В. В. О специфичности действия мутационных факторов. — Бюл. экспер. биол. и мед., 1936, т. 1, № 3, с. 196—198.

Сахаров В. В. Специфичность действия мутационных факторов. — Биол. журн., 1938, т. 7, вып. 3, с. 595—627.

Сахаров В. В., Магржиковская К. В. Влияние инбридинга на темп мутационной частоты. — ДАН СССР, 1941, т. 31, № 6, с. 622—624.

Сахаров В. В., Фролова С. Л., Мансурова В. В. Создание высокоплодовитой гречихи. — ДАН СССР, 1944, т. 44, № 6, с. 280—283.

Светайло Э. Н. Некоторые биохимические аспекты проблемы происхождения хлоропластов. — В кн.: Проблемы возникновения и сущности жизни. М., 1973, с. 238—245.

Светлов П. Г. Субституции при образовании зародышевых листков. — В кн.: Вопросы морфологии и филогении беспозвоночных. — Труды Ин-та морфологии животных, вып. 27, М., 1959, с. 26—40.

Свешников В. А. Типы размножения и развития многощетинковых червей в связи с географическим распространением. — Зоол. журн., 1959, т. 38, вып. 6, с. 829—840.

Свешникова И. П. Vicci sativa L. и *V. cracca* L.: К вопросу о значении кариотипа в систематике. — Изв. с.-х. акад. им. К. А. Тимирязева, 1929, № 4, с. 1—22.

Свешникова И. Н. Транслокация у гибрида как индикатор кариотипической эволюции. — Биол. журн., 1936, т. 5, вып. 2, с. 303—326.

Свешникова И. Н., Белехова Ю. П. Изменение хромосом в результате межвидовой гибридизации у вики и их филогенетическое значение. М., 1936а.

Свешникова И. Н., Белехова Ю. П. Проблема транслокации у гибридов. — Тр. по прикл. ботан., генет. и селекции, 1936б, т. 2, № 9, с. 63—70.

Свирежев Ю. М., Тимофеев-Ресовский Н. В. О равновесии генотипов в модельных популяциях *Drosophila melanogaster*. — В кн.: Проблемы кибернетики. М., 1966, вып. 16, с. 123—136.

Северцов А. Н. Эволюция и эмбриология. — Собр. соч. М.; Л., 1945, т. 3 с. 7—18. (1-е изд. — 1910).

Северцов А. Н. Этюды по теории эволюции. (Индивидуальное развитие и эволюция). — Собр. соч. М.; Л., 1945, т. 3, с. 19—216. (1-е изд. — 1912).

Северцов А. Н. Современные задачи эволюционной теории. — Собр. соч. М.; Л., 1945, т. 3, с. 217—282. (1-е изд. — 1914).

Северцов А. Н. Эволюция и психика. М., 1922.

Северцов А. Н. Главные направления эволюционного процесса М.; Л., 1967. (1-е изд. — 1925).

Северцов А. Н. О соотношениях между онтогенезом и филогенезом у животных. — Собр. соч. М.; Л., 1945, т. 3, с. 361—452. (1-е изд. — 1927).

Северцов А. Н. Историческое направление в зоологии. — Собр. соч. М.; Л., 1945, т. 3, с. 312—345. (1-е изд. — 1928а).

Северцов А. Н. О принципах филогенеза. — Собр. соч., М.; Л., 1945, т. 3, с. 345—350. (1-е изд. — 1928б).

Северцов А. Н. Дегенерация органов и субституция. — Собр. соч. М.; Л., 1945, т. 3, с. 351—360. (1-е изд. — 1930).

(Северцов А. Н.) Sewertzoff A. N. Morphologische Gesetzmässigkeiten der Evolution. Jena, 1931.

Северцов А. Н. Естественный подбор и филэмбриогенез. — Природа, 1932, № 11—12, с. 1183—1198.

Северцов А. Н. Эволюция брюшных плавников рыб. — Собр. соч. М.; Л., 1950, т. 2, с. 346—404. (1-е изд. — 1934а).

Северцов А. Н. Морфологические закономерности эволюционного процесса. Теория филэмбриогенеза и вопрос об эволюции онтогенеза многоклеточных животных. — Соц. реконстр. и наука, 1934б, № 83, с. 21—37.

Северцов А. Н. Морфологическая и гистологическая рекапитуляция. — Собр. соч. М.; Л., 1945, т. 3, с. 524—528. (1-е изд. — 1935).

Северцов А. Н. Модусы филэмбриогенеза. — Собр. соч. М.; Л., 1945, т. 3, с. 516—523. (1-е изд. — 1935).

Северцов А. Н. Морфологические закономерности эволюции. — Собр. соч., М.; Л., 1949, т. 5. (1-е изд. — 1939).

Северцов А. С. Становление ароморфозов. — В кн.: Закономерности прогрессивной эволюции. Л., 1972, с. 326—330.

Северцов А. С., Смирнов И. Н. Значение трудов И. И. Шмальгаузена в разработке методологических проблем биологии. — Вопр. философии, 1969, № 1, с. 116—129.

Северцов С. А. Морфологический прогресс и борьба за существование. — Изв. АН СССР, сер. биол., 1936, № 5, с. 895—944.

Северцов С. А. Дарвинизм и экология. — Зоол. журн., 1937, т. 16, вып. 4, с. 591—613.

Северцов С. А. Хищник и жертва. — Тр. Ин-та эволюционной морфологии. М., 1940, т. 2, вып. 1, с. 5—67.

Северцов С. А. Динамика населения и приспособительная эволюция животных. М.; Л., 1941.

Северцов С. А. О количественной характеристике адаптированности животных и типах динамики населения высших позвоночных. — Журн. общ. биол., 1942, т. 3, № 1—2, с. 35—62.

Северцов С. А. Проблемы экологии животных. М., 1951, т. 1.

Семенов Ю. И. Как возникло человечество. М., 1966.

Семенов-Тян-Шанский А. П. Таксономические границы вида и его подразделений. — Зап. АН, сер. 8, 1910, т. 25, вып. 1, с. 1—29.

Семериков Л. Ф., Глотов Н. В. О генетической гетерогенности популяций скального дуба (*Quercus petraea Liebl.*). — Генетика, 1971, т. 7, № 1, с. 42—49.

Семериков Л. Ф., Глотов Н. В. Изменчивость дуба восточного (*Quercus macranthera* Fisch. et Mey) в Дагестане. — В кн.: Популяции растений. Л., 1979, с. 179—189.

Сенянинова-Корчагина М. В. Кариосистематическое исследование рода Aegilops L. — Тр. I Всесоюз. съезда по генетике, селекции, семеноводству и племенному животноводству. Л., 1930, т. 2, с. 453—466.

Сенянинова-Корчагина М. В. Кариосистематическое исследование рода Aegilops L. — Тр. по прикл. ботан., генет. и селекции, 1932, т. 2, № 1, с. 1—90.

Сенянинова-Корчагина М. В. О победе цветковых с позиции гелиогеофизики. Л., 1954.

Серавин Л. Н. Обладают ли одноклеточные животные способностью к научению? — В кн.: Движение и поведение одноклеточных животных. Л., 1978, с. 62—75.

Сергеев А. М. О необратимости эволюции. — Природа, 1935, № 12, с. 36—44.

Сергеев А. М. Эволюция эмбриональных приспособлений рептилий: К филогении приспособлений к наземному развитию у позвоночных животных. М., 1943.

Сергиевский С. О., Захаров И. А. Экологическая генетика популяций *Adalia bipunctata (L.)*: концепция «жесткого и гибкого» полиморфизма. — В кн.: Исследования по генетике. Л., 1981, вып. 9, с. 112—129.

Серебровская К. Б. Коацерваты и протоплазма. М., 1971.

Серебровская К. Б. Моделирование на коацерватных системах конечных этапов предбиологической эволюции. — В кн.: Проблемы происхождения и сущности жизни. М., 1973, с. 83—95.

Серебровская К. Б. Научные чтения, посвященные 75-летию со дня рождения профессора МГУ Н. И. Кобзева. — Журн. физ. хим., 1979, т. 53, с. 1067.

Серебровская К. Б. Представления Н. А. Морозова о происхождении жизни. — В кн.: Н. А. Морозов — великий русский ученый. М., 1982, с. 112—121.

Серебровская Р. И., Шапиро Н. И. Частота мутирования аутосом в зрелых и незрелых половых клетках самцов *Drosophila melanogaster* под воздействием Х-лучей. — ДАН СССР, 1935, т. 2, № 5, с. 421—428.

Серебровский А. С. Происхождение видов в свете последарвиновского изучения изменчивости и наследственности. — В кн.: Происхождение животных и растений. М., 1924, с. 42—78.

Серебровский А. С. Хромосомы и механизм эволюции. — Усп. экспер. биол., 1926, т. 5, вып. 1, с. 49—75.

Серебровский А. С. Генетический анализ популяций домашних кур горцев Дагестана. — Журн. экспер. биол., 1927, т. 3, вып. 1—2, с. 62—124; вып. 3—4, с. 125—146.

Серебровский А. С. Опыт качественной характеристики процесса органической эволюции. — Естествознание и марксизм, 1929а, № 2, с. 53—72.

(Серебровский А. С.) Serebrovsky A. S. A general scheme for the origin of mutations. — Amer. Natur., 19296, v. 58, N 68, p. 374—386.

Серебровский А. С. Проблемы и метод геногеографии. — Тр. Всесоюз. съезда по генетике, селекции, семеноводству и племенному животноводству. Л., 1930, т. 2, с. 71—86.

Серебровский А. С. Гибридизация животных. М.; Л., 1935.

Серебровский А. С. Генетика и животноводство. — В кн.: Спорные вопросы генетики и селекции: Работы IV сессии ВАСХНИЛ 19—27 декабря 1936 г. М.; Л., 1937, с. 72—113.

Серебровский А. С. Выступление на Совещании по генетике и селекции в 1939 г. — Под знаменем марксизма, 1939, № 11, с. 96—98.

Серебровский А. С. О новом возможном методе борьбы с вредными насекомыми. — Зоол. журн., 1940, т. 19, вып. 4, с. 618—630.

(Серебровский А. С.) Serebrovsky A. S. On the possibility of a new method for the control of insect pests. — In: Sterile-males technique for irradiation or control of harmful insects. Vienne, 1969, p. 23—137.

Серебровский А. С. Генетический анализ. М., 1970.

Серебровский А. С. Некоторые проблемы органической эволюции. М., 1973.

Серебровский А. С., Дубинин Н. П. Искусственное получение мутаций и проблема гена. — Усп. экспер. биол., 1929, т. 8, вып. 4, с. 234—247.

Серебровский А. С., Дубинин Н. П., Агол И. И., Слепков В. Н., Альтшуллер В. Е. Получение мутаций рентгеновскими лучами у *Drosophila melanogaster*. — Журн. экспер. биол., 1928, т. 4, вып. 3—4, с. 161—180.

Серебровский П. В. Роль климата в эволюции птиц. — Бюл. МОИП: Отд-ние биол., 1925, т. 34, с. 375—415.

Серебровский П. В. Дарвинизм и учение об ортогенезе. — В кн.: Теория номогенеза. М., 1928, с. 87—158.

Серебровский П. В. Пути и этапы палеонтологии. — В кн.: *К. Циттель.* Основы палеонтологии. М.; Л., 1934, с. 22—60.

Серебровский П. В. Критика «теории» кругов форм (кризис систематики в орнитологии). — Тр. Зоол. ин-та АН СССР, 1941, т. 6, с. 158—190.

Серебряков И. Г. Биолого-морфологический и филогенетический анализ жизненных форм покрытосеменных. — Учен. зап. МГПИ, 1954, т. 37, вып. 2, М., с. 21—89.

Серебрякова Т. И. Морфогенез побегов и эволюция жизненных форм злаков. М., 1971.

Серенков Г. П., Пахомова М. В. Нуклеотидный состав дезоксирибонуклеиновых и рибонуклеиновых кислот некоторых водорослей и высших растений. — Науч. докл. высш. школы. Биол. науки, 1959, № 4, с. 156—161.

Сетров М. И. Организация биосистем. Л., 1971.

Сеченов И. М. Рефлексы головного мозга. СПб., 1863.

Сеченов И. М. Элементы мысли. М., 1903.

Сидоренко А. В. Проблемы литологии докембрия и полезные ископаемые. — Вестн. АН СССР, 1976, № 1, с. 113—125.

Сидоренко А. В., Сидоренко Св. А. Органическое вещество в докембрийских осадочно-метаморфических породах и некоторые геологические проблемы. — Сов. геология, 1971, № 5, с. 3—20.

Сидоренко А. В., Сидоренко Св. А. Органическое вещество в осадочно-метаморфических породах докембрия. М., 1975.

Сидоренко А. В., Теняков В. А., Сидоренко Св. А. О едином биогеологическом процессе созидания и развития сиаля земной коры. — ДАН СССР, 1978, т. 238, № 4, с. 924—927.

Сидоренко Св. А., Теняков В. А. О глобальных «эпохах» накопления в докембрии углеродистых формаций. — ДАН СССР, 1978, с. 242, № 1, с. 172—175.

Сидоров Б. Н. Влияние Х-лучей на скорость мутирования различных генов Х-хромосомы. — Биол. журн., 1934, т. 3, вып. 1, с. 123—137.

Сизова М. А. Структурные изменения хромосом в пределах вида *Triticum durum*. — ДАН СССР, 1939, т. 25, № 1, с. 76—78.

Симпсон Д. Г. Темпы и формы эволюции. М., 1948.

Синская Е. Н. К познанию закономерностей в изменчивости сем. *Cruciferae*. — Тр. по прикл. ботан., генет. и селекции, 1924, т. 13, № 2, с. 15—89.

Синская Е. Н. Межвидовые скрещивания культурных *Brassica*. — Тр. по прикл. ботан., генет. и селекции, 1927, т. 17, № 1, с. 1—166.

Синская Е. Н. Масличные и корнеплоды сем. *Cruciferae*. — Тр. по прикл. ботан., генет. и селекции, 1928, т. 19, № 3, с. 3—648.

Синская Е. Н. К познанию видов в их динамике и взаимоотношениях с растительным покровом. — Тр. по прикл. ботан., генет. и селекции, 1931, т. 25, № 2, с. 1—97.

Синская Е. Н. Экологическая система селекции кормовых растений. — Тр. по прикл. ботан., генет. и селекции. Приложение 62, 1933. с. 1—44.

Синская Е. Н. Видообразование у люцерны. — Тр. по прикл. ботан., генет. и селекции. Приложение 73, 1935, с. 1—130.,

Синская Е. Н. Учение об экотипах в свете филогенеза высших растений. — Усп. соврем. биол., 1938, т. 9, вып. 1, с. 1—15.

Синская Е. Н. Проблема популяций у высших растений. — Усп. соврем. биол., 1939, т. 10, вып. 3, с. 446—470.

Синская Е. Н. О растительной конституции и определяющих ее признаках. — Журн. общ. биол., 1946, т. 7, № 2, с. 147—160.

Синская Е. Н. Динамика вида. М.; Л., 1948.

Синская Е. Н. Современное состояние вопроса о популяциях высших растений. — В кн.: Проблема популяций у высших растений. Л., 1961а, с. 3—53. (Тр. Всесоюз. ин-та растениеводства, вып. 1).

Синская Е. Н. Стабилизирующее или разлагающее влияние фотопериодического режима на фенотипический состав популяций периллы в связи с явлениями «израстания». — В кн.: Проблема популяций у высших растений. Л., 1961б, с. 70—84. (Тр. Всесоюз. ин-та растениеводства, вып. 1).

Синская Е. Н. Учение о виде и таксонах: Конспект лекций. Л., 1961в.

Синская Е. Н. О категориях и закономерностях изменчивости в популяциях высших растений. — В кн.: Проблема популяций у высших растений. Л., 1963, с. 3—123. (Тр. Всесоюз. ин-та растениеводства, вып. 2).

Синская Е. Н. Вид и его структурные части на различных уровнях органического мира. — Бюл. Всесоюз. ин-та растениеводства им. Н. И. Вавилова, 1979, вып. 91, с. 7—24.

Синская Е. Н., Бестужева А. А. Формы рыжика (*Camelina sativa*) в их отношениях к климату, льну и человеку. — Тр. по прикл. ботан., генет. и селекции, 1931, т. 25, № 2, с. 98—178.

Синская Е. Н., Борковская В. А. Влияние длины дня и температуры на развитие и фенологические спектры популяций ляллеманции. — В кн.: Проблема популяций у высших растений. Л., 1961, с. 85—105. (Тр. Всесоюзн. ин-та растениеводства, вып. 1).

Синская Е. Н., Щенкова М. С. К вопросу о полиморфизме некоторых видов *Vaccinium*. — Тр. по прикл. ботан., генет. и селекции, 1928, т. 18, № 4, с. 185—222.

Сисакян Н. М. Химические свойства и биохимические особенности хлоропластов. — В кн.: Проблемы фотосинтеза. М., 1959, с. 213—225.

Сисакян Н. М. Хлоропласты и синтез белка. — В кн.: Молекулярная биология. Проблемы и перспективы. М., 1964, с. 85—96.

Ситько П. О. Інтродукція в природу мутантних форм *Drosophila melanogaster*. — Збірник праць з генетики інституту зоології АН УРСР, Київ, 1941, № 4—5, с. 165—195.

Скарлато О. А., Старобогатов Я. И. Филогенетика и принципы построения естественной системы. — В кн.: Теоретические вопросы систематики и филогении животных. Л., 1974, с. 30—46.

Скворцов А. К. Сущность таксона и проблемы внутривидовой систематики растений. — Бюл. МОИП. Отд-ние биол., 1971, т. 76, вып. 5, с. 72—81.

Скворцов А. К. В. Л. Комаров и проблема вида. — В кн.: Сто лет со дня рождения В. Л. Комарова. 1869—1969. Л., 1972, с. 48—81.

Скрипчинский В. В. Эволюция онтогенеза растений. М., 1977.

Слоним А. Д. Животная теплота и ее регуляция в организме млекопитающих. М.; Л., 1952.

Слоним А. Д. Основы общей экологической физиологии млекопитающих. М.; Л., 1961.

Слоним А. Д. Частная экологическая физиология млекопитающих. М.; Л., 1962.

Слоним А. Д. Проблемы поведения животных в эколого-физиологическом освещении. — В кн.: Сложные формы поведения. М.; Л., 1965, с. 27—40.

Слоним А. Д. Инстинкт. М.; Л., 1967.

Слоним А. Д. Экологическая физиология животных. М., 1971.
Слоним А. Д. Среда и поведение. Формирование адаптивного поведения. Л., 1976.
Смарагдова Н. П. Исследования по естественному отбору у простейших. III. Естественный отбор в популяциях *Paramecium bursaria*. — Зоол. журн., 1940, т. 19, вып. 2, с. 211—217.
Смарагдова Н. П. Географическая изменчивость парамеций и роль стабилизирующего отбора в происхождении географических различий. — Журн. общ. биол., 1941, т. 2, № 1, с. 71—84.
Смарагдова Н. П. Исследования по естественному отбору у простейших. VI. К механизму возникновения географической изменчивости. — Зоол. журн., 1944, т. 23, вып. 1, с. 26—28.
Смарагдова Н. П., Гаузе Г. Ф. Исследования по естественному отбору у простейших. II. Сравнительный анализ приспособления *Paramecium caudatum* к повышенной солености среды и к растворам хинина. — Зоол. журн., 1939, т. 18, вып. 4, с. 642—655.
Смирнов А. И. Биология, размножение и развитие тихоокеанских лососей. М., 1975.
Смирнов В. Г., Соснихина С. П., Федоров В. С. Генетика ржи (Secale cereale L.). — XIV Междунар. генетич. конгресс. М., 1978, ч. 2, с. 124.
Смирнов Г. Д. О материалистическом и идеалистическом понимании основ поведения животных. — Журн. высш. нервн. деят-сти, 1952, т. 2, вып. 1, с. 133—150.
Смирнов Е. С. О строении систематических категорий. — Рус. зоол. журн., 1923, т. 3, вып. 3—4, с. 358—391.
Смирнов Е. С., Вермель Ю. М., Кузин Б. С. Очерки по теории эволюции. М., 1924.
Смирнов Е., Кузина О. Экспериментально-экологические исследования над паразитами мух. — Зоол. журн., 1933, т. 12, вып. 4, с. 96—109.
(Смирнов Е., Полежаев В.) Smirnov E., Polejaeff W. Density of population and sterility of the females in the coccid *Lepidosaphes ulmi* L. — J. Anim. Ecol., 1934, v. 3, N 1, p. 29—40.
Смирнов И. Н. Материалистическая диалектика и современная теория эволюции. М., 1978.
Смирнова Е. А. О влиянии фитосоциальных условий на ход борьбы за существование между посевным и сорным растением. — Изв. ГБС СССР, 1928, т. 28, вып. 2, с. 161—187.
Снигирева А. В. Опыт экспериментального изучения борьбы за существование в природе. — Сов. ботаника, 1936, № 6, с. 10—20.
Соболев Д. Н. О геологических периодах. — Ежегодник по геологии и минералогии России, 1914а, т. 16, вып. 9, с. 233—246.
Соболев Д. Н. Наброски по филогении гониатитов. — Изв. Варшав. политех. ин-та, 1914б, вып. 1, с. 1—191.
Соболев Д. Н. Геологические периоды. — Природа, 1915; июнь, с. 809—832.
Соболев Д. Н. Начало исторической биогенетики. Симферополь, 1924.
Соболев Д. Н. Земля и жизнь. I. Геологические циклы. Киев, 1926.
Соболев Д. Н. Земля и жизнь. II. Эволюция и революция в истории органического мира. Киев, 1927а.
Соболев Д. Н. Дистрофизм и органические революции. — Природа, 1927б, № 7—8, с. 565—582.
Соболев Д. Н. Земля и жизнь. III. О причинах вымирания организмов. Киев, 1928.
Соболь С. Л. Первые сообщения о теории Ч. Дарвина в русской печати. — Бюл. МОИП. Отд-ние биол., 1945, т. 50, вып. 3—4, с. 128—138.
Соболь С. Л. Из истории борьбы за дарвинизм в России. — Тр. Ин-та истории естествозн. и техн., 1957, т. 14, № 2, с. 195—226.
Соболь С. Л. Принцип естественного отбора в работах некоторых английских биологов 10—30-х годов XIX в. Тр ин-та истории естествознания и техники АН СССР, 1962, т. 40, М., с. 17—117.
Современные проблемы эволюционной теории / Под ред. В. И. и Ю. И. Полянских. Л., 1967.
Соколов Б. С. Органический мир Земли по пути к фанерозойской дифференциации. — Вестн. АН СССР, 1978, № 1, с. 126—143.
Соколов Б. С. Палеонтология, геология и эволюция биосферы. — В кн.: Проблемы эволюции геологических процессов. Новосибирск, 1981, с. 156—167.
Соколов В. Е., Котенкова Е. В. Влияние комплекса сигналов групп и изолированных особей на эффективность выкармливания потомства у изолированных пар лабораторных мышей. — В кн.: Групповое поведение животных. М., 1976а, с. 367—368.
Соколов В. Е., Пашкова Г. К., Зинкевич Э. П. Влияние запаха особей своего

вида на поведение большой песчанки. — В кн.: Групповое поведение животных. М., 1976б, с. 360—364.

Соколов И. И. Хромосомные комплексы клещей и их значение для систематики и филогении. — Тр. Ленингр. о-ва естествоиспыт., 1954, т. 72, вып. 4, с. 124—159.

Соколов И. И., Дубинин Н. П. Хромосомные мутации в популяциях как основа эволюции кариотипа. — ДАН СССР, 1940, т. 29, № 5—6, с. 405—407.

Соколов Н. Н., Тиняков Г. Г., Трофимов И. Е. О морфологии хромосом в отряде куриных. — Биол. журн., 1936, т. 5, вып. 1, с. 79—98.

Соколовская А. П. К систематике и кариологии рода *Callitriche*. — Тр. Петергоф. биол. ин-та ЛГУ, 1932, № 8, с. 149—170.

Соколовская А. П. Карио-географическое исследование рода *Agrostis*. — Бот. журн., 1937, т. 22, № 5, с. 457—480.

Соколовская А. П., Стрелкова О. С. Географическое распределение полиплоидов. I. Исследование растительности Памира. — Учен. зап. ЛГУ, сер. биол. наук, 1939, № 35, вып. 9, с. 42—63.

Солодовников В. Б. Зависимость частоты появления рентгеноморфозов от дозы Х-лучей. — ДАН СССР, 1940, т. 30, № 5, с. 442—445.

Соломатин В. М., Креславский А. Г., Гриценко В. В., Михеев А. В. Ассортативное скрещивание в природных популяциях листоеда *Chrysochloa cacalia* Schrn. — Генетика, 1976, т. 12, № 3, с. 160—162.

Сорокина О. Н. Гибридизация эгилопс с пшеницей. — Тр. по прикл. ботан., генет. и селекции, 1934, т. 2, № 6, с. 7—36.

Сорокина О. Н. Новые эгилопсно-пшеничные амфидиплоиды. — Тр. по прикл. ботан., генет. и селекции, 1937а, т. 2, № 7, с. 161—174.

Сорокина О. Н. К синтезу видов Aegilops. — Тр. по прикл. ботан., генет. и селекции, 1937б, т. 2, № 7, с. 151—160.

Сорокина О. Н. Плодовитый и константный 42-хромосомный гибрид *Aegilops ventricosa* Tausch.×*Triticum durum* Desf. — Тр. по прикл. ботан., генет. и селекции, 1937в, т. 2, № 7, с. 5—12.

Сочава В. Б. Этюды по экспериментальной фитосоциологии. — Зап. Ленингр. с.-х. ин-та, 1926а, т. 3, с. 160—215.

Сочава В. Б. Опыт фитосоциологического анализа взаимодействия между индивидами некоторых луговых растений. — Журн. Рус. бот. о-ва, 1926б, т. 2, вып. 1—2, с. 161—190.

Сочава В. Б. Классификация растительности как иерархия динамических систем. — В кн.: Геоботаническое картографирование. Л., 1972, с. 3—18.

Сочава А. В., Гликман Л. С. Цикличные изменения содержания свободного кислорода в атмосфере и эволюция. — В кн.: Материалы эволюционного семинара. Владивосток, 1973, вып. 1, с. 68—86.

Спенсер Г. Основные начала. Спб., 1867.

Спенсер Г. Основания биологии. Спб., 1899, т. 1.

Спирин А. С., Белозерский А. Н., Шугаева Н. А., Ванюшин Б. Ф. Изучение видовой специфичности нуклеиновых кислот у бактерий. — Биохимия, 1957, т. 22, вып. 4, с. 744—754.

Спирин А. С., Шамин А. Н. А. Н. Белозерский и развитие молекулярной биологии в нашей стране. — Природа, 1976, № 10, с. 72—82.

Станчинский В. В. Материалы по экологической географии птиц. Задачи и методы эколого-географических исследований орнитофауны. I. Внутренние факторы. — Науч. изв. Смолен. ун-та, 1923, № 1, с. 41—69.

Станчинский В. В. Материалы по экологической географии птиц. II. Внешние факторы распространения птиц. — Науч. изв. Смолен. ун-та, 1926, № 3, с. 65—81.

Станчинский В. В. Птицы Смоленской губернии. Ч. I. — Науч. изв. Смолен. ун-та, 1927а, т. 4, № 1, с. 1—216.

Станчинский В. В. Экологическая эволюция и формирование фауны. — Тр. Смолен. о-ва естествоиспыт. и врачей, 1927б, № 11, с. 189—204.

(Станчинский В. В.) Stantchynski V. V. Some climatic limits in the extension of birds in eastern Europe. — Ecology, 1927в, v. 8, N 2, p. 232—237.

Станчинский В. В. Изменчивость организмов и ее значение в эволюции (из курса лекций по дарвинизму). Смоленск, 1927г.

Старк В. Изменения ареалов лесных насекомых в связи с культурой их кормовых растений. — Изв. Геогр. о-ва, 1939, № 9, с. 1326—1333.

Старобогатов Я. И. Практические приемы систематики и вопрос о критерии вида. — Зоол. журн., 1968, т. 47, вып. 6, с. 875—886.

Старобогатов Я. И. О соотношении биологической и типологической концепций вида. — Журн. общ. биол., 1977, т. 38, № 2, с. 157—166.

Стебаев И. В. Пространственная структура животного населения и биогеоценозов в стоково-геохимических сериях ландшафтов. — Зоол. журн., 1976, т. 55, вып. 2, с. 191—204.

Стеббинс Дж. Л. О гибридном происхождении покрытосеменных. — Бот. журн., 1957, т. 42, № 10, с. 1503—1506.

Стебут А. И. Сортоводство (селекция сельскохозяйственных растений). Харьков, 1911.

Стегний В. Н. Проблема систематики малярийных комаров комплекса *Anopheles maculipennis* (*Diptera, Culicidae*). Современные данные цитогенетики. — В кн.: Кариосистематика беспозвоночных животных. Л., 1979, с. 29—35.

Стегний В. Н., Кабанова В. И. Хромосомный анализ малярийных комаров *Anopheles atroparvus* и *A. maculipennis* (*Diptera, Culicidae*). — Зоол. журн., 1978, т. 57, вып. 4, с. 613—620.

Степанов Д. Л. Неотенические явления и их значение для эволюции. — Вестн. ЛГУ, сер. геол. и геогр., 1957, вып. 3, № 18, с. 14—28.

Степанов Д. Л. Неокатастрофизм в палеонтологии наших дней. — Палеонтол. журн., 1959, № 4, с. 11—16.

Степаньянц С. Д. Олигомеризация гомологичных элементов в колониях сифонофор как один из признаков колониальной интеграции у *Siphonanthe*. — ДАН СССР, 1965, т. 163, № 2, с. 519—522.

Страхов Н. М. Основы исторической геологии. М., 1948.

Страхов Н. М. Основы теории литогенеза. М., 1960—1963, т. 1—3.

Страхов Н. М. Этапы развития внешних геосфер и осадочных породообразований. — Изв. АН СССР. Сер. геол. и геогр., 1962, № 12, с. 3—22.

Страхов Н. М. Развитие литогенетических идей в России и СССР. М., 1971.

Страхов Н. Н. Дурные признаки. — Время, 1862, № 11, с. 158—172.

Стрелков А. А., Полянский Ю. И. О процессе естественного отбора у некоторых *Infusoria entodiniomor*. — Зоол. журн., 1937, т. 16, вып. 1, с. 77—87.

Стрелкова О. С. К экологии и систематике *Anthoxanthum odoratum* L. — Тр. Петергоф. биол. ин-та ЛГУ, 1932, № 8, с. 203—222.

Стрелкова О. С. Географическая изменчивость и внутривидовая дифференциация видов *Alopecurus pratensis* L. и *Alopecurus ventricosus* Pers. — Тр. Петергоф. биол. ин-та ЛГУ, 1938а, № 16, с. 154—181.

Стрелкова О. С. Кариосистематический очерк рода *Alopecurus*. — Тр. Петергоф. биол. ин-та ЛГУ, 1938б, № 16, с. 135—153.

Стрельченко В. И. Диалектика снятия в органической эволюции. Л., 1980.

Строение ДНК и положение организмов в системе. М., 1972.

Струве В. П. О биологическом воздействии на сорные растения некоторых культур. — Тр. по прикл. ботан., генет. и селекции, 1926, т. 16, № 3, с. 171—178.

Струнников В. А. Возникновение компенсационного комплекса генов — одна из причин гетерозиса. — Журн. общ. биол., 1974, т. 35, № 5, с. 666—677.

Струнников В. А. Генетический анализ повышенной гетерозиготности гомозиготных по всем локусам партеногенетических самцов тутового шелкопряда. — ДАН СССР, 1976, т. 227, № 6, с. 1457—1460.

Студенцов Н. П. Наследование приученности у белых мышей. — Рус. физиол. журн. им. И. М. Сеченова, 1924, т. 7, вып. 1—6, с. 317—318.

Судаков В. К. Тайны инстинкта. М., 1967.

Судиловская А. М. О соотношении экотипов и географических рас *Leptopoecile sophiae*. — Бюл. МОИП. Отд-ние биол., 1935, т. 44, № 5, с. 253—261.

Суетова И. А. География живого вещества. — Природа, 1976, № 2, с. 34—37.

Сукачев В. Н. Экспериментальная фитосоциология и ее задачи. — Зап. Ленингр. с.-х. ин-та, 1925, вып. 2, с. 174—186.

Сукачев В. Н. К вопросу о борьбе за существование между биотипами одного и того же вида. — В кн.: Юбилейный сб., посвящ. И. П. Бородину. Л., 1927, с. 195—219.

Сукачев В. Н. Опыт экспериментального изучения межбиотипной борьбы за существование у растений. — Тр. Петергоф. биол. ин-та ЛГУ, 1935а, № 15, с. 69—86.

Сукачев В. Н. О новом роде экотипов у некоторых растений. — Тр. Ленингр. о-ва естествоиспыт., 1935б, т. 64, вып. 2, с. 209—217.

Сукачев В. Н. О влиянии интенсивности борьбы за существование между растениями на их развитие. — ДАН СССР, 1941, т. 30, № 8, с. 752—755.

Сукачев В. Н. Идея развития в фитоценологии. — Сов. ботаника, 1942, № 1—3, с. 5—17.

Сукачев В. Н. О принципах генетической классификации в биогеоценологии. — Журн. общ. биол., 1944, т. 5, № 4, с. 213—227.

Сукачев В. Н. Проблема борьбы за существование в биоценологии. — Вестн. ЛГУ, сер. биол., 1946, № 2, с. 27—39.

Сукачев В. Н. Доклад на конференции по проблемам дарвинизма в 1948 г. (Конференция по проблемам дарвинизма в МГУ). — Вестн. МГУ, 1948, № 4, с. 118, 122—123.

Сукачев В. Н. К вопросу о развитии растительности. — Бот. журн., 1952, т. 37, № 4, с. 496—507.

Сукачев В. Н. О внутривидовых и межвидовых взаимоотношениях среди растений. — В кн.: Сообщения Ин-та леса АН СССР. М., 1953, вып. 1, с. 5—44.

Сукачев В. Н. Некоторые общие теоретические вопросы фитоценологии. — В кн.: Вопр. ботаники. М.; Л., 1954, т. 1, с. 289—330.

Сукачев В. Н. О внутривидовых отношениях в растительном мире. — Бюл. МОИП. Отд-ние биол., 1956, т. 61, вып. 2, с. 5—20.

Сукачев В. Н. Новые данные по экспериментальному изучению взаимоотношений растений. — Бюл. МОИП. Отд-ние биол., 1959, т. 64, вып. 4, с. 35—46.

Сукачев В. Н. Основные понятия лесной биогеоценологии. — В кн.: Основы лесной биогеоценологии. М., 1964. с. 5—49.

Сукачев В. Н. Проблемы фитоценологии. — Избр. тр., Л., 1975, т. 3. (1-е изд. — 1928).

Сутулов А. Н. О виде Polygonum, засоряющем посевы льна (*P. linicola mihi*). — Изв. семенной контр. станции МОСХ, 1914, т. 1, вып. 2, с. 1—12.

Суханова К. М. Температурные адаптации простейших. Л., 1968.

Сушкин П. П. Обратим ли процесс эволюции? — В кн.: Новые идеи в биологии. Пг., 1915, № 8, с. 1—39.

Сушкин П. П. Эволюция наземных позвоночных и роль геологических изменений климата. — Природа, 1922, № 3—5, с. 3—32.

Сушкин П. П. К морфологии черепа стегоцефал. — Тр. I Всерос. съезда зоологов, анатомов, гистологов. Пг., 1923а, с. 130—138.

(Сушкин П. П.) Sushkin P. P. Notes on Dvinosaurus (*Stegocephala, Rhachitomi*). (Заметки о *Dvinosaurus*). — Докл. Рос. АН, 1923б, сер. А, № 1—6, с. 11—13.

Сушкин П. П. Высокогорные области земного шара и вопрос о родине первобытного человека. — Природа, 1928, № 3, с. 250—279.

Талиев В. И. Биологические идеи второй половины XIX в. — В кн.: Девятнадцатый век. СПб., 1900, с. 270—278.

Талиев В. И. Опыт исследования процесса видообразования в живой природе. Харьков, 1915.

Талиев В. И. Основы ботаники в общебиологическом (эволюционном) изложении. М.; Л., 1922.

Талиев В. И. Организм, среда и приспособление. М.; Л., 1926.

Талиев Д. Н. Серологический анализ рас байкальского омуля (*Coregonus autumnalis migratorius* (Georgi)). — Тр. Зоол. ин-та АН СССР, 1941, т. 6, с. 68—91.

Талиев Д. Н. К вопросу о темпах и причинах дивергентной эволюции байкальских *Cottoidei*. — Тр. Байкальск. лимнол. ст. АН СССР, 1948, № 12, с. 107—158.

Тарнавський М. Д. До питання про роль нуклеінової кислоти при викликанні направлених мутацій. — Доповіді АН УРСР, 1939, № 1, с. 47—51.

Татаринов Л. П. Происхождение пресмыкающихся и некоторые принципы их классификации. — Палеонтол. журн., 1959, № 4, с. 65—84.

Татаринов Л. П. Некоторые проблемы филогенетических исследований по низшим тетраподам. — В кн.: Матер. по эволюции наземных позвоночных. М., 1970, с. 8—29.

Татаринов Л. П. Морфологическая эволюция териодонтов и общие вопросы филогенетики. М., 1976а.

Татаринов Л. П. Переходные между классами позвоночных группы и закономерности их эволюции. — Журн. общ. биол., 1976б, т. 37, № 1, с. 30—40.

Татаринов Л. П. Классификация и филогения. — Журн. общ. биол., 1977, т. 38, № 5, с. 676—689.

Таусон В. О. Об эволюции микроорганизмов в течение геологических эпох. — Архив биол. наук, 1936, т. 43, вып. 2—3, с. 267—286.

Тахтаджян А. Л. Соотношение онтогенеза и филогенеза у высших растений: Этюды по эволюционной морфологии. — Тр. Ереван. гос. ун-та, 1943, т. 22, с. 71—176.

Тахтаджян А. Л. О принципах, методах и символах филогенетических построений в ботанике. — Бюл. МОИП. Отд-ние биол., 1947, т. 52, вып. 5, с. 95—120.

Тахтаджян А. Л. Морфологическая эволюция покрытосеменных. М., 1948.

Тахтаджян А. Л. Пути приспособительной эволюции растений. — Бот. журн., 1951. т. 36, № 3, с. 231—239.

Тахтаджян А. Л. Вопросы эволюционной морфологии растений. Л., 1954.

Тахтаджян А. Л. Некоторые вопросы теории вида в систематике современных и ископаемых растений. — Бот. журн., 1955, т. 40, № 6, с. 789—796.

Тахтаджян А. Л. Высшие растения. I. От псилофитовых до хвойных. М.; Л., 1956.

Тахтаджян А. Л. Прямое приспособление или естественный отбор. — Бот. журн., 1957. т. 42, № 4, с. 596—609.

Тахтаджян А. Л. Происхождение покрытосеменных растений. 2-е изд. М., 1961.

Тахтаджян А. Л. Основы эволюционной морфологии покрытосеменных. М.; Л., 1964.

Тахтаджян А. Л. Система и филогения цветковых растений. М.; Л., 1966.

Тахтаджян А. Л. Биосистематика: прошлое, настоящее, будущее. — Бот. журн., 1970, т. 55, № 3, с. 331—345.

Тахтаджян А. Л. Четыре царства органического мира. — Природа, 1973, № 2, с. 22—32.

Тахтаджян А. Л. Растения в системе организмов. — В кн.: Жизнь растений. М., 1974, т. 1, с. 49—57.

Тахтаджян А. Л. Система органического мира. — БСЭ. 3-е изд., 1976, т. 23, с. 466—469.

Тейяр де Шарден П. Феномен человека. М., 1965.

Теория номогенеза. Новая фаза в развитии российского антидарвинизма: Сб. критич. статей проф. А. М. Никольского, П. В. Серебровского и акад. В. М. Шимкевича. М., 1928.

Терентьев П. В. О законе параллельных рядов у Amphibia. — Тр. I Всерос. съезда зоологов, анатомов и гистологов. Пг., 1923, с. 33—35.

Терентьев П. В. Опыт применения математической статистики к зоогеографии. — Вестн. ЛГУ, 1946, № 2, с. 105—110.

Терентьев П. В. Влияние климатической температуры на размеры змей и бесхвостых земноводных. — Бюл. МОИП. Отд-ние биол., 1951, т. 56, вып. 2, с. 14—23.

Терентьев П. В. О применимости понятия «подвид» в изучении внутривидовой изменчивости. — Вестн. ЛГУ, сер. биол., 1957, № 21, с. 75—81.

Терентьев П. В. Методические соображения по изучению внутривидовой географической изменчивости. — В кн.: Внутривидовая изменчивость наземных позвоночных и микроэволюция. Свердловск, 1965, с. 3—20.

Терентьев П. В. В защиту вида как конечного таксона. — В кн.: Совещание по объему вида и внутривидовой систематике. Л., 1967, с. 21—22.

Терентьев П. В. В защиту вида как конечного таксона. — Зоол. журн., 1968, т. 47, вып. 6, с. 887—900.

Терехин Э. С. Паразитные цветковые растения. Л., 1977.

Тимирязев К. А. Книга Дарвина, ее критики и комментаторы. — Отечеств. зап., 1864, № 8, с. 880—912; № 10, с. 650—685; № 12, с. 859—882.

Тимирязев К. А. Краткий очерк теории Дарвина. Спб., 1865.

Тимирязев К. А. Насущные задачи современного естествознания. М., 1908.

Тимирязев К. А. Солнце, жизнь и хлорофилл. — Избр. соч. М., 1948, т. 1.

Тимирязев К. А. Из научной летописи 1912 г. — Избр. соч. М., 1949, т. 4, с. 355—394.

Тимофеев-Ресовский Н. В. О фенотипическом проявлении генотипа. — Журн. экспер. биол., 1925, т. 1, вып. 3—4, с. 93—107.

(Тимофеев-Ресовский Н. В.) Timofeeff-Ressovsky N. W. A reverse genovariation in *Drosophila funebris*. — Genetics, 1927, v. 12.

Тимофеев-Ресовский Н. В. Обратные и соматические геновариации определенного гена в противоположных направлениях под действием рентгеновских лучей. — Журн. экспер. мед., 1929, т. 5, вып. 1, с. 28—32.

Тимофеев-Ресовский Н. В. Обратные геновариации и изменчивость гена в разных направлениях. — Журн. экспер. биол., 1930а, т. 6, вып. 1, с. 3—8.

Тимофеев-Ресовский Н. В. К вопросу о функционировании генов в зародышевых клетках. — Журн. экспер. биол., 1930б, т. 6, вып. 3, с. 181—187.

(Тимофеев-Ресовский Н. В.) Timofeeff-Ressovsky N. W. Verschiedenheit der «Normaler» Allele der White-Serie aus zwei geographisch getrennten Populationen von *Drosophila melanogaster*. — Biol. Zbl., 1932, Bd 52, H. 8, S. 468—476.

(Тимофеев-Ресовский Н. В.) Timofeeff-Ressovsky N. W. Über die relative Vitalität von *Drosophila melanogaster* und *D. funebris* unter verschiedenen Zuchtbedingungen, in Zusammenhang mit den Verbreitungsarealen dieser Arten. — Arch. Naturgesch., N. F., 1933, Bd 2, H. 2, S. 285—290.

(Тимофеев-Ресовский Н. В.) Timofeeff-Ressovsky N. W. The experimental production of mutations. — Biol. Rev., 1934a, v. 9, p. 411—457.

(Тимофеев-Ресовский Н. В.) Timofeeff-Ressovsky N. W. Über den Einfluss des genotypischen Milieus und der Ausenbedingungen auf die Realisation des Genotyps. — Nachr. Ges. Wiss. Göttingen, Biol., 1934b, Bd 1, S. 53—106.

(Тимофеев-Ресовский Н. В.) Timofeeff-Ressovsky N. W. Über geographische Temperaturrassen bei *Drosophila funebris*. — Arch. Naturgesch., N. F., 1935a, Bd 4, H. 2, S. 245—257.

(Тимофеев-Ресовский Н. В.) Timofeeff-Ressovsky N. W. Über die Wirkung der Temperatur auf den Mutationsprozess bei *Drosophila melanogaster*. I. Versuche innerhalb normaler Temperaturgrenzen. — Zs. ind. Abst. Vererb., 1935b, Bd 70, H. 1, S. 125—129.

(Тимофеев-Ресовский Н. В.) Timofeeff-Ressovsky N. W. Experimentelle Mutationforschung in der Vererbungslehre. Dresden—Leipzig, 1937.

(Тимофеев-Ресовский Н. В.) Timofeeff-Ressovsky N. W. Mutations and geographical variation. — In: The new systematics. Oxford, 1940a, S. 73—136.

(Тимофеев-Ресовский Н. В.) Timofeeff-Ressovsky N. W. Zur Analyse des Polymorphismus bei *Adalia bipunctata* L. — Biol. Zbl., 1940b, Bd 60, H. 3—4, S. 130—137.

Тимофеев-Ресовский Н. В. Микроэволюция. — Бот. журн., 1958, т. 43, № 3, с. 317—336.

Тимофеев-Ресовский Н. В. К теории вида. — Тр. Ин-та биологии УФ АН СССР, 1965, вып. 44, с. 11—25.

Тимофеев-Ресовский Н. В., Воронцов Н. Н., Яблоков А. В. Краткий очерк теории эволюции. М., 1977 (1-е изд. 1969).

Тимофеев-Ресовский Н. В., Гинтер Е. К., Иванов В. И. О некоторых проблемах и задачах феногенетики. — В кн.: Проблемы экспериментальной биологии. М., 1977, с. 186—195.

Тимофеев-Ресовский Н. В., Свирежев Ю. М. Об адаптационном полиморфизме в популяциях *Adalia bipunctata* L. — В кн.: Проблемы кибернетики. М., 1966, вып. 16, с. 137—146.

Тимофеев-Ресовский Н. В., Свирежев Ю. М. О генетическом полиморфизме в популяциях. Экспериментально-теоретическое исследование. — Генетика, 1967, т. 3, № 10, с. 152—166.

Тимофеев-Ресовский Н. В., Тимофеева-Ресовская Е. А., Циммерман К. М. Экспериментально-систематический анализ географической изменчивости и формообразования у *Epilachna chrysomelina*. — Тр. Ин-та биол. УФ АН СССР, 1965, вып. 44, с. 27—63.

Тимофеев-Ресовский Н. В., Штреземанн Е. Видообразование в цепи подвидов настоящих чаек группы серебристая—хохотунья—клуша. — Тр. Уральск. отд-ния МОИП, 1959, т. 2, с. 99—115.

Тимофеев-Ресовский Н. В., Яблоков А. В. Фены, фенетика и эволюционная биология. — Природа, 1973, № 5, с. 40—51.

Тимофеев-Ресовский Н. В., Яблоков А. В., Глотов Н. В. Очерк учения о популяции. М., 1973.

(Тимофеева-Ресовская Е. А., Тимофеев-Ресовский Н. В.) Timofeeff-Ressovsky H. A., Timofeeff-Ressovsky N. W. Genetische Analyse einer freilebenden *Drosophila melanogaster* Population. — Roux' Arch. Entwicklungsmech. Org., 1927, Bd 109, S. 70—109.

Тиняков Г. Г. Высокомутабильная линия из дикой популяции *Drosophila melanogaster*. — ДАН СССР, 1939, т. 22, № 9, с. 615—618.

Титаев А. А. Эволюция органических соединений на Земле. М., 1974.

Титаев А. А. Теория возникновения жизни — на школьном экране. — Биология в школе, 1975, № 2, с. 94—96.

Титов И. А. Последствия жизнедеятельности растительных сообществ. М., 1934.

Тих Н. А. Стадная жизнь обезьян и средства их общения в свете проблемы антропогенеза. М., 1947, т. 1—3.

Тих Н. А. Предистория общества. Л., 1970.

Тихвинский В. И., Соснина Е. Ф. Опыт исследования экологии крапчатого суслика методом «экологических индикаторов». — Вопр. экологии и биоценологии, 1939, № 7, с. 141—156.

Тихомирова А. Л. Изменение уровня дифференцировки свободных стадий жесткокрылых как механизм эволюционных преобразований. — Журн. общ. биол., 1976, т. 37, № 4, с. 584—599.

Тихонов А. В. Запечатление акустических сигналов и чувствительный период в онтогенезе цыплят. — Науч. докл. высш. школы. Биол. науки, 1976, № 5, с. 64—71.

Тихонов А. В. Управление поведением выводковых птиц в раннем онтогенезе. — В кн.: Групповое поведение животных. М., 1977, с. 383—385.

Токин Б. П. Проблемы онтогении клетки. I. Регенерация в свете проблем онтогении клетки. — Биол. журн., 1934, т. 3, вып. 2, с. 279—293.

Токин Б. П. Регенерация и соматический эмбриогенез. Л., 1959.

Токин Б. П. Общая эмбриология. М., 1970.

Токин Б. П. Об онтогенезе и смерти простейших: К вопросу об эволюции явлений смерти. — В кн.: Ведущие проблемы советской геронтологии. Киев, 1972, с. 100—110. (Матер. к IX Междунар. конгр. геронтологов).

Толмачев А. И. О приложении учения А. Н. Северцова об ароморфозах к исследованию филогении растений. — Бот. журн., 1951, т. 36, № 3, с. 225—230.

Толмачев А. И. Основные положения биологической систематики и их применение в палеонтологии. — Вестн. ЛГУ, сер. биол., 1968, № 3, вып. 1, с. 5—18.

Толмачев А. И. Введение в географию растений. Л., 1974.

Травин И. С. Селекция кормовых трав, основанная на групповой изменчивости растений. — В кн.: Сенокосы и пастбища. М., 1935, вып. 1, с. 464—501.

Тринчер К. С. Биология и информация. М., 1965.

Троицкий Н. А. К вопросу о роли гибридизации в процессе видообразования. — Тр. по прикл. ботан., генет. и селекции, 1928, т. 19, № 2, с. 213—231.

Троицкий Н. А. О гибридогенном возникновении видов у растений. — Бот. журн., 1959, т. 44, № 3, с. 360—362.

Трофимов И. Е., Тиняков Г. Г. Кариотип фазана (*Phasanus colchicus*) и его сравнение с кариотипом домашней курицы (*Gallus domesticus*). — Биол. журн., 1933, т. 2, вып. 1, с. 33—34.

Трут Л. Н. Очерки по генетике поведения. Новосибирск, 1978.

Трут Л. Н., Науменко Е. В., Беляев Д. К. Изменение гипофизарно-надпочечниковой функции серебристо-черных лисиц при селекции по поведению. — Генетика, 1972, т. 8, № 5, с. 35—43.

Турбин Н. В. Дарвинизм и новое учение о виде. — Бот. журн., 1952, т. 37, № 6, с. 798—818.

Туровский М. Б. Труд и мышление. М., 1963.

Тюмяков Н. А. Новые явления, наблюдаемые у ржано-пшеничных гибридов промежуточного типа F_2 и F_3 генераций. — В кн.: Дневник Всесоюз. съезда ботаников. Л., 1928, с. 104—105.

Тюмяков Н. А. Плодовитость и сравнительная морфология ржано-пшеничных гибридов уравновешенного типа. — Тр. I Всесоюз. съезда по генетике, селекции, семеноводству и племенному животноводству. Л., 1930, т. 2, с. 497—508.

Удельнова Т. М., Пущева М. А., Черногорова С. М., Бойченко Е. А. Соотношение поливалентных металлов в эволюции биогеохимических функций. — Тр. Биогеохим. лаб., 1979, т. 17, с. 183—189.

Уголев А. М. Пищеварение и его приспособительная эволюция. М., 1961.

Умов Н. А. Характерные черты и задачи естественно-научной мысли. Спб., 1914.

Уоддингтон К. Морфогенез и генетика. М., 1964.

Уранов А. А. Жизненное состояние вида в растительном сообществе. — Бюл. МОИП. Отд-ние биол., 1960, т. 65, вып. 3, с. 77—92.

Урысон М. И. Некоторые теоретические проблемы современного учения об антропогенезе. — Вопр. антропологии, 1966, вып. 19, с. 27—38.

Урысон М. И. Некоторые проблемы происхождения человека в свете новых данных. — Науч. докл. высш. школы. Биол. науки, 1969, № 6, с. 150—160.

Урысон М. И. К проблеме первоначальной дивергенции гоминидной и понгидной ветвей эволюции. — В кн.: Антропология и геногеография. М., 1974, с. 7—23.

Урысон М. И. Дарвин, Энгельс и некоторые проблемы антропогенеза. — Сов. этнография, 1978, № 3, с. 3—15.

Урысон С. О., Белозерский А. Н. Нуклеотидный состав дезоксирибонуклеиновых и рибонуклеиновых кислот некоторых высших растений. — ДАН СССР, 1959, т. 125, № 5, с. 1144—1147.

Урысон С. О., Белозерский А. Н. Нуклеотидный состав дезоксирибонуклеиновых и рибонуклеиновых кислот некоторых грибов. — ДАН СССР, 1960, т. 132, № 3, с. 708—710.

Успенская Л. И. Материалы по экспериментальному изучению борьбы за существование между растениями. — Зап. Ленингр. с.-х. ин-та, 1926, т. 3, вып. 4, с. 115—160.

Успенская Л. И. К вопросу о влиянии интенсивности жизненного состязания растений на их развитие. — Зап. Ленингр. с.-х. ин-та, 1929, т. 5, вып. 4, с. 37—52.

Успенский В. А. Баланс углерода в биосфере в связи с вопросом о распространении углерода в земной коре. Л., 1956.

Успенский С. М. О сущности географического изоморфизма у гомотермных животных. — Зоол. журн., 1963, т. 42, вып. 9, с. 1392—1402.

Ухтомский А. А. Об условно-отраженном действии. — Собр. соч. Л., 1954, т. 5, с. 221—227.

Ухтомский А. А. Собр. соч. Л., 1950—1954, т. 1—5.

Ушаков Б. П. О лабильных и стабильных признаках вида. — Вестн. ЛГУ. Сер. биол., 1957, № 21, с. 153—154.

Ушаков Б. П. Физиология клетки и проблема вида в зоологии. — Цитология, 1959, т. 1, № 5, с. 541—565.

Ушаков Б. П. Изменение теплоустойчивости клетки в онтогенезе и проблема консервативности клеток высших холоднокровных животных. — В кн.: Проблемы цитоэкологии животных. М.; Л., 1963, с. 21—42.

Ушаков Б. П. Анализ теплоустойчивости клеток и белков пойкилотермных животных в связи с проблемой вида. Л., 1964.

Ушаков Б. П., Бугаева Е. А., Виноградова А. Н., Джамусова Т. А. Теплоустойчивость организма и полиморфизм эстераз печени травяных лягушек. — Цитология, 1977, т. 19, № 1, с. 76—81.

Ушаков Б. П., Бугаева Е. А., Виноградова А. Н., Джамусова Т. А. Селективное преимущество или «нейтральность» генотипов по локусу эстераз и функциональный гомеостаз популяции лягушек. — Генетика, 1978, т. 14, № 10, с. 1740—1748.

Фабри К. Э. Основы зоопсихологии. М., 1976.

Фадеева Т. С. Генетика земляники. Л., 1975.

Фадеева Т. С., Соснихина С. П., Иркаева Н. М. Сравнительная генетика растений. Л., 1980.

Файнберг Л. А. У истоков социогенеза. М., 1980.

(Фаминцын А. С.) Faminizin A. S. Beitrag zur Symbiose von Algen und Thieren. — Mém. Acad. Sci. St.-Pétersb., 1889, Sér. 7, t. 36, N 16, p. 1—36.

Фаминцын А. С. О психической жизни простейших представителей живых существ. — В кн.: Тр. VIII съезда русских естествоиспыт. и врачей. Общий отдел. СПб., 1890, с. 32—39.

Фаминцын А. С. О симбиозе водорослей с животными. — Тр. Бот. лаб. АН, 1891, № 1, с. 1—22.

Фаминцын А. С. О судьбе зерен хлорофилла в семенах и проростках. — Тр. Бот. лаб. АН, 1893, № 5, с. 1—16.

Фаминцын А. С. Ближайшие задачи биологии. — Вестн. Европы, 1894, кн. 5, с. 132—153.

Фаминцын А. С. О роли симбиоза в эволюции организмов. — Зап. АН, Спб., 1907а, сер. 8, т. 20, № 3, с. 1—14.

Фаминцын А. С. О роли симбиоза в эволюции организмов. — Тр. Спб. о-ва естествоиспыт.: 1907б, т. 38, вып. 1. Протоколы заседания, № 4, с. 141—143.

Фаминцын А. С. О роли симбиоза в эволюции организмов. — Изв. АН, Спб., 1912а, сер. 6, т. 6, № 1, с. 51—68.

Фаминцын А. С. О роли симбиоза в эволюции организмов. — Изв. АН, Спб., 1912б, сер. 6, т. 6, № 11, с. 707—714.

Фаминцын А. С. О роли симбиоза в эволюции организмов. — Изв. Петрогр. биол. лаб., 1916, т. 15, вып. 3—4, с. 3—4.

Фаминцын А. С. Что такое лишайники? — Природа, 1918, апрель—май, с. 266—282.

(Фаминцын А. С., Баранецкий О. В.) Faminizin A. S., Baranetzky I. Zur Entwicke lungsgeschichte der Gonidien und Zoosporenbildung der Flechten. — Mém. Acad. Sci. St.-Pétersb., 1867, Sér. 7, t. 11, N 9, p. 1—6.

Федоров Ан. А. Тератогенез и его значение для формо- и видообразования у растений. — В кн.: Проблема вида в ботанике. М.; Л., 1958, т. 1, с. 213—292.

Федотов Д. М. О некоторых случаях морфологической и физиологической субституции. — Тр. II съезда зоологов, анатомов и гистологов. М., 1927, с. 94—95.

Федотов Д. М. О субституции вторичной полости тела у офиур. — Зоол. журн., 1939, т. 18, вып. 6, с. 943—958.

Федотов Д. М. Эволюция и филогения беспозвоночных животных. М., 1966.

Филатов Д. П. Детерминационные процессы в онтогенезе. — Усп. соврем. биол., 1934, т. 3, вып. 4, с. 440—456.

Филатов Д. П. Сравнительно-морфологическое направление в механике развития, его объект, цели и пути. М.; Л., 1939.

Филиппов Г. С. Об устойчивых и наследственных изменениях низших растительных организмов, вызванных рентгеновыми лучами. — Вестн. рентгенол. и радиол., 1926а, т. 4, вып. 4, с. 235—236.

Филиппов Г. С. О действии рентгеновых лучей на дрожжевой грибок. — Вестн. рентгенол. и радиол., 1926б, т. 4, вып. 4, с. 236—237.

Филипченко Ю. А. Изменчивость и эволюция. Пг.; М., 1915.

Филипченко Ю. А. Биологические виды хермесов и их статистическое различие. — Рус. зоол. журн., 1916, т. 1, с. 261—285.

Филипченко Ю. А. Эволюционная идея в биологии. М., 1977. (1-е изд. — 1923).

Филипченко Ю. А. Изменчивость и методы ее изучения. М., 1978. (1-е изд. — 1923).

Филипченко Ю. А. О параллелизме в живой природе. — Усп. экспер. биол., 1925а, т. 3, вып. 3—4, с. 242—258.

Филипченко Ю. А. Наследственность приобретенных свойств. — В кн.: Наследственны ли приобретенные признаки? Л., 1925б, с. 29—58.

Филюков А. И. Генезис вероятностных идей в эволюционном учении. Минск, 1980.

Финкельштейн Е. А. Жизнь как диалектический процесс. Харьков, 1928.

Фирсов Л. А. Память у антропоидов. Л., 1972.

Фирсов Л. А. Поведение антропоидов в природных условиях. Л., 1977.

Флинт В. Е. Пространственная структура популяций мелких млекопитающих. М., 1979.

Фокс С., Дозе К. Молекулярная эволюция и происхождение жизни. М., 1975.

Формозов А. Н. Наблюдения над внутривидовой борьбой за существование у позвоночных. — В кн.: Внутривидовая борьба у животных и растений. М., 1947, с. 15—32.

Фредерикс Г. Таблица для определения родов семейства *Spiriferidae* King. — Изв. АН СССР, сер. VI, 1926, т. 20, № 5—6, с. 393—422.

Фризен Г. Г. Рентгеноморфозы у дрозофилы. — Биол. журн., 1935, т. 4, вып. 4, с. 687—706.

Фризен Г. Г. Влияние полетов в стратосферу на частоту мутаций у *Drosophila melanogaster*. — ДАН СССР, 1936, т. 23, № 1, с. 179—181.

Фролов И. Т. Генетика и диалектика. М., 1968.

Фролова С. Л. Структура ядер в слюнных железах некоторых видов *Drosophila*. Сравнительная кариология *Drosophila*. — Биол. журн., 1936a, т. 5, вып. 2, с. 271—292.

(Фролова С. Л.) Frolova S. L. Several spontaneous chromosome abberations in *Drosophila*. — Nature, 1936b, v. 138, N 3483, p. 204—205.

Фудзио Эгами. Химическая эволюция в первобытном океане и роль в ней ионов переходных элементов. — Изв. АН СССР, сер. биол., 1980, № 4, с. 519—527.

Хайлов К. М. Системы и систематизация в биологии. — В кн.: Проблемы методологии системного исследования. М., 1970, с. 127—145.

Хайнд Р. Поведение животных. Синтез этологии и сравнительной психологии. М., 1975.

Хатчинсон Дж. Биосфера. — В кн.: Биосфера. М., 1972, с. 9—25.

Хахина Л. Н. О значении интеграции единиц организменного уровня для эволюционного процесса. — В кн.: Организация и эволюция живого. Л., 1972, с. 88—92.

Хахина Л. Н. К истории учения о симбиогенезе. — В кн.: Из истории биологии. М., 1973, вып. 4, с. 63—75.

Хахина Л. Н. Проблема симбиогенеза: Историко-критический очерк. Л., 1979.

Хахина Л. Н. Эволюционные взгляды А. А. Еленкина. — В кн.: Проблемы новейшей истории эволюционного учения. Л., 1981, с. 189—202.

Хаютин С. Н., Джитриева Л. П. Организация естественного поведения птенцов. М., 1981.

Хвостова В. В., Гаврилова А. А. Новый метод обнаружения транслокаций. — Биол. журн., 1935, т. 4, вып. 5, с. 905—916.

Хвостова В. В., Гаврилова А. А. Изменение количества транслокаций у *Drosophila melanogaster* в зависимости от дозы Х-лучей. — Биол. журн., 1938, т. 7, вып. 2, с. 381—390.

Хесин Р. Б. Физиологические различия между двумя популяциями *Drosophila melanogaster*. — ДАН СССР, 1948, т. 59, № 1, с. 167—170.

Хижняк В. А. Пшенично-пырейные амфидиплоиды — новая ценная кормовая культура. — Селекция и семеноводство, 1937, № 11, с. 56—57.

Хижняк В. А. Формообразование у пшенично-пырейных гибридов. — Изв. АН СССР, сер. биол., 1938, № 3, с. 597—626.

Хильми Г. Ф. Основы физики биосферы. Л., 1966.

Хлопин Н. Г. О некоторых закономерностях эволюции тканей. — Журн. общ. биол., 1943, т. 4, № 3, с. 134—158.

Хлопин Н. Г. Общебиологические и экспериментальные основы гистологии. Л., 1946.

Хлопин Н. Г. Советская эволюционная гистология. — Усп. соврем. биол., 1949, т. 28, вып. 2 (5), с. 246—265.

Хозацкий Л. И. Олигомеризация в эволюции панциря позвоночных животных. — Ежегодн. Всесоюз. палеонтолог. о-ва, 1968, т. 18, с. 367—369.

Хозацкий Л. И. О некоторых сторонах направленности эволюции. — В кн.: Некоторые философские вопросы современного естествознания. Л., 1973, вып. 1, с. 109—122.

Холден Дж. Факторы эволюции. М., 1935.

Холодковский Н. А. Теория Дарвина, ее критики и ее дальнейшее развитие. — Русское богатство. Спб., 1888, № 1, с. 123—147.

Холодковский Н. А. О биологических видах. — Изв. АН СПб., 1910, с. 751—770.

Холодковский Н. А. Биологические очерки. М.; Пг., 1923. (1-е изд. — 1890).

Холодный Н. Г. Возникновение жизни и первичные организмы. — Изв. Арм. фил. АН СССР, 1942, № 9—10, с. 89—107.

Холодный Н. Г. О первичных организмах. — В кн.: Среди природы и в лаборатории. М., 1949, с. 122—137.

Хохлов С. С. Бесплодосемянные растения. — Учен. зап. Саратов. гос. ун-та, 1946, № 16, с. 3—74.

Хохлов С. С. Перспективы эволюции высших растений. — Учен. зап. Саратов. пед. ин-та, 1950, вып. 11, с. 1—197.

Хохлов С. С. Симбиогенез: история происхождения клетки и организмов путем симбиоза: Две лекции по эволюционному учению. Саратов, 1977.

Хохряков А. П. Основные закономерности эволюции онтогенеза у растений. — Бюл. МОИП. Отд-ние биол., 1973, т. 78, вып. 1, с. 59—69.

Хохряков А. П. Эволюция биоморф растений. М., 1981.

Хохуткин И. М. Полиморфизм и границы популяций наземных моллюсков рода *Bradybaena*. — Экология, 1971, № 4, с. 73—80.

Хрисанфова Е. Н. Некоторые черты морфологической эволюции ранних гоминид. — В кн.: Антропология и геногеография. М., 1974, с. 24—38.

Хрустов Г. Ф. Проблема человеческого начала. — Вопр. философии, 1968, № 6, с. 131—144.

Хрустов Г. Ф. Рубеж человека (о природе грани между животными и человеком): Автореф. докт. дис. М., 1976.

Хугуто Н., Глотов Н. В., Кайданов Л. З. Отбор на увеличение числа брюшных щетинок в высокоинбредных линиях НА и ВА *Drosophila melanogaster*. — Генетика, 1980, т. 16, № 7, с. 1228—1233.

Цалкин В. И. Географическая изменчивость в строении черепа песцов Евразии. — Зоол. журн., 1944, т. 23, вып. 4, с. 156—169.

Цалкин В. И. Материалы для истории скотоводства и охоты в Древней Руси. — В кн.: Матер. и исслед. по археологии СССР. М.; Л., 1956, № 51, с. 1—185.

Цалкин В. И. Млекопитающие бассейна Оки и Верхней Волги в начале нашей эры. — Бюл. МОИП. Отд-ние биол., 1961, т. 64, вып. 1, с. 29—34.

Цвелев Н. Н. О значении степени специализации таксонов для их дальнейшей эволюции. — Бюл. МОИП. Отд-ние биол., 1973, т. 78, вып. 2, с. 71—81.

Цвелев Н. Н. О возможности деспециализации путем гибридогенеза на примере эволюции трибы *Triticeae* семейства злаков (*Poaceae*). — Журн. общ. биол., 1975а, т. 36, № 1, с. 90—99.

Цвелев Н. Н. О происхождении и основных направлениях эволюции злаков (*Poaceae*). — В кн.: Проблемы эволюции. Новосибирск, 1975б, т. 4, с. 106—117.

Цветков Б. Н. Правые и левые формы моллюска *Fruticicola lantzi* Lirdh. и их географическое распространение. — Бюл. МОИП. Отд-ние биол., 1938, т. 47, вып. 5—6, с. 414—419.

Цветков Б. Н. Изменчивость *Fruticicola lantzi* (*Mollusca, Pulmonata*). — Тр. зоол. музея МГУ, 1941, т. 6, с. 287—302.

Цветков Л. Произход и еволюция на биосферата. София, 1981.

Ценопопуляции растений. М., 1976.

Цингер Н. В. О засоряющих посевы льна видах *Camelina* и *Spergula* и их происхождении. — Тр. Бот. муз. АН Спб., 1909, т. 6, с. 1—303.

Цингер Н. В. Подвиды *Alectorolophus major*, живущие в местах, подвергающихся влиянию сельскохозяйственной культуры и их происхождение путем отбора. — Тр. Тифлис. бот. сада, 1913, т. 12, кн. 2, с. 179—190.

Цингер Н. В. О подвидах большого погремка (*Alectorolophus major*). Вологда, 1928.

Циолковский К. Э. Происхождение жизни. Калуга, 1920.

Циолковский К. Э. Зарождение жизни на Земле. Калуга, 1922.

Цицин Н. В. Проблема озимых и многолетних пшениц. Пшенично-пырейные гибриды. Томск, 1933.

Цицин Н. В. Новый вид и новые разновидности пшеницы. — Бюл. ГБС АН СССР, 1960, № 38, с. 38—41.

Цицин Н. В. Пути создания новых видов и форм растений. Л., 1975.

Цицин Н. В. Генетика и селекция отдаленных гибридов. М., 1976а.

Цицин Н. В. Роль отдаленной гибридизации в эволюции растений. — Вести. АН СССР, 1976б, № 2, с. 87—98.

Цукеркандель Э., Полинг Л. Молекулярные болезни, эволюция и генная разнородность. — В кн.: Горизонты биохимии. М., 1964, с. 148—173.

Чайковский Ю. В. Новое в проблеме факторов эволюции организмов. — В кн.: Диалектика развития в природе и научном познании: К 100-летию книги Ф. Энгельса «Анти-Дюринг». М., 1978, с. 88—134.

Черниговский В. Н. Выступление при обсуждении докладов. — В кн.: Философские вопросы физиологии высшей нервной деятельности и психологии. М., 1963, с. 629—632.

Чернов С. А. Проблема вида. — Тр. Зоол. ин-та АН СССР, 1941, т. 6, с. 5—15.

Чернов Ю. И. Понятие «животное население» и принципы геозоологических исследований. — Журн. общ. биол., 1971, т. 32, № 4, с. 425—438.

Чернов Ю. И. Некоторые закономерности приспособления наземных животных к ландшафтно-зональным условиям. — Журн. общ. биол., 1974, т. 35, с. 846—857.

Чернов Ю. И. Природная зональность и животный мир суши. М., 1975.

Чернова Н. М. Экологические сукцессии при разложении растительных остатков. М., 1977.

Черняевский Ф. Б. Механизмы регуляции численности лемминговых популяций. — В кн.: Матер. по экологии мелких млекопитающих Субарктики. Новосибирск, 1975, с. 13—33.

Четвериков С. С. Волны жизни. — В кн.: Дневник Зоол. отд-ния о-ва любителей естествозн. Спб., 1905, т. 3, № 6, с. 106—110.

Четвериков С. С. О некоторых моментах эволюционного процесса с точки зрения современной генетики. — Журн. экспер. биол., 1926, т. 2, вып. 1, с. 3—54. То же в кн.: Классики советской генетики. Л., 1968, с. 133—170.

Четвериков С. С. Экспериментальное решение одной эволюционной проблемы. — Тр. III Всерос. съезда зоологов, анатомов и гистологов СССР. Л., 1928а. с. 52—54.

(Четвериков С. С.) Tschetverikov S. S. Über die genetische Beschaffenheit wilder Population. — In: Verhandlungen des 5 International Kongress für Vererbungswissenschaft. Berlin, 1928b, Bd 2, S. 1499—1500.

Чехов В. Н. Основные числа хромосом и филогенетические взаимоотношения родов, субтриб и триб сем. *Leguminosae.* — Бюл. МОИП. Отд-ние биол., 1937, т. 46, вып. 4, с. 233—240.

Чубарева Л. А. Триплоидия в природных популяциях мошек. — Цитология, 1968, т. 10, № 6, с. 750—754.

Чубарева Л. А. Хромосомный полиморфизм в природных популяциях кровососущих мошек и некоторых других двукрылых насекомых. — Цитология, 1974, т. 16, № 3, с. 267—280.

Чубарева Л. А., Петрова Н. А. Основные характеристики кариотипов мошек (*Diptera, Simuliidae*) мировой фауны. — В кн.: Кариосистематика беспозвоночных животных. Л., 1979. с. 58—95.

Чугаев Л. А. История вещества в мертвой и живой материи. — Знание для всех, 1917, № 10, с. 1—32.

Шапиро Н. И. Влияние физиологических особенностей клеток на мутационный процесс, индуцированный Х-лучами. — Биол. журн., 1933, т. 2, вып. 6, с. 591—608.

Шапиро Н. И. Мутационный процесс как адаптивный признак вида. — Зоол. журн., 1938, т. 17, вып. 4, с. 592—601.

Шапиро Н. И., Волкова К. В. Изучение естественного мутационного процесса. — Биол. журн., 1938, т. 7, вып. 3, с. 571—580.

Шапиро Н. И., Игнатьев М. В. Эволюция мутабильности. — Усп. соврем. биол., 1945, т. 20, вып. 3, с. 325—344.

Шапиро Н. И., Нейгауз М. Е. Опыт сравнительного анализа мутационного процесса у самок и самцов *Drosophila melanogaster.* — Биол. журн., 1933, т. 2, вып. 4—5, с. 425—446.

Шапиро Н. И., Нейгауз М. Е. Экспериментальное изучение мутационного процесса. — Усп. соврем. биол., 1938, т. 8, вып. 2, с. 252—281.

Шапошников Г. Х. Специфичность и возникновение адаптаций к новым хозяевам у тлей (*Homoptera, Aphidoidea*) в процессе естественного отбора. — Энтомол. обозр., 1961, т. 40, вып. 4, с. 739—762.

Шапошников Г. Х. Морфологическая дивергенция и конвергенция в эксперименте с тлями (*Homoptera, Aphidinea*). — Энтомол. обозр., 1965, т. 44, вып. 1, с. 3—25.

Шапошников Г. Х. Возникновение и утрата репродуктивной изоляции и критерий вида. — Энтомол. обозр., 1966, т. 45, вып. 1, с. 3—33.

Шапошников Г. Х. Возникновение новой формы видового уровня в эксперименте с тлями и критерий вида. — В кн.: Тез. совещ. по объему вида и внутривидовой систематике. Л., 1967, с. 79—80.

Шапошников Г. Х. Популяция, вид, род как живые системы и их структура у тлей. — Тр. Зоол. ин-та АН СССР, 1974, т. 53, с. 106—173.

Шапошников Г. Х. Иерархия живых систем. — Журн. общ. биол., 1976, т. 37, № 4, с. 493—505.

Шапошников Г. Х. Динамика клонов, популяций и видов и эволюция. — Журн. общ. биол., 1978, т. 39, № 1, с. 15—33.

Шаров А. Г. Развитие щетинкохвосток (*Thysanura, Apterygota*) в связи с проблемой филогении насекомых. — Тр. Ин-та морфологии животных им. А. Н. Северцова. М., 1953, вып. 8, с. 63—127.

Шаров А. Г. Монофилия и полифилия в эволюции. — Журн. общ. биол., 1971, т. 32, № 6, с. 667—678.

Шатский Н. С. О неокатастрофизме. — Пробл. сов. геологии, 1937, № 7, с. 532—551.

Шахов А. А. Борьба за существование в ценозе галофитов. — Сов. ботаника, 1947, т. 15, № 4, с. 185—198.

Шварц С. С. Некоторые вопросы проблемы вида у наземных позвоночных животных. Свердловск, 1959.

Шварц С. С. Принципы и методы современной экологии животных. Свердловск, 1960.

Шварц С. С. Современные проблемы эволюционной теории. — Вопр. философии, 1967, № 10, с. 143—153.

Шварц С. С. Принцип оптимального фенотипа (к теории стабилизирующего отбора). — Журн. общ. биол., 1968, т. 29, № 1, с. 12—24.

Шварц С. С. Эволюционная экология животных. Экологические механизмы эволюционного процесса. Свердловск, 1969.

Шварц С. С. Доместикация и эволюция (к теории искусственного отбора). — В кн.: Проблемы доместикации животных и растений. М., 1972, с. 13—17.

Шварц С. С. Эволюция и биосфера. — В кн.: Проблемы биогеоценологии. М., 1973, с. 213—228.

Шварц С. С. Экологические основы охраны биосферы. — Вестн. АН СССР, 1973, № 9, с. 35—45.

Шварц С. С. Эволюция биосферы и экологическое прогнозирование. — Вестн. АН СССР, 1976, № 2, с. 61—72.

Шварц С. С. Экологические закономерности эволюции. М., 1980.

Шварц С. С., Безель В. С., Ищенко В. Г., Попов Б. П. Опыт математического моделирования экологических механизмов преобразования генетической структуры популяции. — ДАН СССР, 1975, т. 221, № 4, с. 964—966.

Шварц С. С., Добринский Л. Н., Большаков В. Н., Бирлов Р. И. Опыт разработки методики определения направленности естественного отбора в природных популяциях животных. — В кн.: Экспериментальное изучение внутривидовой изменчивости позвоночных животных. Свердловск, 1966, с. 3—10.

Шварц С. С., Добринская Л. А., Добринский Л. Н. О принципиальных различиях в характере эволюционных преобразований у рыб и высших позвоночных животных. — В кн.: Внутривидовая изменчивость наземных позвоночных животных и микроэволюция. Свердловск, 1965, с. 59—76.

Шварц С. С., Пястолова О. А., Добринская Л. А., Рункова Г. Г. Эффект группы в популяциях водных животных и химическая экология. М., 1976.

Швец А. М. Органические вещества подземных вод. М., 1973.

Шенников А. П. Дарвинизм и фитоценология. — Сов. ботаника, 1938, № 3, с. 6—18.

Шенников А. П. Экспериментальное изучение взаимоотношений между растениями. — В кн.: Президенту АН СССР акад. В. Л. Комарову. Л., 1939, с. 754—779.

Шеппард Ф. М. Естественный отбор и наследственность. М., 1970.

Шехтман Я. Л. Мутационный эффект и законы количественного действия рентгеновых лучей. — Журн. экспер. биол., 1930, т. 6, вып. 4, с. 271—278.

Шехтман Я. Л., Клюпфель В. А. Рентгенометрическое изучение механизма биологического действия рентгеновых лучей. — Журн. экспер. биол., 1930, т. 6, вып. 4, с. 280—282.

Шилов И. А. Эколого-физиологические основы популяционных отношений у животных. М., 1977.

Шилова Е. И. Еще раз о необходимости критического отношения к учению акад. В. Р. Вильямса о едином почвообразовательном процессе. — Вестн. ЛГУ, сер. биол., 1957, № 15, вып. 3, с. 33—42.

Шилова Е. И. О современном состоянии проблемы эволюции почв и методах ее изучения. I. — Вестн. ЛГУ, сер. биол., 1959, № 15, вып. 3, с. 26—35.

Шилова Е. И. Об эволюции обмена веществ и энергии в биосфере. — Вестн. ЛГУ, сер. биол., 1960, № 3, вып. 1, с. 41—55.

Шимкевич В. М. Меторизис как эмбриологический принцип. — Изв. АН Спб., 1908, сер. 6, т. 2, № 12, с. 997—1008.

Шимкевич В. М. О закономерностях биологических явлений. — Экскурсионное дело, 1921, № 2—3, с. 214—240.

Шимкевич В. М. Новая фаза в развитии российского антидарвинизма. — В кн.: Теория номогенеза. М., 1928, с. 1—25. (1-е изд. — 1922).

Шифрин Д. М. Совпадает ли отбор на максимальное проявление признака с отбором на его доминантность. — Журн. общ. биол., 1941, т. 2, вып. 1, с. 129—142.

Шишкин Б. К. К вопросу о видообразовании: К обсуждению проблемы вида и видообразования. — Бот. журн., 1954, т. 39, № 2, с. 224—227.

Шишкин М. А. Пределы необратимости эволюции. — Бюл. МОИП. Отд-ние биол., 1967, т. 72, вып. 4, с. 151—152.

Шишкин М. А. Необратимость эволюции и факторы морфогенеза. — Палеонтол. журн., 1968, № 3, с. 3—11.

Шишкин М. А. Морфология древних земноводных и проблемы эволюции низших тетрапод. М., 1973.

Шишкин М. А. О роли модификаций в микроэволюции. — В кн.: Микро- и макроэволюция. Тарту, 1980, с. 136—138.

Шишкин М. А. Закономерности эволюции онтогенеза. — Журн. общ. биол., 1981, т. 62, № 1, с. 38—54.

Шкловский И. С. Вселенная, жизнь, разум. М., 1962.

Шляков Р. Н. О виде у истребинок. — В кн.: Совещание по объему вида и внутривидовой систематике. Л., 1967, с. 60—61.

Шмальгаузен И. И. Основы сравнительной анатомии позвоночных животных. М., 1935а.

Шмальгаузен И. И. Рост и общие размеры тела в связи с их биологическим значением. — В кн.: Рост животных. М.; Л., 1935б, с. 61—73.

Шмальгаузен И. И. Организм как целое в индивидуальном и историческом развитии. М.; Л., 1938.

Шмальгаузен И. И. Пути и закономерности эволюционного процесса. М.; Л., 1939.

Шмальгаузен И. И. Борьба за существование и расхождение признаков. — Журн. общ. биол., 1940а, т. 1, № 1, с. 9—24.

Шмальгаузен И. И. Изменчивость и смена адаптивных норм в процессе эволюции. — Журн. общ. биол., 1940б, т. 1, № 4, с. 509—528.

Шмальгаузен И. И. Стабилизирующий отбор и его место среди факторов эволюции. I. Стабилизация форм и механизм стабилизирующего отбора. — Журн. общ. биол., 1941а, т. 2, № 3, с. 307—330; II. Значение стабилизирующего отбора в процессе эволюции. — Журн. общ. биол., 1941б, т. 2, № 3, с. 331—354.

Шмальгаузен И. И. Темп эволюции и факторы, его определяющие. — Журн. общ. биол., 1943, т. 4, № 5, с. 253—285.

Шмальгаузен И. И. Внешние факторы, межвидовая борьба и внутривидовое соревнование в их взаимодействии. — В кн.: Внутривидовая борьба у животных и растений. М., 1947, с. 3—13.

Шмальгаузен И. И. Контроль и регуляция в эволюции. — Бюл. МОИП. Отд-ние биол., 1958, т. 63, вып. 5, с. 93—121.

Шмальгаузен И. И. Вопрос о монофилии и полифилии в проблеме происхождения наземных позвоночных. — Бюл. МОИП. Отд-ние биол., 1959, т. 64, вып. 4, с. 15—33.

Шмальгаузен И. И. Интеграция биологических систем и их саморегуляция. — Бюл. МОИП. Отд-ние биол., 1961, т. 66, вып. 2, с. 104—135.

Шмальгаузен И. И. Происхождение наземных позвоночных. М., 1964.

Шмальгаузен И. И. Проблема приспособления у Дарвина и у антидарвинистов. — В кн.: Философские проблемы современной биологии. Л., 1966, с. 14—28.

Шмальгаузен И. И. Кибернетические вопросы биологии. Новосибирск, 1968.

Шмальгаузен И. И. Факторы эволюции. М.; Л., 1968. (1-е изд. — 1946).

Шмальгаузен И. И. Проблемы дарвинизма. М., 1969. (1-е изд. — 1946).

Шмальгаузен И. И. Факторы прогрессивной (ароморфной) эволюции — снижения энтропии. — В кн.: Закономерности прогрессивной эволюции. Л., 1972, с. 5—24.

Шмальгаузен И. И. «Происхождение видов» и современные проблемы дарвинизма. — В кн.: История и теория эволюционного учения. Л., 1973, вып. 1, с. 5—15.

Шмальгаузен И. И. Эволюция факторов эволюции и ее движущие силы. — В кн.: История и теория эволюционного учения. Л., 1974, вып. 2, с. 5—9.

Шмальгаузен И. Ф. О растительных помесях. Наблюдения из петербургской флоры: Дисс. для степени магистра ботаники. Спб., 1874.

Шманкевич В. И. Некоторые ракообразные соляно-озерных и пресных вод и отношение их к среде. — Зап. Новорос. о-ва естествоиспыт. Одесса, 1875, т. 3, вып. 2, с. 1—391.

Шмидт В. М. Данные об естественном отборе в популяциях зубчатки *Odontites serotina* Dum. — Бот. журн., 1963, т. 48, № 7, с. 989—1000.

Шмидт Г. А. Проблема отбора в антропогенезе. — Учен. зап. МГУ, 1948, вып. 115, с. 80—132.

Шмидт Г. А. Типы эмбриогенеза и их приспособительное значение. М., 1968.

Шнеер В. С., Антонов А. С. Гомологии в ДНК видов рода Iris L. — ДАН СССР, 1975, т. 222, № 1, с. 247—250.

Шнитников В. Н. Пресмыкающиеся Семиречья. — Тр. О-ва изучения Казахстана. Кзыл-Орда, 1928, т. 8, № 3, с. 1—85.

Шорыгин А. А. Сезонная динамика пищевой конкуренции рыб. — Зоол. журн., 1946, т. 25, вып. 5, с. 441—450.

Шпет Г. И. Об ускорении роста в эволюции некоторых групп животных. — В кн.: Темп индивидуального развития животных и его изменения в ходе эволюции. М., 1968, с. 266—276.

Шрамм Г. Значение исследования вирусов для познания процессов биологического размножения. — В кн.: Возникновение жизни на Земле. М., 1959, с. 311—316. (Тр. Международ. симпозиума).

Штерн Е. А. О применении радио-рас азотобактера для приготовления бактериальных удобрений (азотогена). — Вестн. рентгенол. и радиол., 1938, т. 21, вып. 1, с. 22—29.

Штерн Е. А. Применение радио-рас азотобактера в качестве удобрений под небобовые растения. — Вестн. рентгенол. и радиол., 1940, т. 22, с. 199—216.

Шубина Е. А. Применение метода молекулярной гибридизации ДНК в микро-

систематических исследованиях (на примере позвоночных). — В кн.: Молекулярные основы геносистематики. М., 1980, с. 185—202.

Шульпин Л. М. Лесной «каменный» дрозд (*Monticola gularis* S. W.) Восточной Азии. — Ежегодник зоол. музея АН СССР, 1932, т. 32, вып. 2, с. 269—288.

Шутилов В. А. Интрогрессивная гибридизация и изменчивость кавказских видов дубов. — Бот. журн., 1968, т. 53, № 2, с. 243—253.

Шюлер Л., Бородин П. М., Беляев Д. К. Проблемы генетики стресса. II. Генетический анализ веса эндокринных желез у мышей в норме и при воздействии стресса. — Генетика, 1976, т. 12, № 12, с. 72—80.

Щавинская С. А. Восстановление плодовитости у герани (*Pelargonium radula* roseum W.) путем удвоения хромосомного комплекса. — Тр. по прикл. ботан., генет. и селекции, 1937а, т. 2, № 7, с. 101—106.

Щавинская С. А. Тетраплоидная капуста, полученная путем регенерации. — Тр. по прикл. ботан., генет. и селекции, 1937б, т. 2, № 7, с. 13—36.

Щенкова М. С. Географическая изменчивость и центры происхождения кресс-салата (*Lepidium sativum* L.). — Тр. по прикл. ботан., генет. и селекции, 1932, т. 9, № 1, с. 183—253.

Щепотьев А. Биохимические основы эволюции. — В кн.: Новые идеи в биологии. Спб., 1914, № 5, с. 1—58.

Щербаков В. А. Естественный мутационный процесс и эволюция растений. — Цитология и генетика, 1968, т. 2, № 1, с. 63—71.

Эгиз С. А. Опыты межвидовой гибридизации в роде *Nicotiana*. I. Гибридизация между видами *N. rustica* L. (тютюн) и *N. tabacum* L. (табак). — Тр. по прикл. ботан., генет. и селекции, 1927, т. 17, № 3, с. 151—189.

Эймс Б. Биосинтез гистидина: промежуточные продукты, ферменты, гены и контроль. — Генетика, 1965, т. 1, № 5, с. 3—10.

Эмме А. А. К вопросам о сущности, происхождении и моделировании жизни. — В кн.: О сущности жизни. М., 1964, с. 276—298.

Эмме Е. К. О пентаплоидных гибридах овсов. — Тр. по прикл. ботан., генет. и селекции, 1929, т. 20, с. 585—610.

Эмме Е. К. Эволюция овсов и овсюгов sectio *Euavena* Grisch. — Биол. журн., 1938, т. 7, вып. 1, с. 91—122.

Эрик В. А. Об озимых и яровых расах у речной миноги *Lampetra fluviatilis* (L.) — Вопр. ихтиологии, 1957, № 9, с. 142—152.

Эфроимсон В. П. Температура и трансгенационный процесс. — Журн. эксп. биол., 1930, т. 6, № 4, с. 269—270.

Эфроимсон В. П. Трансмутирующее действие Х-лучей и проблема генетической эволюции. — Журн. экспер. биол., 1931, т. 7, вып. 1, с. 3—14.

Эфроимсон В. П. Температура и мутации. — Биол. журн., 1932, т. 1, вып. 1—2, с. 40—42.

Эфроимсон В. П. Эволюционное значение системы корреляции признаков у тутового шелкопряда. — В кн.: Конференция по проблемам дарвинизма. М., 1948, с. 35.

Эфроимсон В. П. Введение в медицинскую генетику. М., 1964.

Эшби У. Введение в кибернетику. М., 1959.

Юдин К. А. О некоторых принципиальных и методических вопросах надвидовой систематики птиц. — Зоол. журн., 1970, т. 49, вып. 4, с. 588—600.

(Юдин А. Л.) Yudin A. L. Studies made by nuclear transplantation in *Amoebae proteus*. — Int. Rev. Cytol., 1979, Suppl. 9, p. 65—100.

Юзепчук С. В. Материалы для изучения ежевик Кавказа. — Тр. по прикл. ботан., генет. и селекции, 1925, т. 14, № 3, с. 139—169.

Юзепчук С. В. Новые данные по систематике среднеазиатских видов рода *Cousinia Cass.* — Тр. Бот. ин-та АН СССР, 1936, сер. 1, № 3, с. 293—325.

Юзепчук С. В. Проблема вида в свете учения Дарвина. — Сов. ботаника, 1939, № 6—7, с. 12—34.

Юзепчук С. В. Комаровская концепция вида, ее историческое развитие и отражение во «Флоре СССР». — В кн.: Проблема вида в ботанике. М.; Л., 1958, с. 130—204.

Юри Г. Первичные атмосферы планет и происхождение жизни. — В кн.: Возникновение жизни на Земле. М., 1959, с. 20—27.

Юровская В. З. Обоснования брахиаторной теории происхождения человека. — Вопр. антропологии, 1973, вып. 47, с. 74—86.

Юрцев Б. А. Гипоарктический ботанико-географический пояс и происхождение его флоры. М.; Л., 1966.

Яблоков А. В. Изменчивость млекопитающих. М., 1966.

Яблоков А. В. О разных формах прогрессивного развития в органической природе. — В кн.: Проблемы эволюции. Новосибирск, 1968а, т. 1, с. 98—115.

Яблоков А. В. Популяционная морфология животных. — Зоол. журн., 1968б, т. 47, вып. 12, с. 1749—1765.

Яблоков А. В. Морфология и микроэволюция. — Журн. общ. биол., 1970, т. 31, № 1, с. 3—13.

Яблоков А. В. Популяционная морфология как новое направление популяционных и эволюционно-морфологических исследований. — Журн. общ. биол., 1976, т. 37, № 5, с. 649—659.

Яблоков А. В. Фенетика. М., 1980.

Яблоков А. В., Баранов А. С., Розанов А. С. Географическая изменчивость неметрических признаков окраски прыткой ящерицы (*Lacerta agilis* L.) — Вестн. зоологии, 1981а, № 2, с. 14—21.

Яблоков А. В., Баранов А. С., Розанов А. С. Популяционная структура вида (на примере *Lacerta agilis*). — Журн. общ. биол., 1981б, т. 42, вып. 5, с. 645—656.

Яблоков А. В., Валецкий А. В. Об изменении ареала левозакрученных форм *Eulota lantzi* Lindh. в Заилийском Алатау за последние десятилетия. — Зоол. журн., 1971, т. 50, вып. 3, с. 436—438.

Яблоков А. В., Юсуфов А. Г. Эволюционное учение. М., 1981. (1-е изд. — 1976).

Яблоков-Хнзорян С. М. Экосистема и эволюция. — Журн. общ. биол., 1972, т. 33, № 6. с. 725—732.

Якимов В. П. Австралопитековые. — Тр. Ин-та этнографии АН СССР. М., 1966, нов. сер., т. 92, с. 43—90.

Якимов В. П. Стадии и внутристадиальная дифференциация в эволюции человека. М., 1967.

Якимов В. П. О некоторых факторах среды на начальном этапе антропогенеза. — Вопр. антропологии, 1974, вып. 48, с. 50—57.

Яковлев М. С. Принципы выделения основных эмбриональных типов и их значение для филогении покрытосеменных. — В кн.: Проблемы ботаники. М.; Л., 1958, вып. 3, с. 168—195.

Яковлев М. С. Эмбриогенез и его значение для филогении растений. М.; Л., 1960.

Яковлев Н. Н. Вымирание животных и его причины по данным геологии. — Изв. Геол. комиссии, 1922а, т. 41, № 1, с. 17—31.

Яковлев Н. Н. Вымирание и его причины как основной вопрос биологии. — Мысль, 1922б, № 2, с. 1—22.

Яната А. А. Изучение гибели озимых на Украине. — В кн.: Гибель озимых хлебов и мероприятия по ее предупреждению. Л., 1929, с. 225—244.

Янева Ю. Н., Антонов А. С. Нуклеотидный состав ДНК пшениц и эгилопсов. — Биол. науки, 1976, № 5, с. 16—19.

Яншин А. Л. Основные проблемы соленакопления. — В кн.: Проблемы соленакопления. Новосибирск, 1977, т. 1, с. 5—15.

Яншин А. Л., Жарков М. А., Казанский Ю. П. Эволюция осадочного породообразования в истории Земли и связанные с ней закономерности размещения полезных ископаемых. — Геология и геофизика, 1977, № 11, с. 90—97.

Ярошенко П. Д. О сменах растительного покрова. — Бот. журн., 1946, т. 31, № 5, с. 29—40.

Ярошенко П. Д. Геоботаника. М.; Л., 1961.

Ярхо А. И. О некоторых вопросах расового анализа. — Антропол. журн., 1934, № 3, с. 3—20.

Яценко-Хмелевский А. А. К критике взглядов М. Г. Попова на происхождение покрытосемянных. — Бот. журн., 1955, т. 40, № 4, с. 604—606.

Abel O. Was verstehen wir unter monophyletischer und polyphyletischer Abstammung? — Verh. Zool.-bot. Ges. Wien, 1909, Bd 59, H. 7—8, S. 243—249.

Abel O. Grundzüge der Paläobiologie der Wirbeltiere. Stuttgart, 1912.

Abel O. Paläobiologie und Stammesgeschichte. Jena, 1929.

Abelson P. H. Amino acids in fossils. — Science, 1954, v. 119, N 3096, p. 576.

Alexander S. Space, time and Deity. London, 1920.

Allen J. A. The influence of physical conditions on the genesis of species. — Radical Rev., 1905, N 1, p. 108—140.

Anderson E. Introgressive hybridization.. New York, 1949.

Arrighi F. E., Mandel M., Bergendahl J. A systematic study of DNA in mammals. — J. Cell. Biol., 1968, v. 39, N 2, part 2, p. 6—7.

Arrighi F. E., Mandel M., Bergendahl J., Hsu T. C. Buoyant densities of DNA of mammals. — Biochem. Genet., 1970, v. 4, N 3, p. 367—376.

Ashlock P. D. Monophyly and associated terms. — Syst. Zool., 1971, v. 20, N 1, p. 63—69.

Ashlock P. D. Monophyly again. — Syst. Zool., 1972, v. 21, N 4, p. 430—438.

Ax P. Der Begriff Polyphylie ist aus der Terminologie der natüralichen phylogenetischen Systematik zu eliminieren. — Zool. Anz., 1964, Bd 173, H. 1, S. 52—56.

Ayala F. J. Genetic differentiation during the speciation process. — Evolut. biol., 1975, v. 8, p. 1—78.

Babcock E. B., Stebbins G. L. The american species of *Crepis*. — Carnegie Inst. Washington Publ., 1938, N 504, p. 1—199.

Bach P. de. The competitive displacement and coexistence principles. — Ann. Rev. Entomol., 1966, v. 11, p. 183—212.

Baer K. E. Über Entwickelungsgeschichte der Thiere. Erster Theil. Königsberg, 1828.

Baer K. E. Reden, gehalten in wissenschaftlichen Versammlungen und kleinere Aufsätze vermischten Inhalts. — Zweiter Theil. St.-Petersb., 1876, Bd 2.

Baldwin J. M. A new factor in evolution. — Amer. Natur., 1896, v. 30, N 354, p. 441—451; N 355, p. 536—553.

Barnes B. W. Stabilising selection in *Drosophila melanogaster*. — Heredity, 1968, v. 23, N 3, p. 433—442.

Bateman K. G. Studies in genetic assimilation. — Proc. Roy. Phys. Soc., Edinburgh, 1956, v. 25, p. 1—6.

Bateman K. G. The genetic assimilation of the dumpy phenocopy. — J. Genet., 1959a, v. 56, N 3, p. 341—352.

Bateman K. G. The genetic assimilation of four venation phenocopies. — J. Genet., 1959b, v. 56, N 3, p. 443—474.

Bateson W. Mendelism and evolution. — Nature, 1914, v. 93, N 2338, p. 635—642.

Baur E. Untersuchungen über das Wesen der Entstehung und der Vererbung von Rassenunterschieden bei *Antirrhinum majus*. — Bibliotheca genetica, 1924, Bd 4, S. 1—170.

Bell C. The hand, its mechanism and vital endowments as evincing design. 2nd ed. London, 1833.

Bendich A. J., McCarthy B. J. Ribosomal DNA homologies among distantly related organisms. — Proc. Nat. Acad. Sci. USA, 1970, v. 65, N 2, p. 349—356.

Bendler H., Gaenssler G. Physiological genetics. — In: Genetics of insect vectors of disease. Amsterdam, 1967, p. 487—504.

Benson S. Concealing coloration among some desert rodents of the southwestern United States. — Univ. Calif. Publ. Zool., 1933, N 40, p. 1—70.

Bergmann C. Ueber die Verhältnisse der Wärmeökonomie der Tiere zu ihrer Grösse. Göttingen, 1847.

Bergson A. Greative évolution. Paris, 1907.

Berkner L., Marshall L. The history of growth of oxygen in the earth's atmosphere. — In: The origin and evolution of atmospheres and oceans. New York, 1964, p. 102—126.

Bertalanffy L. Kritische Theorie der Formbildung. Berlin, 1928.

Bertalanffy L. Auf den Pfanden des Lebens. Wien, 1951.

Beurlen K. Das Gesetz der Überwinderbarkeit des Todes in der Biologie. Breslau, 1933.

Boetticher H. Untersuchungen über den Zusammenhang zwischen Klima und Körpergrösse der homöothermen Tiere. — Zool. Jahrb. Abt. Syst., Geogr. und Biol. der Tiere, Jena, 1915, Bd 40, S. 1—56.

Bowen H. I. Trace elements in biochemistry. London; New York, 1966.

Breese E. L., Mather K. The organisation of polygenic activity within a chromosome in *Drosophila*. 1. Hair characters. — Heredity, 1957, v. 11, N 3, p. 373—395.

Breese E. L., Mather K. The organization of polygenic activity within a chromosome in *Drosophila*. 2. Viability of heredity. — Heredity, 1960, v. 14, N 3, p. 375—399.

Bronn H. Morphologische Studien über Gestaltungsgesetze. Leipzig; Heidelberg, 1858.

Brough J. Time and evolution. — In: Studies on fossil vertebrates. London, 1958, p. 16—38.

Bumpus H. C. The variations and mutations of the introduced sparrow (*Passer domesticus*). — Biol. Lectures, Marine Biol. Lab. Wood's Hole, 1897, N 1, p. 1—15.

Bush G. Taxonomy, cytology and evolution of the genus Rhagoletis in North America (*Diptera: Tephritidae*). — Bull. Mus. Comp. Zool. Harvard Univ., 1966, v. 134, p. 431—462.

Bush G. Modes of animal speciation. — Ann. Rev. Ecol. and Syst., 1975a, v. 6, p. 339—364.

Bush G. Sympatric speciation in phytophagous parasitic insects. — In: Evolutionary strategies of parasitic insects. London, 1975b, p. 187—206.

Carles J. Le transformisme. Paris, 1957.

Caurelly M. Le probléme de l'evolution. Paris, 1931.

Chesnola A. P. Preliminary note on the predictive value of colour in *Mantis religiosa*. — Biometrica, 1904, N 1, p. 58—59.

Clausen J. Studies on the collective species *Viola tricolor* L. — Bot. Tidsskr., 1921, v. 37, p. 205—221.

Clausen J. Stages in the evolution of plant species. New York, 1951.

Clausen J., Hiesey W. Experimental studies on the nature of species. IV. Genetic structure of ecological races. — Carnegie Inst. Washington Publ., 1958, N 615, p. 1—122.
Clements F. E. Plant succession. New York, 1916.
Clements F., Weaver V., Hanson H. Plant competition. An analysis of community function. Washington, 1929.
Cloud P. Beginnings of biosphere evolution and their biogeochemical consequences. — Paleobiology, 1976, v. 2, N 4, p. 351—387.
Cope E. D. The origin of the fittest. Essays on evolution. London; New York, 1887.
Cope E. D. Primary factors of organic evolution. Chicago, 1896.
Crampton H. On a general theory of adaptation and selection. — J. Exp. Zool., 1905, N 2, p. 425—430.
Crick F. H. C., Orgel L. E. Directed panspermia. — Icarus, 1973, v. 19, N 3, p. 341—346.
Crombie A. Interspecific competition. — J. Anim. Ecol., 1947, v. 16, N 1, p. 44—74.
Cuènot L. L'évolution des theories transformistes. — Rev. Gèn. Sci., 1901, N 12, p. 264—269.
Cuènot L. Invention et finalité en biologie. Paris, 1941.
Cuènot L., Tetry A. L'évolution biologique. Paris, 1951.
Cuvier G. Recherches sur les ossements fossiles de quadrupedes. Paris, 1812, v. 1.
Dacqué E. Organische Morphologie und Paläontologie. Berlin, 1935.
Darlington C. Evolution of genetic systems. Edinburgh, 1939.
Davenport C. B. The animal ecology of the Cold Spring sand spit, with remarks on the theory of adaptation. — The Decennial publications of the Univ. of Chicago, 1903, N 10, p. 157—176.
Davidson E. H., Hough B. R. General interspersion of repetitive with non-repetitive sequence elements in the DNA of Xenopus. — J. Mol. Biol., 1973, v. 77, N 1, p. 1—23.
Dice L. Mammal distribution in the Alamogordo region, New Mexico. — Occasional Papers of the Museum of Zoology, Univ. Michigan, 1930, v. 9, N 213, p. 1—32.
Dice L. Ecologic and genetic variability within species of Peromyscus. — Amer. Natur., 1940, N 74, p. 212—221.
Dice L. Variation of Peromyscus maniculatus in parts of western Washington and adjacent Oregon. — Ann. Arbor. Univ. Michigan, 1949, p. 1—34.
Dice L., Blossom P. Study of mammalian ecology in southwestern North America with special attention to the colors of desert mammals. — Carnegie Inst. Washington Publ., 1937, № 485, p. 1—129.
Dobzhansky Th. Die geographische und individuelle Variabilität von *Hirmonia axyridis* Pall. in ihren Wechselbeziehungen. — Biol. Zbl., 1924, Bd 44, H. 8, S. 401—421.
Dobzhansky Th. Geographical variation in Lady beetles. — Amer. Natur., 1933, v. 67, N 1, p. 97—126.
Dobzhansky Th. Genetics and the origin of species. New York; London, 1937a (1st ed.); 1941 (2d ed.); 1951 (3rd ed.).
Dobzhansky Th. What is a species? — Scientia, 1937b, v. 61, N 5, p. 280—286.
Dobzhansky Th. Genetics of natural population. IX. Temporal changes in the composition of populations of *Drosophila pseudoobscura*. — Genetics, 1943, v. 28, N 2, p. 162—186.
Dobzhansky Th. Genetics of the evolutionary process. New York; London, 1970.
Dobzhansky Th. Evolutionary oscillations in *Drosophila pseudoobscura*. — In: Ecological genetics and evolution. Oxford, 1971, p. 109—133.
Dobzhansky Th., Ayala F., Stebbins G., Valentine J. Evolution. San Francisco, 1977.
Dobzhansky Th., Boesiger E. Essais sur l'evolution. Paris, 1968.
Dobzhansky Th., Sturtevant A. H. Inversions in the chromosomes of *Drosophila pseudoobscura*. — Genetics, 1938, v. 23, N 1, p. 28—64.
Dobzhansky Th., Wright S. Genetics of natural populations. XV. Rate of diffusion of mutant gene through a population of *Drosophila pseudoobscura*. — Genetics, 1946, v. 31, N 1, p. 125—150.
Dollo L. Les lois de l'évolution. — Bull. Soc. Belge Géol., Pal. et Hydrol., 1893, t. 7, p. 164—166.
Dollo L. Les Dinosauriens adaptés à la vie quadrupède secondaire. — Bull. Soc. Belge Géol., Pal. et Hydrol., 1905, t. 19, p. 441—448.
Dzwillo M. Prinzipien der Evolution. Stuttgart, 1978.
Emmons G. W., Hollaender A. The action of ultraviolet radiation on dermatophytes. 2. Mutations induced in cultures of dermatophytes by exposure of spores to monochromatic ultraviolet radiations. — Amer. J. Bot., v. 26, N 3, p. 467—480.
Ephrussi B. The cytoplasm and somatic cell variation. — J. Cell Comp. Physiol., 1958, v. 52, N 1, p. 35—53.
Evolution der Organismen. Stuttgart, 1944.
Fischer E. Experimentale Untersuchungen über die Vererbung erworbener Eigenschaften. — Allg. Z. Entomol., 1901, Bd 6, S. 363—381.

Fisher R. A. On the dominance ratio. — Proc. Roy. Soc., Edinburgh, 1922, v. 42, N 3, p. 321—341.
Fisher R. A. The genetical theory of natural selection. Oxford, 1930.
Fisher R. A., Immer F. R., Fedin O. The genetical interpretation of statistics of the third degree in the study of quantitative inheritance. — Genetics, 1932, v. 17, N 1, p. 107—124.
Flavell R. B., Rimpau J., Smith D. B. Repeated sequence DNA relationships in four cereal genomes. — Chromosoma, 1977, v. 63, N 3, p. 205—222.
Ford E. Polymorphism and taxonomy. — In: The new systematics. Oxford, 1940, p. 493—513.
Ford E. Ecological genetics. London, 1971.
Fox G. E. et al. The phylogeny of Protokaryotes. — Science, 1980, v. 209, N 4455, p. 457—463.
Franz V. Die biologische Fortschritt. Jena, 1935.
Franz V. Zum jetzigen Stand der Theorie vom biotechnischen Fortschritt in der Pflanzen- und Tiergeschichte. — Biol. Gener., 1951, Bd 19, N 3, S. 368—385.
Galton F. Experiment in pangenesis. London, 1871.
Garstang W. The theory of recapitulation: a critical restatement of the biogenetic law. — J. Linn. Soc. London. Zool., 1922, v. 35, N 232, p. 81—101.
Gaudry A. Les enchainement du règne animal dans les temps géologique. Paris, 1878.
Gelei J. Die Morphogenese der Einzeller mit Rücksicht auf die morphogenetischen Prinzipien von Sewertzoff. — Acta biol. Acad. sci. Hung., 1950, t. 1, H. 1—4, S. 69—134.
Gibson J. B., Bradley B. P. Stabilizing selection in constant and fluctuating environment. — Heredity, 1974, v. 33, N 3, p. 293—302.
Gloger C. Das Abändern der Vögel durch Einfluss des Klimas. Breslau, 1833.
Goldschmidt R. Experimentelle Mutation und das Problem der sogenannten Parallelinduktion. Versuche an Drosophila. — Biol. Zbl., 1929, Bd 49, S. 437—448.
Goldschmidt R. Lymantria. — Bibliogr. genet., 1934, v. 11, p. 1—186.
Goodman M., Moore G. W., Farris W. Primate phylogeny from the perspective of molecular systematics. — Transplant. Proc., 1974, N 6, p. 217.
Gordon C. An experiment on a released population of *Drosophila melanogaster*. — Amer. Natur., 1935, v. 69, N 723, p. 381—382.
Gordon C., Spurway H., Street P. A. R. An analysis of three wild populations of *Drosophila subobscura*. — J. Genet., 1939, v. 38, N 1—2, p. 37—90.
Gornitz K. Über die Wirkung klimatischer Faktoren auf die Pigmentfarben der Vögelfedern. — J. Ornithol., 1923, Bd 71, H. 4, S. 456—511.
Gould S. Ontogeny and phylogeny. Cambridge; London, 1977.
Grant V. The origin of adaptations. New York; London, 1963.
Grant V. Plant speciation. New York; London, 1971.
Grant V. Genetics of flowering plants. New York; London, 1975.
Grant V. Organismic evolution. San Francisco, 1977.
Gregory W. K. «Williston's law» relating to the evolution of skull bones in the vertebrates. — Amer. J. Phys. Anthropol., 1935, v. 20, N 2, p. 123—152.
Grinell E. A geographical study of the kangaroo rats of California. — Univ. Calif. Publs. Zool., 1922, N 24, p. 21—43.
Gross W. Polyphyletische Stämme im System der Wirbeltiere? — Zool. Anz., 1964, Bd 173, H. 1, S. 1—22.
Gulick J. Divergent evolution through cumulative segregation. — J. Linn. Soc., 1888, v. 20, p. 189—274.
Gulick J. Evolution, racial and habitudinal. Washington, 1905.
Haeckel E. Generelle Morphologie der Organismen. Zweiter Band: Allgemeine Entwicklungsgeschichte der Organismen. Berlin, 1866.
Haeckel E. Natürliche Schöpfungsgeschichte. Berlin, 1868.
Haldane J. B. S. The comparative genetics of colour in *Rodents* and *Carnivora*. — Biol. Revs Cambridge Phil. Soc., 1927, v. 2, N 3, p. 199—212.
Haldane J. B. S. The origin of life. — Rat. Ann., 1929, p. 3.
Haldane J. B. S. The causes of evolution. London, 1932.
Haldane J. B. S. The theory of natural selection to-day. — Nature, 1959, v. 183, N 4663, p. 710—713.
Hall W., Claus G. Ultrastructural studies on the blue-green algae symbiont in *Cyanophora paradoxa* Korschikoff. — J. Cell Biol., 1963, v. 19, N 3, p. 551—560.
Hall W., Claus G. Ultrastructural studies on cyanelles of *Glaucocystis nostochinearum* Itzigsohn. — J. Phycol., 1967, v. 3, N 1, p. 37—51.
Hardy G. H. Mendelian proportions in a mixed population. — Science, 1908, v. 28, p. 49—50.
Harper J. L. Population biology of plants. London; New York, 1977.
Harris H. Enzyme polymorphisms in man. — Proc. Roy. Soc. London, Ser. B, 1966, v. 164, N 995, p. 298—310.

Harrison J. Genetical studies in the moths of the genus *Oporabia* with a special consideration of melanism in the Lepidoptera. — J. Genet., 1920, N 9, p. 195—280.

Hartert E. Die Vögel der palaärktischen Fauna. Berlin, 1910—1922, Bd 1—3.

Hedric P., McDonald J. Regulatory gene adaptation. An evolutionary model. — Heredity, 1980, v. 45, N 1, p. 83—97.

Heincke F. Naturgeschichte des Herings. Tl. 1, Abh. Deutsch. Seefisch-Ver., Berlin, 1898, Bd 2.

Hennig W. Grundzüge einer Theorie der phylogenetischen Systematik. Berlin, 1950.

Hennig W. Phylogenetic systematics. — Ann. Rev. Entomol., 1965 ,v. 10, p. 97—116.

Hennig W. Phylogenetic systematics. Urbana; Chicago; London, 1966.

Herre W. Zum Abstammungsproblem von Amphibien und Tylopoden sowie über Parallelbildungen und zur Polyphyliefrage. — Zool. Anz., 1964, Bd 173, H. 1, S. 66—91.

Herre W., Röhrs M. Haustier. — Zoologisch gesehen, Jena, 1973.

Hertwig G. Radiumbestrahlung unbefruchteter Froscheier und ihre Entwicklung nach Befruchtung mit normalen Samen. — Arch. Mikrobiol. Anat., 1911, Bd 77, Abt. 2, S. 165—209.

Heslop-Harrison J. Forty years of genecology. — Advances in ecology research. London; New York, 1964, v. 2, p. 159—247.

Hesse R. Tiergeographie auf ökologischer Grundlage. Jena, 1924.

Hiesey W., Nobs M., Milner H. Responces Mimulus races and hybrids at the transplant stations. — Yearbook Carnegie Inst., 1961, N 60, p. 381—384.

Holland H. D. The geologic history of sea water and attempt to solve problem. — Geochim. et cosmochim. acta, 1972, v. 36, N 5, p. 637—651.

Hopkins A. Economic investigations of the Scolytid Bark- and Timberbeetles of North America. — Monthly weather Review U. S. Depart. Agric. Suppl. Work. 1917, N 8, p. 355—356.

Hoyer B. H., McCarthy B. J., Bolton E. T. A molecular approach in the systematics of higher organisms. — Science, 1964, v. 144, N 3621, p. 959—967.

Hubby J. L., Lewontin R. C. A molecular approach to the study of genic heterozygosity in natural population. I. The number of alleles at different loci in *Drosophila pseudoobscura*. — Genetics, 1966, v. 54, N 2, p. 577—594.

Huettel M., Bush G. The genetics of host selection and its bearing on sympatric speciation in *Procecidochares* (*Diptera, Tephritidae*). — Entomol. exp. et appl., 1972, v. 15, N 3, p. 465—480.

Hutchinson J. The ecological theatre and the evolutionary play. New Haven; London, 1965.

Hutchinson J. An introduction to population ecology. New Haven; London, 1978.

Huxley J. Clines: an auxiliary method in taxonomy. — Bijdr. dierk., 1939, v. 27, p. 491—520.

Huxley J. S. (ed.) The new systematics. Oxford, 1940.

Huxley J. S. Towards the new systematics. — In: The new systematics. Oxford, 1940, p. 1—46.

Huxley J. S. Evolution. The modern synthesis. London, 1963. (1-ed. — 1942).

Jollos V. Experimentelle Untersuchungen an Infusorien. — Biol. Zbl., 1913, Bd 43, S. 222—236.

Jollos V. Experimentelle Protistenstudien. I. Untersuchungen über Variabilität und Vererbung bei Infusorien. — Arch. Protist., 1921, Bd 47, S. 1—122.

Jones D., Sneath P. H. A. Genetic transfer and bacterial taxonomy. — Bacteriol. Revs, 1970, v. 34, N 1, p. 40—81.

Jordan D. A guide to the study of fishes. New York, 1905.

Kammerer P. Allgemeine Biologie. Stuttgart; Berlin, 1920.

Keosian J. The crisis in the problem of origin of life. — In: Origin of Life. Tokyo, 1978, p. 569—574.

Kettlewell H. B. The phenomenon of industrial melanism in *Lepidoptera*. — Ann. Rev. Entomol., 1961, v. 6, p. 245—262.

Khan M. S. N., Maden B. E. Nucleotide sequences within the ribosomal ribonucleic acid of HeLa cells, Xenopus laevis and chick embryo fibroblasts. — J. Mol. Biol., 1976, v. 101, N 2, p. 235—254.

Kimura M., Otha T. The average number of generation until fixation of a mutant gene in a finite population. — Genetics, 1969, v. 61, N 3, p. 763—771.

Kimura M., Otha T. Theoretical aspects of population genetics. New York, 1971.

King J. L., Jukes T. H. Non-Darwinian Evolution. — Science, 1969, v. 164, N 3881, p. 788—798.

King M. C., Wilson A. C. Our close cousin, the chimpanse. — New Sci., 1975, v. 67, N 956, S. 16—18.

Kleinschmidt O. Die Formenkreislehre und das Weltwerden des Lebens. Halle, 1926.

Köllicker A. Über die darwinsche Schöpfungstheorie. — Z. wiss. Zool., 1864, N 14, S. 114—186.

Körner U. Probleme der Biogenese. Jena, 1974.
Korringa P. Water temperature and breeding throughout the geographical range of *Ostrea edulis*. — Ann. biol., 1957, v. 33, № 1—2, p. 1—14.
Leakey L. S. B. The progress and evolution of man in Africa. London, 1961.
Leconte du Nouy P. Human Destiny. New York, 1947.
Lederberg J., Lederberg E. Replica plating and indirect selection bacterial mutants. — J. Bacteriol., 1952, v. 63, N 3, p. 399—406.
Lee K., Wahl R., Barbu E. Contenu en bases puriques et pyrimidiques des acides désoxyribonucléiques des bactéries. — Ann. Inst. Pasteur, 1956, t. 91, N 2, p. 212—224.
Lerner I. M. Genetic homeostasis. Edinburgh, 1954.
Lerner I. M., Ho F. Genotype and competitive ability of *Tribolium* species. — Amer. Natur., 1961, v. 95, N 885, p. 329—343.
Lerner I. M., Dempster E. Indeterminism in interspecific competition. — Proc. Nat. Acad. Sci., 1962, v. 48, N 5, p. 821—826.
Lewontin R. C. The genetic basis of evolutionary change. New York; London, 1974.
Lewontin R. C., Hubby J. L. A molecular approach to the study of genic heterozygosity in natural population. II. Amount of variation and degree of heterozygosity in natural populations of *Drosophila pseudoobscura*. — Genetics, 1966, v. 54, N 2, p. 595—609.
L'Héritier Ph., Neefs Y., Tetssier G. Aptérisme des insectes et sélection naturelle. — C. r. Acad. Sci. Paris, 1937, t. 204, N 11, p. 907—909.
L'Héritier Ph., Teissier G. Étude d'une population de Drosophiles en équilibre. — C. r. Acad. Sci. Paris, 1933, t. 197, N 26, p. 1765—1768.
L'Héritier Ph., Teissier G. Proportion des sexes dans des populations de Drosophiles en équilibre. — C. r. Acad. Sci. Paris, 1936, t. 202, N 8, p. 692—694.
Li C. C. The stability of an equilibrium and the average fitness of a population. — Amer. Natur., 1955, v. 89, N 848, p. 281—295.
Linsdale J. M. Variations in the Fox sparrow (*Passerella iliaca*) with reference to natural history and osteology. — Univ. Calif. Publ. Zool., 1928, v. 30, N 12, p. 251—393.
Lloid-Morgan C. Emergent evolution. London. 1921.
Lotka A. Elements of physical biology. Baltimore, 1925.
Lotka A. The growth of mixed populations: two species competing for a common tool supply. — J. Wash. Acad. Sci., 1932, v. 22, N 16—17, p. 461—469.
Lotsy J. Evolution by means of hybridization. The Hague, 1916.
Lowenstam H. A. Impact of life on chemical and physical processes. — In: The Sea, v. 5, 1979, p. 715—796.
Lurta S., Delbrück M. Mutations of bacteria from virus sensitivity to virus resistance. — Genetics, 1943, v. 28, N 6, p. 491—511.
Lush J. L. Animal breeding plants. Ames, 1945.
Lwoff A. L'evolution physiologique. Paris, 1943.
Lyell Ch. Principles of geology. London, 1832, v. 2.
MacArthur R. H., Wilson E. O. The theory of island biogeography. Princeton; New Jersey, 1967.
Margalef R. Perspectives in ecological theory. London, 1968.
Margulis L. Origin of eukaryotic cells. New Haven, 1970.
Margulis L. The microbes contribution to evolution. — In: Biosystems, 1975, v. 7, N 2, p. 266—292.
Mather K. Polygenic inheritance and natural selection. — Biol. Rev., 1943, v. 18, N 1, p. 32—64.
Mather K., Jinks J. Biometrical genetics. The study of continuous variation. London, 1971.
Matthey R. Quelques reflexions sur le probleme de l'évolution. — Scientia, 1954, v. 89, N 6, p. 200—202.
May R. M. Mathematical models and ecology. — In: Changing scenes in natural sciences, 1776—1976. (Philadelphia, 1977, p. 189—201. Acad. Natur. Sci., Special Publication N 12).
Mayr E. Systematics and the origin of species. New York, 1942.
Mayr E. Where are we? — Cold Spring Harbor Simposia on Quantitative Biology, 1959, v. 24, p. 1—14.
Mayr E. The recent historiography of genetics. — J. Hist. Biol., 1973, v. 6, N 1, p. 125—154.
Mayr E. Behaviour programs and evolutionary strategies. — Amer. Sci., 1974, v. 62, N 6, p. 650—659.
Mayr E. The study of evolution, historically viewed. — In: Changing scenes in natural sciences, 1776—1976. Philadelphia, 1977, p. 39—58. (Acad. Natur. Sci., Special publication N 12).
McDonald J., Ayala F. Genetic and biochemical basis of enzyme activity variation

in natural populations. I. Alcchol dehydrogenese in *Drosophila melanogaster*. — Genetics, 1978, v. 89, N 2, p. 371—388.

McDonald J., Chambers G., David J., Ayala F. Adaptive response due to changes in gene regulation: a study with *Drosophila*. — Proc. Nat. Acad. Sci., 1977, v. 74, N 10, p. 4562—4566.

Milkman R. The genetic basis of natural variation. III. Developmental lability and evolutionary potential. — Genetics, 1961, v. 46, N 1, p. 25—38.

Milkman R. D. The genetic basis of natural variation. VI. Selection of a crossveinless strain of *Drosophila* by phenocopying at high temperature. — Genetics, 1951, v. 51, N 1, p. 87—96.

Milkman R. D. Potential genetic variability of wild pairs of *Drosophila melanogaster*. — Science, 1960, v. 131, N 3395, p. 225—226.

Miller S. A production of amino acids under possible primitive earth conditions. — Science, 1953, v. 117, N 3046, p. 528—529.

Mivart S. On the genesis of species. London, 1871.

Montgomery E. Competition in cereals. — Nembr. Agr. Exp. Stat. Bull., 1912, v. 113, p. 3—16.

Morgan L. Habit and instinct. London; New York, 1896.

Morton J. Insect coloration and the relative acceptability of insects to birds. — Trans. Ent. Soc., 1932, N 2, p. 345—385.

Mostler G. Versuche zur Gedächtnisleistung der einheimischen insektenfressenden Vögel. — Z. Naturwiss., 1937, Bd 91, H. 2, S. 102—121.

Muchin L. Leben auf anderen Planeten. — Ideen exact. Wiss., 1971, H. 2, S. 131—137.

Müller F. Für Darwin. Leipzig, 1864.

Müller H. J. Why polyploidy is rarer in animals than in plants. — Amer. Natur., 1925, v. 59, N 663, p. 346—353.

Müller H. J. Artificial transmutation of the gene. — Science, 1927, v. 66, N 1699, p. 84—87.

Müller H. J. The production of mutation by X-rays. — Proc. Natur. Acad. Sci. USA, 1928, v. 14, N 9, p. 714—726.

Müller H. J. The Darwinian and modern conceptions of natural selection. — Proc. Amer. Soc., 1949, v. 93, N 6, p. 459—470.

Müller H. J., Prokofyeva A., Raffel D. Minute intergenic rearrangement as cause of apparent «gene mutation». — Nature, 1935, v. 135, N 3407, p. 253—255.

Mühlmann H. In Modellversuch künstlich erzeugte Mimikry und ihre Bedeutung für den «Nachahmer». — Z. Morphol. u. Ökol. Tiere, 1934, Bd 28, S. 259—296.

Nägeli C. Entstehung und Begriff der naturhistorischen Art. München, 1865.

Nägeli C. Mechanisch-physiologische Theorie der Abstammungslehre. München, 1884.

Nanney D. L. Epigenetic control systems. — Proc. Natur. Acad. Sci. USA, 1958, v. 44, N 7, p. 712—717.

Nass S. The significance of the structural and functional similarities of bacteria and mitochondria. — In: International Review of cytology. New York; London, 1969, v. 25, p. 55—117.

Nordenskiöld E. Die Geschichte der Biologie. Jena, 1926.

Novàk V. J. A. Natural selection, intraspecific fighting and intraspecific aid in both nature and human society. — In: Natural selection. Praha, 1978, p. 9—36.

Olby R. The path to the double helix. London, 1974.

Origin of life. Tokyo, 1978.

Osborn H. F. The limits of organic selection. — Amer. Natur., 1897, v. 31, N 371, p. 944—951.

Osborn H. F. Organic selection. — Science, 1897, v. 6, N 146, p. 583—587.

Osborn H. F. Aristogenesis, the creative principle in the origin of species. — Amer. Natur., 1934, v. 68, N 716, p. 193—235.

Owen R. Anatomy of Vertebrate. London, 1868, v. 3.

Pander Ch. Beiträge zur Entwickelungsgeschichte des Hühnchens im Eie. Würzburg, 1817.

Pearl R. The biology of population growth. New York, 1925.

Pearl R. The influence of density of population upon eggs production in *Drosophila melanogaster*. — J. Exp. Zool., 1932, v. 63, N 1, p. 57—84.

Pearl R., Parker S. On the influence of density of population upon the rate of reproduction in *Drosophila*. — Proc. Natur. Acad. Sci. USA, 1922, v. 8, N 7, p. 212—219.

Pia J. Zur Kritik des Gattungsbegriffes. — Verhandl. Zool.-bot. Ges. Wien, 1921, Bd 70, H. 6—8, S. 145—148.

Pimental D., Feinbery E., Wood P., Hayes J. Selection, spatial distribution and the coexistence of competing fly species. — In: Evolutionary ecology. Part 2. Natural selection. Belmont, California, 1970, p. 30—33.

Pirie N. W. The meaninglessness of the terms life and living. — In: Perspectives in Biochemistry. Cambridge, 1937, p. 11—22.
Pirie N. W. Ideas and assumptions about the origin of life. — Discovery, 1953, v. 14, N 8, p. 238—242.
Plate L. Selectionsprinzip und Probleme der Artbildung. Leipzig; Berlin, 1913.
Platnick N. I. Paraphyletic and polyphyletic groups. — Syst. Zool., 1977, v. 26, N 2, p. 195—200.
Plough H. H. Spontaneous mutability in *Drosophila*. — Cold Spring Harbor Sympos. Quant. Biol., 1941, N 9, p. 127—137.
Poole J. H. The evolution of the earth's atmosphere. — Roy. Dublin. Sci. Proc., 1951, v. 25, N 2, p. 201—224.
Poulton E. B. Essays on evolution. Oxford, 1908.
Poulton E. B., Saunders C. B. An experimental enquiry into the struggle for existence in certain common insects. London, 1899.
Provine W. The origin of theoretical population genetics. Chicago; London, 1971.
Quayle H. The development of resistance to hydrocyanic acid in certain scale insects. — Hilgardia, 1938, v. 115, p. 183—210.
Raabe Z. Morfogenetyczne zasady Siewiercowa w oczach protozoologa J. Geleia. — Kosmos, ser. Biologia, 1954, t. 3, N 4 (9), S. 428—436.
Raabe Z. O sjewiercowowskich zasadach morfogenetycznych ich uzupelnieniagh i konsekwenencjach. — Kosmos, ser. Biologia, 1961, t. 10, N 3 (50), S. 223—236.
Radl E. Geschihte der Entwicklungstheorie in der Biologie des XIX Jahrhunderts. Leipzig, 1909, t. 2.
Remane A. Die Grundlagen des natürlichen Systems der vergleichenden Anatomie und der Phylogenetik. Theoretische Morphologie und Systematik. Leipzig, 1956.
Remane A. Das Problem Monophylie-Polyphylie mit besonderer Berücksichtigung der Phylogenie der Tetrapoden. — Zool. Anz., 1964, Bd 173, H. 1, S. 22—49.
Rensch B. Das Prinzip geographischer Rassenkreise und das Problem der Artbildung. Berlin, 1929.
Rensch B. Bestehen die Regeln klimatischer Parallelität bei der Merkmalsausprägung von homöothermen Tieren zu Recht? — Arch. Naturg., 1938, Bd 7, H. 3, S. 364—389.
Rensch B. Klimatische Auslese von Grössenvarianten. — Arch. Naturg., 1939, Bd 8, H. 8, S. 89—129.
Rensch B. Neuere Probleme der Abstammungslehre. Stuttgart, 1947.
Rensch B. Neuere Probleme der Abstammungslehre. Stuttgart, 1954.
Richmond R. C. Non-darwinian evolution: a critique. — Nature, 1970, v. 225, N 5237, p. 1025—1028.
Robson G. C., Richards O. W. The variation of animal in nature. London, 1936.
Romanes G. J. Physiological selection: an additional suggestion on the origin of species. — J. Linn. Soc., 1886, v. 19, p. 337—411.
Rosa D. L'ologenese. Paris, 1931.
Rosney J. Thermodinamique et origine de la vie. — Atoms, 1969, v. 24, p. 688—690.
Rubey W. Geologic history of water. — Bull. Geol. Soc. Amer., 1951, v. 62, N 9, p. 1111—1147.
Sagan L. On the origin of mitosing cells. — J. Theor. Biol., 1967, v. 14, N 3, p. 225—274.
Sarich V. Just how old is the hominid line. — In: Yearbook of physical anthropology, 1973. Washington, 1974, p. 112—121.
Shaw W. H. Studies in biogeochemistry. I. A biogeochemical periodic table. — Geochim. et cosmochim. acta, 1960, v. 19, N 3, p. 196—207.
Schindewolf O. Beobachtungen und Gedanken zur Deszendenzlehre. — Acta biotheor., Ser. A, 1937, v. 3, S. 195—212.
Schindewolf O. Grundfragen der Paläontologie. Stuttgart, 1950.
Schindewolf O. Neokatastrophism? — Z. Deutsch. Geol. Ges., 1963, Bd 114, T. 2, S. 430—455.
Seidlitz G. Die Darwin'sche Theorie. Dorpat, 1875.
Selander R. H. Genic variation in natural populations. — In: Molecular evolution. Sunderland, 1976, p. 21—45.
Shull A. Evolution. London, 1936.
Simpson G. G. Supra-specific variation in nature and in classification from the view-point of paleontology. — Amer. Natur., 1937, v. 71, N 734, p. 236—267.
Simpson G. G. Tempo and mode evolution. New York, 1944.
Simpson G. G. The meaning of evolution. New Haven, 1949.
Simpson G. G. The major features of evolution. New York, 1953.
Simpson G. G. Principles of animal taxonomy. New York, 1961.
Smith H. M. The hierarchy of monophyly and polyphyly. — Syst. Zool., 1967, v. 16, N 1, p. 102—103.
Smuts J. Ch. Holism and evolution. New York, 1926.

Sneath P. H. A. Cladistic representation of reticulate evolution. — Syst. Zool., 1975, v. 24, N 3, p. 360—368.

Sonneborn T. Paramecium aurelia. — In: Handbook of genetics. New York; London, 1975, v. 2, p. 469—594.

Spencer H. The principles of biology. London, 1864.

Spencer H. The factors of organic evolution. — In: Nineteenth Centure. London, 1886, v. 19, p. 570—589, 749—770.

Standfuss M. Zur Frage der Gestaltung und Vererbung auf Grund 28-jähriger Experimente. — Insektenbörse, 1902, Bd 19, S. 155, 156, 163, 164, 171, 179, 180, 187, 188, 195, 196.

Stebbins G. L. Reality and efficacy of selection in plants. — Proc. Amer. Phil. Soc., 1949, v. 93, N 6, p. 501—513.

Sturtevant A. H. Essays on evolution. I. On the effects of selection on mutation rate. — Quart. Rev. Biol., 1937, v. 12, N 4, p. 464—467.

Sturtevant A. H., Dobzhansky Th. Inversions in the third chromosome of wild races of *Drosophila pseudoobscura*, and their use in the study of the history of the species. — Proc. Natur. Acad. Sci. USA, 1936, v. 22, N 7, p. 448—450.

Süess E. Über die Verschiedenheit und die Aufeinanderfolge der tertiären Landfaunen in der Niederung von Wien. — Sitzungsber, math.-naturwiss. Kl. Kön. Akad. Wiss., 1863, Bd 47, H. 1, S. 306—331.

Sumner F. B. The role of isolation in the formation of a narrowly localised races of deer-mice (Peromyscus). — Amer. Natur., 1917, v. 51, N 603, p. 173—185.

Sumner F. B. Geographic variation and mendelian inheritance. — J. Exp. Zool., 1920, v. 30, N 3, p. 369—402.

Sumner F. B. Genetic, distributional, and evolutionary studies of the subspecies of deer mice (Peromyscus). — Bibliogr. Genet. 1932, N 9, p. 1—106.

Swinnerton C. Experiments and observations bearing in the explanation of form and colouring. — J. Linn. Soc. London, 1916, N 33, p. 203—385.

Taylor D. L. Chloroplasts as symbiotic organelles. — In: International Review of Cytology. New York; London, 1970, v. 27, p. 29—64.

Teihard de Charden P. Geobiologie et «Geobiologia». — Geobiologia, 1943, v. 1, p. 1—5.

Teissier G. Transformisme d'aujourd'hui. — Ann. biol., 1962, N 7—8, p. 359—374.

The evolving biosphere. London; New York, 1981.

Thoday J. M. Natural selection and biological progress. — In: A century of Darwin. Cambridge, 1958, p. 313—333.

Thoday J. M. Location of polygenes. — Nature, 1961, v. 191, N 4786, p. 368—370.

Thorpe W. H. Biological races in insects and allied groups. — Biol. Rev., 1930, v. 5, N 3, p. 177—212.

Tobias Ph. V. The Early Hominid Romains from Tanganyika: Australopithecus and Homo. — Тр. VII Междунар. конгресса антропол. и этногр. наук, 1968, т. 3, с. 333—341.

Tower W. The mechanism of evolution in *Leptinotarsa*. Washington, 1918.

Track P., Pathode H. Source beds of petroleum. Tulsa, 1942.

Turesson G. The genotypical response of the plant species to the habitat. — Hereditas, 1922a, Bd 3, S. 221—350.

Turesson G. The species and the variety as ecological units. — Hereditas, 1922b, Bd 3, p. 100—113.

Turesson G. The scope and import of genecology. — Hereditas, 1923, Bd 4, p. 171—176.

Turesson G. The plant species in relation to habitat and climate. — Hereditas, 1925, Bd 6, S. 146—236.

Turesson G. The selective effect of climate upon the plant species. — Hereditas, 1931, Bd 14, H. 2, S. 99—152.

Turesson G. Rasseökologie und Pflanzengeographie. — Bot.. notizen., 1936.

Uzzell T., Darevsky I. S. Biochemical evidence for the hybrid origin of the parthenogenetic species of the *Lacerta saxicola* complex (Sauria; Lacertidae) — Copeia. 1975, N 2, p. 204—222.

Vandel A. Biospêleologie. Paris, 1964.

Van Valen L. M., Maiorana V. C. The archaebacteria and eucaryotic origins. — Nature, 1980, v. 287, N 5779, p. 248—250.

Volterra V. Variazioni e fluttuazioni del numero d'individui in specie animali conviventi. — Mem. Roy. Accad. Naz. dei Lincei, 1926, ser 6, v 2, p. 31—113.

Volterra V. Leçons sur la théorie mathématique de la lutte pour la vie. Paris

Waddington C. H. Selection of the genetic basis for an acquired character. — Evolution, 1953, v. 17, N 3, p. 386—387.
Waddington C. H. Genetic assimilation of the bithorax phenotype. — Evolution, 1956, v. 10, N 1, p. 1—13.
Waddington C. H. The strategy of the genes: A discussion of some aspects of theoretical biology. London, 1957.
Waddington C. H. Canalisation of development and genetic assimilation of acquired characters. — Nature, 1959, v. 183, N 4676, p. 1654—1655.
Waddington C. H. Genetic assimilation. — Adv. Genet., 1961, v. 10, N 2, p. 257—293.
Waddington C. H. The principle of archetypes in evolution. — Wistar Symposium Monograph, 1967, N 5, p. 113—115.
Wagner M. Die darwinische Theorie und das Migrationsgesetz der Organismen. Jena, 1868.
Wagner M. Die Entstehung der Arten durch räumliche Sonderung. Gesammelte Aufsätze. Basel, 1889.
Wahlert G. Co-Evolution herrscht überall. — In: Co-Evolution. Hamburg: Berlin, 1978, S. 101—125.
Wallace A. R. On the law which has regulated the introduction of new species. — The Annals and Magazine of Natural history Zool., Bot., Geol., 1855, v. 16, ser. 2, p. 184—196.
Wallace B. Topics in population genetics. New York, 1968.
Walsh B. D. Observations on certain N. A. *Neuroptera* by H. Hogen of Koenigsberg, Prussia. — Proc. Enthomol. Soc. Phil., 1863, v. 2, p. 213.
Walther I. Einleitung in die Geologie als historische Wissenschaft. Jena, 1893—1894.
Walther I. Mediterranen. Geobiologische Untersuchungen über Gestaltung und Besiedlung des mediterranen Lebensraumes. Jena, 1936.
Wedeking R. Über Virenzperioden (Blütenperioden). — Sitzungsber. Ges. Beförd. d. Naturwiss. Marburg, 1920, Bd 82, H. 1, S. 4—16.
Weismann A. Über die Vererbung. Jena, 1883.
Weismann A. Vörträge über Deszendenztheorie. Berlin; Jena, 1902.
Weldon W. Natural selection. Presidential address to the Zool. Section. — Brit. Ass. Rep., 1898, p. 887—902.
Wigand A. Der Darwinismus und die Naturforschung Newtons und Cuvier. Braunschweig, 1874, Bd 1—3.
Wilson A. C., Sarich V. M. A molecular time scale for human evolution. — Proc. Nat. Acad. Sci. USA, 1969, v. 63, N 4, p. 1088—1093.
Wintrebert P. Le vivant créateur de son évolution. Paris, 1962.
Wolstenholme G. E. W., O'Connor C. M. (eds.). Drug resistance in microorganisms. London, 1957.
Woodger J. H. Biological principles. London; New York, 1929.
Wright S. Evolution of mendelian populations. — Genetics, 1931, v. 16, N 1, p. 97—159.
Wright S. Evolution in populations in approximate equilibrium. — J. Genet., 1935, v. 30, N 2, p. 257—266.
Wright S. Evolution organic. — In: Encyclop. Brit., 1964, v. 8, p. 917—929.
Wright S. Evolution and the genetics of populations. Chicago, 1969, v. 1, 2; 1977, v. 3; 1978, v. 4.
Zenner F. E. A history of domesticated animals. London, 1963.
Zirkle C. Natural selection before the «Origin of species». — Proc. Amer. Phil. Soc., 1941, v. 84, N 1, p. 71—123.

ИМЕННОЙ УКАЗАТЕЛЬ

Абель О. 400, 418, 419
Абросов Н. С. 211
Авдулов Н. П. 94, 125
Аверьянова Т. М. 6, 191, 315
Агаев М. Г. 319, 399
Агассис Л. 12, 14
Агол И. И. 71, 73
Аззелл Т. М. 114, 125
Азимов Г. И. 267
Айала Ф. 37
Аксамитная И. А. 108
Александер С. 24
Александров В. Я. 90, 186, 243
Александров Д. А. 332
Александрова В. Д. 472, 473
Алексеев В. П. 136, 442, 444—447
Алексеева Л. В. 447
Алексеева Т. И. 447
Алехин В. В. 465, 472, 473
Алиханян С. И. 67, 72, 87
Алквист Г. 29
Аллен Д. 176, 180, 185
Алмквист Е. 189
Алпатов В. В. 66, 68, 179, 210, 211, 214, 219, 220, 238, 240, 241, 334
Алтухов Ю. П. 152, 155, 304, 337
Альтшулер В. В. 67, 68
Амлинский И. Е. 5
Аммерман Д. 291
Андерсон Е. 34, 127, 128
Андрианова Г. А. 491
Андрусов Н. И. 46, 498
Аникин В. П. 53
Анохин П. К. 165, 364, 383
Анри В. 506
Антонов А. С. 78, 305, 432, 451, 452, 454, 458, 460. 461
Антонович М. А. 14, 45
Аренкова Д. Н. 109
Арнольди К. В. 191, 201, 330, 331, 334, 346, 503
Аронштам А. А. 152
Арутюнова Л. Г. 94
Арциховский В. М. 408
Аршавский И. А. 361, 362
Астауров Б. Л. 6, 64, 86, 110, 114, 115, 126, 141, 142, 153, 234, 246, 256, 325
Ауэрбах Ш. 85
Ахундов А.-Д. Г. 305
Ашер К. 30

Бабков В. В. 6
Баглай Е. Б. 234
Базилевич Н. И. 503, 505—507, 510
Базыкин А. Д. 155
Балкашина Е. И. 64, 141, 142, 232, 234, 325
Банина Н. Н. 51
Баранецкий О. В. 423
Баранов П. А. 216, 294
Баранникова И. А. 193
Баранский Д. И. 66, 206, 207, 315
Барбю Е. 305, 450
Баринов Г. В. 497
Баркрофт Дж. 360
Барулина Е. И. 130
Батыренко В. Г. 206, 207
Бауман А. 206, 315
Баур Э. 27, 33, 177
Баутина Т. А. 106
Бауэр Э. С. 70, 363
Бах А. П. 62
Бах П. де 258
Бачинский А. Г. 283
Башенина Н. В. 170
Безигер Э. 4, 32, 33, 35, 36, 228
Бей-Биенко Г. Я. 342
Бейтс Г. 14, 15, 21
Бекасова Т. С. 106
Бекетов А. Н. 47, 50, 408, 464, 483
Беклемишев В. Н. 33, 342, 343. 355, 359, 362—364, 376, 389, 390, 467, 508
Белая М. П. 485
Белехова Ю. П. 96
Белинский В. Г. 45
Белов Н. В. 486, 508
Белова Е. А. 492
Белоголовый Ю. А. 47, 408
Белозерский А. Н. 77, 78, 304, 305, 360, 449—454, 457, 462, 518
Бельговский М. Л. 83, 87, 89
Беляев Д. К. 76, 136, 166, 167, 245, 256, 266—268, 274, 276
Беляев М. М. 66, 246
Беляев Н. К. 64, 94—96, 141, 142, 234, 325
Беляева В. Н. 232
Беляева Е. С. 106
Бемпес Г. 21, 222, 246
Бендич А. 459
Бенецкая Г. 112
Бер Г. де 63, 382, 383
Берг Л. С. 6, 24, 55, 58—60, 69—71, 73, 126, 131, 136, 176, 192, 193, 204, 324, 332, 333, 342, 380, 393, 394, 402, 409—411, 416, 420, 428, 470, 483, 498
Берг Р. Л. 89, 145, 150, 161, 225, 244, 265, 325
Бергман Г. Г. 485
Бергман К. 175, 176, 181—183
Бергсон А. 24
Береговой В. Е. 338
Березина Н. М. 108
Беридже Т. Г. 432, 433
Беритов (Бериташвили) И. С. 168
Беркнер Л. 497
Берман З. И. 4, 373
Бернал Дж. 70
Бернет Ф. 36
Бернштейн Н. А. 40, 360, 361, 362

Берталанффи Л. 136
Бессмертная С. Я. 224
Бестужева А. А. 246
Бетнер Р. Г. 56
Беттихер Г. 183
Бехер Т. 190
Бианки В. Л. 54, 176, 324
Бир Ст. 40
Биркина Б. Н. 84
Бирюков Д. А. 166
Благовещенский А. В. 62, 68, 74, 304, 360, 363, 485, 518, 519
Блексли А. 27
Блит Э. 204
Блосом П. 195
Блохина И. Н. 459
Блум У. 40
Бляхер Л. Я. 5, 44, 48, 52, 71, 166, 385, 396
Бобров Е. Г. 34, 127—129
Бовен Г. 496
Бовери Т. 93
Богдан П. И. 315
Богданов А. А. 437
Богданов А. П. 45
Богданов Л. В. 152
Богданова С. Л. 305
Богдановская-Гиенэф И. Д. 210
Боголепов К. В. 499
Боголюбский С. Н. 131, 267
Богомолов С. И. 387, 392
Богоров В. Г. 505, 506
Бойрлен К. 40, 348, 393
Бойченко Е. А. 495, 496
Бок В. 37, 38
Боккэ Ш. 228
Болдуин Дж. 158, 237
Болтон Э. 457, 458
Больк Л. 439
Больцман Л. 486, 506
Большаков В. Н. 6, 185, 250, 340, 343, 346, 398
Бондаренко Г. К. 112
Бондаренко П. П. 216
Боннэ Ш. 11, 358
Бонч-Осмоловский Г. А. 439
Бонье Г. 19, 23
Борзенков Я. А. 45, 46
Борисковский П. П. 445
Борисов А. И. 103, 105, 150, 232
Борисяк А. А. 62, 74
Боркин Л. Я. 6, 114, 117, 346, 375, 377, 416
Борковская В. А. 191, 315
Боровик-Романова Т. Ф. 492
Бородин И. П. 485
Бородин П. М. 276
Браун А. Д. 7
Брежнев Д. Д. 112
Бреславец Л. П. 107, 109, 294
Бреслер С. Е. 78
Бриан П. 40
Бриджес К. 27
Бриттен Р. 454
Броун Г. 12, 14, 348, 363, 373
Броньяр А. 12
Броу Дж. 279
Бруновский Б. К. 485
Бубко О. В. 377
Будыко М. И. 447, 480, 497
Бузатти-Траверсо А. 33
Буковский В. И. 192
Бунак В. В. 439, 443, 446
Бутарин Н. С. 127
Бутурлин С. А. 172
Быков Б. А. 470
Быков К. М. 166
Быстриков Ф. В. 213
Быстров А. П. 364, 447
Быховер Н. А. 496
Быховский Б. Е. 355
Бэбкок Е. 119
Бэнсон С. 194
Бэр К. М. 12, 19, 20, 43, 44, 58, 64, 348, 359, 373
Бэтсон У. 22, 23, 60, 130, 138, 222
Бюффон Ж. 11, 64, 301

Ваген В. 20, 55, 393, 394
Вавилов Н. И. 29, 31—33, 57, 62, 64, 65, 68, 70, 72—74, 81, 82, 92, 118, 120, 123, 129—138, 142, 143, 155, 178, 183, 184, 190, 266, 267, 272, 297—300, 308, 309, 311, 313, 314, 326, 411, 413, 492, 518
Вагин В. Л. 68, 372, 385—387, 392, 404
Вагнер А. 16
Вагнер В. А. 167, 438, 440
Вагнер М. 17, 55, 176, 184
Вагнер Р. П. 134
Вадковская И. К. 510
Вайль Р. 450
Вакар Б. А. 113
Валентайн Д. 190
Валерт Г. 512
Валецкий А. В. 331
Валь К. 305
Вальехо-Роман К. 458, 461
Вальтер И. 493, 498
Валяшко М. Г. 498
Вандель А. 39, 40
Ванюшин Б. Ф. 7, 305, 450, 453
Варьяш А. И. 437
Васильев А. Г. 398
Васильев В. П. 114
Васильченко И. Т. 123
Васин Б. Н. 143
Васнецов В. В. 216
Вассоевич Н. Б. 480, 498, 500, 505, 506
Вахтина Л. И. 106
Введенский Н. Е. 48, 514
Ведекинг Р. 393
Вейсман А. 3, 15, 16, 19, 25, 26, 36, 49, 52
Вентребер П. 40
Верейская В. Н. 114
Верещагин Н. К. 398
Верзилин Н. Н. 509
Вермель Ю. М. 71, 410, 411
Вернадский В. И. 62, 64, 69, 70, 411, 468, 469, 480—488, 492—495, 498, 500—506, 510—512
Верушкин С. М. 113
Веселов Е. А. 6
Веселовская М. К. 312
Ветштейн Р. 19, 56, 176, 190, 297, 307, 332
Виганд А. 19, 20
Викторов Г. А. 76, 221, 258

Викторовский Р. М. 77, 106, 114, 344
Виленский Д. Г. 501
Вилкс Е. К. 166
Вильсон Е. 261
Вильямс В. Р. 480, 501, 502, 510
Винберг Г. Г. 360, 362, 505
Винер Н. 40
Винклер Г. Н. 281
Виноградов А. П. 62, 480, 485, 488—490, 492—495, 497, 498, 509, 510
Виноградов И. С. 413, 414
Виноградова Х. Г. 485
Витт А. А. 211, 212
Владимирова М. С. 214
Владыченская Н. С. 454
Власов П. 127
Водопьянов П. А. 6, 265
Воейков А. Д. 206
Войтонис Н. Ю. 168, 440
Волкова К. В. 145
Волобуев В. Р. 501
Вологдин А. Г. 480, 498
Волчанецкий И. Б. 180
Вольтерек Р. 23
Вольтерра В. 30, 211
Вольф К. 11, 44, 64
Воробьев С. О. 206
Воробьева Э. И. 356, 416
Воронин Л. Г. 168
Воронихин Н. Н. 307
Воронков Н. В. 176
Воронцов Н. Н. 6, 7, 57, 77, 78, 105, 106, 137, 151, 152, 155, 301, 343, 344, 346, 372, 398, 405, 415, 417
Воронцова М. А. 388
Второв П. П. 398, 470
Вуджер Дж. 24
Вульф Е. В. 294, 470, 513
Высоцкий Г. Н. 501
Вяткин Ю. С. 467

Габуня Л. К. 400
Гаврилова А. А. 82, 83
Гаврилова Л. П. 518
Гаевская И. Н. 80
Гайдуков Н. М. 131, 410
Галимова Л. М. 454
Гайсинович А. Е. 7, 71
Галл Я. М. 5, 6, 50, 75, 203, 211, 222, 243, 257, 258, 265, 465
Гальтон Ф. 16, 19
Гаррелс Р. 484
Гаррисон Дж. 25, 222
Гарстанг В. 380, 382
Гартерт Э. 176
Гартман Э. 20
Гаузе Г. Г. 433, 463
Гаузе Г. Ф. 7, 33, 64, 66, 67, 74, 75, 157, 158, 161, 163, 179, 211—213, 234, 238—243, 249, 253, 262, 263, 293, 331, 333, 482, 519, 520
Гаффрон Г. 497
Гвоздев В. А. 227, 455
Гегенбаур К. 14
Гедройц К. К. 480, 501
Гейнке Ф. 176
Гейнрих А. К. 76, 219
Геккель Э. 14—16, 19, 25, 46—48, 52, 64, 348, 358, 380, 382, 383, 406, 407, 418, 419
Гексли Дж. 33, 36—38, 63, 64, 68, 75, 184, 185, 208, 260, 262, 279, 283, 335, 357, 359
Гексли Т. 14, 16, 348, 393
Гелеи Й. 372
Генералова В. Н. 500
Генкель А. Г. 428
Генкель П. А. 430
Георгиев Г. П. 227
Георгиевский А. Б. 6, 47, 57, 59, 136, 483
Гептнер В. Г. 253, 346, 470
Гептнер М. А. 83, 325
Герасимов И. И. 108
Герасимов И. П. 480, 502, 510
Герасимова Е. Н. 88, 95, 98—102, 109, 398
Гербильский Н. Л. 193, 342, 346
Герре В. 417
Герцен А. И. 45
Гершензон С. М. 7, 33, 64, 66, 74, 78, 84, 85, 87, 91, 127, 141, 142, 145—147, 155, 181, 182, 224, 225, 227—231, 255, 279, 281, 325, 327, 346
Гессе Р. 176
Гехт М. 37
Гёрнитц К. 180
Гиляров А. М. 7, 211, 466, 472, 475, 476, 478, 480
Гиляров М. С. 33, 38, 78, 248, 250, 265, 342, 386, 387, 392, 480, 503, 512, 520
Гинатулин А. А. 456
Гинецинская Т. А. 355
Гинзбург А. И. 499
Гинтер Е. К. 234
Глазовская М. А. 502, 503, 510
Глембоцкий Я. Л. 82, 155
Гликман Л. С. 395
Глинка К. Д. 501
Глогер К. 175, 176, 180
Глотов В. В. 109
Глотов Н. В. 154, 155, 226, 322, 325, 346
Говоров Л. И. 130
Годри А. 18—20
Голдовский А. М. 304, 363
Голенкин М. И. 69, 394
Голланд Г. 484
Голлербах М. М. 7, 431, 432
Голубовский М. Д. 150
Гольдат С. Ю. 82
Гольдберг А. 283
Гольдсмит М. 22
Гольдшмидт Р. 24, 35, 84, 177, 233, 246, 337
Гольцман М. Е. 170
Гоппе-Зейлер Э.-Ф. 449
Гордон К. 135
Горкович Н. В. 47
Горощенко Ю. Л. 95
Горский И. И. 499
Горшкова Т. И. 485
Горянинов П. Ф. 43
Гофф К. 13
Градескул Н. А. 72, 437
Грамм М. Н. 405
Грант В. 33, 117, 127, 200, 259, 321, 322
Графодатский А. С. 106
Грацианский В. И. 83
Грегор Дж. 32, 190, 313

Грей А. 14
Гремяцкий М. А. 440
Григорьев А. А. 480
Григорьев Г. П. 445
Грин М. 281
Гринелл Е. 192
Гринчук Т. М. 105
Громов И. М. 398
Гроссгейм А. А. 124, 383, 465
Гроссет Г. Э. 128
Гроссман А. И. 105
Грушвицкий И. В. 383
Гудрич Э. 25
Гукер Дж. 14, 358
Гулевич В. С. 517, 518
Гулик Дж. 17, 26, 176, 184, 260
Гулланд Дж. 450
Гумбольдт А. 12
Гурьев Д. В. 447
Гусев С. Н. 224
Гусева А. Н. 499
Густафсон А. 190, 226
Гутина В. Н. 7

Давиденков С. Н. 150, 283, 286, 441
Давиташвили Л. Ш. 5, 46, 74, 78, 172, 357, 358, 393, 404, 407, 416, 475, 480, 504, 513
Дайс Л. 33, 194, 195
Дакке Э. 24, 348, 393, 407
Да Кунья А. 104, 105
Дальк А. 24
Данилевский А. С. 187, 341, 346
Данилевский А. Я. 54
Данилевский Н. Я. 204, 408
Данилов А. Н. 430, 431
Данилов Н. Н. 6, 338
Данилова Е. И. 445
Дарвин Ч. 3, 8—10, 12—16, 19—21, 44—46, 49, 50, 55, 57, 60, 61, 64, 129, 130, 132, 133, 138, 172, 175, 183, 188, 203—205, 215, 221, 222, 258, 278, 307, 348, 349, 353, 358—360, 364, 380, 383, 384, 392, 400, 406—411, 419, 421, 422, 424, 426, 428, 435, 440, 449, 514
Дарвин Э. 8
Даревский И. С. 7, 76, 114, 117, 125, 303, 346, 416
Дарлингтон К. 33, 114, 279, 282
Дарлингтон Л. 258
Девенпорт Ч. 23
Декандоль А. 12, 189
Делаж И. 22
Делоне Л. Н. 65, 86, 93, 94
Дельбрюк М. 30, 225
Дементьев Г. П. 125, 175, 180, 333, 335, 398
Демерец М. 27, 279
Демидова З. А. 83
Демпстер Е. 258
Денисова М. Н. 185
Деперс Ш. 393, 407, 483
Державин А. И. 112
Джемс Г. 283
Дженкин Ф. 17
Джилмур Г. 336
Джордан Д. 176
Диателович А. Л. 47
Дирш В. М. 485
Дмитриева Л. Л. 169
Доброжанский Ф. Г. 4, 27, 32, 33, 35—37, 61, 64, 65, 71, 101, 104, 147, 148, 181, 191, 208, 228—233, 257, 264, 279, 300—302, 326, 328
Добринский Л. Н. 6, 340
Добровольский В. В. 510
Добродеев О. П. 497
Догель В. А. 6, 33, 62, 64, 65, 68, 130, 280, 290, 335, 343, 355, 357, 360, 363, 372—379, 513
Докучаев В. В. 501, 504
Долло Л. 15, 25, 172, 400, 402—404
Дольник В. Р. 187
Д'Орбиньи А. 12
Дорошенко А. В. 178
Дорн А. 15, 364—369
Дорфмейстер Г. 19
Драгавцев В. А. 154
Драке Дж. 281
Дранишын Д. А. 501
Дриш Г. 18
Дроздов Н. Н. 470
Дроздова Т. В. 500
Дубинин В. Б. 343
Дубинин Н. П. 4, 6, 32, 33, 64—66, 71—74, 82, 83, 87, 91, 101, 103, 104, 140, 143, 144, 146—150, 155, 156, 191, 207, 224, 228, 231—233, 279, 280—282, 296, 303, 322, 325, 326, 346, 398, 434, 447, 464
Дубовский Н. В. 66, 67, 82, 247, 280, 325, 331
Дусеева Н. Д. 89
Дучинский Ф. Ф. 72, 279
Дысса Ф. М. 395
Дэвидсон Э. 456
Дювиньо П. 512

Егунов М. А. 498
Ежиков И. И. 68, 74, 385, 386
Еленкин А. А. 73, 307, 411, 422, 428, 429, 431, 432
Емельянов С. В. 383
Енкен В. Б. 272, 312
Ермоленко М. Т. 8, 16
Ефимов Ю. И. 436, 441, 443, 446, 447

Жарков М. А. 499
Жданов Ю. А. 377
Жебрак А. Р. 112, 113, 126
Жегалов С. И. 315
Жемчужников Ю. А. 480, 498, 499
Жеребина З. Н. 191, 312
Жерихин В. В. 474—476
Живаго П. И. 95
Животовский Л. А. 155
Жинкин Л. Н. 385
Жирмунский А. В. 185—187, 346
Житков Б. М. 172
Жордан А. 189
Жуковский П. М. 107, 123, 126, 127, 216, 294
Жученко А. А. 154

Завадовский Б. М. 71
Завадовский М. М. 71—73, 127, 131

Завадский К. М. 4, 6, 8, 10, 16, 22, 37, 50, 53—55, 68, 71, 74, 76—78, 107, 123, 136, 172—174, 189, 191, 205, 209, 215—219, 222, 258, 262, 279, 288, 289, 294, 296, 297, 299—304, 306—308, 319—322, 346, 357, 358—360, 364, 393, 394, 396, 398, 399, 407, 413, 430, 443, 466, 467, 469, 471, 475, 483, 487, 508, 511, 512
Заварзин А. А. 62, 69, 514, 520
Заварзин Г. А. 415
Зайцев Г. С. 133
Закарян С. Ф. 66, 214
Заленский В. В. 48
Залесский М. Д. 498
Залкинд А. Б. 437
Заморский А. Д. 377
Заренков Н. А. 416
Зарудный Н. 125
Заславский В. А. 187, 339
Заугольнова Л. Б. 321
Захаров А. А. 169
Захаров И. А. 229, 339
Захарова Л. Н. 495
Захарченко Н. Л. 224
Захваткин А. А. 384, 386, 387
Захваткин Ю. А. 385, 387, 390
Зейдлиц Г. 14, 52, 53
Зеликман А. Л. 67, 76, 161, 217, 219, 243
Земон Р. 18
Земпер К. 19
Зенкевич Л. А. 355, 398, 411, 506
Зернов С. А. 176
Зонн С. В. 503
Зубов А. А. 445
Зуйтин А. И. 84. 325. 326
Зюсс Э. 15, 20, 55

И И. Б. 6
Иваницкая Е. Ю. 105
Иванов А. В. 7, 33, 77, 370, 371, 376, 385
Иванов В. И. 234
Иванов М. А. 127
Иванов Н. Н. 178
Иванов П. П. 385, 386, 390
Иванов С. Л. 54, 178, 304, 485, 518
Иванова Е. А. 395
Иванова И. К. 447
Иванова О. А. 143. 152
Иванова-Казас О. М. 382, 385, 391, 392
Ивановская Т. Л. 216
Ивановский А. Б. 395, 421
Иванцов Н. А. 70, 71, 131, 409
Ивес П. 281
Ивлев В. С. 67, 214, 361, 362
Игнатьев М. В. 280
Иди М. 444, 445
Иекель О. 393
Икскюль Я. 18
Ильин М. М. 413, 414
Ильин Н. А. 131
Ильинский А. П. 66
Ильичев В. Д. 166, 171
Имшенецкий А. А. 459
Иоганнсен В. 22, 130, 138, 222
Иоллос В. 292
Ионг Ли К. 305
Иорданский А. Б. 106
Исаков Ю. А. 342
Исаченко Б. Л. 182
Ищенко В. Г. 250, 340, 342

Кабанова В. М. 151
Кайданов Л. З. 7, 77, 154, 170, 226, 227
Кайданов Я. К. 43
Калабухов Н. И. 66, 76, 179, 193, 195, 201, 214, 219, 229, 332, 361, 362, 508
Калабушкин Б. А. 337
Калмус Г. 35
Калп Дж. 498
Каменева С. В. 281
Каммерер П. 23
Камшилов М. М. 5, 6, 33, 35, 67, 78, 149, 161, 199, 206, 217, 234—237, 242, 249, 262, 265, 280, 443, 447, 469, 472, 475, 480, 487, 489, 509—512, 520
Карандина С. Н. 217
Карп М. Л. 148
Карпентер С. 14
Карпеченко Г. Д. 28, 33, 65, 108, 110, 111, 122, 123, 126, 173, 294, 398
Карпов В. Г. 76, 217, 218
Карцев А. А. 499
Кастлер Г. 360
Касьяненко В. Г. 373
Катрфаж А. 14, 46
Кахидзе Н. Т. 93, 94
Кашкаров Д. Н. 33, 62, 68, 172, 191—193, 195, 201, 333, 471
Кашкин П. Н. 81
Квейл Г. 30
Квейл М. 27
Квитко К. В. 165
Кек Д. 190
Келлер Б. А. 190, 307, 383, 428
Кёллер В. 168
Кёлликер А. 15, 20, 407, 408
Кёльрейтер И. 118, 301
Кепо Л. 23, 39, 40, 204
Керкис Ю. Я. 84, 87, 90, 326
Кесслер К. Ф. 51
Кеттлуэлл Г. 35, 228
Кизель А. 449
Киль С. Г. 335
Кимура М. 40
Кинг Дж. 40
Кириков С. В. 181, 327, 331
Кирпичников В. С. 33, 67, 72, 78, 126, 151, 152, 156—159, 163, 237, 262, 281, 336, 338
Кирьянов Г. И. 456
Киселева С. Д. 321
Кистяковский А. Б. 172
Кихара Х. 106
Кларк К. 228
Клаузен Дж. 28, 32, 33, 190, 195, 196, 199, 200, 201, 300, 333
Клебс Г. 19
Клевезаль Г. А. 389
Клейненберг Н. 15, 364—368
Клейншмидт О. 176, 335
Клементс Ф. 190, 205, 471, 473
Клушин В. И. 437
Кнорре А. Г. 385, 392, 404
Кобленц-Мишке О. И. 505
Ковалев Н. В. 125

Ковалева В. Г. 291
Ковалевский А. О. 5, 14—16, 46, 64, 385, 391, 407
Ковалевский В. О. 5, 14—16, 46, 47, 52, 57, 64, 348, 364, 393, 407
Ковальский В. В. 480, 485, 487, 488, 490—492
Ковда В. А. 480, 501—504, 506, 509, 510
Ковров Б. Г. 211
Кодина Л. А. 500
Кожанчиков И. В. 191, 247, 248, 330
Кожевников Б. Ф. 101, 398
Кожевников Г. А. 334
Кожов М. М. 398
Козо-Полянский Б. М. 49, 68, 70—72, 131, 303, 382, 383, 409, 411, 414, 422, 426—428, 433
Козьмина Н. 219
Козюпа Д. Е. 84
Кокоткина Н. Ф. 54
Коле М. 30
Колесник Н. Н. 152, 183
Колесниченко М. В. 217
Колкунов В. В. 315
Коломиец О. К. 126
Колчинский Э. И. 6, 8, 279, 288, 289, 393, 394, 480, 487
Кольри М. 29
Кольцов Н. К. 6, 42, 60, 62, 63, 80, 81, 83, 92, 95, 141, 324, 351, 400
Комаров В. Л. 25, 53, 56, 62, 73, 118, 119, 123, 124, 126, 176, 294, 297—299, 307, 413, 486, 506
Конашев М. Б. 257
Коновалов С. В. 337
Коновалов С. М. 193
Кононов М. М. 503
Константинов А. В. 295
Константинов К. Г. 72
Константинов П. Н. 315
Кон Э. 15, 18, 19, 172, 240, 483
Копылов А. М. 463
Коренберг Э. И. 342
Коржевская Е. С. 499
Коржинский С. И. 20, 21, 49—51, 53, 55, 57, 79, 86, 119, 176, 297, 307, 394, 464, 465, 501
Коржуев П. А. 518
Коробицын Н. М. 339
Коробицина К. В. 105
Коровин Е. П. 191, 192
Королева В. А. 191, 311
Короткова Г. П. 78, 391
Коротнев А. А. 47
Корчагин А. А. 321, 322
Корытин С. А. 171
Коссович П. С. 501, 502
Констанген Ж. 19
Костов Д. 70, 108, 109, 112
Котенкова Е. В. 171
Котикова Е. А. 377
Котт Г. 29
Кочеткова В. И. 445, 446
Кравков С. П. 501
Красилов В. А. 135, 346, 347, 395, 405, 475
Красильников Н. А. 503
Краснов А. Н. 464
Красновский А. А. 497
Краснощеков Г. П. 171
Красовская И. В. 213
Красовский В. И. 395
Красочкин В. Т. 191, 312
Крашенинников И. М. 501
Кремянский В. И. 279, 284—286, 363, 441, 467
Крепс Е. М. 363, 404, 518
Креславский А. Г. 330, 339, 340
Кривиский А. С. 81, 91
Кривошеина Н. П. 392
Крик Ф. 283, 450
Криштофович А. Н. 395, 504, 513
Кромби А. 205
Кропоткин П. А. 51, 204
Крушинский Л. В. 7, 77, 159, 165, 167, 168, 447
Крыжановский О. Л. 346, 470
Крыжановский С. Г. 216, 383
Крылов П. Н. 464
Крэмптон Г. 25, 222
Кряжев В. Я. 447
Кузин Б. С. 71, 410
Кузина О. 219
Кузнецов С. И. 498
Кузьмина Н. В. 123, 125
Кузьмина Н. Е. 94
Кулагин Ю. В. 398
Кулешов Н. Н. 66, 206, 315
Куликова В. Н. 114
Кунашева К. Г. 485
Купцов А. И. 6, 67, 134, 191, 213, 217, 267, 312
Куркин К. А. 471
Кушниренко В. П. 210
Кэйн А. 228, 336
Кювье Ж. 12, 14, 20, 64

Лаббэ А. 24
Лавренко Е. М. 124, 467, 480, 507, 513
Лавров П. А. 84
Ладыгина-Котс Н. Н. 168, 440, 448
Лазарев Н. Б. 48
Лайель Ч. 12—14, 203, 392
Ламарк Ж. Б. 3, 8, 9, 11, 12, 17, 18, 64, 73, 277, 278, 358, 392, 395, 440
Ламсден Дж. 496
Ланге Р. 493
Ландау Р. 104
Ланкастер Р. 25, 60
Лапо А. В. 7, 484, 498, 499, 509, 511
Ларина Н. И. 125, 185
Ларионов В. Ф. 180, 335
Ларичев В. Е. 445
Ларсен К. 190
Лебедев В. И. 508
Лебедев В. Н. 112
Лебедев Д. В. 7
Лебедев Н. В. 341, 342
Лебедкина Н. С. 357
Лебедянцев А. Н. 485
Леваковский Н. Ф. 19, 48, 51
Леванова Г. Н. 459, 461
Левин Ф. 449
Левит С. Г. 73
Левитский Г. А. 33, 62, 65, 92—94, 101, 107, 112, 117, 162, 296
Левонтин Р. 37, 151
Ледерберг Дж. 30

Ледерберг Э. 30
Леконт дю Ноюи П. 39
Ленин В. И. 25, 72
Ленинджер А. 433
Леппик Е. Е. 134, 135
Л'Еритье Ф. 27, 33, 36, 147, 205, 223, 224
Леонтьев А. Н. 447
Лернер И. 27, 33, 135, 219, 226, 258
Леруа П. 484
Летичевский И. А. 193
Летунова С. В. 491
Лётер Р. 16
Лещенко П. И. 213
Ли К. 450
Ливанов Н. А. 355, 379, 508
Лившиц Г. М. 337
Лики Л. 443, 444
Линней К. 11, 44, 118, 296, 406, 409, 460, 461
Линсдэл Дж. 192
Линсли Э. 336
Лиознер Л. Д. 388
Лисицын П. И. 315
Литвинов Д. И. 464
Личков Б. Л. 395, 480, 498
Ллойд-Морган К. 24
Лобашев М. Е. 65, 84, 89, 90, 166, 167, 326
Ловенштам Х. 494
Логачев Е. Д. 372
Ломоносов М. В. 45
Лопатин Н. В. 500
Лопатина Н. Г. 168
Лотка А. 30, 211, 486
Лотси Я. (Дж.) 22, 23, 60, 118, 138, 313, 407, 409, 415
Лукашев К. И. 480, 503, 510
Лукин Е. И. 7, 33, 67, 75, 77, 157—159, 163, 176, 181, 182, 184, 188, 217, 229, 237, 262, 281, 325, 327, 336, 346, 357, 383, 398, 399, 415—417, 513
Лукьяненко П. П. 126
Лурия С. 30, 225
Лус Я. Я. (Луспс) 127, 191, 228, 326, 328, 329, 339
Лутков А. Н. 108, 109, 112, 133
Лучник А. Н. 281
Лучникова Е. М. 249, 250
Лысенко Т. Д. 72, 73, 76, 149, 216, 396
Львов А. 39
Львов В. Н. 47
Льюис Г. 37
Лэк Д. 33, 212
Любимова М. Н. 518
Любименко В. Н. 62, 66, 73, 178, 204, 215, 429, 430
Любищев А. А. 70, 71, 393, 394, 401, 402, 411, 416, 417
Лямот М. 228
Ляпунов А. А. 78, 265, 360, 512
Ляпунова Е. А. 105, 106, 151

Магомедмирзаев М. М. 154
Магржиковская К. В. 84, 89
Мазер К. 33, 34, 36, 226
Мазин А. Л. 453, 454, 477
Мазинг В. В. 52, 78, 477
Мазинг Р. А. 145, 147, 281, 325, 330
Мазлумов А. Л. 126, 315
Мазурмович Б. Н. 6
Майварт С. 15, 20, 204
Майер Р. 486, 506
Майр Э. 33, 34, 38, 57, 63, 65, 116, 117, 127, 194, 212, 219, 237, 249, 257, 259, 279, 283, 296, 301, 336, 417—419
Мак-Артур Р. 261
Маккарти Б. 457—459
Маккарти М. 450
Маккензи Ф. 484
Мак-Леод С. 450
Макридин В. П. 401
Максимов В. А. 344
Максимович К. И. 119
Максимович М. А. 43
Малеев В. П. 307
Малецкий С. И. 154
Малиновский А. А. 6, 33, 65, 155, 199, 279, 281, 303
Мальчевский А. С. 171, 342
Малюга Д. П. 485, 490, 492
Мамаев Б. М. 387, 392
Мамаев С. А. 321
Мамзин А. С. 467
Мамкаев Ю. В. 376, 377
Манойленко (Рязанская) К. В. 6, 7, 47
Манская С. М. 500
Мансурова В. В. 109
Мантейфель Б. П. 166
Мануйлова Н. 219
Маргалеф Р. 472
Маргулис (Саган) Л. 433, 434
Маринова Е. И. 458
Маркелов Г. И. 267
Маркель А. Л. 276
Марковский Б. П. 499
Маркс К. 12, 13, 435, 438
Мартини М. 207
Мартинсон Г. Г. 398
Мартынов А. В. 386, 513
Мартынова Л. Я. 105
Маршалл Л. 497
Маршан Н. 11
Матвеев Б. С. 371, 381, 383, 396, 403, 404
Матвеева Н. В. 478
Маттей Р. 279
Махотин А. А. 68
Машковцев А. А. 68, 157, 160, 388, 489
Машталер Г. А. 279
Медведев Л. Н. 339
Медведев Н. Н. 6, 89
Медведева И. М. 357
Медников Б. М. 78, 138, 193, 305, 344, 451, 454, 460, 461
Мейен С. В. 40, 136, 483
Мейер З. И. 248
Мейер К. И. 383
Мейер М. Н. 106, 344
Мейер Н. Ф. 192, 248
Мейсель М. Н. 81
Мейсон Р. 484
Мейстер Г. К. 65, 112, 125, 126
Мейстер Н. Г. 125
Меккель И. 12
Мендель Г. 10, 21, 130, 138, 222, 456
Менерт Э. 15
Мензбир М. А. 25, 49, 52, 55, 57, 60, 62, 125, 172, 190, 191, 470, 513
Мешуткин В. В. 461

Мережковский К. С. 376, 408, 414, 422. 424—426, 434
Меррей Г. 14
Местергази М. М. 73
Мечников И. И. 5, 14, 15, 25. 48, 50. 52, 53, 64, 348. 358, 359, 385, 391
Мёллер Г. Дж. 27, 33, 65, 70. 72, 80—82. 84, 97, 114
Миддендорф А. Ф. 408
Миклин А. М. 265
Микулинский С. Р. 5. 43, 44
Милейковский С. А. 187, 188
Милкман Р. 135
Мильн-Эдвардс А. 14, 358, 360, 363
Мина М. В. 337, 346, 389
Миничев Ю. С. 377
Мирзоян Э. Н. 6. 46, 54, 234, 264, 380, 383. 384, 393
Мирошниченко Г. П. 456
Митрофанов В. Г. 235
Митчелл Г. К. 134
Михеев А. В. 339
Мичурин И. В. 126
Мишер Ф. 449
Мишустин Е. Н. 67, 182, 183, 225, 226, 503
Мозелов А. П. 16
Молевич Е. Ф. 357
Мольман Г. 29
Монин А. С. 498, 505
Морган Л. 158, 237
Морган Т. Г. 29, 63, 79, 130, 138, 172, 222, 234, 235
Мордвилко А. К. 391
Мордухай-Болтовской Ф. Д. 398
Мороз П. Э. 57
Морозов Г. Ф. 50, 52, 465
Мортон Дж. 25
Мостлер Г. 29
Мошков Б. С. 187
Муретов Г. Д. 145, 160, 281, 325
Мухина Н. А. 321
Мюллер Ф. 14—16, 46, 64
Мюнтцинг А. 28, 190, 318

Навашин М. С. 65, 88, 90, 93—101, 107, 108, 109. 110, 115. 141
Навашин С. Г. 62, 64, 92, 93, 132, 429
Надсон Г. А. 65, 80, 81, 85, 86, 90. 91, 97, 498
Назаров В. И. 7, 45, 224
Назарова Э. А. 106
Наливкин Д. В. 498, 500
Нарчук Э. П. 249
Насонов Д. Н. 90, 186
Насс С. 433
Насыров Ю. С. 137, 432
Науменко В. А. 84, 161
Наумов А. Д. 375, 377
Наумов Д. В. 377
Наумов Н. П. 66, 67. 171, 174, 333, 342, 469, 510
Наумов С. П. 333
Невесская Л. А. 398
Невский С. А. 120, 124, 299, 307
Негели К. 15, 18, 19, 49, 204, 407
Негруль А. М. 130
Нейгауз М. Е. 82—84, 87, 89
Неймайр М. 16, 348
Нейман Г. Б. 216
Нейфах С. А. 433
Некрасов А. Д. 16, 47
Неручев С. Г. 500
Нестурх М. Ф. 439. 446, 447
Неуструев С. С. 501
Никитин С. Н. 46
Николаева А. Г. 93, 106
Никольский А. М. 25, 62, 71, 131
Никольский Г. В. 73, 333, 342, 398
Николюкин Н. И. 126
Никоро З. С. 154, 224, 226, 325
Нилов В. И. 518
Ничипорович А. А. 480, 497
Новиков К. А. 327
Новиков С. Н. 170
Новинский И. И. 216
Новогрудский Д. М. 503
Новоженов Ю. И. 251, 339
Нодэн Ш. 129
Норденшельд Э. 25
Нэнни Д. 292

Огнев С. И. 327, 333, 404
Одинцова М. С. 432. 433
Одум Ю. 51, 472
Оже М. 40
Окладников А. П. 439
Оленов Ю. М. 33, 65—67, 78, 83, 91, 135, 145, 155, 199, 224, 249, 250, 252, 263, 279—282, 325, 346, 360, 398, 404
Олифан В. И. 292
Опарин А. И. 62, 64, 69, 70, 517, 520
Орбели Л. А. 62, 514, 515
Орлов А. А. 206
Орлов В. Н. 106, 151, 344
Орлов С. А. 6
Орлов Ю. А. 513
Орлова А. Ф. 292
Осадчук Л. В. 272
Осборн Г. 24, 158, 348
Осипов Д. В. 292, 293
Остроумов А. А. 52
Остроумов С. А. 433
Ота Т. 40
Оуэн Р. 12, 14, 15

Паавер К. Л. 6, 7, 76, 251, 356, 399, 405
Павлов А. П. 25, 59, 69, 394, 401
Павлов И. П. 48, 62, 165, 166, 375, 440, 514
Павлова М. В. 25, 69, 394
Павловец М. Т. 89
Павловский Е. Н. 62, 216, 513
Пайментель Д. 220, 258
Паллас П. 11
Пальмгрен П. 29
Пальмова Е. Ф. 191, 314, 315
Пандер Х. 44
Панина К. А. 325
Панов Е. Н. 77, 125, 164, 167, 171—173, 344
Пантелеев П. А. 342
Папалашвили Г. М. 86, 89
Парамонов А. А. 33, 67, 73. 75. 217, 279, 283—286, 372, 373, 397, 404, 416
Парамонов С. Я. 303, 411

Парк Т. 32, 33
Пастернак И. 104
Патти Г. 468
Паули А. 18
Паультон Е. 15, 21, 26, 222, 246
Пахомова М. В. 305, 432, 433
Пачоский И. К. 25, 53, 190, 464, 465, 472, 501
Пейве Я. В. 492, 503
Пеннет Р. 22, 54
Перелешин С. Д. 66
Перельман А. И. 480, 496, 502, 506, 507, 509, 510
Перлова Р. Л. 108, 311
Перль Р. 30, 218, 219
Перфильев Б. В. 498, 503
Петров Н. Б. 454
Петров О. Е. 458
Петрова Н. А. 150
Петропавловский М. Ф. 206
Петрунина Н. С. 491, 492
Петрухина Т. Е. 105
Пиа И. 418
Пикте Ф. 14
Пиктэ А. 23
Пири Н. 70
Писарев В. Е. 66, 112, 206, 315
Писарев Д. И. 45
Писарева А. В. 206
Плате Л. 25, 26, 260, 364, 366, 368, 370
Плотников В. В. 469, 477, 478
Плотникова Т. Т. 430
Плу Г. Г. 90
Погосянц Е. Е. 94, 95
Поддубная-Арнольди В. А. 383
Подлипаев С. А. 375—377
Подольский С. А. 506
Позднияков Л. К. 124
Полежаев В. В. 214, 219
Полежаев В. Н. 66
Полинг Л. 273
Полуэктов Р. А. 155
Полынов Б. Б. 480, 486, 489, 501—503, 510
Поляков А. Н. 127
Поляков В. Ю. 456
Поляков И. М. 67, 71, 73, 74, 217, 246
Полянская Г. Г. 105
Полянский В. И. 67, 76, 78, 206, 217, 283, 289, 294, 302, 307, 411
Полянский Ю. И. 5, 6, 33, 67, 76—78, 114, 155, 237—239, 242, 280, 282, 289—292, 303, 335, 343, 345, 346, 357, 363, 378
Пономарев В. П. 84
Пономаренко А. Г. 416, 417
Поплавская Г. И. 191
Попов В. А. 398
Попов Л. С. 452
Попов М. Г. 70, 119, 120, 123, 124, 127, 415
Попова Г. М. 125
Попова Н. К. 273
Попов-Подольский М. 72
Поршнев Б. Ф. 442, 447
Пояркова А. И. 124
Прасолов Л. И. 501
Пратасеня Г. Д. 108
Презент И. И. 72, 73
Пржбрам Г. 23, 24
Прозина М. Н. 94
Прокофьева А. А. 94
Прокофьева-Бельговская А. А. 93
Промптов А. Н. 84, 141, 191, 192, 201, 234, 332, 335
Протасов В. Р. 171
Пряхин И. П. 216
Пузанов И. И. 398, 470
Пуль Дж. 484
Пустовойт В. С. 126
Пушева М. А. 495
Пятницкий С. С. 125

Раабе З. 372
Рабинович Е. 505
Работнов Т. А. 7, 76, 218, 321, 470, 473
Радаков Д. В. 166
Раджабли С. И. 105, 106, 344
Радищев А. Н. 45
Радль Э. 25
Раецкая Ю. И. 490
Разумов В. И. 178
Разумовский С. М. 473
Райков Б. Е. 5, 44, 363
Райков И. Б. 114, 280, 289—291, 378
Райкова И. А. 123, 125
Райли Г. 505
Райт С. 28, 29, 30, 33, 35, 37, 38, 52, 66, 74, 140, 141, 143, 148, 223, 257
Раменский С. М. 472
Рапопорт И. А. 65, 85, 87, 90
Расницын А. П. 364, 387, 416, 417
Расс Т. С. 181, 182, 187, 188
Ратке М. 12
Ратнер В. А. 78, 155, 283, 458
Раункиер К. 189, 197
Рачинский С. А. 44
Ревердатто В. В. 465, 471
Регель Р. Э. 49, 60, 61
Рего Г. Р. 206, 315
Рей Д. 296
Рейспер М. А. 437
Ремане А. 379, 383, 417
Ремарк Р. 12
Ремезов Н. П. 501—503
Ренард К. Г. 206, 315
Реш Б. 24, 33, 37, 177, 180, 184, 259, 262, 279, 335, 357, 358, 383
Решетников Ю. С. 193, 305
Решетов Ю. Г. 444, 447
Риш М. А. 492
Робертсон А. 32
Робинэ Ж. 11, 358
Рогинский Г. З. 440
Рогинский Я. Я. 7, 439, 442, 444—446
Роде А. А. 480, 501, 502
Роденгорф Б. Б. 513
Родин Л. Е. 505, 507
Роза Д. 24
Розанов А. Н. 501
Розанова М. А. 33, 68, 75, 107, 110, 122, 123, 179, 190—192, 195—197, 294, 296, 297, 300, 308—311, 314, 333, 398, 415
Розов Н. Н. 505
Рокицкий П. Ф. 6, 65, 86, 141, 142, 148, 154, 155, 226, 256, 325
Ромашов Д. Д. 65, 66, 80, 140—144, 155, 156, 224, 228, 232, 325
Роменс Дж. 17, 55
Ронов А. Б. 480, 496, 498, 499, 501, 505

Ростан Ж. 382
Ростова Н. С. 320, 332
Ростовцева Т. С. 232
Рохлина Э. Я. 80, 86
Рощевский Ю. К. 174
Ру В. 36, 516
Рубашевская М. К. 191. 312
Руби В. 484, 497
Рубин Б. А. 497, 498
Рубцов И. А. 336, 397
Рубцова З. М. 6, 92, 94, 222. 301
Рудаков О. Л. 303, 307
Руденко А. П. 469
Рудин Д. 433
Рулье К. Ф. 12, 43—45, 64
Рыбин В. А. 65, 109, 110, 112, 125, 398
Рыжков В. Л. 67
Рындзюнский А. 370
Рычков Ю. Г. 152, 304, 337, 447
Рюфье Ж. 36
Рябчиков А. М. 506
Рязанская К. В. 47

Сабинин Д. А. 216
Савин В. П. 320
Савицкий В. Ф. 315
Садынский Д. С. 437
Саенко Г. Н. 495, 496
Сакаи К. 33
Сакамура Т. 106
Сакс Ф. 32
Салоп Л. И. 395
Самарина И. А. 490
Самойлов Я. В. 62, 480, 493, 498
Самофал С. А. 216
Сапегин А. А. 65, 66, 86, 113, 206, 315
Сапожников Д. И. 497, 519
Сандерс К. 21
Сатунин К. А. 327
Сауков А. А. 496, 498, 499, 509, 510
Сахаров В. В. 65, 84, 87, 89, 90, 109, 121
Светайло Э. Н. 432, 433
Светлов П. Г. 371, 372, 416
Свешников В. А. 187
Свешникова И. Н. 93, 95, 96, 100, 101
Свирежев Ю. М. 155, 228
Северцов А. Н. 6, 25, 47, 48, 58—60, 62, 64, 68, 70, 71, 77, 164, 165, 167, 199, 253, 284, 285, 348—352, 354—357, 359—361, 363, 364, 365—373, 380—384, 386, 389, 396, 397, 400, 403, 407, 408, 411—413, 437, 438, 439, 443, 508, 516, 518, 520
Северцов А. С. 6, 77, 399
Северцов Н. А. 12, 45
Северцов С. А. 33, 51 66, 70, 74, 75, 171, 214, 215, 279, 283, 284, 333, 360, 364, 516, 520
Седжвик А. 14
Седова Т. В. 431, 432
Селье Г. 275
Селиванов В. С. 485
Семенов Ю. И. 443, 446, 447
Семенов-Тян-Шанский А. П. 25, 54, 176, 297, 324, 470
Семериков Л. Ф. 322
Сент-Илер Ж. 12. 64
Сенявинова-Корчагина М. В. 94, 395
Серавин Л. Н. 168
Сергеев А. М. 387, 388, 404
Сергиевский С. О. 229, 332, 339
Серебровский А. С. 33, 62, 65, 71—73, 81, 82, 83, 86, 91, 92, 109, 114, 125, 126, 142, 143, 155. 172. 284. 324—326, 336
Серебровский П. В. 71, 179, 180, 279, 335, 336, 513
Серебряков И. Г. 383
Серебрякова Т. И. 383
Серенков Г. П. 305
Серра Э. 12
Сетров М. И. 467, 471
Сеттон В. 93
Сечепов И. М. 14, 48, 63, 514
Сидоренко А. В. 480, 484, 500, 501, 505
Сидоренко С. А. 480, 484, 500, 501, 505
Сидоров Б. Н. 82
Сизова М. А. 96
Симбирцев Н. М. 501
Симоненко В. Д. 105
Симорин А. М. 490
Симпсон Дж. Г. 4, 33, 37, 38, 63, 168. 259. 260, 262, 336, 357, 396, 418—419, 519
Синская Е. Н. 33, 68, 75, 120—122, 130, 134, 178, 179, 190—192, 195—201, 246, 300, 308, 309, 311, 312, 314, 316—319, 333, 398, 415, 418
Синягин И. И. 501
Сипков Т. 113
Сисакян Н. М. 432
Ситько П. О. 225
Сканави-Григорьева М. Р. 485
Скарбан М. К. 224
Скарлато О. А. 7, 405, 416, 421
Скарлыгина-Уфимцева М. Д. 491, 492
Скворцов А. К. 7, 136, 413
Скотт Д. 25
Скрипчинский В. В. 6, 384
Скрябин К. И. 62
Скулачев В. П. 497, 518
Слоним А. Д. 170, 185, 193, 360. 361
Смарагдова Н. П. 66, 67, 157, 161, 211, 238—241, 243, 331, 335
Смирнов А. И. 193
Смирнов В. Г. 154
Смирнов Е. С. 71, 214, 219, 410, 411
Смирнов И. Н. 6, 265
Смирнов Н. Г. 398
Смирнов С. М. 48
Смирнов Ф. А. 84
Смирнова А. А. 404
Смирнова Е. А. 209, 210, 213
Смит Дж. 35, 36
Смит Х. 417, 419
Смыслова Г. И. 281
Смэтс Я. 24
Снигирева А. В. 213
Соболев Д. Н. 24, 55, 58—60, 69—71, 278. 380, 393, 394, 401, 402, 408, 410—413, 480
Соболь С. Л. 5, 44, 204, 294
Соколов Б. С. 480, 484, 500, 501
Соколов В. Е. 171
Соколов И. И. 95
Соколов Н. А. 498
Соколов Н. Н. 44, 66, 94, 101, 103, 104, 147, 325
Соколов С. Я. 67, 216, 217
Соколовская А. П. 108, 115, 116, 191, 311

Солодовников В. Б. 83
Соломатин В. М. 339
Соннеборн Т. 33, 283
Сорокина О. Н. 112, 125, 398
Соснина М. Ф. 192
Соснихина С. П. 154
Сочава В. Б. 209, 210, 471, 480
Сочава А. В. 395
Спасский Б. 27, 104
Спейер Дж. 281
Спенсер Г. 16, 19, 278, 279, 348, 359
Спирин А. С. 305, 360, 450, 518
Списс Е. 104
Станчинский В. В. 172, 191, 192, 332
Старк В. 192
Терентьева К. Ф. 485
Терехин Э. С. 7, 357, 384
Тесье Ж. 27, 33, 35, 36, 147, 205, 223, 224, 228
Тибер Е. 109
Тимирязев К. А. 5, 14, 16, 17, 22, 25, 44, 48, 50, 52, 60, 407, 485, 486, 506, 515
Тимофеев-Ресовский Н. В. 4, 32, 33, 65, 78, 80, 82—84, 89, 141, 142, 146, 147, 155, 156, 164, 182, 191, 214, 223, 228—230, 234, 246, 251, 280, 301, 325, 327, 330, 344—346, 360, 398, 399, 404, 405, 415, 417, 483, 512
Тимофеева-Ресовская Е. А. 65, 141, 142, 156, 325, 327
470
Стебаев И. В. 472, 473
Стеббинс Дж. 33, 37, 64, 119, 120, 415
Стебут А. И. 60, 61
Стегний В. Н. 106, 151
Степанов Д. Л. 382, 393
Степанов П. И. 500
Степаньянц С. Д. 377
Стертевант А. 27, 101, 147, 279
Страхов Н. М. 395, 480, 496, 498, 499, 505
Страхов Н. Н. 44, 51
Стрелков А. А. 67, 237—239, 292, 335
Стрелкова О. С. 108, 115, 116, 191, 311
Стрельченко В. И. 436, 447
Струве В. П. 213
104, 145, 147, 148, 150, 224, 231, 232, 280, 325, 326
Титов И. А. 480, 502
Тих Н. А. 168, 442, 447
Тихвинский В. И. 192
Тихомирова А. Л. 392
Тихонов А. В. 170
Тихонов В. А. 152
Тишлер Г. 115
Товбина Т. С. 6
Токин Б. П. 385, 388—390
Толмачев А. И. 357, 416, 465, 470
Томпсон У. 506
Тоуэр В. 23
Травин И. С. 315

Ушаков Б. П. 152, 153, 185—187, 305, 341
Уэлдон В. 21, 222, 246
Уэт Д. 34

Фабри К. Э. 447
Фадеева Т. С. 134, 154
Файнберг Л. А. 447
Фальконер Д. 226
Фаминцын А. С. 348, 349, 408, 414, 422—424, 426, 428, 430, 434
Федерлей Г. 114
Федоров А. А. 383
Федоров В. С. 154
Федотов Д. М. 68, 355, 364, 366—368, 370—372
Ферсман А. Е. 486, 506, 510
Филатов Д. П. 388, 516
Филиппов Г. С. 65, 80, 90, 97
Филипченко Ю. А. 6, 16, 49, 62, 65, 70, 71, 79, 92, 130, 131, 138, 139, 186, 190, 199, 324, 328, 358, 394, 407, 410
Филюков А. И. 52
Финкельштейн Е. А. 71, 73
Фирсов Л. А. 447
Фишер Р. 27—29, 32, 35, 52, 66, 74, 141, 143, 147, 148, 222, 228, 257
Фишер Э. 23
Флинт В. Е. 342
Флуранс П. 14
Флюксбергер К. А. 299
Фокс С. 70
Фолитарек С. С. 66, 246, 247
Форбс Э. 13
Форд Е. 26, 33, 35, 36, 146, 228, 233, 264, 326
Формозов А. Н. 214, 216, 333
Франц В. 37, 357, 359, 361, 508
Фредерикс Г. 411
Фриз Г. де 21, 22, 49, 50, 60, 63, 73, 79, 86, 138, 204, 313, 394
Фризен Г. Г. 83
Фролов И. Т. 71
Фролова С. Л. 94, 95, 97, 109
Фудзио Этами 489

Хагеруп О. 27, 115, 190
Хайлов К. М. 467, 480
Хайнд Р. 164
Хандлирш А. 418
Харлан Г. 207
Харлан Д. 34
Харланд С. 27
Хаскинс С. 28
Хармац И. С. 280, 325
Хатчинсон Дж. 479, 488, 512
Хахина Л. Н. 5, 6, 174, 422, 428, 431, 451, 469
Хаютин С. Н. 169
Хвостова В. В. 82, 83
Хеберер Г. 33
Хейсин Е. М. 343
Хенниг В. 416, 417
Хенсон Г. 205
Хесин Р. Б. 330
Хеслоп-Харрисон Д. 190
Хижняк В. А. 113
Хизи У. 190, 199, 200
Хильми Г. Ф. 506
Хитрово В. Н. 56, 246
Хлопин Н. Г. 62, 69, 404, 514, 520
Хозацкий Л. И. 346, 377, 405
Хойер Б. 305, 457
Холдейн Дж. Б. С. 28, 29, 30, 31, 32, 35, 37, 52, 63, 64, 70, 74, 131, 141, 206, 208, 223, 257
Холл Х. 190
Холодковский Н. А. 62, 71, 190, 324, 330, 408, 419
Холодный Н. Г. 503, 515, 516
Холодовский Б. А. 485
Хотылева Л. В. 154
Хохлов С. С. 6, 283, 284, 294, 413, 414, 434
Хохряков А. П. 357, 383, 511
Хохуткин И. М. 339
Хрисанфова Е. Н. 445
Хрустов Г. Ф. 448
Хугуто Н. 226

Цалкин В. И. 182, 398
Цапыгина Р. И. 105
Царапкин С. Р. 141, 327
Цвелев Н. Н. 415, 417
Цветков В. Н. 331
Цветков Л. 512
Циммерман В. 33, 358
Циммерман К. И. 327
Цингер Н. В. 21, 25, 56, 60, 62, 190, 222, 246, 332, 398
Цицин Н. В. 65, 133, 114, 126, 127
Цукеркандель Э. 273

Чагин Б. А. 437
Чаргафф Э. 304, 450, 518
Чебаевская В. С. 490
Чемберс М. 8
Ченцов Ю. С. 456
Ченыкаева Е. Ю. 404
Чепмен Р. 32
Черниговский В. Н. 167
Чернов С. А. 336
Чернов Ю. И. 185, 467, 471, 473, 474, 478, 480
Чернова Н. М. 472, 474
Черняевский Ф. Б. 171
Чеснова Л. В. 6
Чеснола А. 25, 222, 246
Четвериков С. С. 4, 6, 22, 27, 28, 32, 33, 62, 64, 65, 74, 81, 92, 95, 118, 132, 133, 138—144, 155, 222, 255—257, 280, 281, 301, 325, 332, 352
Чехов В. П. 94
Чубарева Л. А. 105, 106, 150

Шаксель Ю. 70, 437
Шамин А. Н. 450
Шапиро Н. И. 65, 73, 84, 87, 89, 91, 145, 280, 281
Шапоренко К. К. 511
Шапошников Г. Х. 7, 76, 248, 302, 303, 345, 346, 405
Шаров А. Г. 387, 415—417
Шатский Н. С. 393
Шахов А. А. 214
Шваниц Ф. 33
Шварц С. С. 6, 76, 78, 169, 182, 185, 193, 201, 244, 245, 250, 251, 267, 279, 287, 288, 333, 334, 340—343, 346, 399, 405,

466, 467—469, 479, 480, 489, 492, 508, 512, 520
Швец А. М. 505, 506
Швецов М. С. 498
Шелл А. 33, 279, 282
Шелль Ю. К. 48
Шемякин М. М. 63
Шенников А. П. 74, 205, 207, 215, 294, 465, 520
Шеппард Ф. 33—36, 228, 235
Шехтман Я. Л. 83
Шилов И. А. 171, 342
Шилова Е. И. 502, 510
Шимкевич В. М. 25, 46, 48, 62, 65, 71
Шиндевольф О. 39, 40, 393
Шифрин Д. М. 35, 235, 236
Шишкин Б. К. 123, 124
Шишкин М. А. 78, 398, 405
Шкварников П. К. 88, 100
Шкловский И. С. 395
Школьник М. Я. 492
Шляков Р. Н. 303
Шмальгаузен И. И. 4, 6, 14, 33, 36, 37, 55, 62, 64, 67—69, 72, 73, 75, 77, 78, 155, 156—160, 163, 164, 191, 199, 207, 216, 217, 234, 235, 237, 247, 252—266, 274, 279, 286, 287, 336, 352—354, 356, 358—363, 373, 377, 383, 384, 388, 392, 396, 397, 404, 409, 411—413, 416, 418, 441, 443, 468, 474, 475, 489, 508, 520
Шмальгаузен И. Ф. 408
Шманкевич В. И. 19, 53, 55
Шмидт В. М. 247
Шмидт Г. А. 33, 279, 286, 372, 390, 391, 441, 442
Шнеер В. С. 460
Шнейдерхерн Г. 493
Шнитников В. Н. 192
Шноль С. Э. 78
Шопенгауэр А. 20
Шопф Дж. 496
Шорыгин А. А. 214
Шоу В. 488
Шпет Г. И. 388, 389
Штандфус М. 23
Штегманн Б. К. 125, 470
Штейнманн Г. 407, 412
Штери Е. А. 86
Штреземанн Е. 344
Штуббе Г. 33
Шубина Е. А. 305, 464
Шугаева Н. В. 450
Шульпин Л. М. 192
Шумный В. К. 154
Шутилов В. А. 129
Шюлер Л. 276

Щавинская С. А. 108, 398
Щеглова О. А. 178
Щенкова М. С. 191, 197, 312, 316
Щепотьев А. 54
Щербаков В. А. 281
Щербаков Е. С. 105, 106

Эгиз С. А. 112
Эдди Г. 30
Эйбельсон П. 500
Эйвери О. 450
Эйли У. 32
Эймер Т. 18, 348, 379
Эймс Б. 137
Эйхвальд Э. И. 43
Элкен Р. 40
Элтон Ч. 33
Эмме Е. К. 94, 107
Энгельгард В. А. 518
Энгельс Ф. 12—14, 72, 358, 435, 436, 438—441
Эрик В. А. 193
Эрхарт Г. 503
Эспозито М. 281
Эфроимсон В. П. 83, 84, 157, 447
Эфрусси Б. 292
Эшби У. 40, 360, 364

Южакова Л. А. 430
Юзингер Р. 336
Юдин А. Л. 293
Юдин К. А. 416
Юзефчук С. В. 120, 123, 296, 307
Юри Г. 497
Юровская В. З. 445
Юрцев Б. А. 474
Юсуфов А. Г. 209, 295, 417, 512
Юферова С. Г. 495

Яблоков А. В. 76, 78, 153, 155, 209, 250, 251, 295, 301, 331, 338, 346, 357, 398, 399, 404, 405, 415, 417, 512
Яблоков-Хнзорян С. М. 475
Якимов В. П. 444, 446, 447
Яковлев М. С. 383
Яковлев Н. Н. 69, 394
Ямполь Г. П. 106
Яната А. А. 206
Янева Ю. Н. 460
Яншин А. Л. 480, 499
Ярвик Э. 418
Ярошенко П. Д. 465, 466, 471—473
Ярхо А. И. 440
Яценко-Хмелевский А. А. 120, 415

Abel O. 400, 418, 419
Abelson P. 500
Alexander S. 24
Allen J. A. 176
Anderson E. 127
Arrighi F. E. 452
Ashlock P. D. 416, 418
Ax P. 416
Ayala F. J. 152

Babcock E. B. 119
Baer K. 19, 20, 44, 58, 358—360, 373
Baldwin J. M. 158
Barbu E. 450
Barnes B. W. 161
Bateman K. G. 162
Bateson W. 22, 23
Baur E. 27, 177
Bell Ch. 47
Bendich A. J. 459
Bendler H. 250
Benson S. 194
Bergmann C. 175
Bergson A. 24
Berkner L. 497
Bertalanffy L. von 136, 380

Beurlen K. 24
Boesiger E. 4, 33
Boetticher H. 183
Bowen H. I. 489
Bradley B. 161
Breese E. L. 148
Bronn H. 358, 360, 373
Brough J. 279
Bumpus H. C. 21
Bush G. 249

Carles J. 39
Caullery M. 29
Claus G. 432
Clausen J. 28, 32, 196, 199, 200, 322
Clements F. E. 205, 473
Cloud P. 512
Cope E. D. 18, 130
Crampton H. 25
Crombie A. 205
Cuènot L. 23, 39, 40
Cuvier G. 12

Dacqué E. 24
Darevsky I. S. 114, 125
Darlington C. 33, 282
Darwin Ch. 139
Davenport Ch. 23
Davidson E. H. 456
Delbrück M. 30, 225
Dempster E. 219
Dice L. 194
Dobzhansky Th. 4, 33, 37, 61, 103, 140, 145, 147, 148, 156, 207, 208, 229—232, 253, 257—259, 264, 283, 295, 296, 300, 328
Dollo L. 400
Dzwillo M. 295

Emmons G. W. 81, 84
Ephrussi B. 292

Farris W. 460, 461
Ferre W. 266
Fischer E. 23
Fischer R. A. 143, 147, 148, 156, 228
Flavell R. B. 460
Ford E. 26, 140, 146, 233, 235, 264, 326
Fox G. E. 459
Franz V. 37, 357, 359, 360, 361, 508

Gaenslen G. 250
Galton F. 19
Garstang W. 380
Gaudry A. 19, 20
Gelei J. 372
Gibson J. B. 161
Gloger C. 175
Goldschmidt R. 84, 177
Goodman M. 460, 461
Gordon C. 135
Görnitz K. 180
Gould S. 234, 264
Grant V. 117, 200, 209, 259, 322, 415
Gregory W. K. 360
Grinell E. 192
Gross W. 416
Gulick J. 17, 26, 176

Haeckel E. 15, 406, 407, 418, 419
Haldane J. B. S. 37, 131, 208, 318
Hall W. T. 432
Hanson H. 205
Hardy G. H. 139
Harper J. L. 209
Harris H. 151
Harrison J. 25
Hartert E. 176
Hedric P. 243
Heincke F. 176
Hennig W. 416, 418
Herre W. 266, 417
Hesse R. 176
Hiesey W. 199, 200
Ho F. 219
Hollaender A. 81, 84
Holland H. 484
Hopkins A. 247
Hough B. R. 456
Hoyer B. H. 457, 460
Hubby J. L. 151, 257
Huettel M. 249
Hutchinson J. 479
Huxley J. S. 33, 68, 75, 184, 185, 208, 260, 283, 335, 357, 360, 443

Jinks J. 222
Johannsen W. 138
Jollos V. 292
Jones D. 415
Jordan D. 176
Jukes T. H. 151

Kammerer P. 23
Kettlewell H. B. 140
Khan M. S. N. 459
Kimura M. 151
King J. L. 151
King M. C. 462
Kleinschmidt O. 176
Köllicker A. 15
Korringa P. 188

Lealey L. S. B. 443
Leconte du Nouy P. 39
Lederberg E. 30
Lederberg J. 30
Lee K. 450
Lerner I. M. 135, 145, 219
Lewontin R. C. 151, 152, 257
L'Heritier Ph. 147, 224
Li C. C. 318
Linsdale J. M. 192
Lloid-Morgan C. 24
Lotka A. 211
Lotsy J. 23, 138
Lowenstam H. 494
Luria S. 30, 225
Lush J. L. 148
Lwoff A. 39
Lyell Ch. 12, 203

Maden B. E. 459
Maiorana V. C. 459
Margalef R. 472, 474
Margulis L. 414, 433, 434
Marshall L. 497
Mather K. 148, 156, 222

Matthey E. 279
May R. M. 261
Mayr E. 33, 65, 70, 245, 249, 257
McArthur R. 261
McCarthy B. J. 459
McDonald J. 243, 250
Milkman R. 135, 162, 243
Milner H. 200
Mivart S. 15
Moore G. W. 460, 461
Morgan L. 158
Morton J. 25
Mostler G. 29
Mühlmann H. 29
Müller F. 15
Müller H. J. 27, 81, 87, 114, 258

Nägeli C. 15, 18
Nanney D. 292
Nass S. 433
Nobs M. 200
Nordenskiöld E. 25

O'Connor C. 225
Ohta T. 151
Olby R. 449
Osborn H. F. 24, 158
Owen R. 15

Pander Ch. 44
Parker S. 218
Pearl R. 218
Pia J. 418
Pimental D. 220
Plate L. 26
Platnick N. I. 418
Plough H. H. 90
Poole J. H. 484, 497
Poulton E. B. 21, 26
Provine W. 74, 222, 257

Quayle H. 30

Raabe Z. 372
Radl E. 25
Remane A. 379, 416, 417
Rensch B. 33, 177, 182, 184, 237, 259, 357, 359, 360
Richards O. 32
Richmond R. C. 152
Robson T. 32
Röhrs M. 266
Romanes G. J. 17
Rosa D. 24
Rubey W. 484

Saunders C. B. 21
Sarich V. 445, 459
Schindewolf O. 39, 278, 380
Seidlitz G. 52, 53
Selander R. 151
Shaw W. H. 488
Shull A. 224, 282, 283
Simpson G. G. 4, 33, 37, 258—260, 396, 416—419
Smith H. M. 417, 419
Smuts J. 24
Sneath P. H. A. 415
Sonneborn T. 293
Spencer H. 19, 278, 360
Standfuss M. 23
Stebbins G. L. 207
Sturtevant A. H. 103, 147
Swinnerton C. 25
Süess E. 15, 20, 278
Sumner F. 32, 177, 192, 194

Taylor D. L. 432
Teihard de Charden P. 501
Teissier G. 147
Tetry A. 40
Thoday J. M. 148, 508
Thorpe W. H. 191
Tobias Ph. V. 444
Tower W. 23
Turesson G. 31, 177, 190

Uzzell T. 114, 125

Vandel A. 39
Van Valen L. M. 459
Volterra V. 30, 211
Vries de H. 22, 49, 79, 138

Waddington C. H. 161—163, 253
Wagner M. 17, 176
Wahl R. 450
Wahlert G. 512
Wallace A. R. 400
Wallace B. 232, 257
Walsh B. D. 129
Walther I. 498, 501
Weaver J. 205
Wedeking R. 24
Weismann A. 16, 19, 26, 53
Weldon W. F. R. 21
Wettstein R. 19, 176, 297, 307
White M. 225
Wigand A. 19, 20
Wilson A. C. 459, 462
Wilson E. 261
Wintrebert P. 40
Wolstenholme G. 225
Woodger J. H. 24
Wright S. 38, 143, 148, 156

Zenner F. E. 266
Zirkle C. 204

ОГЛАВЛЕНИЕ

Стр.

ВВЕДЕНИЕ 3

ЧАСТЬ I. ЭВОЛЮЦИОННАЯ ТЕОРИЯ ПОСЛЕ ДАРВИНА 8

Глава 1. Главные этапы развития эволюционной теории (*Завадский К. М., Колчинский Э. И., Ермоленко М. Т.*) 8

Глава 2. Особенности развития эволюционной теории в России (*Георгиевский А. Б.*) 43

Глава 3. Общая характеристика развития эволюционной теории в СССР (*Галл Я. М., Колчинский Э. И.*) 62

ЧАСТЬ II. ФАКТОРЫ ЭВОЛЮЦИИ 79

Глава 4. Экспериментальное изучение мутагенеза (*Захаров И. А., Шварцман П. Я.*) 79

Глава 5. Хромосомные перестройки, полиплоидия (*Рубцова З. М.*) 92

Глава 6. Эволюционное значение гибридизации (*Рубцова З. М.*) 116

Глава 7. Гомологическая изменчивость и ее эволюционное значение (*Медников Б. М.*) 129

Глава 8. Популяционно-генетические исследования факторов эволюции (*Кайданов Л. З.*) 138

Глава 9. Модификационная изменчивость и ее роль в эволюции (*Кирпичников В. С.*) 155

Глава 10. Поведение как фактор эволюции (*Панов Е. Н.*) 164

Глава 11. Закономерности географических изменений организмов (*Лукин Е. И.*) 175

Глава 12. Исследование факторов эволюции в генэкологии растений и эволюционной экологии животных (*Ростова Н. С.*) 189

ЧАСТЬ III. ДВИЖУЩИЕ СИЛЫ ЭВОЛЮЦИИ 203

Глава 13. Экспериментальное изучение борьбы за существование (*Галл Я. М., Гаузе Г. Ф.*) 203

Глава 14. Исследования по естественному отбору (*Галл Я. М.*) 221

Глава 15. Исследования причин эволюции в трудах И. И. Шмальгаузена (*Галл Я. М.*) 252

Глава 16. Дестабилизирующий отбор (*Беляев Д. К.*) 266

Глава 17. Эволюция движущих сил эволюции (*Колчинский Э. И., Полянский Ю. И.*) 277

ЧАСТЬ IV. КРИТЕРИИ И СТРУКТУРА ВИДА 296

Глава 18. Критерии вида (*Рубцова З. М.*) 296

Глава 19. Структура вида у растений и ее значение для эволюции (*Завадский К. М., Хахина Л. Н.*) 306

Глава 20. Структура вида у животных и ее значение для эволюции (*Сергиевский С. О.*) 323

ЧАСТЬ V. ПРОБЛЕМЫ МАКРОЭВОЛЮЦИИ 348

Глава 21. Учение А. Н. Северцова о главных направлениях эволюционного процесса (*Мирзоян Э. Н.*) 348

Глава 22. Критерии прогрессивной эволюции (*Миклин Л. М.*) 358

Глава 23. Способы филогенетических преобразований органов (*Мирзоян Э. Н.*) 364
Глава 24. Полимеризация и олигомеризация гомологичных органов в эволюции (*Полянский Ю. И.*) 373
Глава 25. Закономерности эволюции онтогенеза и отношений онтогенеза и филогенеза (*Мирзоян Э. Н.*) 380
Глава 26. Неравномерность темпов эволюции (*Орлов С. А.*) 392
Глава 27. Необратимость эволюции (*Орлов С. А.*) 399
Глава 28 Проблема моно- и полифилии в эволюционной теории (*Баркин Л. Я.*) 405
Глава 29. Проблема симбиогенеза (*Хахина Л. Н.*) 421
Глава 30. Разработка теории антропогенеза (эволюционно-биологические аспекты проблемы) (*Ефимов Ю. И.*) 435
ЧАСТЬ VI. ИСТОРИЯ НОВЕЙШИХ ПРОБЛЕМ ЭВОЛЮЦИОННОЙ ТЕОРИИ 449
Глава 31. Исследование эволюции генома (*Медников Б. М.*) 449
Глава 32. Проблема эволюции на биоценотическом уровне организаций жизни (*Чернов Ю. И.*) 464
Глава 33. Эволюция биосферы (*Колчинский Э. И.*) 479
Глава 34. Влияние теории эволюции на отдельные биологические дисциплины (*Мирзоян Э. Н.*) 513
СПИСОК ЛИТЕРАТУРЫ 521
ИМЕННОЙ УКАЗАТЕЛЬ 595

CONTENTS

Page

INTRODUCTION 3

PART I. THEORY OF EVOLUTION AFTER DARWIN 8

Chapter 1. The principal steps of evolutionary theory (*Zavadsky K. M., Kolchinsky E. I., Ermolenko M. T.*) 8

Chapter 2. Peculiarities of development of theory of evolution in Russia (*Georgievsky A. B.*) 43

Chapter 3. General features of development of theory of evolution in the USSR (*Gall Ja. M., Kolchinsky E. I.*) 62

PART II. FACTORS OF EVOLUTION 79

Chapter 4. Experimental studies of mutagenesis (*Zacharov I. A., Schwarzman P. Ja.*) 79

Chapter 5. Chromosome rearrangements, polyploidy (*Rubzova Z. M.*) 92

Chapter 6. Evolutionary significance of hybridization (*Rubzova Z. M.*). 116

Chapter 7. Homologous variability and its evolutionary significance (*Mednikov B. M.*) 129

Chapter 8. Population genetics investigations of factors of evolution (*Kaidanov L. Z.*) 138

Chapter 9. Modification variability and its role in evolution (*Kirpichnikov V. S.*) 155

Chapter 10. Behaviour as a factor of evolution (*Panov E. N.*) 164

Chapter 11. Regularities of geographical changes of organisms (*Lukin E. I.*) . . 175

Chapter 12. Studies of factors of evolution in gene ecology of plants and in evolutionary ecology of animals (*Rostova N. S.*) 189

PART III. MOTIVE FORCES OF EVOLUTION 203

Chapter 13. An experimental study of competition (*Gall Ja. M., Gause G. F.*) 203

Chapter 14. Studies on natural selection (*Gall Ja. M.*) 221

Chapter 15. Studies of causes of evolution in the works of I. I. Schmalhausen (*Gall Ja. M.*) 252

Chapter 16. Destabilizing selection (*Belyaev D. K.*) 266

Chapter 17. Evolution of the motive forces of evolution (*Kolchinsky E. I., Polyansky G. I.*) 277

PART IV. CRITERIA AND STRUCTURE OF SPECIES 296

Chapter 18. The criteria of species (*Rubzova Z. M.*) 296

Chapter 19. The structure of species in plants and its significance for evolution (*Zavadsky K. M., Hakhina L. N.*) 306

Chapter 20. The structure of species in animals and its significance for evolution (*Sergievsky S. O.*) 323

PART V. PROBLEMS OF MACROEVOLUTION 348

Chapter 21. The doctrine of S. A. Severtsov on the main trends of the evolutionary process (*Mirzoyan E. N.*) 348

Chapter 22. Criteria of progressive evolution (*Miklin A. M.*) 358

Chapter 23. Modes of phylogenetic transformations of organs in evolution (*Mirzoyan E. N.*) 364

Chapter 24. Polymerization and oligomerization of homologous organs in evolution (*Polyanksy G. I.*) 373
Chapter 25. Regularities of evolution of ontogenesis and interrelation of ontogenesis and phylogenesis (*Mirzoyan E. N.*) 380
Chapter 26. Non-uniformity of the rate of evolution (*Orlov S. A.*) 392
Chapter 27. Irreversibility of evolution (*Orlov S. A.*) 399
Chapter 28. Problems of monophilia and polyphilia in the theory of evolution (*Borkin L. Ja.*) 405
Chapter 29. Problems of symbiogenesis (*Hakhina L. N.*) 421
Chapter 30. The development of the theory of anthropo-socio-genesis (Evolutionary-biological aspects of the problem) (*Efimov Ju. I.*) 435
PART VI. HISTORY OF THE NEWEST PROBLEMS OF THE THEORY OF EVOLUTION 449
Chapter 31. Studies on the evolution of the genome (*Mednikov B. M.*) 449
Chapter 32. Evolution at the biocenotic level (*Chernov Ju. I.*) 464
Chapter 33. Evolution of the biosphere (*Kolchinsky E. I.*) 479
Chapter 34. Impact of the theory of evolution on individual biological disciplines (*Mirzoyan E. N.*) 513
LITERATURE 521
INDEX 595