

А К А Д Е М И Я Н А У К С О Ю З А С С Р

Акад. И. И. ШМАЛЬГАУЗЕН

ПУТИ И ЗАКОНОМЕРНОСТИ
ЭВОЛЮЦИОННОГО
ПРОЦЕССА

ИЗДАТЕЛЬСТВО АКАДЕМИИ НАУК СОЮЗА ССР
МОСКВА 1940 ЛЕНИНГРАД

ПРЕДИСЛОВИЕ

Настоящая **книга** посвящена вопросам направленности и закономерности эволюции и является естественным дополнением к написанной ранее книге — «Организм как целое в индивидуальном и историческом развитии» (М.—Л., 1938), хотя вместе с тем она представляет собой вполне законченное целое. Обе книги посвящены двум наиболее крупным и актуальным проблемам эволюционной теории, которые находятся в центре внимания теоретической мысли биологов. Обе они направлены против метафизического понимания эволюционного процесса и, в особенности, против попыток использовать эмпирические данные современной эмбриологии (механики развития), генетики, эволюционной морфологии и палеонтологии для борьбы с материалистическим мировоззрением и, в частности, с учением Дарвина.

Книга «Организм как целое» созрела — под влиянием работ акад. А. Н. Северцова — в результате моих эмбриологических исследований, в особенности — по феногенезу, и экспериментальных работ моих учеников. При этом учитывался литературный материал механики развития и материал современной генетики.

Предлагаемая теперь книга возникла — под влиянием «Главных направлений эволюционного процесса» акад. А. Н. Северцова — в результате моих работ в области эволюционной морфологии, с учетом литературных данных по морфологии и по палеонтологии, главным образом, позвоночных животных. Она заострена против распространенных, особенно среди палеонтологов, орто-ламаркистских учений и против идеалистических истолкований закономерностей эволюции.

В обеих книгах организм рассматривается как целое, развивающееся во взаимосвязи с факторами внешней среды. Однако в книге «Организм как целое» все внимание фиксировалось на самом организме, между тем как в этой книге в основном рассматривается вопрос о смене соотношений организма со средой. Поэтому в первой книге разбирались, главным образом, лишь интегрирующие факторы эволюции, корреляции между частями организма и взаимное приспособление органов (коадаптации). В этой же книге гораздо более полному разбору подвергаются факторы эволюции, обсуждается значение форм взаимосвязи органов между собой и с факторами внешней среды (координации и адаптации). Проблема приспособлений вообще в этой книге не ставится;

нет здесь и классификации приспособлений и ряда других родственных вопросов. Рассматривается лишь смена форм приспособительной эволюции всего организма *в целом* (адапциомор-фоз) в связи со сменой соотношений между организмом и средой, выражающейся в смене различных форм борьбы за существование и естественного отбора. Устанавливается известная типичная последовательность в смене фаз эволюционного процесса и дается дарвинистическое ее истолкование, в противовес механистическим представлениям о цикличности эволюции и идеалистическим представлениям об ограниченности ее творческих сил в отдельных филогенетических ветвях.

Акад. *И. Шмальгаузен* Москва. 1938 г.

I. ВВЕДЕНИЕ ФАКТОРЫ ЭВОЛЮЦИИ

1. Изменчивость и наследственность

Изменчивость и наследственность являются основными предпосылками эволюционного процесса. Оба эти противоположные свойства неотделимы друг от друга и входят в обязательную характеристику как растительного, так и животного организма. Значение их взаимодействия в процессе эволюции было прекрасно охарактеризовано Ф. Энгельсом* в следующих словах: «Можно рассматривать наследственность как положительную, сохраняющую сторону; приспособление — как отрицательную,* постоянно разрушающую унаследованное достояние сторону; но с таким же успехом можно рассматривать приспособление как творческую, активную, положительную сторону, а наследственность — как оказывающую сопротивление, пассивную, отрицательную деятельность».

Оба свойства настолько связаны друг с другом, что вся наука о наследственности — генетика — построена на изучении изменчивости, так как без изменений организма мы не могли бы проследить путь и установить закономерности передачи этих изменений по наследству. Наследственность означает известную стойкость или постоянство повторения одних и тех же структур и реакций в ряду поколений. Это постоянство повторения зависит как от относительной стойкости самого организма и его половых клеток, так и от того, что нормально для развивающегося организма на каждой его стадии, в каждом поколении повторяются в общем те же самые внешние условия. Сходство строения детей и родителей зависит как от «наследственного» сходства строительного материала, т. е. их половых клеток, так и от того, что этот материал формируется и развивается в подобных же условиях. С другой стороны, любое отклонение в строении и функциях особи может зависеть как от отклонений в свойствах половых клеток («мутации»), так и от отклонений в условиях развития, отличающихся от обычных («модификации»). На конкретном материале без специального исследования невозможно решить вопрос об источниках таких изменений. Мы не можем здесь входить в рассмотрение закономерности передачи наследственных свойств. Это не составляет нашей задачи. Мы только отмечаем, что под явлением наследственности

* Ф. Энгельс. Диалектика природы (К. Маркс и Ф. Энгельс, Сочинения, т. XIV, стр. 433, М. — Л. 1931).

мы понимаем известную стойкость структур и реакций организма, которые повторяются в ряду поколений с тем большей точностью, чем более сходны условия среды, в которых развиваются представители этого ряда поколений.

Эти структуры и реакции, т. е. строение и функции любого организма, есть результат длительного исторического развития всего комплекса близко родственных и скрещивающихся между собой особей, образующих вместе определенный *вид* организмов. Их видовая стойкость, т. е. относительное постоянство форм, есть в особенности результат их исторического развития. Первичные организмы должны были отличаться неопределенностью форм, а в связи с этим и неопределенностью реакций. Лишь в процессе исторического развития организм получал все более строгое оформление, а следовательно, вырабатывал и свою особую специфику реакций.

Индивидуальные различия особей, входящих в состав определенного вида, могут иметь весьма различное значение. Экспериментальные исследования показывают, что в генетически однородном потомстве одной и той же пары особей могут возникнуть разные изменения. С одной стороны, определенное изменение условий развития приводит к образованию совершенно определенных уклонений. Это — модификации, или ненаследственные изменения. И, с другой стороны, иногда (гораздо реже) происходят изменения от неизвестных причин, которые сразу становятся наследственными, — мутации. Вопрос об источниках мутаций еще не разрешен, но не может быть сомнений в том, что и в этом случае изменение вызвано не учтенным нами действием факторов внешней среды. Однако, в отличие от модификационных изменений, мы имеем здесь перед собой изменения, характера которых мы пока предвидеть еще не можем. Эти изменения являются «неопределенными» реакциями на изменения среды, что уже в свое время совершенно правильно отметил Ч. Дарвин.

И те и другие изменения имеют свое значение в эволюции организмов, хотя об этом значении обычно распространены не совсем правильные представления. Экспериментальные данные привели к выводам, что в *мутации* мы имеем перед собой *новое* изменение организма, которое сразу оказывается в полной мере наследственным и которое может иметь значение положительного приобретения или, в других случаях, известного дефекта. Вместе с тем считается, что в *модификации* мы имеем лишь реакцию, обусловленную унаследованной, т. е. *старой*, структурой организма. Новое дается только мутациями.

Эти выводы являются по сути правильными, но вместе с тем их нельзя безоговорочно распространить на естественный, природный материал. Наблюдаемые нами в природе отдельные наследственно уклоняющиеся особи — мутанты в подавляющем большинстве случаев вовсе не являются выражениями новых мутаций. Обычно это — унаследованный результат очень давних мутаций, которые подверглись уже длительной и глубокой исторической

Вывод

переработке (перекомбинирование мутаций и отбор наиболее благоприятных комбинаций). По большей части это рецессивные изменения, которые в скрытом виде передаются из поколения в поколение, пока случайно благоприятное скрещивание не обнаружит их на редкой особи в

гомозиготном состоянии. Такое выявление очень старой мутации мы обычно принимаем за возникновение новой и даем ей соответственно оценку положительной или, в худшем случае, безразличной мутации. Между тем, действительно новые мутации являются, несомненно, всегда более или менее вредными нарушениями строения и встречаются в природе гораздо реже. Обычно полагали, что проявление мутации остается от первого ее возникновения и до следующей мутации того же гена постоянным. В действительности ее проявление непрерывно меняется в зависимости от постоянного накопления других мутаций (а также и в зависимости от изменений в факторах внешней среды). Таким образом, кроме редких случаев возникновения новых мутаций, обычно наблюдаемые нами мутанты представляют результат более или менее длительной истории переработки старых мутаций. С другой стороны, модификации вовсе не являются всегда только выражением старых, уже установившихся норм реакций. Возможны и совершенно новые модификации. Однако эти последние всегда связаны и с новыми наследственными изменениями, т. е. с мутациями. Таким образом, каждое ненаследственное новоприобретение оказывается связанным с наследственным новоприобретением, и, следовательно, *все ненаследственное в самом своем возникновении связано с наследственным.* Мы знаем, что и в процессе развития любого организма ненаследственное неотделимо от наследственного. Каждый организм представляет собою результат развития, т. е. результат последовательного новообразования структур и функций на базе наследственного материала, при участии факторов внешней среды, вызывающих в этом материале закономерную последовательность реакций. Любой организм, любая его часть и любой признак представляют результат развития, в котором одинаково принимают участие и наследственный материал и внешняя среда и в котором поэтому нельзя отделить наследственное от ненаследственного. В процессе индивидуального развития наследственное и ненаследственное представляют одно неразрывное единство.

Для того, чтобы оценить значение в процессе эволюции наследственных изменений — мутаций и ненаследственных изменений — модификаций, нам надлежит прежде всего рассмотреть основной вопрос об источниках *новых* для организма изменений, которые могли бы быть базой для эволюции, т. е. для относительно прочной (наследственной) перестройки организма.

Модификации представляют собой обусловленные наследственным строением организма реакции его на известные факторы среды. Каждая конкретная модификация, будучи *новой для особи*, не является новой для вида, если она определяется его обычным генотипом. Модификация, являющаяся закономерной реакцией

любой особи данного вида (подвида, расы) и неизменно наоблюдае-мая при определенных условиях среды, есть *всегда* результат исторического развития организма и определяется его наследственной структурой (генотипом). Модификации, являющиеся реакциями на обычные изменения среды, часто поражают своей целесообразностью (они «адаптивны»). Так, например, некоторые насекомые, некоторые рыбы и амфибии при развитии на темном фоне дают более темные модификации, а при развитии на светлом фоне — более светлые (полосатая модификация огненной саламандры). Эти модификации имеют значение приспособительных изменений окраски тела, охраняющих животное от врагов. Если мы вызываем модификацию необычными средствами (солями лития, рентгеном), то она оказывается неблагоприятной, она имеет характер известного нарушения строения. Примером может служить действие солей лития на развитие личинки морского ежа, при котором совершенно нарушаются расположение и структура скелетных игл, а также и так называемых рук. При более длительном действии тех же солей происходит экзогастрюляция и вообще все развитие резко нарушается. Это лучше всего показывает, что формы реагирования развивались исторически в некоторой конкретной, хотя и колеблющейся среде, в которой не было ни солей лития, ни рентгеновского освещения.

Если при обычных температурных или других изменениях среды у отдельных особей обнаруживается необычная *модификация*, которую можно обозначить как *новую* (не характерную для вида и, быть может, появляющуюся впервые при данных условиях), то это необычное реагирование есть результат изменения внутренней структуры организма, т. е. результат *мутации*. Так, например, описанная Харнли (Harpnly, 1936) новая мутация дрозофилы «rennant» при комнатной температуре развивается почти как нормальная муха, однако при повышении температуры до 30°C ее крылья прогрессивно уменьшаются в размерах. Новая мутация выражается, следовательно, главным образом, в новой модификации. Таким образом, всякое новое изменение покоится на наследственном изменении организма, т. е. представляет собой мутацию. Историческое изменение организма в процессе эволюции является всегда относительно прочным наследственным изменением его строения и его реакций и потому может покоиться только на мутациях. С новой мутацией закономерно связаны и новые модификации, так как новый генотип при взаимодействии с факторами внешней среды дает и новые реакции.

Отдельные мутации возможны в различных направлениях. *Мутации* представляют собой *нарушения* «нормального» строения организма, обусловленные *нарушениями* нормального процесса его развития. Такие нарушения чаще всего проявляются в виде недоразвития (Шмальгаузен, 1938—1). Крупные мутации имеют характер уродств, мелкие мутации могут быть связаны с незначительными дефектами строения. В отдельных мутациях нет ничего

целесообразного, и при «нормальных» условиях среды они почти всегда неблагоприятны для организма.

Нередко указывают, что отдельные мутации обладают иногда и повышенной жизнеспособностью. Это относится, однако, к условиям лабораторной культуры, и, кроме того, обычно учитываются не все элементы жизнеспособности даже и в этих ограниченных условиях. Так, например, мутация «eversae» у *Drosophila fu-nebris* дает повышение числа вылупляющихся особей по сравнению с дикой формой на 2% у самок и на 4% у самцов (Timofeeff-Ressovsky, 1934). Однако эта мутация обладает уродливыми крыльями и, следовательно, должна быть обозначена как совершенно нежизнеспособная форма в обычных условиях существования. Гонзалес (Gonzalez, 1930) установил, что мутация «sreck» у *Drosophila melanogaster* связана с увеличенной средней продолжительностью жизни самцов. Однако у самок продолжительность жизни несколько уменьшена, а, кроме того, плодовитость этой мутации оказалась сниженной почти в два с половиной раза. Учет вредности малых мутаций, конечно, труднее, и мы в праве допустить, что очень малые мутации нередко почти безвредны и могут свободно накапливаться в популяции. Лишь в более сложных комбинациях мелких мутаций (вызываемых генами-модификаторами) могут возникнуть положительные изменения строения (см. стр. 33). Однако при изменении прежней среды в некоторых случаях могут приобрести положительное значение и такие комбинации или даже отдельные мутации, которые раньше были индифферентными или вредными [экспериментально это было показано Тимофеевым-Ресовским (Timofeeff-Ressovsky, 1934)]. Установление новых комбинаций, вообще, а в частности благоприятных комбинаций, возможно лишь в процессе постоянного скрещивания (и в этом — основное значение полового размножения), дополняемого непрерывным действием естественного отбора, систематически отбрасывающего все неблагоприятные комбинации. Если мы рассматриваем отдельные мутации как нарушения строения организма, вызываемые нарушением процессов индивидуального развития, то мы должны и новые модификации считать нарушениями нормальных реакций организма. Если эти реакции в силу своего исторического прошлого были в определенной среде целесообразными (адаптивными), то теперь они до известной степени теряют свою адаптивность, они становятся неблагоприятными.

Нельзя приписывать модификационной изменчивости как таковой особую специфику адаптивности и противопоставлять ее в этом мутационной. Как адаптивность строения организма, так и адаптивность его различных реакций на различные факторы среды (т. е. адаптивность его модификаций) есть результат исторического развития организма со всеми его «нормами» реакций. Адаптивные модификации организма — всегда результат длинного процесса исторического развития. Диапазон модификационной изменчивости зависит, с одной стороны, от лабильности структур (точнее — процессов развития) самого организма и, с другой

стороны, от изменчивости той среды, в которой исторически развивался этот организм. Наиболее изменчивы организмы с глубоко зависящим от факторов среды типом индивидуального развития (многие растения, особенно амфибиотические), живущие в наиболее разнообразных условиях. Наиболее устойчивы в своем фенотипическом выражении организмы с более автономным развитием (высшие животные), живущие в более постоянных условиях среды (притом иногда — создающие себе эти более постоянные условия среды, как в особенности птицы и млекопитающие).

Эволюция может строиться лишь на благоприятных для организма изменениях, т. е. на сложных комбинациях малых мутаций. Отдельные мутации вообще неблагоприятны, и их простое суммирование не может лежать в основе прогрессивной эволюции (Шмальгаузен, 1938—1). Благоприятные изменения могут создаваться лишь постепенно при скрещиваниях, сопровождаемых постоянным естественным отбором более удачных комбинаций. Адаптивные модификации, т. е. различные благоприятные формы реакций на различные условия среды, могут создаваться лишь в том же процессе естественного отбора. Вопрос об историческом возникновении наследственных и ненаследственных изменений представляет собой одну проблему (а не две). Вместе с тем, процесс возникновения в истории одного организма многих благоприятных реакций на разные условия среды является неизмеримо более сложным, чем процесс возникновения одной реакции у организма, живущего в одной определенной и достаточно постоянной среде. Поэтому мы лишь редко видим в истории организмов возникновение новых прогрессивных форм, получающих действительно широкое распространение (благодаря своей способности широкой адаптации к разным условиям). Обычный путь эволюции — это специализация, т. е. путь приспособления организма к весьма узким условиям существования (со сравнительно простой системой реакций).

Таким образом, мы со всей решительностью должны вновь подчеркнуть, что эволюция может строиться только на мутационной изменчивости. Все новые для организма «ненаследственные» модификации, т. е. новые формы реагирования в самом своем возникновении связаны с новыми ((наследственными) изменениями, т. е. с мутациями, и без них немислимы. Вопрос о модификационной изменчивости может ставиться лишь как вопрос о преобразованиях в процессе эволюции различных форм реагирования организма. Эти преобразования осуществляются на тех же основаниях, как и все преобразования в строении организма. Каждая мутация связана с различными конкретными формами реакций, с различным ее проявлением при разных условиях среды. В процессе отбора происходит непрерывное комбинирование разных мутаций, связанное с постоянной переработкой форм их реагирования. Вместе с перестройкой всего организма в процессе эволюции создаются и различные более или менее «целесообразные» ю

Формы его реагирования на различные изменения внешней среды, т. е. различные «адаптивные» модификации. Материалом для эволюции являются, следовательно, только мутации.

Специфика мутирования определяется исторически сложившейся организацией данного вида, его наследственной основой. Одни формы оказываются весьма стойкими и дают очень мало мутаций, другие, наоборот, мутируют весьма интенсивно. Само собой разумеется, что это имеет огромное значение для эволюции этих форм. Формы с более значительной индивидуальной изменчивостью оказываются и в процессе эволюции более пластичными, они гораздо быстрее реагируют на изменение среды. Математическая обработка этого вопроса Фишером показала, что эффективность отбора (и, следовательно, скорость эволюции, основанной на отборе) пропорциональна «вариансе», т. е. квадрату среднего квадратического отклонения (σ^2).

Подчеркивая значение мутации, мы здесь безоговорочно принимаем, что движущим фактором эволюции является естественный отбор, основанный на борьбе за существование. В виду того, что по вопросу о значении естественного отбора в буржуазных странах высказываются еще очень многие сомнения, нам надлежит вкратце коснуться сущности этой критики.

2. Борьба за существование

Под названием борьбы за существование Ч. Дарвин ввел в биологию сборное понятие, объединяющее различные формы соотношений организма со средой, которые ведут к естественному отбору организмов для размножения, т. е. к переживанию и оставлению потомства наиболее приспособленными особями. Дарвин сам отметил, что это понятие вводится в весьма расширенном, «метафорическом» понимании. Термином «борьба» Дарвин, однако, правильно подчеркнул известную активность организма в его соотношениях со средой.

Если растение в конце концов и гибнет вследствие сильной засухи, то эта гибель все же не есть пассивное засыхание неорганического тела, а результат действительной борьбы организма за все ресурсы влаги, до конца извлекаемые им из окружающей почвы. Организм нередко переживает длительную засуху в анабиотическом состоянии, не теряя известного минимума воды, несмотря на абсолютную сухость внешней среды. И все же не совсем правильными кажутся нам выражения: «растение борется в солончаковой степи с солью», «птица борется зимой с морозом» или «анаэробные бактерии борются с кислородом». Здесь отмечается собственно лишь значительная смертность организмов, недостаточно приспособленных к известным сторонам внешней среды. В других случаях «борьбы за существование» отмечается конкуренция разных организмов, в том числе, и даже в особенности, разных особей одного вида, за средства к жизни. В этом случае активность организма имеет еще большее значение. При

недостаточности, например, пищевого материала в окружающей среде, ограниченное его потребление (голодание) приводит к ослаблению организма и в связи с этим к значительной смертности менее приспособленных (хуже добывающих себе пищу или хуже ее использующих) особей и к пониженному их размножению. Наконец, борьбой за существование называют и различные формы борьбы с врагами: пассивную или активную защиту организмов против хищников или паразитов. Если пассивная защита под прикрытием покровительственной окраски, панцыря, колючек или инстинкта, скрывающего животное в мало доступных местах, не включает в себе существенных элементов борьбы, то защита бегством или сопротивлением представляет в самом деле единственную форму борьбы за существование, полностью выражаемую данным термином. Во всех этих случаях результатом «борьбы за существование» является избирательный характер смертности, т. е. преобладающая гибель особей, менее защищенных, менее вооруженных в этой борьбе, а тем самым переживание и оставление потомства более «приспособленными» особями данного вида организмов. В выражении «борьба за существование», с одной стороны, быть может, чрезмерно выдвинуто понятие борьбы, но, с другой стороны, недостаточно подчеркнуты элементы соревнования или конкуренции, характерные для всех форм борьбы, что в свое время отметил уже Э. Геккель. Борьба отдельной особи не имеет в процессе эволюции никакого значения. Только в том случае, когда известное число особей подвергается одной и той же опасности (все равно — абиотической или биотической), одним и тем же ограничениям в своем существовании или в своем размножении, — возможен естественный отбор некоторых особей, избегнувших этих опасностей или преодолевших эти ограничения. Всегда здесь имеются элементы соревнования за сохранение жизни, за размножение между особями одного вида в их борьбе с врагами и паразитами, с жесткими условиями климата, с голодом и болезнями.

В борьбе с внешней, первоначально неорганизованной средой первичные организмы сразу же вступили в известное соревнование между собой. В первичной конкуренции довольно рано наступила также дифференциация на более активные и менее активные элементы, и это определило в дальнейшем раздвоение на хищника и жертву. Эта дифференциация привела к первому глубокому разделению всего живого на мир животных и мир растений. В дальнейшем подобная же дифференциация совершалась последовательно в каждой крупной ветви животного мира. Столкновение между хищником и жертвой становится важной движущей силой эволюции. В этом столкновении хищники конкурируют между собой в наиболее действительных средствах нападения, а жертвы — в средствах защиты. Обе стороны поднимаются в результате этой борьбы на высшую ступень своей организации. Борьба за существование приобретает все более активные формы.

Формы борьбы за существование, следовательно, весьма раз-12

ичны. Они могут изменяться на различных этапах эволюции и могут разнообразнейшим образом комбинироваться. Как правило каждый организм в сложнейших своих, и притом меняющихся, взаимоотношениях с внешней для него мертвой и живой природой находится непрерывно в состоянии борьбы за жизнь, и формы этой борьбы бесконечно разнообразны. Дарвин прекрасно сознавал сборный характер своего понятия борьбы за существование, но он справедливо указывал на трудность проведения определенных граней между различными формами борьбы, в своей конкретной сложности незаметно переходящих друг в друга. Многие авторы, и прежде всего Ф. Энгельс, указывали на необходимость расчленения этого понятия. Такого рода попытки и были сделаны разными авторами. Наиболее известна классификация Ллойда Моргана, несколько переработанная Л. Плате. Согласно этим авторам, различают: 1) конституциональную борьбу с климатическими факторами и болезнями, 2) межвидовую борьбу с организованными врагами (в том числе особенно с хищниками, паразитами, бактериями) и 3) внутривидовую борьбу и конкуренцию за пищу, пространство и размножение. Внутри этих групп проводилось и дальнейшее расчленение: так, например, межвидовая борьба, имеющая нередко характер прямой борьбы, может в других случаях проявляться в виде простой конкуренции за пищу, за место обитания (например, между различными травоядными в одной и той же степи). Внутривидовая борьба, являющаяся обычно в виде конкуренции, может иногда перейти в прямую борьбу (особенно, например, между разными возрастными группами: поедание собственной молоди у рыб, у тритонов и т. п.).

Ч. Дарвин первоначально обосновал неизбежность борьбы за существование геометрической прогрессией размножения, ведущей к тому, что средств к жизни нехватает на всех. Уже из приведенного обзора форм борьбы достаточно ясно видно, что значение этого фактора было значительно преувеличено. Наиболее важные формы борьбы за существование оказываются независимыми от размножаемости организма. Острота конституциональной борьбы не находится ни в какой связи с численностью особей данного вида. Острота прямой межвидовой борьбы находится даже в обратном соотношении с численностью особей данного вида (чем больше число особей данного вида, тем менее остра борьба с данным числом хищников). Только косвенная борьба, и именно активная конкуренция, обостряется прямо пропорционально числу конкурирующих особей и, следовательно, непосредственно определяется прогрессией размножения. Однако как раз этой форме борьбы мы и не можем приписывать значения основного фактора в прогрессивной эволюции, как это будет видно из дальнейшего. Реальность различных форм борьбы за существование и огромное значение этой борьбы в естественной обстановке не подвергаются сомнению, и мы поэтому не разбираем этого вопроса более детально. Борьба за существование ведет к гибели

(элиминации) или, по крайней мере, к ослаблению многих особей, к полному или частичному устранению многих особей данного вида от размножения и, следовательно, к преимущественному размножению одних особей перед другими. Этот процесс в был назван Ч. Дарвином естественным отбором, в предположении, что гибель и устранение от размножения являются в массе не случайными, а избирательными, т. е. что гибнут преимущественно более слабые и менее в данных условиях приспособленные особи, а переживают, главным образом, более сильные, более вооруженные, более ловкие, более стойкие и защищенные, лучше скрывающиеся и вообще более приспособленные к данным условиям среды. Естественный отбор есть выражение избирательного переживания и избирательного размножения неравноценных особей данного вида. Большое значение борьбы за существование в естественной природе совершенно бесспорно. Однако существование избирательного переживания или избирательной смертности устанавливается не без труда. Гибель отдельной особи является обычно делом случая. Вывод Дарвина является логическим заключением, и многие авторы до настоящего времени отвергают теорию естественного отбора, полагая, что существование дифференциальной смертности до сих пор ничем не доказано.

3. Естественный отбор

Известный эволюционист С. Чулок охарактеризовал теорию естественного отбора как «логическое уродство» (em «logisches Monstrum»), так как в нем заключение предшествует предпосылке. Эта характеристика была с большим жаром подхвачена всеми антидарвинистами. Все же она совершенно неправильна. Хотя несомненные факты исторического преобразования форм здесь объясняются лишь при помощи известной гипотезы, сама эта гипотеза представляет собой логическое заключение, сделанное на основании вполне правильных предпосылок. Если мы и до сих пор недостаточно знакомы с источниками естественной мутационной изменчивости и недостаточно конкретно представляем себе происхождение механизма наследственности, все же само возникновение новых наследственных изменений в отдельных особях известного вида, и притом не только в лаборатории, но и в природе, представляет собой прочно установленный факт, с которым мы не можем не считаться. Таким же прочно установленным фактом является и наличие борьбы всех организмов за свое существование (и именно в широком дарвиновском понимании, включающем не только «пассивные» формы борьбы, но даже и взаимопомощь разных организмов, резко изменяющую характер этой борьбы). Остается лишь доказать правильность сделанного заключения, т. е. показать существование естественного отбора, или избирательной смертности и размножения.

Различают обыкновенно прямые доказательства существования естественного отбора, т. е. доказательства, основанные на 14

прямых наблюдениях или на экспериментальных данных, и косвенные доказательства как результат умозаключения, основанного на некоторых закономерных соотношениях между определенными организмами и окружающей их средой.

Что касается косвенных доказательств существования естественного отбора, то все они, конечно, сохраняют полностью свою силу. Несмотря на все старания антидарвинистов, им до сих пор не удалось найти иного объяснения явлениям покровительственных окраски, рисунка и формы, явлениям предостерегающей окраски и мимикрии, развитию пассивных средств защиты, строению планктонных организмов, особенностям населения водных потоков, редукции крыльев у насекомых океанических островов и другим подобным фактам. Поэтому вся острота критики направлена на снижение, а иногда и на отрицание, распространенности и значения этих явлений в жизни животных и в процессе эволюции, а не на объяснение наблюдаемых фактов.

Нам нет надобности разбирать эти вопросы, поскольку они уже неоднократно подвергались весьма обстоятельному разбору (особенно у А. Вейсмана) и дополнялись многочисленными экспериментальными исследованиями (см., между прочим, сводку Г. Карпентера и Э. Форда по вопросу о мимикрии).

Переходя к прямым доказательствам существования естественного отбора, мы прежде всего укажем на случаи бессознательного вмешательства человека в природу, приведшие к отбору, который, строго говоря, стоит на грани между искусственным отбором и естественным. Во всяком случае, он протекал в природе, не был произведен человеком с каким-либо намерением и по сути ничем не отличался от естественного отбора.

В этой связи отметим наблюдения Веттштейна, сделанные им на альпийских лугах. На тех лугах, которые никогда не скашивались, некоторые виды горечавки (*Gentiana*) и погремка (*Ale-crolophm*) цветут и плодоносят в течение всего лета — с весны и до осени. На тех же лугах, на которых ранее производился покос, эти виды разбились на две формы: —■ весеннюю, которая цветет и плодоносит до покоса, и летнюю, которая развивается после покоса. Таким образом появился сезонный диморфизм.

Особенно интересны исследования Н. В. Цингера над растениями, обычно засоряющими посевы льна, и неизвестными вне этих посевов. Льняной рыжик (*Camelina linicola*) близок и, очевидно, произошел от дикого ярового рыжика (*C. glabrata*), отличаясь от него, прежде всего, своими крупными семенами, которые по весу приближаются к семенам льна. То же самое касается и льняной гречихи (*Polygonum linicola*, происходящей от дикой *P. lapathifolium*), льняной торицы (*Spergula linicola*, происходящей от обыкновенной *Sp. vulgaris*), льняного плевела (*Lolium remotum*, происходящего от обычного сорняка яровых посевов — *L. temulentum*). Здесь при просеивании семян льна всегда оставались самые тяжелые семена этих сорняков, наиболее приближающиеся по своему весу к семенам льна.

Погремок (*Alectrolophus apterus*) засоряет посеы озимой ржи и происходит от лугового погремка (*A. major*), но отличается от него нераскрывающимися коробочками, из которых семена высыпаются только при обмолачивании, что гарантирует их сбор человеком. Кроме того, семена лишены крылышка и потому не отсеиваются, а остаются вместе с семенами ржи. Гибель высыпающихся преждевременно семян и отсеивание семян с более развитыми крылышками привели к этим изменениям против воли человека.

Несмотря на эти интереснейшие наблюдения, все же нельзя не согласиться с голосами критиков, что прямых доказательств существования естественного отбора пока еще собрано довольно мало, и особенно это касается животных объектов. Наиболее доказательны известные наблюдения Чеснолы (Cesnola, 1904) и Беляева (Beljajeff, 1927) над истреблением богомолы птицами, исследования Крамптона (Stampton, 1904) над смертностью шелкопрядов-сатурний на стадии куколки, исследования Томпсона, Белля и Пирсона (Thompson, Bell a. Pearson, 1911) над осенней и весенней популяциями обыкновенной осы, в результате которых установлены ее изменения вследствие избирательного отмирания во время зимовки. Отбор привел здесь к значительному уменьшению изменчивости всей популяции. Еще более доказательны опыты над растительными объектами, как опыты Л. А. Сапегина (1922) над естественным изменением состава искусственной популяции пшеницы или наблюдения В. Н. Сукачева (1927) над избирательной гибелью различных естественных линий обыкновенного одуванчика, выращивавшихся в различных условиях посадки. Достаточно убедительными являются и наблюдения Гаррисона (Harrison, 1920) над избирательным истреблением птицами и летучими мышами бабочки *Opogabla autumnata* (что устанавливалось путем статистического изучения брошенных крыльев), приведшим к решительному преобладанию темной ее разновидности в сосновом лесу и светлой — в березовом.

Подобных данных действительно еще не много — можно было бы требовать более интенсивного исследования в этой области. Все же приведенные факты достаточно убедительны, хотя делались попытки снизить значение и этих наблюдений. Указывают (Robson a. Richards, 1936), что в опытах Чеснолы богомолы были привязаны и, следовательно, находились не в естественных условиях. Это, конечно, верно, но именно в данном отношении все богомолы находились в одинаковом положении. Между тем, смертность оказалась избирательной, а ведь только это и требовалось доказать. Указывают, что в известных наблюдениях Бум-пуса (Bumpus, 1899) над избирательной гибелью воробьев, собранных после бури, не была установлена причина смерти. И это, конечно, верно, но все же несомненно установлена избирательная смертность в некоторой одинаковой для всех воробьев обстановке. Правда, число особей было не особенно велико (136, из коих 64 погибли), почему мы и не приводим этих наблюдений в числе бесспорных доказательств. Многие другие данные обладают мень-

стью, но общее число таких менее надежных велико и в своей массе они не могут быть игно-

периментальные исследования в лаборатории, с некоторыми полевыми

шей доказательно
наблюдений очень
ридованы.

Наконец, экс-
значение которых

работники стараются снизить тошноту па-
ненормальность обстановки, имеют для непредубежденного
исследователя безусловно решающее значение. Я имею в виду прежде
всего многочисленные исследования над плодовой мухой дрозофилой
(*Drosophila melanogaster*).

Прежде всего отметим, что наблюдаемые в лаборатории дрозофила и
ее многочисленные мутации идентичны с теми, которые распространены
в естественных популяциях (исследования Четверикова, Дубинина,
Гершензона и др.), так что в эксперименте мы оперируем с вполне
естественным природным материалом. Отметим также, что нет никаких
оснований думать, что данный вид дрозофила представляет собой
результат гибридизации; принципиально то же самое наблюдается и на
других видах дрозофила. Эти оговорки мы делаем, так как опыт с
энотерой (*Oenothera lamarckiana*) мог бы располагать к известному
скепсису. В отношении эффективности искусственного отбора у
домашних животных были высказаны соображения такого же порядка.
Неоднократно указывалось, что мы недостаточно знаем историю
домашних животных, что многие из них, несомненно, выведены путем
гибридизации и что поэтому нельзя основывать вывод о значении
естественного отбора на его аналогии с искусственным отбором (Robson
а. Richards, 1936). Сторонники подобных взглядов считают, что исходный
материал здесь различный и, быть может, именно это определило
полученный эффект, а не сам отбор, который имеет лишь сортирующее
значение.

Я не считаю эти возражения основательными. Пусть гибридизация и
увеличила диапазон изменчивости у домашних животных, все же
определенные породы получены именно путем отбора, и сравнение
естественного отбора с искусственным является вполне законным.
Другое возражение против такого сравнения — строгая изоляция
домашних пород и контроль размножения со стороны человека — также
не является серьезным. И в естественной природе дивергенция
географических и экологических форм, ведущая к видообразованию,
связана с изоляцией, и, следовательно, никаких принципиальных
различий между естественным и искусственным отбором не существует.
На заре человеческой культуры, когда создавались многие породы
домашних животных, изоляция и контроль размножения ведь тоже не
были «строгими». Специфика искусственного отбора и в особенности
новейшие методы индивидуального подбора и испытания
производителей по их потомству способствуют лишь значительному
ускорению процесса, покоящегося на тех же основаниях, на которых он
разыгрывается в естественной природе. Смене сред, определяющих
эволюцию животных, появление человека означало еще, по крайней
мере, одну, и притом круп-

нейшую смену, и эта смена особенно резко коснулась тех животных, которых человек нашел нужным использовать и для которых он создал совершенно новую и в высшей степени своеобразную обстановку — крайне специализированную и активную «среду». Однако материал и средства эволюционных изменений остались принципиально теми же самыми.

Несмотря на все эти замечания, мы признаем известную специфику происхождения и развития домашних животных и поэтому в вопросах об основных факторах эволюции в естественной природе предпочтем использование такого материала, происхождение которого не вызвало бы никаких сомнений. Таким действительно хорошо изученным материалом и является дрозофила с ее многочисленными мутациями.

Результаты экспериментальных исследований над дрозофилой будут сейчас изложены. Здесь же мы отметим еще одну ошибку в понимании механизма действия естественного отбора, которая широко распространена не только среди антидарвинистов, но и среди крупнейших дарвинистов, как Роменс, А. Вейсман, Л. Плате, вследствие переоценки значения аналогии с искусственным отбором. Естественный отбор, как и наиболее примитивные формы искусственного отбора, основывается не на выборе особей, более подходящих к данным условиям (как современные формы искусственного отбора), а на уничтожении мало приспособленных. Вот это обстоятельство, что положительное значение естественного отбора есть лишь результат действия отрицательного фактора — избирательного уничтожения, т. е. элиминации, менее жизненных (в данной обстановке) особей, и забывается постоянно даже дарвинистами. Поэтому последние не смогли ответить на критику антидарвинистов, говоривших и говорящих до сих пор о том, что очень малые положительные изменения (мутации) не могут иметь селекционного значения. Вместо того, чтобы отбросить это возражение как основанное на неверном понимании механизма действия естественного отбора, дарвинисты стали придумывать различные вспомогательные теории, которые должны были объяснить закрепление самых незначительных (в том числе и «бесполезных») изменений. А. Уоллес использовал теорию соотносительных изменений с другими признаками, имеющими селекционное значение. А. Вейсман придумал теорию зачаткового подбора, который должен был обеспечить развитие известных признаков до того уровня, когда они могут приобрести селекционное значение. Л. Плате пытался спасти положение при помощи принципа смены функций, с учетом ламарковского фактора. Большинство палеонтологов прибегает к помощи автогенного ортогенеза и т. п. Вся эта полемика, поднятая сначала Майвар-том и подхваченная всеми антидарвинистами, произвела на самого Ч. Дарвина такое впечатление, что и он как будто начинал признавать существование каких-то трудностей для своей теории. Только у зоопсихолога Ллойда Моргана имеется ясная замена понятия селекционного значения (Роменса) противоположным 18

ему понятием элиминационного значения. Так как естественный отбор осуществляется не через выбор приспособленных, а лишь через уничтожение менее приспособленных, то и формы естественного отбора определяются формами элиминации (как эта и отражено в классификации Л. Моргана).

Таким образом, совершенно отпадает вопрос о селекционной роли незначительных благоприятных изменений. Можно говорить только об элиминирующем значении неблагоприятных изменений. В процессе эволюции происходит свободное накопление не только незначительных положительных, но и индифферентных и даже иногда частично вредных мутаций. Поэтому и постоянные указания антидарвинистов на то, что видовые различия имеют во многих случаях индифферентный характер, ни в какой мере не противоречат дарвиновскому пониманию видообразования и эволюции.

Лабораторные исследования над дрозофилой, произведенные в течение последних двух десятилетий, дали нам блестящие доказательства эффективности не только искусственного, но и естественного отбора, понимаемых в духе теории Дарвина. Экспериментами над дрозофилой в лабораторных условиях была доказана эффективность искусственного отбора по определенным признакам. Более того, была установлена эффективность искусственного отбора на проявление известного признака даже в пределах определенной, генетически, казалось бы, вполне однородной линии. При культуре определенной мутации удавалось путем искусственного отбора поднять проявление известного признака до максимума или снизить его до полного исчезновения. Это указывает на существование внутри этих линий множества очень малых мутаций, которые в отдельности не улавливаются генетическим анализом, "а обнаруживают свое существование лишь проявлением некоторого суммарного эффекта. Такие малые мутации обусловлены, очевидно, как и другие мутации, изменением генов, которые соответственно были названы генами-модификаторами.

В дальнейшем, однако, были сделаны следующие наблюдения. В чистых культурах некоторых мутаций, отличающихся ослабленной жизнеспособностью, проявление характерных признаков этих мутаций с течением времени (со сменой поколений) все более снижалось. Мухи теряли характерные свойства определенной мутации и возвращались по своей внешности к исходной дикой форме. опыты скрещивания между собой разных линий этих одичавших мутаций показали, что полученные гибриды в первом же поколении вновь приобретают все утраченные было свойства данной мутации. Это означает, что проявление признаков этой мутации было прикрыто действием каких-то других генов, которые при скрещивании перешли в гетерозиготное состояние и тем самым потеряли свое прикрывающее значение.

Все это понятно только при допущении, что в культурах мух с сниженной жизнеспособностью происходил естественный отбор

этих мух на жизнеспособность. Так как максимальное проявление мутации связано с наибольшим понижением жизнеспособности, то естественный отбор шел в направлении подбора мелких мутаций (обусловленных генами-модификаторами), снижающих проявление этой мутации.

Таким образом, 1) была показана эффективность искусственного отбора на, казалось бы, «чистом» материале; 2) было доказано существование в нем множества мелких мутаций и, наконец, 3) было показано, что эти мелкие мутации отбираются и в процессе естественного отбора в лабораторной «чистой» культуре. При этом изменялся и характер и внешний вид всей культуры.

Уменьшение вредности мутаций по мере их культивирования наблюдалось и у рачков-бокоплавов (*Gammaeus*) (Sexton, Clark a. Spooner, 1930) и, очевидно, покоится на том же естественном отборе модификаторов, снижающих вредные проявления мутаций, как и у дрозофилы.

Возражение, что все эти наблюдения производились в лабораторных, а не в естественных условиях, не имеет никакого веса. В природе не существует определенно характеризуемых стандартных естественных условий. Каждая среда имеет свою специфику условий, и в открытой природе они нередко еще гораздо менее «естественны», чем в лаборатории. Вспомним, например, жизнь в пещерах или жизнь внутри других организмов. Поскольку эволюция покоится на смене среды, нас как раз интересуют результаты такого переноса. Для дрозофилы в лаборатории создаются оптимальные условия температуры, влажности и питания. Только эти оптимальные условия дают возможность поддерживать культуру некоторых мутаций, которые в естественной обстановке вовсе не могли бы существовать. В лаборатории дрозофилы полностью избавлены от борьбы за существование с многочисленными врагами и паразитами, а также от всевозможных других неблагоприятных внешних факторов. Казалось бы, здесь нет борьбы и, следовательно, нет естественного отбора. И однако, даже при этих условиях естественный отбор оказался в высшей степени эффективным. В «естественной» природе, при условиях жесточайшей борьбы за существование, характерной для большинства насекомых, значение естественного отбора должно быть еще более значительным и результат должен сказываться значительно скорее, чем в лаборатории. Муха дрозофила исследуется в последнее время и в вполне «естественных» условиях. Методами генетики анализируется состав природных популяций ее. Первые исследования этого рода принадлежат С. Четверикову и Тимофееву-Ресовскому, которые показали наличие различных мутаций в природе. Н. Дубининым было установлено наличие известной дифференциации в местных популяциях дрозофилы и сдвиги в генетическом их составе в последовательных сезонах. Эти сдвиги, очевидно, обусловлены интенсивной гибелью во время зимы и должны быть в значительной мере отнесены за счет естественного отбора, т. е. избирательной смертности, хотя при боль-

том сокращении популяции может приобрести известное значение и случайность переживания отдельных особей. Наконец, С Гершензону удалось показать наличие в естественной популяции дрозофилы огромного количества более или менее явно вредных мутаций, частью даже полудоминантных, проявление которых было, однако, совершенно подавлено существованием других генов с эпистатическим влиянием. По внешности все мухи принадлежали к обычному дикому типу. Последние исследования особенно ясно показывают, что и в естественной природе идет непрерывный процесс накопления мутаций, нередко вредных, неблагоприятные проявления которых, однако, непрерывно нейтрализуются естественным подбором других мутаций.

Эти наблюдения имеют исключительное значение. Они показывают возможность перестройки наследственного механизма без изменения видимой организации. Если по мере накопления неблагоприятных мутаций происходит непрерывный отбор других мутаций, нейтрализующих действие первых, то это означает, что в неизменном по фенотипу организме генотип непрерывно меняется и, конечно, один и тот же организм с течением времени становится другим, если не по своему виду, то по своим формообразовательным потенциям. «Прочность» наследственного механизма оказывается весьма сомнительной, и не на ней покоится, следовательно, относительная устойчивость органических форм.

Эти факты опровергают также обычные возражения антидарвинистов, что мутации слишком редки, чтобы быть основанием для эволюции. В любой популяции имеется огромный скрытый резерв готовых мутаций, который при всяком изменении среды сейчас же мобилизуется. Раскомбинирование накопленных мутаций происходит, конечно, постоянно в результате свободного скрещивания и в особенности при скрещивании особей из различных популяций. Однако при данных условиях «нормальной» среды все возникающие таким образом комбинации оказываются неблагоприятными и элиминируются. Только при изменении условий среды эти соотношения изменяются. «Нормальная» комбинация теряет свои преимущества, и ее жизнеспособность снижается до уровня целого ряда других, время от времени возникающих комбинаций. Уже это обстоятельство, ставящее эти формы на один и тот же уровень, меняет численное между ними соотношение и облегчает скрещивание и дальнейшее раскомбинирование и перекомбинирование. Этот процесс еще более ускорится, если отдельные комбинации окажутся в новых условиях более жизнеспособными, чем исходная форма (в этих же условиях). Такое перекомбинирование должно, следовательно, быстро привести к выявлению всех уже имеющихся положительных и индифферентных мутаций и к установлению благоприятных их комбинаций. В этом смысле мы и говорим о мобилизации скрытых резервов. Вычисления и выводы Фишера о значении скорости процесса возникновения новых мутаций в определении направления эволюции полностью сохраняют свою силу. Эта скорость,

безусловно, совершенно недостаточна для того, чтобы обусловить течение эволюции в направлении, идущем против естественного отбора. Однако при предварительном накоплении резервов, что действительно происходит везде и непрерывно, изменение направления естественного отбора (при изменении среды) приведет к очень быстрому вскрытию тех частей резервов, которые лежат в требуемом направлении. О недостатке материала для эффективного действия естественного отбора в таком случае не может быть и речи. В самом деле, эволюционная перестройка вида может, очевидно, при изменении среды произойти с совершенно непредвиденной скоростью.

Мы видим, что в настоящее время теория естественного отбора, благодаря ряду новейших исследований, стоит на значительно более прочном основании, чем это было еще недавно. И это относится именно к прямым доказательствам его эффективности.

Отметим только лишь еще одно возражение, неоднократно выдвигавшееся против теории естественного отбора. Несомненно, что гибель отдельной особи есть дело случая и избирательная смертность проявляется только в массе таких случаев. Однако не все факторы, вызывающие гибель особей определенного вида, действуют избирательно хотя бы только в массе. Некоторые внешние факторы вообще не имеют селективного значения и губят любую особь, попавшую в сферу их действия. Это может замедлить действие естественного отбора, но не может его устранить, так как всегда имеется в наличии большое число факторов, обуславливающих избирательную гибель даже в такой среде, которая представляется как будто оптимальной (для «нормального» организма). И это как раз основные факторы среды, всегда необходимые для жизни каждой особи. Только в соотношениях этих факторов с организацией решается вопрос о жизнеспособности данной особи. Эта элементарная форма естественного отбора на жизнеспособность сохраняет свое значение даже при условии полного отсутствия врагов и полного обеспечения всеми необходимыми средствами к жизни, как мы это уже видели на примере лабораторных культур дрозофилы.

Естественный отбор мы отмечаем как основной фактор эволюции. Специфика материала, с которым оперирует естественный отбор, именно наследственные изменения отдельных особей, или мутации, — зависит в основном от самого организма (т. е. от его исторически сложившейся морфо-физиологической структуры). Для каждого организма характерны свои особые формы мутаций, и отдельные мутации встречаются с различной частотой. Факторы среды влияют на частоту появления мутаций (рентген, температура, химические вещества), вероятно, они определяют и их возникновение, но специфика их явно определяется самим организмом. Мутирование организма идет в различных направлениях. Частота появления определенных мутаций во всяком случае далеко не достаточна, чтобы помимо естественного отбора ока-

зять влияние на направление эволюционного процесса (как это показал Фишер). Таким образом, естественный отбор оперирует с определенным и, следовательно, до известной степени ограниченным материалом. И все же именно естественный отбор регулирует накопление мутаций, т. е. реализуемых наследственных изменений, в организме и определяет таким образом направление эволюционного процесса.

Конечно, не нужно представлять себе естественный отбор в виде особого творческого «принципа». Естественный отбор является в каждый данный момент лишь отражением складывающихся соотношений между организмом и средой. Именно эти, в процессе эволюции непрерывно меняющиеся, соотношения, выражающиеся в различных формах борьбы за существование, определяют характер и направление естественного отбора и эволюции.

Вместе с тем ясно, что авторы, видящие в процессе естественного отбора проявление действий внешней среды (эктогенез) и приравнивающие его лишь к внешним факторам эволюции, делают грубейшую ошибку. Естественный отбор, как результат борьбы за существование организма в известной среде, отражает всегда те конкретные соотношения, которые устанавливаются между организмом с его внутренними факторами и средой с ее внешними факторами. Направление естественного отбора диктуется именно всегда *соотношениями между внешним и внутренним*, а не внешними и не внутренними факторами порознь.

4. Изоляция (географическая и биологическая)

Если мы видим основной фактор эволюции в естественном отборе, то это не значит, что другие факторы не имеют никакого значения. Наоборот, мы уже отмечали, что без наследственной изменчивости (мутаций) эволюция невозможна: естественный отбор был бы бессилён создать новые формы, если бы он не располагал достаточным и как раз необходимым для этого материалом в виде большой и сложной серии мутационных изменений. Однако мутации сами по себе являются лишь сырым материалом, не определяющим направления эволюционного процесса. Это направление дается естественным отбором, и поэтому мы обозначаем последний как основной фактор эволюции.

М. Вагнер в свое время (Wagner, 1868, 1889) выдвинул теорию пространственной изоляции как дополнение к дарвиновской теории образования видов. М. Вагнер полагал, что только в том случае, если вид мигрирует и заселяет новые изолированные пространства, он может при участии естественного отбора дать начало новым формам. Эта теория подверглась критике со стороны А. Вейсмана и др. авторов, указывавших на бесспорные факты видообразования в одной местности без территориального разграничения, а также на возникновение различных форм, Ди- и полиморфизма одного вида в одной местности. Достаточно

вспомнить известные палеонтологические ряды третичных моллюсков *Planorbis multiformis* (*Gyraulus trochiformis*), описанные Гилгендорфом (Hilgendorf, 1866, 1901) и вновь критически обработанные Готтшиком (Gottschick, 1919—1920), показывающие историческое преобразование и дифференциацию одного вида в одном и том же водоеме. Не менее убедительны и данные по современному распространению некоторых организмов. Особенно поучительна фауна оз. Байкала. Здесь имеется огромная масса эндемичных организмов — до 200 видов и 31 род бокоплавов (Gammaridae), около 80 видов планарий, более 30 видов мало-щетинковых червей, очень много видов бычков, включая эндемичное семейство своеобразных бычков Cottocomphoridae с 11 видами в 6 родах, и интереснейшую голомянку *Comephorus baicalensis* как представителя эндемичного семейства. Все эти формы образовались, несомненно, здесь, на месте, в одном водоеме, без всякой миграции и пространственной изоляции. Аналогичная картина богатейшего видообразования известна и для оз. Танганяйки.

М. Вагнер выдвинул свою теорию географической изоляции, исходя из предположений о том, что всякая новая форма должна поглотиться при скрещивании с исходной, если она не будет изолирована. Те же соображения привели Дж. Роменса (Romanes, 1886) к теории физиологического отбора. Оставаясь в общем на дарвиновских позициях, он полагает, что новая форма может выдифференцироваться лишь в том случае, если известная группа особей оказывается при скрещивании между собой более плодовитой, чем при скрещивании с исходной формой. В этом случае предполагается, что расхождению морфологическому предшествует своеобразная физиологическая (половая) изоляция. Однако и этот принцип не может лежать в основе видообразования, так как у нас нет данных в пользу того, что физиологическая дифференциация всегда предшествует морфологической. Наоборот, мы знаем многие хорошо различимые формы и ясно ограниченные разновидности, которые между собой оказываются вполне плодовитыми (иногда это касается даже различных видов). В настоящее время основной мотив, приведший к разработке этих гипотез, может считаться отпавшим, так как мы знаем из современной генетики, что наследственные признаки при скрещивании вообще не поглощаются. Теории пространственной и физиологической изоляции оказались (в той форме, в какой они были предложены) неправильными. Эволюция во всяком случае может идти без всякой изоляции. Это, впрочем, отмечал и Дж. Роменс, подчеркивавший значение изоляции для «политипической», т.е. дивергентной, эволюции и вполне допускавший возможность «монотипической» эволюции на основе одного только естественного отбора, органически, однако, связанного с особой формой изоляции вследствие отмирания менее приспособленных особей еще до достижения ими половой зрелости. У нас имеется, однако, ряд данных, позволяющих утверждать, что географическая изо-2-4

ляция на малых пространствах является скорее тормозом в эволюции. Консервативность фауны изолированных (Южная Америка в прежнем) и малых (Австралия) континентов и островов (Новая Зеландия, Мадагаскар) указывает на замедленный темп эволюции по сравнению с крупными связными пространствами суши северного полушария и Африки. Это объясняется, конечно, с одной стороны, большим разнообразием условий существования, а следовательно, и более сложными формами борьбы за существование, но, с другой стороны, и тем, что большая абсолютная численность вида, достигаемая на больших пространствах, и более свободное скрещивание дают и больший материал наследственных изменений и, следовательно, способствуют большей эффективности естественного отбора (на что указывал уже и Ч. Дарвин). Все это, однако, вовсе не значит, что изоляция вообще не играет никакой роли в эволюционном процессе.

Широкое расселение определенного вида приводит его в самые различные условия существования. Различные местообитания при этом вовсе не должны быть изолированными: они могут быть связаны в одно неразрывное целое, и на всем этом обширном пространстве отдельные особи между собой скрещиваются. Однако особи далеко отстоящих местностей фактически между собой не скрещиваются. Так как в различных местностях условия борьбы за существование различны, то естественный отбор примет в них различное направление. Это положит начало образованию географических форм. В пограничных областях они будут между собой свободно скрещиваться, и популяция будет иметь переходный характер. Возникнет дифференцированный, но все же непрерывный круг форм («Rassenkreis») (Rensch, 1929). Если, однако, борьба за существование приведет к вытеснению некоторых местных форм другими, соседними, то такое вымирание промежуточных форм будет иметь своим последствием установление определенных границ между разновидностями. Здесь дивергенция форм обусловлена разными условиями среды, а их разграничение связано с вымиранием промежуточных форм (как это и было постулировано Дарвином). В сводке Ренша можно найти богатый материал, иллюстрирующий такой процесс образования географических форм.

Если в области сплошного распространения известного вида возникнет барьер в виде реки или пролива (для сухопутных организмов), горного хребта (для долинных), пустыни (для влаголюбивых), перешейка (для морских), водораздела (для пресноводных), — то произойдет разрыв в этом распространении; организмы, живущие по разным сторонам барьера, не будут между собой скрещиваться, и это неизбежно приведет к более или менее резкому морфофизиологическому разграничению этих форм, которые в разных условиях их существования будут эволюционировать в разных направлениях. Не трудно привести многочисленные примеры такого влияния географической изоляции на разграничение форм.

В недавнем геологическом прошлом Северная и Южная Америка были разъединены, и Панамского перешейка не было. Морская фауна была в этом районе одна общая. В настоящее время климат по обе стороны перешейка сходный, и фауна в прилежащих частях Атлантического и Тихого океанов в общем тоже весьма сходная. Однако, если сравнивать фауну не в общем — по ее характеру, по семействам и родам распространенных здесь животных, а в деталях, обращая особое внимание на видовой состав (т. е. на более молодые различия), то оказывается, что она в высшей степени различна. Из числа 1200 видов рыб, встречающихся по обе стороны перешейка, только 71 вид (т. е. 6%) является общим для обеих фаун. Обращает на себя, однако, внимание, что многие виды, характеризующие эти разделенные фауны, весьма между собой сходны (известно около 100 «параллельных» видов рыб), и это, несомненно, указывает на их недавнее расхождение, связанное с образованием указанного барьера. Другие виды успели разойтись за это время дальше, но их различия все же не достигли еще степени родовых различий. Даже невысокие водоразделы являются преградой не только для пресноводных, но и для многих влаголюбивых животных. Для горных животных такой преградой могут оказаться и долины. Горные колибри образуют в Южной Америке множество видов с весьма ограниченным распространением, и отдельные виды иногда ограничиваются в своем местообитании одним вулканом. При учете значения всех таких физических барьеров нельзя, однако, не принимать во внимание и различной активности самих организмов и наличия у них средств для распространения (в том числе и пассивных средств расселения по воздуху или по воде, с ветром или течением).

Иногда, впрочем, даже весьма активные в передвижениях животные, как перелетные птицы, все же склонны к большой местной изоляции вследствие консервативности их инстинктов, заставляющих их возвращаться для гнездования всегда в ту же местность, где они сами выросли.

Совершенно исключительное значение имеют явления пространственной изоляции для малоподвижных, оседлых животных (или для тех растений, семена которых не разносятся ни ветром, ни животными), так как здесь нередко и небольшие расстояния оказываются практически непреодолимыми.

Особенно показательные примеры такого рода можно привести в отношении наземных моллюсков. Известны классические исследования Гулика (Gulick, 1905) над распространением наземных улиток Achatmellidae на Сандвичевых островах (других моллюсков там нет вовсе). Эндемичный здесь род Achatinella распадается на множество видов (200—300) и подвидов (свыше 1000). Каждый остров имеет свои многочисленные виды со своим ограниченным местообитанием. На острове Оагу имеется 25 видов Achatinella (более 200 видов Achatmellidae), и распространение каждого ограничивается одной долиной, где они живут 26

о влажных, тенистых лесах. Наибольшие различия имеются между наиболее удаленными видами. В этом случае невысокие гребни, разграничивающие отдельные долины, на которых лес прерывается или становится более редким, оказываются вследствие большей сухости почвы уже почти непроходимыми (исторически расселение происходило, конечно, и через гребни) для этих моллюсков. Здесь сама изоляция, на очень небольших пространствах, при почти идентичных условиях, привела все же к явной дифференциации, к явному *разграничению* форм. Эта дифференциация является результатом процесса естественного отбора, протекавшего в случайно несколько различном материале и в несколько все же различных условиях борьбы за существование.

Сам автор при этом несколько преувеличивает значение изоляции. Отметим, что Дж. Гулик один из первых обратил внимание на дифференцирующее значение случайного выделения небольшой группы особей — будь то через ее миграцию или через неизбежную истребление большинства особей данной популяции. Небольшая группа особей будет, как правило, отличаться в своих признаках от средней нормы, характерной для всей прежней популяции. В случае ее изоляции она дает начало новой форме. Несколько отличные взаимоотношения с внешней средой приведут через процесс естественного отбора и к дальнейшему расхождению с исходной формой. Однако Гулик, выдвигая изоляцию как основной фактор эволюции, недооценивает значения естественного отбора, впадая при этом в противоречие с собственными выводами. Отсутствие ведущего значения естественного отбора Гулик доказывает тем, что расхождение в признаках различных *Achatinellidae*, живущих в соседних долинах острова Оаху, произошло несмотря на идентичность климата и прочих условий существования (та же растительность и те же враги). Здесь повторяется обычная ошибка других авторов, приравнивающих естественный отбор внешней среде. Эта ошибка делается, однако, только при критике ведущего значения естественного отбора. Подчеркивая значение изоляции, Гулик обращает особое внимание на то, что в процессе естественного отбора решающее значение имеет не столько активность внешней среды, сколько различные формы активности самого организма, по-разному использующего эту среду. Если же разные группы организмов относятся по-разному даже к идентичной среде, то естественный отбор в изолированных группах не вполне идентичных особей всегда даст различный результат, т. е. приведет к дальнейшей дивергенции форм (как среди *Achatinellidae* Гавайских островов). Значение изоляции новых форм от скрещивания Гуликом, несомненно, преувеличено. Не надо забывать, что сам естественный отбор, т. е. переживание наиболее приспособленного, является фактором, изолирующим новую форму от скрещивания со старой вследствие отмирания последней. Отбираемые особи скрещиваются, главным образом, между собой, а не с элиминируемыми

особями, которые гибнут в большом количестве до полового созревания. Эта форма изоляции включается в понятие естественного отбора, и поэтому ее нельзя противопоставлять последнему. Процесс естественного отбора, сопровождаемого такой изоляцией, т. е. отмиранием исходной формы, лежит в основе дарвиновского понимания эволюции как процесса прогрессивного преобразования органических форм. Это, однако, не ведет к дифференциации, т. е. к расчленению одной старой формы на две или несколько новых. Типичное дарвиновское расхождение признаков требует, несомненно, дальнейшей изоляции новых форм в их местообитании, в их инстинктах, во времени созревания половых продуктов и т. д. Не эволюция сама по себе, а дифференциация, увеличение многообразия форм, их взаимное разграничение и дальнейшая дивергенция определяются различными формами изоляции (Дж. Гулик и особенно Дж. Роменс).

Дж. Гулик предлагает для различных форм изоляции новый термин — «сегрегация», понимая под этим изоляцию групп родственных особей, отличающихся чем-либо друг от друга. Так как, однако, уже каждая отдельная особь фактически всегда отличается от любой иной особи, то понятия сегрегации и изоляции в своем конкретном содержании совпадают.

Изоляция в новой среде приводит иногда к довольно быстрому изменению форм; так, Иордан (Jordan, 1905) указывал на быстрое изменение озерной форели, перенесенной в ручьи Северной Америки, в обыкновенную ручьевую форель. В Австралии из яиц обыкновенной английской ручьевой форели получилась очень крупная озерная форель, отнесенная к особому виду (*Salmo ferrox*). В Лааховое озеро в Швейцарии в 1866 и 1872 годах были пущены сиги, полученные из икры сигов Боденского озера. В новой среде эти сиги в течение семи поколений (за 40—44 года) изменились весьма значительно. Число жаберных тычинок удвоилось (существенный признак!), и их относительная длина увеличилась (Thienemann, 1912).

Кроме пространственной изоляции, не меньшее значение имеют иногда и иные формы изоляции, которые можно обозначить как биологические. Сюда относится, прежде всего, обособление экологических форм, затем — сезонное разделение и, наконец, физиологическое. Экологическое обособление животных связано с расхождением и иногда специализацией в питании, в конкретном местообитании с распределением по различным почвам, по влажности места, по характеру растительности (лесные, степные, пустынные формы, с дальнейшими подразделениями), по образу жизни (дневной, ночной), по вертикальному распределению на суше (в земле, на ее поверхности, на кустарниках и деревьях и т. п.) или в воде (донные и нектонные организмы и т. п.) и в особенности по их отношениям к другим организмам, т. е. по месту (экологической нише), занимаемому в том или ином характерном биоценозе. Такое обособление «экотипов» имеет, несомненно, основное значение в процессе дифференциации осо-

бей одного вида и является источником обычного видообразования при отсутствии географического разделения. Упомянутые примеры видообразования в одном водоеме (байкальские бокоплавцы, бычки и планарии), несомненно, связаны с экологической дифференциацией. Во всех этих случаях скрещивание расходящихся форм затрудняется вследствие их различного местообитания. В других случаях разделение может стать еще более резким, например при расхождении во времени созревания половых продуктов. Такое сезонное разделение произошло, например, у различных рас обыкновенной сельди, которая частью мечет икру весной в бухтах, частью — осенью на мелях более открытого моря (Heincke, 1898). Сезонные расы известны и для целого ряда пресноводных рыб из семейства лососевых, осетровых, карповых, а также у окуней, судака [«яровые» и «озимые» расы (Берг, 1934)]. Обыкновенная креветка (*Crangon vulgaris*) известна в двух расах, еще не различимых по виду, из которых одна мечет икру весной, другая — осенью (Plate, 1913). От обычной водной лягушки (*Pana esculenta*) в Восточной Европе обособился подвид *R. ridibunda* с заметно иным временем икрометания. Дубовый шелкопряд (*Lasiocampa quercus*) появляется в июле — августе, а его почти неотличимый подвид (*L. quercus callunae*) — в мае — июне, так что скрещивание между ними почти невозможно. Бабочки *Agriodes thetis* и *A. coridon* различаются тем, что второй вид имеет один период размножения, падающий между двумя периодами размножения первого.

Во всех этих случаях скрещивание невозможно вследствие разного времени созревания половых продуктов. Однако нередки и другие препятствия для скрещивания едва лишь обособленных форм.

Иногда это довольно большие расхождения в строении копулятивных органов, что наблюдается у насекомых и у пауков, или даже простая разница в величине тела. Большое значение имеют нередко и различия во вторичных половых признаках, в видовых отметинах, связанные с различиями в половых инстинктах. Наконец, иногда довольно рано развиваются такие различия в половых клетках, которые затрудняют оплодотворение или вызывают бесплодие потомства. В этой связи нельзя не напомнить значения хромосомальных aberrаций как одной из основ возникновения мутаций (кроме генных). Новейшие исследования не только над растительными объектами, но и над животными, показывают их значительную распространенность как в лабораторных опытах, так и в природе. Несомненно, такие aberrации лежат нередко в основе видообразования. В этом случае обычно сразу возникает половая изоляция вследствие бесплодия гибридов (невозможность нормального редукционного Деления). У растений большую роль играет появление полиплоидов; у животных полиплоидия, очевидно, не имеет такого значения, но очень часто наблюдаются инверсии и транслокации. Из последних видообразовательное значение имеют, повидимому,

лишь **внутрихромосомные** транслокации, или перестановки (Дубинин, 1937). Таким образом, сразу возникают новые физиологически изолированные популяции, которые в известных условиях могут получить некоторые преимущества перед исходной формой. Во всех этих случаях физиологическая изоляция неизбежно приведет и к явному морфологическому разграничению новых форм.

Таким образом, мы нисколько не отрицаем значения различных форм изоляции в процессе эволюции и прогрессивной дифференциации мелких таксономических групп. Мы, однако, отмечаем, что изоляция ни в какой мере не является условием эволюции. Наоборот, широкое скрещивание увеличивает разнообразие возможных комбинаций и является условием, увеличивающим пластичность и возможность быстрой эволюции. Без изоляции возможны и видовая дифференциация и разграничение форм при вытеснении и вымирании промежуточных (типичное дарвиновское расхождение признаков). Однако все виды изоляции ускоряют процесс такого разграничения. Изоляция в более ограниченных условиях существования легко ведет к специализации, к ограничению форм борьбы за существование одной лишь внутривидовой конкуренцией и к общему замедлению темпа **эволюции**.

При изоляции небольших мелких популяций процессы естественного отбора до некоторой степени осложняются вследствие возрастающего значения случайного переживания отдельных особей (Delboeuf, **Gulick**, 1905), быть может, вовсе не наиболее приспособленных, и случайной гибели отдельных особей с благоприятными признаками. В отдельных малых популяциях происходит случайное размножение одних мутаций и случайная гибель других, и это тем ярче выражается, чем более существование популяции зависит от переживания отдельных случайных особей (см. С. Четвериков, Н. Дубинин). В особенности велика роль случайной гибели и случайного переживания в популяциях, периодически сильно истребляемых (вследствие периодических эпидемий, истреблений паразитами или, еще чаще, вследствие зимней гибели). И все же, несмотря на распространенность этих явлений, они имеют чисто местное значение и носят характер временных уклонений. Вряд ли такие «генетико-автоматические процессы» приводят к длительным изменениям, получающим существенное значение в процессе эволюции. К подобному заключению приходит и И. М. Поляков (1936—2), который считает, что накопление бесполезных признаков в изолированных популяциях может иметь лишь подчиненное значение и в основном только на низовых ступенях эволюции (главным образом, при образовании рас, разновидностей и уже в меньшей степени — видов). Всякая изоляция на малых пространствах имеет известное значение лишь для процесса распада на местные формы. На весь процесс эволюции в целом он оказывает скорее всего лишь **тор-30**

мозаичное влияние (как всякое сокращение общей численности популяции и всякое ограничение условий среды, связанное с упрощением форм борьбы за существование).

Изоляция всегда является лишь фактором, способствующим распаду вида на разграниченные местные формы, нередко идущие затем дальше по пути крайней специализации.

5. Скрещивание (комбинации)

Скрещивание особей между собой является одним из наиболее важных факторов эволюции. Для более высоко организованных форм половое размножение становится, повидимому, даже непременным условием, без которого эволюция невозможна. Чем выше организация животного, чем сложнее в нем коррелятивные связи между его частями и функциями, тем менее возможны отдельные благоприятные мутации. Каждая мутация означает нарушение развития и, следовательно, нарушение строения и функций организма, тем более глубокое, чем разностороннее указанные коррелятивные связи. Если отдельные мутации почти всегда неблагоприятны для жизни особи, то эволюция не может идти путем их простого суммирования. Каждая мутация дополняется сначала рядом других мутаций, которые нейтрализуют ее вредные проявления. Только сложная комбинация мутаций может приобрести положительное значение в борьбе за существование. Эти комбинации создаются лишь в процессе непрерывного скрещивания различных особей в пределах данной популяции. При отсутствии естественного отбора свободное скрещивание известного числа мутантов с неизменной формой привело бы очень быстро к состоянию равновесия, определяемому известной формулой Пирсона — Гарди (теоретически вполне справедливой для бесконечно большой популяции). Поскольку, однако, процесс естественного отбора всегда существует, формула Пирсона — Гарди могла бы найти применение лишь по отношению к вполне безразличным мутациям, каковые встречаются, очевидно, исключительно редко.

Положение, однако, осложняется тем, что в любой популяции не просто имеется известное число мутаций, а происходит постоянный процесс мутирования. Формулой Пирсона — Гарди это также совершенно не учтено. Поэтому мы не можем пользоваться этой формулой. Мы можем лишь отметить, что при наличии процесса мутирования равновесие никогда не наступает, а число мутантов будет непрерывно возрастать, если этому не будет препятствовать естественный отбор. Естественный отбор будет снижать (до известной степени) численность неблагоприятных мутаций и будет с огромной быстротой увеличивать число благоприятных мутаций, которые очень скоро вытеснят исходную форму во всей популяции.

Вопрос о скоростях распространения мутаций в популяциях подвергался тщательной разработке при помощи математических

методов в исследованиях Фишера, Райта и Холдена. Из выводов этих авторов отметим заключение Холдена о том, что благоприятная комбинация нескольких неблагоприятных генов не может рассчитывать на быстрое распространение, если не произойдет резкого временного ослабления естественного отбора. Отметим, что это касается обычных крупных мутаций, вредность которых имеет явно элиминирующее значение. Надо сказать, что математическая теория естественного отбора вряд ли может дать много новых выводов, поскольку эти выводы всегда основываются на ряде допущений, иногда достаточно произвольных. Результат предпрещается именно характером предпосылок.

К этим вопросам можно подойти ближе при рассмотрении экспериментального материала и при исследовании изменений конкретных популяций в природе. Эти исследования показывают, что процесс образования благоприятных комбинаций идет так быстро, что без труда наблюдается в лабораторных культурах, как это было разобрано в предыдущем разделе. Эта быстрота комбинирования обеспечивается не только скрещиваниями, но, главным образом, интенсивным действием естественного отбора. Однако без непрерывного скрещивания эти комбинации не могли бы возникать, и, следовательно, процесс естественного отбора не имел бы поля для своего действия. Значение скрещивания выступает ясно, если сопоставить процессы преобразования форм у организмов с нормальным половым размножением (амфимиксисом) и процессы их преобразования у организмов, размножающихся исключительно бесполом путем, партеногенетически, или путем самооплодотворения (аутомиксис). Только у первых мы наблюдаем эволюцию целых популяций и настоящее видообразование, в смысле образования действительно новых форм. Во втором случае эволюция по меньшей мере затруднена. При партеногенезе и самооплодотворении мы нередко видим дифференциацию, распад вида на много вполне стойких форм, различающихся друг от друга по отдельным признакам, которые различно скомбинированы в отдельных линиях. Особенно хорошо это видно у самоопыляющихся растений, виды которых распадаются на многие элементарные виды, как это уже давно описано А. Жорданом для крупки *Draba verna*, которая дает до 150 стойких форм. С точки зрения генетики это вполне понятно, так как при переходе к систематическому самооплодотворению вида, возникшего обычным путем и представляющего, следовательно, форму всегда гетерозиготную по многим признакам, неизбежно должен произойти процесс расщепления с постепенным выделением всех возможных гомозиготных форм (из которых сохраняются, конечно, лишь жизнеспособные). Когда этот процесс завершится, то дальнейшая дифференциация прекратится, за исключением лишь возможности возникновения отдельных мутаций (которые, однако, не смогут вступить в новые комбинации). Распад вида не представляет здесь творческого процесса, а лишь выделение форм, образовавшихся в течение преж-

ней эволюции. Эта эволюция протекала на базе скрещивания (амфимиксиса).

Комбинирование мутационных изменений представляет собой важнейший процесс, дающий «основной» материал для прогрессивной эволюции путем естественного отбора наиболее благоприятных комбинаций.

Естественный отбор комбинаций

Теперь мы можем значительно уточнить наше понимание механизма действия естественного отбора. Обычно предполагается, что эволюция идет путем суммирования больших и малых положительных мутаций. В результате этого суммирования и вырабатываются положительные в данной обстановке, т. е. приспособительные, признаки организации. Мы отмечаем невозможность этого пути, так как ничего неизвестно о том, чтобы когда-либо возникли новые положительные мутации. Это, во-первых, невозможно допустить для такой сложной и целостной структуры, приспособленной к известной среде, каковым является любой организм. Отдельное изменение известной части и какой-либо функции может только повредить его целостности и приспособленности. И, во-вторых, мы о возникновении благоприятных мутаций и в самом деле ничего не знаем: таких наблюдений нет. Все новые мутации, возникшие в экспериментальных условиях, вредны в тех или иных отношениях. В естественной природе они, как правило, не встречаются в явном виде, так как они уничтожаются отбором. В естественной природе, правда, встречаются, и притом нередко, довольно устойчивые и определенные индифферентные, а иногда и благоприятные отклонения характера мутаций. Это, однако, безусловно уже не новые простые мутации, а результат долгого исторического преобразования известных мутаций (возникших, вероятно, как вредные) через естественный отбор дополнительных малых мутаций, т. е. через установление благоприятных комбинаций. Теоретически можно допустить возникновение новых индифферентных мутаций только лишь для более автономных систем органов, например для покровов и ряда внешних признаков, как окраска или скульптура, различные придатки и т. п., изменение которых мало задевает существующую организацию. Опираясь только на факты, [приходится признать, что почти все новые мутации вредны. Правда, при изменении среды вредная мутация могла бы оказаться индифферентной или, быть может, даже полезной, однако последнее возможно в основном только для мало в общем значащих внешних признаков. Общей теории эволюции, на таких редких явлениях построить невозможно. Переход от неблагоприятных мутаций к благоприятным их комбинациям теоретически возможен. Приближение к такому результату было даже получено экспериментально. Гонзалес (Gonzalez, 1923) добился некоторого продления жизни дрозофилы путем комбинирования трех мута-

ций, обладавших уменьшенной жизнеспособностью по сравнению с дикой формой мухи дрозофилы (впрочем, одна из этих мутаций давала увеличение продолжительности жизни у самца). Однако нужно помнить, что это продление жизни касалось лишь мух, живущих в лабораторных условиях (дефекты в строении крыла делают их совершенно неспособными к жизни на воле) и, кроме того, «благоприятная» комбинация обладала вдвое меньшей плодовитостью по сравнению с дикой формой.

Подобным образом Тимофеев-Ресовский (Timofeeff-Ressovsky, 1934) получил комбинации мутаций с повышенной жизнеспособностью у *Drosophila funebris* (eversae — singed с 103% вылупления по сравнению с дикой) и комбинацию с почти нормальной жизнеспособностью (miniature ■ — bobbed с 97% вылупления) из мутаций, *которые* в отдельности обладают заметно сниженной жизнеспособностью (miniature 70% и bobbed 85%). Кюн (Kiihn, 1935) нашел то же самое у мучной моли (*Ephestia kiihniella*): красноглазая раса обладает пониженной жизнеспособностью, однако в комбинации с другой мутацией, которая преобразует красные глаза в фиолетовые, прозрачные, жизнеспособность полностью восстанавливается.

Дж. Холден показал, однако, ничтожную вероятность распространения в природе благоприятной комбинации нескольких мутаций, которые в отдельности неблагоприятны. Очевидно, и на таких редких случаях также нельзя построить общей теории эволюции. Предполагается, что малые мутации индифферентны или даже могут быть благоприятными. В пользу этого нельзя привести никаких доводов. Можно лишь допустить, что во многих случаях их вредность так мала, что не приводит к заметному увеличению смертности (особенно в гетерозиготе) и что, следовательно, такие мутации довольно свободно накапливаются в популяции и свободно между собой комбинируются. Из этих комбинаций некоторые могут оказаться и благоприятными.

Механизм естественного отбора можно, оставаясь на базе фактов, представить себе лишь следующим образом. Всякие не слишком вредные мутации (т. е. заметно не увеличивающие смертности гетерозиготной формы) накапливаются в популяции. В процессе естественного отбора наиболее стойких особей происходит все время обезвреживание этих мутаций (через комбинирование с другими и преобразование в индифферентные, которые могут затем появиться и в гомозиготном состоянии). При изменении среды известные индифферентные мутации, и в особенности их более сложные комбинации, могут приобрести значение благоприятных изменений. Тогда они начнут быстро распространяться. Путем дальнейшего комбинирования будут уничтожаться все остатки вредных проявлений в гомозиготных особях (по главной мутации). Таким образом, эволюция идет не путем суммирования благоприятных мутаций (таковых нет) и даже не путем простого суммирования индифферентных мутаций, а путем непрерывного комбинирования безразличных и малых вредных мутаций. Только таким ком-

бнированием достигается их обезвреживание, в результате которого в популяции накапливаются многочисленные резервы индифферентных мутаций. Таким путем могут фиксироваться отдельные более крупные мутации, если их вредность сопровождается некоторыми положительными проявлениями. При всяком изменении среды происходит мобилизация этого скрытого резерва обезвреженных, т. е. теперь уже индифферентных, мутаций, часть которых может в новых условиях получить положительное значение.

Каждый положительный признак (реакция) достигается не суммированием положительных мутаций, а коренной переработкой отрицательных и индифферентных мутаций в процессе их непрерывного перекомбинирования под контролем естественного отбора. Естественный отбор играет и здесь роль не суммирующего, а интегрирующего фактора.

В результате сказанного мы можем себе представить механизм действия процессов мутирования, комбинирования и естественного отбора следующим образом:

I. При постоянной среде происходит:

1. Накопление мутаций (не очень вредных).
2. Обезвреживание мутаций через их комбинирование (отбор модификаторов).
3. Образование большого скрытого резерва индифферентных (обезвреженных) мутаций при относительно неизменном фенотипе.

II. При изменении среды:

1. Часть индифферентных мутаций, и в особенности их комбинации, получают преимущества перед исходной формой.
2. Выявляются все новые благоприятные комбинации в гомозиготном состоянии.
3. Происходит отбор наиболее благоприятных комбинаций и установление нового генотипа, ведущего к развитию адаптивно (соответственно новой среде) измененного фенотипа.

Значение основных факторов эволюции

В заключение нашего разбора основных факторов эволюции мы не можем не отметить, что различное понимание роли различных факторов, — изменчивости и наследственности, естественного отбора, скрещивания и изоляции, — в процессе эволюции в значительной мере обусловлено различным пониманием последней.

Если мы будем под эволюцией понимать вообще любое историческое преобразование организма, то, быть может, мы припишем главное значение *изменчивости* организма как основному условию, без которого эволюция действительно невозможна. Если же мы отмечаем образование новых прогрессивных форм жизни, если мы отмечаем закономерную направленность эволюционного процесса по пути приспособления организма к окружающей среде, если мы видим все возрастающую активность организмов

в использовании средств этой среды,—то мы неминуемо должны признать основным фактором эволюции процесс *естественного отбора* наиболее приспособленных особей.

Если мы, наконец, понимаем под эволюцией процесс дифференциации известного вида организмов, его расчленение, расхождение признаков и дивергенцию, ведущую ко все возрастающему многообразию существующих форм жизни, — то мы припишем значение основного условия эволюции различным формам *изоляции* (включая дарвиновскую изоляцию через отмирание исходной формы).

Большинство разногласий в этом случае покоится на недостаточно точном определении понятий, которые в биологии вообще, а в данном случае в особенности, с трудом поддаются резкому разграничению, благодаря сложному взаимодействию факторов, существованию действительного многообразия и наличию переходов между различными формами эволюции.

Во всяком случае, мы еще раз отмечаем, что изменчивость без какого бы то ни было отбора приводит лишь к дезинтеграции, т. е. к распаду органических форм. Наследственная изменчивость есть необходимое условие эволюции, но не ее движущая сила. Точно так же и изоляция сама по себе ведет лишь к распаду вида на подчиненные формы в пределах прежнего типа (подобно распаду *Draba cerna* на элементарные виды или «жорданоны»). Только при вмешательстве процесса естественного отбора начинается подлинное творчество новых форм жизни на базе материала, подготовленного как изменчивостью и наследственностью, так и скрещиванием и изоляцией.

6. Корреляции

Корреляции, или взаимозависимости в развитии частей, а следовательно, и взаимозависимости в их изменениях, т. е. явления соотносительной изменчивости, — имеют огромное значение в процессе эволюции, как это было отмечено уже Ч. Дарвином. Если комбинирование мутаций, а тем более комбинирование признаков, является необходимым условием эволюции, то *благоприятные комбинации должны быть определенно зафиксированы*, они должны быть *спаяны между собой* и проявляться всегда совместно. Наиболее простые формы такого совместного проявления представляют явления сцепления. Такого рода связи создаются в результате естественного отбора мутаций, обусловленных изменениями генов, локализованных в одних и тех же хромосомах. Устанавливаемые таким путем связи были мною обозначены как геномные корреляции. Геномные корреляции, основанные на явлениях сцепления, не обладают особо значительной прочностью, так как в некоторых случаях возможны нарушения сцепления, при разрывах и транслокациях хромосом (при скрещивании с неизменной формой возможны и разрывы при перекресте хромосом). Прочнее взаимозависимости, основан-36

ные на плейотропном действии отдельных генов. Однако совершенно невероятно, чтобы различные проявления одного гена были хотя бы в какой-либо мере благоприятными. Поэтому явления плейотропизма могут быть включены в процесс эволюции лишь через дополнительный подбор модификаторов (меняющих различные их проявления), связь которых с данным геном должна быть обеспечена теми же явлениями сцепления, т. е. их локализацией в той же хромосоме.

У животных со сложными процессами индивидуального развития устанавливаются, однако, и новые формы плейотропизма. Более тесная связь между морфогенетическими процессами становится в процессе эволюции условием для нормального течения всего онтогенеза. Морфогенетические зависимости определяют, по меньшей мере, точное место и время закладки органа, они нередко определяют протяженность этой закладки и даже ориентировку тонких гистологических структур. Таким образом, взаимозависимости развивающихся частей определяют правильность топографических, объемных, структурных, а через это — и функциональных соотношений. Изменение положения или размеров одной части приводит к изменению положения или размеров и других частей, в своем развитии связанных с первой. Морфогенетические зависимости приобретают регуляторный характер. При отклонениях в процессах развития, определяемых мутацией, т. е. изменением гена, выявляется целая цепь морфогенетически между собой связанных изменений в различных частях организма. Проявится явный плейотропный эффект изменения отдельного гена. Однако этот плейотропизм имеет несколько иной механизм действия, чем, например, плейотропизм различных генов у дрозофилы. У дрозофилы мы не находим явных зависимостей между морфогенетическими процессами. Развитие имеет хорошо выраженный «мозаичный» характер. Мы должны допустить, что и здесь имеются зависимости. На это указывает само существование явления плейотропного действия генов. Однако эти зависимости определяются, очевидно, процессами, быть может, биохимического характера, протекающими еще в самом яйце или, позднее, внутри клеток или групп однородных клеточных агрегатов. Изменение известной части определяется процессами, протекающими внутри данной части.

У позвоночных животных достигает очень большой сложности именно система морфогенетических зависимостей. Развитие приобретает регуляторный характер. Изменение отдельной части зависит не только от процессов, протекающих в этой части, но и от процессов, протекающих в других, обычно соседних, частях. Через эти взаимозависимости происходит взаимное урегулирование соотношений, приобретающее особо большое значение при всех отклонениях от нормы.

Обычный плейотропизм типа дрозофилы является скорее тормозом в эволюции, так как отдельное, быть может, благоприятное, мутационное изменение сопровождается целым рядом

других, почти всегда неблагоприятных, изменений, которые только дальнейшим подбором модификаторов могут быть обезврежены.

Между тем плейотропизм, основанный на существовании морфогенетических корреляций, нередко сразу приводит к согласованному изменению всего организма или, по крайней мере, целого ряда структурно и функционально более тесно связанных образований. Такие морфогенетические корреляции не только не препятствуют, но, наоборот, способствуют более быстрой, и притом гармонической, перестройке всего организма в процессе эволюции. Еще большее значение имеют в этом смысле нормальные функциональные связи между частями организма, которые нередко имеют также морфогенетическое (или, по меньшей мере, трофическое) значение. В случае наличия «эргонических» корреляций наблюдается сразу вполне согласованная перестройка функционально связанных частей. Эта перестройка касается обычно более тонких структур и падает на более поздние стадии развития организма, когда он уже вступает в фазу своей дефинитивной функциональной деятельности. Конечно, и эти процессы перестройки, если они связаны с наследственным изменением какого-либо гена, мы должны, с точки зрения генетики, отнести за счет проявления плейотропного его действия. Однако в этом случае обусловленность всей цепи изменений изменениями одного гена является очень уж косвенной.

Во всяком случае, наличие коррелятивных зависимостей регуляторного характера (а такие зависимости создаются постепенно лишь в процессе длительной истории организмов) является моментом, чрезвычайно облегчающим процесс эволюции. Такие корреляции значительно повышают пластичность организма и позволяют ему с гораздо большей скоростью перестраиваться в целом соответственно требованиям изменяющейся среды.

Резюмируя сказанное, можно отметить, что наличие явлений плейотропного действия генов, вообще говоря, является скорее тормозом эволюции. Однако, если этот плейотропизм покоится на морфогенетических или эргонических взаимозависимостях регуляторного характера, то он, наоборот, становится условием для возможности очень быстрой перестройки организма. Для позвоночных животных характерно накопление таких регуляторных процессов и постепенное усложнение системы морфогенетических и эргонических корреляций в процессе их эволюции. Это обеспечило возможность их быстрого морфофизиологического прогресса. Само установление новых корреляций возможно лишь в результате процесса естественного отбора, на базе отдельных мутационных изменений, сопровождающихся явлениями плейотропизма. Естественный отбор всегда будет идти в направлении нейтрализации вредных проявлений плейотропизма. Однако фиксирование благоприятных комбинаций возможно, очевидно, лишь в том случае, если отдельные изменения касаются различных генов, входящих в одну группу сцепления (т. е. локализованных

в одной хромосоме). Таким образом, постоянно создаются благоприятные корреляционные механизмы характера геномных корреляций. Эти связи не обладают большой прочностью. Они могут быть разорваны. Им на смену идут в процессе эволюции другие связи, которые мы называем морфогенетическими и эргонтическими. Эти связи создаются в самом процессе онтогенетического развития и являются всегда результатом длительной истории.

Во всяком случае, явления коррелятивной зависимости, имеющие очень большое значение в процессе эволюции, сами создаются в этом же процессе, причем решающим фактором здесь является естественный отбор наиболее жизнеспособных особей, в которых неблагоприятные проявления отдельных мутаций подавляются действием других мутаций. В процессе естественного отбора происходит сложная переработка мутаций, с использованием связей между генами и с установлением все новых связей между морфогенетическими процессами, и соответственно — полная перестройка всего онтогенеза в целом. Естественный отбор выступает в роли интегрирующего фактора, объединяющего и согласовывающего процессы развития отдельных частей и структур в одном целостном организме. В результате создаются все более стойкие организации, спаянные сложной системой морфогенетических корреляций.

Такая организация непрерывно перестраивается в своих деталях. Непрерывно, и притом с относительно большой легкостью, перестраивается и генотип. Возможность нейтрализации вредного проявления отдельных мутаций путем естественного отбора соответствующих модификаторов показывает возможность изменения генотипа даже без изменения самой организации. Поэтому мы считаем, что относительная стойкость органических форм в наиболее глубоких своих основах покоится не на стойкости генотипа, а на сложности системы корреляций, связывающей организм в одно целое и не допускающей ее заметного нарушения без летальных последствий для самого организма (подробнее см. Шмальгаузен, 1938—1).

7. Индивидуальная адаптация (аккомодация)

Затронутые в предыдущем изложении вопросы уже довольно близко подводят к проблеме индивидуальной адаптации организма.

Если организм обладает морфогенетическими и эргонтическими механизмами регуляторного характера, то он, очевидно, может как целое согласованно реагировать не только на наследственное изменение известной части, но и на изменение, вызванное факторами внешней среды. Во многих случаях нас действительно поражает высокая степень индивидуальной приспособляемости растений и животных к окружающей их среде. Поскольку эта приспособляемость покоится на очень сложных коррелированных изменениях всего организма, который адекватно реагирует на

изменение среды не только в своих признаках, непосредственно связанных с известными факторами этой среды (в эктосоматических органах), но и всей своей организацией, мы не можем ее рассматривать как нечто первично данное. Как уже указывалось в самом начале изложения, адаптивная модификация устанавливается всегда на базе исторически выработавшейся наследственной структуры, т. е. она всегда есть результат определенной *унаследованной нормы реакции*. Но только теперь, рассмотрев вопрос о значении и возникновении корреляций, мы можем себе представить, как собственно должна быть сложна эта исторически сложившаяся база, чтобы сделать возможной *адекватную реакцию всего организма в целом* на известное изменение внешней среды. Это сложнейшая проблема эволюционной теории, и в высшей степени странным недоразумением являются все еще возобновляемые попытки ламаркистов поставить эти сложнейшие реакции в основу для объяснения всего процесса эволюции. Способность организма целесообразно реагировать на изменения внешней среды представляет собой наиболее высокий и сложный *результат* эволюционного процесса, и она никак не может считаться его предпосылкой (основное «свойство» всего живого, по представлениям ламаркистов). Наиболее совершенные формы индивидуальной приспособляемости мы встречаем только у наиболее высоко стоящих организмов.

Известны весьма многочисленные приспособительные реакции растений на изменения таких факторов внешней среды, как освещение, влажность, температура. Наиболее сложные формы таких реакций свойственны, повидимому, не низшим, а именно высшим растениям. По крайней мере, все классические примеры влияния среды на структурные особенности растений относятся к высшим формам (горные и долинные формы, колючки вместо листьев у суккулентов, амфибиотический диморфизм и т. п.). Во всех этих случаях вполне ясно выступает историческая обоснованность этих реакций. В особенности убедительно в этом отношении значение длины светового дня для вегетации растений. Требования растений в этом отношении нередко удивительно точно соответствуют нормальной длине светового дня в той широте, где растения исторически развивались, и в то время года, когда нормально достигалась известная стадия их развития. Подобные реакции известны и для животных (для полового созревания птиц). Это, несомненно, также довольно сложная реакция. У низших растений преобладают более простые реакции, в виде элементарных регулирующих процессов роста в зависимости от направления освещения, соотношений в относительной влажности среды, свойств субстрата и т. д. Подобные реакции, известные под названием различных «тропизмов» (фототропизм, геотропизм, стереотропизм и др.), наблюдаются и у сидячих животных (особенно у гидроидов). У животных известны реакции изменения окраски в соответствии с окраской окружающей среды (куколки некоторых бабочек, некоторые рыбы и амфибии). Эти реакции

достигают наибольшего совершенства у более высоко стоящих животных (хамелеон). У птиц и у млекопитающих известны сезонные изменения окраски перьев и шерсти, а также сезонные изменения густоты покрова из перьев и шерсти. В некоторых случаях эти реакции обуславливаются более или менее прямым влиянием температуры (густота шерсти).

Впечатление большей сложности и целесообразности производят косвенные влияния изменений среды через изменения более активных форм деятельности животных. Они позволяют животному целесообразно реагировать не только на некоторые изменения физических факторов, но и на изменения биологической обстановки. Функциональные преобразования органов животных имеют нередко ярко выраженный целесообразный характер («кинетогенез» ламаркистов). Функциональные структуры соединительнотканых образований, тонкое строение кости, форма и величина частей скелета, форма суставов — все эти признаки оказываются в высшей степени пластичными и легко преобразовываются соответственно измененной функциональной нагрузке. Не менее известны явления усиления мышц в результате упражнения и даже явления разрастания нервных центров (на более ранних стадиях развития). Все эти «непосредственные» приспособления известны в особенности у высших животных. Они являются выражением широкой способности к адаптивным реакциям, выработавшейся в результате длительной истории организмов. Еще большее значение имеет в процессе индивидуального приспособления к меняющейся обстановке (как неорганической, так и биотической) возможность изменения организмом своего поведения. Легкая обратимость таких реакций дает возможность постоянной перестройки соответственно требованиям данного момента и делает, таким образом, организм особенно пластичным, легко приспособляемым к различным, часто совершенно новым, условиям существования. И в этом случае мы находим высшие формы такой индивидуальной приспособляемости только у высших животных. В простейшем случае это — простая регуляция направления движения соответственно градиенту относительно простых раздражителей (свет, температурный градиент, концентрация солей и т. п.), — явления, известные под названием «таксисов» (фототаксис, термотаксис и т. п.). У более совершенных животных мы имеем гораздо более сложный аппарат, регулирующий их поведение через посредство органов чувств и нервной системы. Система инстинктов достигает наибольшей сложности и целесообразности у высших беспозвоночных, именно — у насекомых, и у позвоночных. Еще более совершенная форма индивидуальной приспособляемости развивается, наконец, у высших позвоночных, именно, у млекопитающих, особенно у наиболее высоко стоящих их представителей (копытные, хищные, приматы). Их высшая нервная деятельность, основанная на установлении сложнейшей системы условных рефлексов, обеспечивает необычайную гибкость индивидуальных реакций на самые

различные изменения всей окружающей обстановки. Деятельность животного приобретает все более характер разумного поведения, точно отвечающего потребностям данного момента.

Высшие формы индивидуальной приспособляемости мы наблюдаем действительно только у высших форм жизни. Индивидуальная приспособляемость организмов есть всегда продукт длинной истории, сопровождающейся усложнением и расширением их унаследованной «нормы реакций». При этом изменяется, однако, и форма реакции: первоначальные грубо структурные изменения (особенно развитые у растений) заменяются более тонкими и все более легко обратимыми структурно-физиологическими реакциями (особенно у млекопитающих).

Индивидуальная приспособляемость имеет огромное значение для жизни растений и животных, позволяя им изменять свою организацию, свои функции и, наконец, свое поведение соответственно всегда несколько изменчивой внешней обстановке, которая нередко по-разному складывается для отдельных особей. В особенности различно складываются условия для растений, семена которых, разносимые ветром или животными, случайно попадают на различную почву, в различные условия влажности, освещения. Огромное количество семян при этом гибнет, не находя подходящих условий для своего прорастания и для дальнейшего развития растений. Поэтому возможность приспособительного изменения своей структуры (а следовательно, и функций) приобретает у них исключительное значение, увеличивая возможности переживания в несколько отличных условиях и расширяя тем самым область распространения данной формы. У животных приспособление к условиям неорганического окружения путем структурных изменений имеет гораздо меньшее значение, так как животные (в большинстве случаев) могут менять свою обстановку путем активного перемещения в более подходящие условия почвы, влажности, растительного покрова и т. д. Поэтому их адаптивные реакции выражаются в морфологических изменениях в меньшей мере, чем у растений. Тем большее значение приобретают изменения в функциях (сопровожаемые, конечно, и структурными изменениями), в особенности при условии легкой обратимости их, так как в этом случае они позволяют животному многократно и иногда систематически мигрировать, менять свою обстановку соответственно условиям данного времени. Поэтому мы должны рассматривать наиболее легко обратимые реакции поведения как высшую форму индивидуального приспособления, наиболее обеспечивающую переживание отдельных особей при меняющейся обстановке. Эти изменения обстановки могут иметь характер случайных или сезонных колебаний, но могут стать и постоянными. Если геологические, а соответственно и климатические, изменения происходят в природе относительно медленно, то их биологические последствия могут сказываться в виде чрезвычайно бурных процессов. Представим себе процесс соединения двух материков; после установления связи между ними

немедленно начнется двусторонняя миграция, взаимное проникновение различных по происхождению флор и фаун. Между тем, появление даже и одной новой формы, если условия для ее размножения окажутся благоприятными, может иметь характер катастрофы для целого ряда местных организмов. Бурный характер такого вторжения новых форм виден на многих примерах непроизвольного внесения человеком вредителей и сорняков в новые области. Однако несомненно, что чрезвычайно быстрые изменения биологической обстановки создаются нередко и в силу самого процесса эволюции, даже и без особо заметных геологических и климатических изменений. Если одна какая-нибудь форма приобретает известные общие преимущества в борьбе за существование, которые ей позволяют захватить новые места в природе, то она очень быстро начнет вытеснять другие формы, а через это начнет изменять все соотношения организмов, всю биотическую (а иногда и неорганическую и климатическую) обстановку. Произойдет очень быстрое изменение условий существования для огромного количества форм.

Во всех случаях такого быстрого изменения среды различные недостаточно пластичные организмы стоят перед опасностью вытеснения или даже полного вымирания. 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, которые не всегда происходят с достаточной скоростью и поэтому нередко ведут виды к вымиранию. Во всех этих случаях мы рассматриваем адаптивную модификацию в целом. Попытаемся несколько проанализировать ее. Разберем морфофизиологический механизм адаптации животных. Наиболее очевидной характеристикой морфофизиологического прогресса является, как сказано, прогрессивная дифференциация организма. Д и ф ф е р е н ц и а ц и я я с н о с в я з а н а с р а з д е л е н и е м и с м е н о й ф у н к ц и й, т. е. с приспособлением организма к разным сторонам окружающей его среды. Можно привести много примеров зависимости дифференцировки от факторов внешней среды. Назовем несколько типичных:

1. Уже первая дифференцировка тела многоклеточного организма на эктодерму и энтодерму, т. е. образование первичных покровов и первичной кишки, связана с установлением различных отношений к внешней среде.
2. Дифференцировка покровов на эпидермис и органы чувств связана с разделением первичных функций покровов — защиты и чувствительности.

3. Образование органов водного дыхания у червей и развитие кутикулы связаны с дальнейшим разделением *и специализацией функций* газообмена и защиты.
4. Выдифференцировка плавников у позвоночных и их разделение обусловлены разделением функций локомоторной и направления движения.
5. Выдифференцировка челюстного аппарата из первичножаберного у позвоночных обусловлена внесением новой функции — активного захватывания пищи.
6. Дифференцировка областей позвоночника явно связана с функциональной специализацией этих областей.
7. Разделение желудка у птиц на железистый и мускульный обусловлено разделением труда между его отделами.
8. Дифференцировка отдельных мышц осевого скелета или конечностей и т. п. всегда связана с усложнением функциональных соотношений.

Во всех этих случаях дифференцировка явно определяется разделением функций. Таким образом, *сама функция преобразовывает орган*. Как понимать это *преобразование*? Несомненно, что функция во многих случаях непосредственно преобразовывает орган в течение индивидуальной жизни животного. Можно привести много примеров таких модификаций. Кроме того, можно показать, что собственно все модификации являются по сути функциональными преобразованиями, если только под функциями понимать типичные формы жизнедеятельности на всех стадиях развития, т. е. иметь в виду и эмбриональные функции (классический пример «непосредственного» влияния внешних факторов: действие солей лития на развитие морского ежа выражается в нарушении нормального распределения и нормальной функции мезенхимных клеток — образователей личиночного скелета). Следовательно, мы должны признать, что сама функция модифицирует орган, и это не может не иметь значения для жизни особи, а следовательно, и для эволюции вида, так как эволюция определяется переживанием особей.

Мы не разбираем ближе характера приспособительных модификационных, и в частности функциональных, приспособлений, и на основании сказанного раньше можно было бы думать, что в этом случае не получается собственно ничего нового — устанавливается лишь одна из возможных реакций в пределах исторически сложившейся «нормы». Эта реакция вполне определяется наследственной структурой организма (его геномом) при данных условиях среды. И однако, здесь в самом деле возможны и настоящие новообразования.

Разделение функций соответственно требованиям новой среды может непосредственно привести к новой дифференцировке, т. е. оно может сопровождаться новыми частными реакциями, устанавливаемыми на базе унаследованной нормы. Поясню это примерами.

Известный комплекс лучевых мышц грудного плавника костистых рыб дифференцируется у морского петуха (триглы) на довольно мощные отдельные мышцы, управляющие движениями первых обособленных лучей плавника служащих для ползания,

и задние лучевые мышцы, которые сохраняют обычное строение. **д**—**н**овая дифференцировка, обусловленная новой функцией первых лучей. Сравнительная анатомия мышечной системы позвоночных показывает, что всегда дифференциация функций между отдельными частями известной мышцы приводит к их обособлению. Особенно много таких дифференцировок произошло при переходе от рыб к наземным позвоночным. Работа отдельных пучков вызывает их обособление, перераспределение и развитие соответственно их нагрузке в данной обстановке. Это основано на общей унаследованной реакции мышц позвоночных вообще (и эта общая реакция имеет, следовательно, уже свою историю). Однако усиление и ослабление *данных* пучков — это частная конкретная реакция, *заново* устанавливаемая соответственно данному распределению функций и, быть может, является совершенно новой при изменении отношений к внешней среде. Другой пример: способность эпидермиса высших позвоночных реагировать на постоянное давление и трение утолщением и образованием мозолей является *их* общим приобретением, имеющим значение весьма целесообразной реакции. Эта способность приобретена, очевидно, в течение долгой борьбы за существование предками высших позвоночных. Но *конкретные* мозоли на определенных местах тела образуются у животных *заново* соответственно тем условиям нагрузки, которые устанавливаются **в** данных соотношениях организма с окружающей его средой. Обычно такие мозоли развиваются на подошвах ног, на коленях, локтях и т. п. Место их локализации определяется непосредственно функцией; на этот счет не может быть никаких сомнений.

и Мы должны отметить, что прогрессивная дифференциация осуществляется иногда под непосредственным влиянием изменения соотношений со средой и соответственно перераспределению функций между частями организма. *Адаптивная модификация выступает в роли дифференцирующего фактора в эволюции.* Эти изменения **в** обычном смысле слова, не наследственны. Однако мы знаем, что все подобные преобразования организма в процессе эволюции рано или поздно становятся наследственными. Это касается и упомянутых примеров. Дифференциация мышц грудного плавника триглы является, очевидно, наследственной. Кожа подошвы ног закладывается уже утолщенной у зародыша человека. Мозоли на локтевом суставе свиньи-бородавочника также развиваются уже у зародыша, т. е. независимо от их будущей функции.

Существует очень много примеров «параллелизма» наследственной и ненаследственной изменчивости, приводимых обыкновенно ламаркистами как доказательства наследования «приобретенных» изменений. На прилагаемой таблице (стр. 46) сопоставлены некоторые такие примеры.

Если мы не принимаем ламаркистского унаследования приобретенных изменений или перехода модификаций в мутации, то **мы** должны все же найти какое-то объяснение этим фактам. В про-

цессе эволюции модификационные изменения, действительно, нередко становятся наследственными (именно — в том случае, если они имеют положительное значение, т. е. если они адаптивны и если условия среды достаточно устойчивы).

Параллелизм модификационной и мутационной изменчивости

Автор	Ненаследственное изменение развивается в зависимости от изменения внешнего фактора (модификация)	Наследственное изменение развивается в зависимости от изменения внутреннего фактора (мутация)
Гольдшмидт	Температурные «фенокопии» дрозофилы	Мутации дрозофилы
Фризен	Рентгеноморфозы дрозофилы	Мутации дрозофилы
Штадфус, Фишер и др.	Температурный меланизм у бабочек	Наследственный меланизм у бабочек
Гаррисон	Химический меланизм у бабочек	Наследственный меланизм у бабочек
Каммерер	Желтая форма саламандры	<i>Salamandra maculosa</i> var. <i>laeniata</i>
Шманкевич	Пресноводная форма <i>Artemia salina</i>	(<i>Branchipus</i>)
Семнер	Прямая зависимость между длиной хвоста и ушей и температурой среды у мыши	(Короткие хвосты и уши северных грызунов)
Бабак	Укорочение кишки головастиков при мясной пище	Короткая кишка плотоядных
Лехе	Мозоли в местах трения на коже млекопитающих	(Мозоли бородавочника)
Многие авторы	Усиление мышц при тренировке	(Наследственное усиление важных мышц)
Боннье	Горная модификация многих растений	(Горные формы растений)
Машковцев	Функциональная фрагментация легких у абсолютля	(Автогенная фрагментация легких у жабы)

Мы знаем один только вполне достоверный механизм установления наследственных изменений — естественный отбор подходящих мутаций. Кроме того, мы знаем, что мутации могут быть поразительно сходными с известными модификациями (т. е. что «подходящие» мутации довольно обычны). Гольдшмидтом получены путем температурных воздействий на определенные стадии развития плодовой мухи — дрозофилы модификации, вполне сходные с хорошо известными определенными мутациями. Гольдшмидт назвал их «фенокопиями». Фризен получил при действии рентгена на подобные «критические» периоды развития той же мухи также весьма сходные «рентгеноморфозы». С точки зрения механики развития, это сходство понятно. Если отдельная мутация означает изменение скорости и, следовательно, сдвиг во времени наступления известной морфогенетической реакции, то естественно, что подобное же изменение скорости

течения известных процессов может быть обусловлено и различнейшими внешними факторами, как температурой, рентгеном, если их действие падает на определенные «критические» стадии развития. Казалось бы, — и этот взгляд действительно высказан — что фенкопия, т. е. модификация, копирующая известные мутации, не может иметь положительного значения в процессе эволюции, так как, входя в тот же фенотип, как и мутация, она может лишь замедлять действие естественного отбора и, следовательно, окажет тормозящее влияние на эволюционный процесс.

Однако, если мы видим, что первой реакцией организма на изменение среды является конкретное и определенное модификационное, а не мутационное изменение, то вполне логично будет, если мы этот вопрос перевернем. Мы будем говорить не о «фенкопиях», т. е. не о модификациях, сходных с мутациями, а о мутациях, сходных с полученными модификациями, которые можно бы назвать «генокопиями». Если принимать дарвиновскую теорию, то мы должны допустить, что замена в процессе эволюции ненаследственных модификационных изменений наследственными может идти по пути естественного отбора подобных «гено-копий». Можно показать, что естественный отбор действительно должен идти по указанному пути, т. е. по пути замены существующих уже модификаций.

Из этого не следует, что мы адаптивную модификацию, подготовленную длительной предшествующей историей организма, приравниваем к элементарным модификациям, каковыми являются «фенкопии» дрозофилы, которые, конечно, не являются адаптивными. Общее между этими двумя формами модификаций лишь то, что они в своем развитии зависят от известных факторов внешней среды. С другой стороны, конечно, и «генокопии» дрозофилы не адаптивны. Только очень немногие «генокопии» могли бы в известных условиях послужить базой для развития адаптивных признаков (через естественный отбор мелких дополнительных мутаций, определяемых генами-модификаторами, как будет видно из дальнейшего). Точно так же «фенкопии», как элементарные реакции организма на изменения внешней среды, только через длительный процесс отбора могли бы стать базой для какой-либо адаптивной реакции организма. Кроме того, если мы говорим об адаптивной модификации как о первой реакции организма на изменение среды, то этим мы не хотим сказать, что генокопии появляются впервые лишь после установления этой модификации. Они, несомненно, появлялись и раньше, еще в прежней среде, но они тогда были только вредными и отбрасывались естественным отбором. В новой среде они частью (в некоторых своих проявлениях) приобретают положительное значение, накапливаются в популяции и становятся основой для развития новых признаков организма. Это — процесс очень медленный, между тем как адаптивная модификация устанавливается при смене среды в первом же поколении у всех особей. Только

в этом смысле мы говорим о модификации как о первой реакции организма на изменение среды.

Можно показать, что естественный отбор действительно должен идти по указанному пути, т. е. по пути замены существующих уже модификаций.

8. Стабилизирующий отбор

Естественный отбор может приобрести различные частные формы, как это еще будет освещено в последнем разделе книги, однако наиболее общее, почти универсальное значение имеет отбор особей по признаку максимальной жизнеспособности (стойкости) при данных, конечно, колеблющихся, условиях среды (лишь в некоторых случаях большее значение приобретает отбор на максимальную плодовитость).

Естественный отбор имеет всегда дело с реализуемой в данных условиях морфо-физиологической структурой организма, т. е. с конкретным фенотипом отдельных особей. Если условия внешней среды остаются (на данном отрезке времени) в общем постоянными (т. е. колебания в факторах среды имеют лишь случайный или периодический характер) и известный вид растений или животных приспособлен к этой «нормальной» для него среде, то фенотипы отдельных особей также подвергаются лишь случайным (или периодическим) изменениям. В среднем, фенотип данного приспособленного вида остается постоянным, пока эта среда остается в среднем постоянной. Мутационные изменения (как и модификационные), однако, имеются. Все мутации, заметно отклоняющие фенотип от приспособленной «нормы», оказываются в борьбе за существование в худшем положении и устраняются отбором. Естественный отбор будет в данном случае «охранять норму», он явится в роли консервативного фактора, поддерживающего постоянство признаков вида (лишь поскольку постоянны внешние условия).

В пределах «нормального» фенотипа возможно, однако, и накопление мутаций. Не все мутации достаточно заметно выражены, чтобы быть прямо вредными, и во всяком случае в известных комбинациях мелких мутаций видимые отличия отдельных особей могут иметь вполне индифферентный характер. Важнее, однако, то, что некоторые комбинации таких мутаций могут и вовсе не иметь фенотипического выражения, т. е. такая особь (и, в частности, взрослое животное) ничем не будет отличаться от «нормы». Для отдельной мутации это, очевидно, невозможно, так как всякое изолированное изменение внутренних факторов развития должно привести хотя бы и к малому изменению морфо-физиологических свойств особи. Однако комбинация двух или нескольких изменений с различным действием может, очевидно, привести к взаимной нейтрализации уклонений в процессах развития и к устранению тех изменений, которые могли бы быть вызваны каждым изменением в отдельности. При некоторых

р комбинациях мутаций с видимым проявлением их фенотипическое выражение может быть полностью (или почти полностью или, по крайней мере, на известных стадиях онтогенеза) устранено. факты такого рода известны, и притом не только для дрозофилы.

В результате накопления мутаций, при одновременном сохраняющем действии естественного отбора, происходит отбор таких комбинаций, в которых их проявление более или менее полно погашается, по крайней мере, для сформированного уже организма. В результате этого происходит постоянная перестройка генотипа без изменения фенотипа.

Эта перестройка может быть связана и с известным изменением в развитии организма, если эти изменения не ведут к изменению взрослой формы, т. е. если они «регулируются» в процессе онтогенеза. Такого рода регулируемые индивидуальные отклонения действительно встречаются, и филогенетическая перестройка онтогенеза при сравнительно небольших изменениях взрослой формы представляет хорошо известное явление. Примерами такой перестройки онтогенеза в отношении отдельных органов могут послужить явления «окольного развития» («umwegige Entwicklung»), описанные Науком (Nauk, 1931). Таким путем развились и все чисто эмбриональные приспособления, которые также заметно не влияют на строение взрослого организма и известны под названием ценогенезов в узком смысле слова. На этой же почве происходит и расхождение личиночных форм. Некоторые комары сем. Chironomidae почти неразличимы во взрослом состоянии, но обладают вполне различными личинками (Edwards, 1929, по Робсону). То же самое указывается для некоторых москитов [*Culicella morsitans* и *C. fumipennis* (Lang, 1920, по Робсону)]. Наконец, и у обычных комаров родов *Culex*, *Chironomus* и *Corethra*, взрослые формы которых довольно сходны, личинки в высшей степени различны (de Beer, 1930). *Peripatus capensis* и *P. balfouri* различимы, по Седжвику, вообще только на ранних стадиях эмбрионального развития (Sedgwick, 1894, цитировано по де-Беру). Расхождение в признаках эмбриональных и личиночных форм наблюдается нередко и у костистых рыб при почти полном сходстве взрослых форм (Матвеев, 1939); так, весьма различно эмбриональное развитие у *Crenilabrus* (донная икра) и *Ctenolabrus* (пелагическая икра). Так же велико расхождение эмбриональных форм у сельдевых (*Sardina* и *Sardinella* — пелагическая икра, *Clupea* и *Pomalobus* — донная икра, *Caspia-losa* и *Alosa* — полупелагическая), в то время как не только взрослые животные, но и их мальки весьма сходны. Довольно хорошо видно расхождение в размерах личинок и их пигментации у различных Scombroidei (*Scomber*, *Trachurus*, *Pelamys*), которые во взрослом состоянии весьма между собой сходны; сходны у них также и икринки.

В результате естественного отбора форм (комбинаций мутации), совпадающих по своему фенотипу с уже установившейся Для данной относительно постоянной внешней среды приспособ-

собле^нной «нормальной» формой взросло^о животного, происходит, следовательно, непрерывная перестройка генотипа с его механизмом^м передачи наследственных свойств и механизмом осуществления наследственных задатков, т. е., в конце концов, всего процесса индивидуального развития организмов.

Структура и физиологические свойства яйца, а также весь процесс индивидуального развития организма, могут перестраиваться без заметного изменения взрослой формы. Этот процесс идет постоянно, в результате как бы автоматически действующего естественного отбора совпадающих^х мутаций. Однако естественный отбор будет в этих случаях вмешиваться и более активно в процесс эволюции эмбриона. Изменения процессов онтогенеза не будут идти по случайным путям. При разных возможных его изменениях будут отбираться те пути, по которым один и тот же конечный результат будет достигаться более прямым путем, т. е. скорее (если это имеет значение) и с меньшей затратой энергии (и питательного материала). Процесс онтогенеза будет непрерывно «совершенствоваться» и, конечно, под знаком приспособления к условиям развития эмбриона и личинки. Однако и по отношению к взрослой форме мы ведь совершенно условно, упрощая задачу, приняли, что данный организм вполне приспособлен к данной среде и что последняя заметно не изменяется. В самом деле, идеальной адаптации вообще не существует, и для каждого организма возможны еще различные пути его дальнейшего совершенствования и при неизменной среде. При известной остроте борьбы за существование такое совершенствование с той или иной скоростью будет продолжаться и в относительно константных условиях существования. Наконец, и последние, хотя бы и медленно, всегда изменяются и, следовательно, в действительности, конечно, и взрослая форма изменяется.

Мы, однако, подчеркиваем, что эволюция половых клеток и эволюция онтогенеза может в некоторых случаях^х идти с большей быстротой, чем эволюция взрослой формы, и в ^этой непрерывной перестройке немалую роль играет процесс естественного отбора комбинированных мутаций, не отличающихся по своему фенотипу (взрослой формы) от исходной формы.

Такой естественный отбор мы называем стабилизирующим отбором, так как он приводит к образованию более устойчивых форм, относительно менее зависящих от случайных отклонений в факторах внешней среды. Мысль о значении такого рода отбора принадлежит зоопсихологам Ллойд Моргану и Д. Болдуину, которые таким образом пытались объяснить возникновение инстинктов на базе индивидуально приобретаемых привычек. Отбор совпадающих вариаций Д. Болдуин не совсем удачно назвал «органическим» отбором. К этим взглядам частично примкнул и палеонтолог Г. Осборн, употребляющий также выражение «гармонический» отбор. Л. Морган проанализировал эту форму в несколько более узких рамках, чем это делается здесь, и при-50

дал ему фактически подчиненное значение в процессе эволюции. Он полагал, что адаптивная модификация является первичным изменением, создающим новую форму (функцию), а отбор совпадающих вариаций лишь фиксирует это изменение как наследственное. Между тем, всякая адаптивная модификация осуществляется всегда на базе нормы реакции, выработанной в процессе длительной предшествующей истории организма. Вместе с ламаркистами Л. Морган вынужден признать существование целесообразных реакций изначальным свойством «живого» (Л. Морган говорит о природной «пластичности»), мы же подчеркиваем их постепенное развитие в длинной истории организмов под руководящим контролем естественного отбора.

Еще более ясный ламаркистский характер получила гипотеза органического отбора у Г. Осборна. Однако при попытке совместить эту гипотезу с ламарковскими представлениями она явно теряет всякий смысл. Так как среди зоологов стали известны, главным образом, взгляды Г. Осборна, то гипотеза органического отбора была дискредитирована и забыта. У обоих авторов она имела отчасти и телеологическую окраску, поскольку она рассматривала адаптивную модификацию как средство, служащее для переживания периодов быстрого изменения условий существования. В этом смысле и мы вынуждены отвергнуть теорию адаптации Л. Моргана и Г. Осборна. Однако у Дж. Болдуина мы находим вполне дарвинистические формулировки, а Паультон (Paulton, 1897) ясно высказывает мысль, что сама индивидуальная приспособляемость развивается в результате естественного отбора. Г. Конн (Conn, 1900) пытался использовать теорию органического отбора также для объяснения коадаптации органов. Наконец, Хедли (Headley, 1901) и Конн (Conn, 1900) указывают на значение приобретаемых привычек, обучения и сознания у высших животных как факторов, создающих новую среду, в которой развивается организм, причем естественный органический отбор частично приобретает значение искусственного.

Отвергая многие положения Л. Моргана и, особенно, Г. Осборна, мы все же признаем объективное существование отбора совпадающих вариаций, и даже в более широком масштабе, чем предполагали эти авторы: не только для случаев резкого изменения среды, но и вообще при всех условиях существования. Вместе с тем мы признаем не подчиненное, а руководящее его значение. Это не значит, что стабилизирующий отбор является особым, совершенно новым, самостоятельным фактором эволюции. Это лишь одна из многих форм обычного естественного отбора. Однако на известном уровне развития организмов и их индивидуальной приспособляемости он получает большое значение как принцип, фиксирующий приобретаемые адаптации, через индивидуальную аккомодацию как переходный этап, и увеличивающий филогенетическую пластичность организма.

Против признания отбора совпадающих вариаций приводились, казалось, убедительные доводы. Указывалось, что «орга-

«Нический» отбор содержит в самом себе и свое собственное опровержение, так как после установления адаптивной модификации соответствующие мутации теряют всякое селекционное значение. Это неверно, так как естественный отбор осуществляется не путем выбора положительных мутаций, а через элиминацию отрицательных. Только через уничтожение неподходящих форм он приводит к сохранению приспособленных, независимо от того, как эти приспособленные формы развились — в зависимости от факторов внешней среды или на базе наследственных изменений. Последние будут иметь преимущества большей устойчивости.

Стабилизирующий отбор является фактором, фиксирующим известный фенотип и перестраивающим как наследственную базу (генотип), так и весь механизм индивидуального развития со всеми его системами реакций. Таким образом, в отношении организации фенотипически сложившейся формы он имеет, как будто, консервирующее значение. Однако это так кажется, пока мы рассматриваем вполне приспособленный организм во вполне константной среде. В самом деле, соотношения между организмом и средой всегда изменяются; изменяется и фенотип организма. Изменяется он по-разному в разных особях, и стабилизирующий отбор будет всегда идти в направлении обеспечения надежного развития того из многих фенотипов, который оказывается максимально стойким и жизнеспособным при данных условиях среды.

Здесь, может быть, могли бы явиться еще сомнения относительно той роли, которую может играть свободное накопление совпадающих мутаций (генокопий) в тех случаях, когда они не имеют каких-либо преимуществ перед соответствующей модификацией. Мы в настоящем изложении не считались с возможностью обратных мутаций, уничтожающих адаптивное значение генокопий. Если они будут возникать с такой же частотой, как и генокопии, то, казалось бы, никакого накопления последних не произойдет. Однако опыт показывает, во-первых, что у нормального «дикого» типа всегда преобладают отклонения в сторону от этого типа, а обратные мутации — возвращение к дикому типу — встречаются неизмеримо реже. Кроме того, если бы и наблюдалась в отношении какого-либо признака одинаковая частота мутирования в двух противоположных направлениях, то совершенно невероятно, чтобы такие отклонения имели одинаковое положительное значение или во всяком случае одинаково укладывались бы в рамки адаптированной формы. Если же этого не будет, то мутации одного направления, выходящие за пределы адаптированной формы, будут элиминироваться, а тем самым ей противоположные «совпадающие» мутации будут все же накапливаться в популяции.

Кроме этих соображений, не нужно, конечно, забывать и того, что сказано о большей устойчивости наследственного изменения перед модификационным (при известном постоянстве требований, предъявляемых средой). В огромном большинстве случаев это 52

обеспечит успех в борьбе за существование и постепенное преобладание наследственно измененной формы.

Стабилизирующий отбор является фактором, при помощи которого создаются механизмы наследственности и весь механизм индивидуального развития любого организма. При перестройке последнего стабилизирующий отбор создаст новый механизм развития измененного организма.

В этой перестройке участвуют самые различные факторы. Почти всякое изменение существенных факторов среды так или иначе приводит к известным изменениям в индивидуальном развитии организма. Элементарные модификации редко имеют приспособительный характер. Если, однако, факторы окружающей среды испытывают известные случайные или периодические изменения в различных направлениях, то организм в своих модификационных изменениях подвергается систематическому отбору на наиболее адекватные реакции, соответствующие этим изменениям среды. В этом случае в процессе исторического развития организма вырабатываются наиболее адекватные формы реагирования, и модификационные изменения приобретают адаптивный характер. Если теперь произойдет закономерное смещение факторов среды в известном направлении на длительное время, то организм будет на это реагировать столь же постоянным адаптивным модификационным изменением.

Стабилизирующий отбор примет новое направление соответственно новым условиям, т. е. он будет поддерживать развитие того фенотипа, который окажется наиболее жизнеспособным в этих новых условиях.

Если организм дал сразу вполне совершенную адаптивную реакцию, то стабилизирующий отбор и будет фиксировать этот новый вполне адаптированный фенотип, т. е. будет происходить перестройка всего механизма развития нового фенотипа. При этой перестройке перевес будут получать всегда наиболее устойчивые (при случайных колебаниях факторов среды), наиболее экономные механизмы развития.

При установлении адаптивной модификации соответственно изменению факторов среды, раздражителями, определяющими развитие этой модификации, являются именно эти факторы среды. Модификация устанавливается как ответ на изменение во внешних факторах. Эти факторы подвержены многим случайным колебаниям.

При различных мутационных изменениях процесса индивидуального развития возможны и такие мутации, которые выражаются в изменениях, подобных тем, которые наступают в результате данных изменений в факторах среды. Иными словами, возможны мутации, определяющие развитие того же фенотипа, который у других особей развивается лишь при наличии определенных условий среды (температуры, влажности, пищи, упражнения органов и т. п.). Стабилизирующий отбор будет сохранять такие мутации («генокопии»), не отличающиеся по своему фено-

типу, и будет им особо благоприятствовать, если они будут иметь преимущества большей стойкости перед одноименными модификациями («фенокопиями») и в первом случае будет происходить распространение новой наследственной формы, но во втором случае оно произойдет с неизмеримо большей скоростью.

Таким образом, в результате стабилизирующего отбора произойдет установление новой наследственной формы, независимой в своем выражении (фенотипе) от тех, все же всегда колеблющихся, факторов внешней среды, которые ее собственно вызвали к жизни и сформировали первоначально как «ненаследственную» модификацию. Установление новой наследственной формы означает вместе с тем замену внешних факторов развития внутренними.

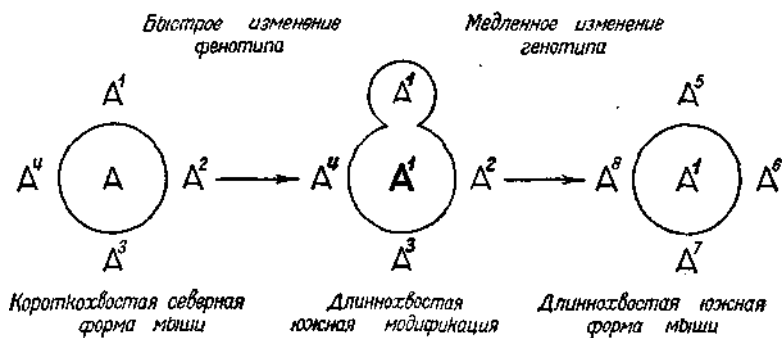


Схема I. Возможный путь образования географических форм у мышевидных грызунов

Форма А дает ряд неадаптивных при данных условиях мутаций A^1 , A^2 , A^3 , A^4 , которые непрерывно элиминируются. При переходе в иную среду форма А дает адаптивную модификацию (A^1). Вместе с тем приобретает адаптивное, и следовательно, селекционное значение ее генокопия (мутация) A^1 , которая под покровом адаптивного фенотипа (A^1) накапливается и постепенно вытесняет исходный генотип (А) без видимого изменения его фенотипа (A^1). Фенотипические изменения отмечены жирным шрифтом)

Поясним сказанное схемой, показывающей возможный путь образования географических форм у мышевидных грызунов. По опытам Семнера, при содержании мышей при повышенной температуре среды у них рождаются молодые с удлинненными хвостами и увеличенными ушами. Эта модификация является адаптивной, так как хвост и уши у грызунов играют роль терморегулятора и увеличение их поверхности позволяет увеличить теплоотдачу до таких размеров, которые при низкой температуре среды были бы вредными. Предположим, что северная мышь переселилась в область с более теплым климатом. Тогда в первом же поколении произойдет указанная модификация. Однако, кроме того, в новых климатических условиях начнется накопление и длиннохвостых мутаций мышей (A^1). Такие мутации изредка появлялись и раньше, но отсеивались отбором как вредные в условиях более сурового климата. Теперь же они приобрели положительное значение, так как предохраняют организм от перегревания. В то же самое время короткохвостые мутации,

напоминающие прежнюю форму мыши (A), которая раньше предохраняла мышь от чрезмерной потери тепла, теперь становятся вредными, — они систематически элиминируются отбором. Под покровом единого длиннохвостого фенотипа развивается гетерогенная популяция, в которой все большее значение приобретает мутационная, т. е. «наследственная», форма длиннохвостой мыши. Обе формы этого фенотипа — модификационная и мутационная — будут различаться по устойчивости своего выражения, так как длиннохвостость первой зависит в своем выражении от случайных уклонений температуры как раз во время беременности мыши, а длиннохвостость второй от этих уклонений не зависит. В этом случае относительное число уклоняющихся и, следовательно, элиминируемых особей будет среди модификационной формы выше, чем среди мутационной. Это будет способствовать еще большему ускорению вытеснения длиннохвостой модификации мыши новой наследственной южной формой (A¹). В данной схеме не получается как будто ничего нового, так как сама возможность адаптивной модификации развилась в процессе предыдущей истории (на пути естественного отбора). Однако вместе с тем генотип оказывается новым: он утратил некоторые свои реакции (в указанном примере теряется короткохвостая форма).

Кроме того, мы дополняем гипотезу тем (на схеме этого не видно), что данная модификация, не будучи в общем новой, поскольку она укладывается в рамки существующей общей нормы реакции данного организма, — является вместе с тем новой в своей конкретной реализации, в качестве частной реакции (произошло, например, усиление некоторых определенных мышц и ослабление других), как мы это уже рассмотрели в нашем изложении значения модификации. Мы не переоцениваем значения модификационной изменчивости, как это сделали, кроме ламаркистов, также Л. Морган, Г. Осборн и др., но мы все же отмечаем дифференцирующее значение важнейших адаптивных реакций организма.

Мы принимаем существование конкретной *адаптивной модификации* лишь как одного из *переходных этапов* на пути прогрессивной эволюции *от общей исторически сложившейся нормы реакций к дифференцированным частным реакциям*. Конкретные дифференцированные реакции устанавливаются (через функцию, хотя бы эмбриональную) как ненаследственные модификационные изменения, в связи с различными сторонами данной (новой) среды, и затем фиксируются через естественный отбор соответствующих генокопий (т. е. через элиминацию уклонений).

Важное преимущество этого пути развития в том, что *модификационная адаптация обеспечивает согласованность, т. е. целостность приспособления всего организма на всех этапах эволюции. Под «защитой» этой модификации идет затем внутренняя перестройка генотипа, т. е. всего наследственного механизма индивидуального развития.*

Модификация не создает новой наследственной формы, но она имеет значение важного переходного этапа и является индикатором, показывающим направление эволюции. Новая форма создается позднее в результате медленного, но непрерывного процесса стабилизирующего отбора. При этом модификация частью автоматически вытесняется мутационными изменениями. Это означает, что внешние факторы развития заменяются внутренними. Что такая замена функциональных изменений наследственными, т. е. замена «внешних» факторов развития внутренними, действительно имеет место в процессе эволюции, видно, например, по данным А. Машковцева. По этим данным, большую роль в развитии окончательной структуры легких играет сама функция, именно само наполнение легких воздухом, причем особенно велика эта роль у низших позвоночных. У акул даже элементарная фрагментация легких (развитие первичной сети перекладин и пузырьков между ними) происходит под влиянием функции, между тем как уже у жаб, а затем, в особенности, у выше стоящих позвоночных, эта фрагментация осуществляется вне зависимости от нагнетания воздуха, под влиянием внутренних факторов развития.

Замена внешних факторов развития внутренними означает, однако, установление нового наследственного механизма развития, т. е. *установление новых зависимостей* между морфогенетическими процессами.

Каждая отдельная мутация означает известный сдвиг в этих соотношениях. Подобранный ряд совпадающих мутаций означает закономерное смещение в эмбриональных зависимостях, означает изменение в существующей системе онтогенетических корреляций, связанное нередко с разрывом одних связей и установлением новых. В процессе прогрессивной дифференциации решающее значение имеет именно установление *новых* связей. Таким образом, очевидно, именно естественный отбор ответствен за подобные изменения. Мы принимаем, следовательно, что естественный отбор генокопий приводит к перестройке, а при прогрессивной дифференцировке именно к усложнению, системы взаимозависимостей.

Естественный отбор, и только он, является в роли интегрирующего фактора в эволюции организма. Именно в этом выражается основное творческое значение отбора. Естественный отбор создает *новую целостную организацию со своим внутренним механизмом развития*.

При учете индивидуальной приспособляемости организма и стабилизирующего отбора генокопий, ведущего к действительно наблюдаемой смене факторов развития (внешних факторов развития на внутренние — эндокринные и на собственно наследственные факторы), наша схема действия естественного отбора (стр. 35) принимает такой вид: I. При постоянной среде происходит:

1. Накопление мутаций (не очень вредных).
2. Обезвреживание мутаций путем их комбинирования (отбор модификаторов) и через это:

3. Перестройка генотипа и всего механизма индивидуального развития при относительно постоянном фенотипе.
4. Образование большого скрытого резерва индифферентных (обезвреженных) мутаций, которые при их раскомбинировании были бы связаны с изменением фенотипа.

II. При изменении среды:

1. Организм реагирует на изменение среды до известной степени приспособительным индивидуальным изменением.
2. Происходит свободное накопление мутаций и их комбинаций в пределах нового фенотипа, т. е. от него не отличимых, и через это:
3. Происходит перестройка генотипа и всего механизма индивидуального развития соответственно новому фенотипу, т. е. внешние факторы развития заменяются внутренними.
4. Часть индифферентных мутаций, и в особенности некоторые их комбинации, реализуются в таком виде, что получают в новой среде преимущество по сравнению с уже установившимся и до известной степени адаптивным фенотипом, и через это:
5. Устанавливается новый, еще более адаптированный, фенотип со своим максимально устойчивым, т. е. «автономным» механизмом развития.

В результате всех этих сложных процессов перестройки с участием стабилизирующего отбора генокопий получается то, что, хотя изменение генотипа и является необходимой базой для эволюционного процесса, но не оно определяет эволюцию (ни формы ее осуществления вообще, ни направления, ни интенсивности). Наоборот, *эволюция организма определяет изменения его генотипа*:

1. При постоянных условиях среды вполне приспособленный организм не изменяется, несмотря на постоянное изменение его генотипа (появляющиеся и незлиминируемые мутации нейтрализуются другими мутациями). Видимой эволюции нет, происходит только накопление-резервов и отчасти перестройка развития (онтогенеза).
2. При изменении условий среды организм быстро изменяется (иногда — приспособительно, иногда — изменения индифферентны), несмотря на отсутствие изменения генотипа (хотя такие изменения и могут быть и фактически продолжают накапливаться).
3. Адаптивно модифицированный организм не изменяется далее по внешности, но его генотип изменяется. Происходит утеря ненужных более реакций, установление новых механизмов развития и замена внешних факторов развития внутренними.
4. Изменение генотипа может дать организму новые возможности использования среды, но такие «преадаптивные» изменения касаются лишь отдельных признаков и не играют руководящей роли в эволюции целого организма.

Быстрое адаптивное изменение фенотипа является, следовательно, покровом, под защитой и в направлении которого происходит медленная и постоянная, хотя и невидимая, перестройка генотипа и механизма наследственности и развития, приводящая к фиксации адаптивной модификации. Фиксирование всего жизненного путем накопления совпадаю-

щих мутаций сопровождается вместе с тем автоматическим разрушением всего отжившего, через бесконтрольное накопление всяких мутаций, касающихся строения и функции частей, потерявших свое значение в данных жизненных условиях. Таким образом происходит непрерывная перестройка организма, сохраняющего при всех не слишком бурных изменениях среды известную степень приспособленности и известную степень индивидуальной приспособляемости (тем более значительную, чем более изменчивы условия внешней среды, в которой этот организм исторически развивается).

Значение адаптивной модификационной изменчивости в процессе эволюции может быть пояснено еще следующими схемами, показывающими действие механизма естественного отбора на мало

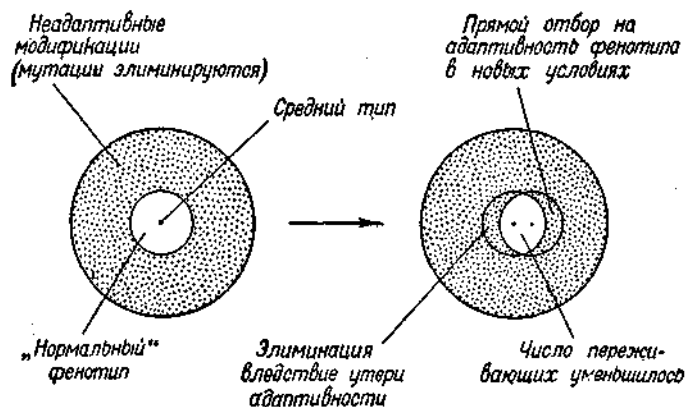


Схема II. Прямой отбор на адаптивность признаков (о соответствующим механизмом их развития)

пластичный организм и на организм с высокой степенью индивидуальной приспособляемости при изменении внешней среды или при активном переходе организма в иную среду. Эти схемы показывают также более ясно место и значение стабилизирующего отбора среди иных его форм.

На схеме II показано соотношение между различными формами изменчивости и формами естественного отбора. Диапазон изменчивости некоторой ограниченной популяции условно обозначен в виде круга, в который вписан меньший круг, показывающий пределы адаптивности этой изменчивости. В пределах этого круга можно было бы говорить и о «нормальной», или «типичной», структуре. Центр круга означает средний тип данной «нормы». Поскольку естественный отбор идет по фенотипам, изменчивость предполагается как мутационная, так и модификационная. Мутации и модификации, выходящие за пределы адаптивной нормы, т. е. «вредные» отклонения, постоянно элиминируются как формы недостаточно жизнеспособные в данных условиях внешней среды. На схеме эта зона изменчивости обозначена точками.

Если организм исторически развивался в относительно постоянной (для него) среде, то пределы адаптивности его изменений будут весьма ограничены «нормальными» условиями среды. На схеме мы можем допустить, что адаптивных модификаций не существует вовсе (все отклонения неадаптивны, так как организм рассчитан на нормальную среду, а последняя не меняется).

Если, однако, условия среды начнут изменяться в определенном направлении (для простоты можно себе представить изменение физических факторов, например повышение температуры), то и организм изменится в некотором направлении (неадаптивно), и среда начнет предъявлять иные требования к организму. Произойдет известный сдвиг в соотношениях, при котором целый ряд особей потеряет свою адаптивность и будет элиминироваться как мало жизнеспособные в новых условиях, а другой ряд особей, обладающий некоторыми признаками, которые в прежней среде были частью вредными, начнет в новых условиях переживать, скрещиваться между собой, давать начало новым комбинациям и новым формам, более устойчивым в этих новых условиях среды. Эта обычная схема действия прямого отбора показана на правом круге схемы II. Сдвиг в соотношениях между организмом и средой условно показан перемещением внутреннего круга. Индивидуальные отклонения, вышедшие теперь за пределы адаптивности и элиминируемые, расположены на чертеже в левом мениске. Индивидуальные отклонения, повышающие адаптивность фенотипа в новых условиях и «отбираемые», показаны в правом мениске. Происходит смещение как всей «нормы», так и среднего типа данной популяции.

Эта схема действия прямого отбора в действительности осложняется вследствие наличия известного диапазона индивидуальной приспособляемости организма.

Если организм исторически развивался в сложной и разнообразной обстановке, то адаптивность его структур и реакций должна захватывать более широкий круг изменений. Вырабатывался известный круг форм, выходящих за пределы адаптивности к «нормальной» обстановке, но вполне приспособленных к иным, реально, и притом нередко, встречающимся условиям. Это известный модификационный полиморфизм. Организм обладает не одной узко ограниченной нормой реакции, а многочисленными адаптивными нормами, которые реализуются только в определенных условиях отклонений от обычной обстановки. •

На схеме III диапазон аккомодаций отмечен средним из концентрических кругов. Область аккомодаций, реализуемых при необычных (но и нередких) условиях среды, обозначена штриховкой. За ее пределами лежит обозначенная точками область неадаптивных модификаций, соответствующих более редким отклонениям в факторах среды и потому обычно не реализуемых. Соответственные мутации элиминируются. При постоянном изменении факторов внешней среды в одном определенном направлении произойдет, как и в первом случае, сдвиг в соотношениях между организ-

мом и средой. Однако, если этот сдвиг не слишком резок (в качестве «нормы» устанавливаются условия, бывавшие и раньше, и притом нередко, например несколько более высокая температура), то организм отвечает на это изменение непосредственной аккомодацией и остается, таким образом, вполне приспособленным (хотя при этом оказывается реализованной иная «норма»).

Учитывая как наследственную, так и ненаследственную изменчивость, мы должны отметить, что в пределах нового фенотипа будет заключаться весьма разнородный материал: большую часть здесь имеют адаптивные модификации, но частью сюда же входят и им подобные мутации (генокопии), которые раньше имели положительное значение лишь в известных условиях (не редких; поэтому они не элиминировались полностью), а теперь становятся вполне адаптивными. Вследствие элиминации других мутаций тех же генов эти генокопии будут накапливаться.

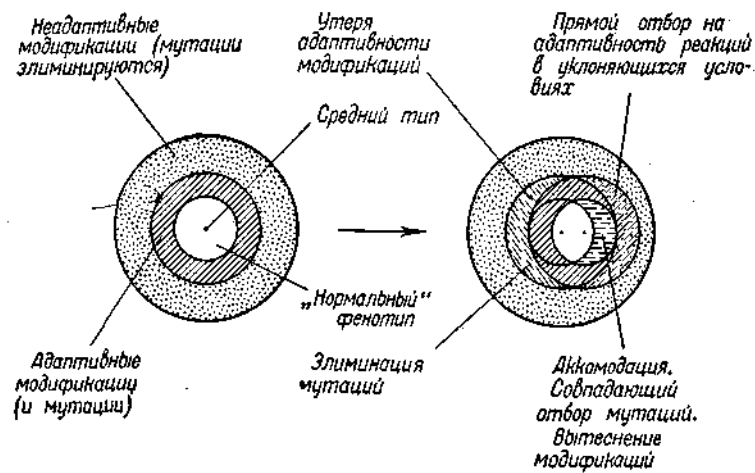


Схема III. Отбор совпадающих мутаций (ведущий к автоно-мизации развития) и прямой отбор адаптивных форм реакций

К тому же они дают более устойчивые формы. Таким образом, в правом центральном сегменте будет происходить стабилизирующий отбор генокопий и соответственно — перестройка механизма индивидуального развития (замена внешних факторов развития внутренними). Если новые условия среды также довольно разнообразны и не редки известные отклонения от нормы, то в этих уклоняющихся условиях также будет идти естественный отбор: элиминация форм вследствие утери адаптивности фенотипа и переживание форм, вновь приобретающих известную адаптивность реакции (т. е. фенотипа) в новых, уклоняющихся, но не редких условиях. Прямая элиминация захватывает особи, располагающиеся на схеме в левом сегменте, а прямой отбор (переживание в известных условиях) на адаптивность модификации происходит

в пределах внешнего правого сегмента нашей схемы. Путем *прямого отбора* происходит, следовательно, *выработка новых адаптивных форм реакции*, а путем *стабилизирующего отбора* фиксируются некоторые *адаптивные модификации, приобретающие значение «нормы»*. Процессы развития «нормы» благодаря этому все более автономизируются.

Отбор совпадающих мутаций приводит, таким образом, к выработке более устойчивых форм, почему я и предпочитаю теперь называть этот вид естественного отбора стабилизирующим отбором.

II. ФОРМЫ ЭВОЛЮЦИИ

Эволюция живых существ приобретает в различных конкретных случаях самые различные формы. Иногда она идет по пути общего усложнения и повышения организации (морфо-физиологический прогресс); в других случаях она ведет, наоборот, к упрощению организации (морфо-физиологический регресс). Чаще всего, наконец, эволюция известной формы не сопровождается ни особым усложнением всей организации, ни ее упрощением; в отдельных частях и органах наблюдаются как прогрессивные, так и регрессивные изменения, а в целом организм лишь приспосабливается к известной среде. Эта «идиоадаптация» может перейти и в крайние формы специализации в тех случаях, когда эволюция протекает в весьма ограниченной среде.

Сравнивая группы родственных организмов в их эволюции, мы видим их дифференциацию, распад на подчиненные группы, наблюдаем их дальнейшее расхождение (дивергенцию); иногда устанавливаем на некотором протяжении времени их параллельное развитие и, наконец, в других случаях, замечаем известное схождение (конвергенцию) в некоторых, по крайней мере, отношениях.

Это разнообразие форм, в которые отливается эволюционный процесс в отдельных конкретных случаях, заставляло некоторых теоретиков искать различные факторы, ответственные за разное течение эволюции.

Здесь можно, прежде всего, отметить идущее от самого Ламарка противопоставление организационных и приспособительных признаков, для которых большинством ламаркистов принимаются и разные пути развития («градация» и «приспособление») и разные факторы эволюции («автономические» и «хорономические» и т. п.). Можно отметить также проводящееся обычно различие между видообразованием и приспособлением (Виганд и др.), а иногда даже между видообразованием и эволюцией (Коп, Филлишченко) или между филогенией и приспособлением (А. Парр).

Поэтому мы здесь вкратце рассмотрим отдельно факторы, ответственные за установление видовых различий (видообразование), факторы, ответственные за образование приспособлений (адаптация), и, наконец, факторы, ответственные за прогрессивное усложнение организации как наиболее явной характеристики эволюционного процесса в целом (подъем организации). Мы рассмотрим обоснованность этого расчленения, проведенного в сходной форме и в новейшем разборе эволюционной теории, принадлежащем

Робсону и Ричардсу (Robson a. Richards, 1936), поскольку нередко принимают существование различных движущих сил для видовой дивергенции, для процесса повышения организации и для приспособления, ведущего к специализации. В дальнейшем мы примем иное расчленение форм эволюционного процесса.

1. Видообразование и расхождение признаков

Еще философ Гартман (Hartmann, 1875) указывал, что Ч. Дарвин сделал бы лучше, если бы озаглавил свою книгу не «Происхождение видов», а «Происхождение приспособлений», и точно так же известный дарвинист Ромене (Romanes, 1895) находит, что теория естественного отбора объясняет существование лишь приспособительных, а не индифферентных признаков, на которых в действительности очень часто покоится обособление близко родственных видов. Такого рода суждения постоянно повторяются и у многих позднейших критиков, вплоть до Робсона и Ричардса (Robson a. Richards, 1936).

Однако сам Дарвин учитывал существование индифферентных признаков. Он объяснял их развитие существованием коррелятивной связи с другими, полезными, признаками и привел немало примеров такой связи.

Робсон и Ричардс допускают возможность такой связи и указывают, что если теория естественного отбора ответственна за видообразование, то не менее 50% всех признаков, различающих близкие виды, должны были бы быть полезными. При этом предполагается, что 50% всех признаков должны были бы оказаться полезными уже при случайном комбинировании мутаций; вмешательство естественного отбора должно сказаться в превышении числа полезных признаков над индифферентными (о вредных нет речи, так как они не жизнеспособны). Эти рассуждения являются результатом: 1) неверного понимания значения мутаций, 2) неверного понимания организма и 3) неверного понимания действия естественного отбора.

Неверное понимание значения мутаций выражается в предположении об одинаковой частоте как вредных, так и полезных и индифферентных мутаций. В действительности же все новые мутации вредны. Малые мутации могут вносить лишь очень незначительные нарушения строения и функций организма и потому могут быть почти индифферентными. В процессе естественного отбора комбинации вредные влияния могут быть нейтрализованы, и, кроме индифферентных комбинаций, могут возникнуть и полезные. Такие, уже переработанные и, следовательно, не новые, мутации (точнее — комбинации малых мутаций между собой или одной более крупной) накапливаются в виде резерва, мобилизуемого, как правило, при изменениях среды. Видообразование всегда сопровождается территориальным или биологическим рас-

Крамpton (1905) доказал значение корреляций в процессе естественного отбора на примере куколок сатурний.

хождением, так как различные группы особей попадают в разные условия среды, и естественный отбор принимает разное направление. Мобилизационные резервы, являющиеся базой для этого отбора, состоят из огромного количества индифферентных и немногих полезных признаков и реакций. Таким образом, при случайном комбинировании признаков новых форм (популяций, экотипов, подвидов, видов) полезным мог бы оказаться лишь ничтожный процент всех различий этих новых форм. Всякое заметное различие в полезных признаках должно бы рассматриваться уже как указание на эффективность естественного отбора.

Неверное понимание организма отмечено уже Дарвином. Существование многочисленных коррелятивных связей в развивающемся организме совершенно не допускает вполне изолированного изменения одной его части и даже одного его признака. Мы можем теперь с гораздо большей уверенностью, чем это было во времена Дарвина, утверждать, что любое полезное изменение неизбежно будет связано с целой серией изменений индифферентного характера (по происхождению даже вредных, но более или менее обезвреженных в процессе отбора мелких мутаций). Это, следовательно, приводит еще к усилению того результата, который намечался уже в предыдущем, при учете явлений случайного комбинирования мутаций. Лишь ничтожная часть различий между двумя формами, находящимися на начальных этапах расхождения признаков, может оказаться полезной для этих организмов. В основном новые формы будут различаться по различного рода индифферентным признакам.

Наконец, пожалуй, важнее всего, что в основе указанных представлений лежит *неверное понимание действия естественного отбора*. Здесь повторяется обычная ошибка, состоящая в представлении о том, будто теория Дарвина основана на подборе полезных признаков. Соответственно и выставляется требование, чтобы виды различались именно этими полезными признаками. В действительности теория Дарвина основана на отборе, т. е. переживании и размножении наиболее приспособленных особей, со всеми их как полезными, так и индифферентными, а иногда даже до известной степени вредными, признаками, причем этот отбор происходит не прямо, а лишь через посредство гибели в борьбе за существование менее приспособленных особей. Собственно говоря, полезность «признаков» или «реакций» и выражается только в конкретных соотношениях всего организма с данной внешней средой. Поэтому на практике очень часто и не бывает возможно установить «полезность» какого-либо отдельного признака. Однако мы почти всегда можем установить, что одна форма стойко держится и успешно размножается в одной обстановке, а другая, близкая к ней, форма не менее хорошо живет в другой обстановке, хотя в обстановке первой формы существовать не может, — там она была бы сейчас же вытеснена. Кроме наблюдений фактического переживания, у нас в самом деле и нет никакого иного критерия приспособленности организма. Требуется очень детальное исследование

дование строения и функций организма, чтобы установить те признаки, которые могут считаться особо ответственными за это переживание и за приспособленность определенного организма к определенной частной среде.

Робсон и Ричардс, которые с большим скепсисом анализируют этот вопрос, приходят на основании изучения видовых различий некоторых насекомых к выводу, что большинство признаков, различающих различные роды или виды, не имеют какой-либо специфической видовой функции. Те признаки, которые явно используются организмом (и, возможно, являются приспособительными), имеют характер родовых признаков или отличают группы видов в пределах рода. Указанные авторы считают, что более половины всех признаков, характеризующих семейства, и по меньшей мере 90% признаков, характеризующих роды и виды, не только не являются приспособительными, но и не имеют какой либо доказанной функции. Поэтому они отвергают значение естественного отбора как фактора, ответственного за видообразование.

Отмечая уже указанные нами трудности в установлении не только полезности, но и даже вообще известного значения отдельного признака, поскольку это требует исключительно тонкого исследования, мы все же считаем результат весьма строгого критического анализа Робсона и Ричардса вполне удовлетворительным: при правильном учете характера изменчивости организма и действия естественного отбора мы и не можем ожидать принципиально иного результата. Видовые различия в главной своей массе должны состоять из индифферентных признаков. Однако вопрос о видообразовании, конечно, окончательно решается лишь установлением хотя бы единичных полезных в данной обстановке изменений в «признаках» или, лучше сказать, в строении и функциях организма. Поэтому при внимательном изучении всегда можно установить то именно наследственное изменение, которое ответственно уже за самое первоначальное расхождение форм в процессе видообразования (пусть оно и сопровождается множеством изменений индифферентного характера).

Факты такого рода, однако, известны и прочно установлены не только для крупных различий явно адаптивного характера, но и для самых мелких видовых и подвидовых различий. Циммерманн (Zimmermann, 1934) изучил географическую дифференциацию у сона-пульзатиллы (*Anemone Pulsatilla*), который заметно, хотя и весьма постепенно, изменяется при перемещении с запада Европы на восток, образуя целый ряд географически хорошо характеризующих подвидов. Автор оценивает и конкретную скорость образования этих форм, которые все образовались в послеледниковый период в течение не более 10—20 тысяч лет. В Западной Европе пульзатилла дает формы с мелко рассеченными листьями (ширина лопастей до 1—3 мм), в Восточной Европе — формы с грубо рассеченными листьями (ширина лопастей свыше 8 мм). При скрещивании эти признаки менделируют и, следовательно, покоятся на мутациях. Вместе с тем, они имеют приспособитель-

ный характер — мелкорассеченные листья приспособлены к влажному климату Западной Европы, а груборассеченные листья приспособлены к континентальному климату Восточной Европы. В одних и тех же условиях эксперимента, в теплый солнечный день, 10 г свежих листьев восточной формы испаряют 2.23 мг воды в минуту, а 10 г свежих листьев западной формы (культивированной в тех же условиях, как и восточная) испаряют 3.41 мг в минуту. Таким образом, восточная форма испаряет меньше воды, что, несомненно, выгодно в засушливых местностях. Кроме того, листья восточной формы подымаются вверх, так что дождевая вода стекает по ним ближе к корню, а у западной формы листья широко раскинуты. У западной формы цветок в плохую погоду поникает, и дождь не омывает пыльцу и т. п. Одним словом, едва разошедшиеся подвиды отличаются уже адаптивными признаками.

То же самое установлено Турессоном (Turesson, 1930), изучившим процесс образования экотипов у многих растений. С одной стороны, различия между ними имеют генотипический характер, а с другой стороны, они оказываются во многом приспособительными к той специфической среде (в частности, к почве), где они обитают. Наконец, на животных обширные исследования были произведены над географическим распределением различных рас непарного шелкопряда Р. Гольдшмидтом (Goldschmidt, 1935). Все эти расы отличаются, с одной стороны, наследственными мен-делирующими признаками, а с другой стороны, для значительной части расовых признаков Гольдшмидту удалось установить их приспособительный характер.

В нашу задачу не входит разбор всей достаточно сложной проблемы видообразования. Мы коснулись этого вопроса лишь в той мере, в какой это было нужно, чтобы убедиться в том, что за видообразование ответственны те же самые факторы, которые лежат в основе всего эволюционного процесса, и, прежде всего, следовательно, естественный отбор наиболее при данных условиях приспособленных особей. Поэтому проблема видообразования теснейшим образом связана с проблемой возникновения приспособлений и не может быть от нее оторвана. Мы рассмотрели только начальные этапы образования новых форм (разновидностей). Дальнейшее расхождение признаков до ясных видовых различий связано с еще более явными изменениями приспособительного характера.

Цветовые различия некоторых видов грызунов *Perognathus* (Benson, 1933) имеют явно приспособительное значение (под цвет почвы). Изменения в строении задних конечностей у различных видов скачущих *Dipodomys* (Grinnell, 1922) связаны с характером почвы и растительности их местообитания. Изменения в относительном развитии грудины, плечевого пояса и костей крыла у различных видов и подвидов рода *Passerella* связаны с различиями в длине путей их перелетов (Linsdale, 1928). Наконец, по основательному анализу Робсона и Ричардса, родовые и семейственные различия имеют гораздо чаще приспособительный характер, чем видовые признаки. 66

Об этой прогрессивной аккумуляции адаптивных признаков будет еще речь в дальнейшем. Теперь же мы отметим еще одно критическое течение, которое указывало, что Дарвин будто бы совершенно неправильно экстраполировал выводы, сделанные им при анализе видообразования, на дальнейшее расхождение признаков. Это высказал Виганд, **развил** в особенности Коп (Cope, 1868, 1887) и принял в последнее время также Ю. Филипченко (1926). Доводы этих авторов нельзя считать убедительными. Во многом они противоречат только что разобранным взглядам. Здесь предполагается, что видовые различия развились в результате действия естественного отбора и имеют в общем адаптивный характер. Эти признаки весьма изменчивы. Родовые признаки и отличия высших систематических группировок отличаются большой стойкостью, развиваются на более ранних стадиях индивидуального развития и будто не характеризуются какой-либо «приспособленностью». Признаки высших систематических категорий имеют в большей мере организационный характер, и за их развитие ответственны, по мнению этих авторов, иные факторы; этой эволюцией большого масштаба управляют особые закономерности. Вопрос о возникновении «организационных» признаков и их отличии от приспособительных мы еще будем разбирать в дальнейшем. Теперь же отметим полную неубедительность указанных доводов. Более того, мы должны указать, что эти особенности признаков высших систематических категорий и получили блестящее объяснение только в свете теории Дарвина. Стойкость признаков больших систематических категорий, собственно говоря, вообще не является проблемой, так как отражает те принципы субординации, на которых построена наша классификация. Мы именно и объединяем в одну крупную категорию разнообразные формы, обладающие все же общими и, следовательно, стойкими (при всем разнообразии форм) признаками. Вместе с тем, эта стойкость признаков получает свое объяснение в свете эволюционной теории вообще, и теории Дарвина в частности. Представители высшей систематической категории унаследовали свои **общие** признаки организации от далекого предка. Эти общие признаки и есть именно те, которые фактически оказались стойкими. Их стойкость выростала в процессе эволюции также в связи с усложнением системы связывающих их корреляций (Шмальгаузен, 1938—1). Видовые признаки — это все молодые, недавно приобретенные признаки, и потому об их исторической стойкости еще рано говорить (отдельные признаки в будущем могли бы оказаться и стойкими). Ранняя закладка более общих признаков, характеризующих крупные систематические категории (тип, класс, отряд, семейство), получила свое освещение также лишь с установлением эволюционной теории, как это отметил Ч. Дарвин и как это было **В**Дражено в биогенетическом законе Фр. Мюллера и Геккеля. **У**чше всего эти явления эмбрионального сходства ранних стадий и эмбриональной дивергенции признаков, сопровождающейся **с**ледовательным развитием от общих признаков к частным 5*

(закон Бэра), объясняются именно с позиций дарвиновского учения об естественном отборе (Шмальгаузен, 1938—1). Признаки высших систематических категорий являются не менее приспособительными, чем видовые признаки. Мы даже уже отмечали, что среди признаков больших групп имеется больше приспособительных, чем среди видовых. Однако приспособительные особенности больших групп имеют, конечно, более общий характер, чем специальные приспособления отдельных родов и видов.

В качестве вывода мы должны отметить, что у нас нет никаких оснований предполагать существование различных движущих сил для процесса видообразования, для процесса дальнейшего расхождения признаков и для процессов приспособления организма к окружающей среде.

2. Адаптация и организация

При рассматривании строения и функций любого организма бросается в глаза его прилаженность, приспособленность к данным условиям существования — к субстрату, на котором он держится, к пище, которой он питается, к физическим условиям среды и живущим вместе с ним другим организмам, а также нередко к периодическим и непериодическим изменениям в этой среде. Приспособленность представляет собой одну из наиболее ярких характеристик живых существ. У разных организмов, живущих в сходной среде, но вступающих с нею в различные отношения, эта приспособленность получает самое различное выражение. Каждый организм приспособлен к окружающей среде по-своему. Эта разная приспособленность выражается в устройстве всего организма и его органов и в особенностях его поведения и их функционирования. Каждый орган по-своему совершенен. Это не означает, конечно, абсолютного совершенства. Наоборот, даже в наиболее совершенных органах (например, в глазе позвоночных) всегда имеются те или иные «недоделки», если подходить к их оценке абстрактно, как к целесообразно устроенному инструменту. В конкретных условиях существования орган оказывается вполне целесообразным и имеет именно такое устройство, какое необходимо в данной среде при данном образе жизни. Так, например, глаз рыб «близорук», однако в водной среде возможность использования зрения все равно ограничена небольшими расстояниями и «дальнозоркость» не дала бы рыбе никаких преимуществ.

Поэтому, хотя мы и видим у разных животных более или менее сложные органы и можем говорить об их большем или меньшем совершенстве, все же очень трудно дать сравнительную оценку приспособленности различных животных или растений. Все они прилажены к той конкретной среде, в которой они обитают. Легче дать сравнительную оценку приспособленности различных особей одного и того же вида животных или растений. Здесь задача облегчается тем, что у нас имеется новый и вполне объективный критерий приспособленности.

Таким критерием является жизнеспособность организма в данной конкретной среде, т. е. его фактическое выживание. При этом, однако, нас интересует не просто жизнь особи, а преемственность существования организма — его жизнь в ряду дальнейших поколений. Приспособленность организма к известной среде выражается не только в поддержании своей собственной жизни в этой среде, но и в обеспечении жизни своего потомства. Более приспособленной к известной среде является та особь, которая при равных условиях этой среды не только сохраняет свою жизнь, но и максимально обеспечивает оставление наибольшего жизнеспособного потомства.

Из этого уже видно, что большая степень приспособленности может достигаться различными путями, например поднятием собственной организации, связанным с обеспечением сохранения своей жизни, выработкой мер защиты от истребления, продлением жизни, увеличением плодовитости, заботой о потомстве и мн. др.

Во всех этих случаях, однако, только фактическое выживание организма в своем потомстве является вполне объективным критерием его приспособленности к данной среде. Нередко указывалось, что в таком широком понимании приспособленность организма к среде не является проблемой, а есть лишь констатация факта жизнеспособности существующих организмов, что входит уже в самое определение понятия жизни. Однако жизнеспособность живых организмов достигается в разной среде разными средствами, и вот эти различия, связанные с различными условиями обитания, нас и интересуют в данном случае. Поскольку в историческом развитии организмов их среда меняется, нас интересует связанность изменений организма и среды, их соответствие друг к другу. Одним словом, мы рассматриваем как проблему не статическую приспособленность организма к известной среде, а исторический процесс приспособления организма к меняющейся среде.

По теории Дарвина, приспособленность организма к определенной среде вырабатывается в процессе его эволюции. История организма и есть история его приспособления к меняющейся среде. Теория естественного отбора наиболее приспособленного организма является, следовательно, вместе с тем и теорией эволюции. История приспособлений неотделима от истории организмов. Однако неоднократно критики Дарвина указывали, и до сих пор еще указывают (Робсон и Ричардс), что такое объединение неправильно, что естественный отбор, быть может, и играет известную роль в выработке приспособлений, но нет никаких данных утверждать, что этим же путем создавалась и сама организация. Такие взгляды ведут свое начало еще от Ламарка, или точнее, еще от идеалистической морфологии додарвиновского времени.

В теории Ламарка история приспособления организма к внешней среде была оторвана от истории происхождения самой организмы. Если первая объясняется действием меняющейся среды лавным образом, через упражнение и неупражнение органов),

то вторая покоится на действии внутренних сил самого организма. Вот это раздвоение признаков на организационные и приспособительные перешло затем и к ламаркистам последарвиновского периода и ко многим автогенетикам. Ламаркизм не может объяснить явления прогрессивного усложнения и повышения организации в ряду живых существ действием (непосредственным или через функциональную деятельность) факторов внешней среды. В теории Ламарка среда ответственна лишь за процессы дифференциации и специализации; она увеличивает разнообразие форм, но не поднимает их на высшую ступень организации. Наоборот, правильная «градация» организмов лишь нарушается и затемняется благодаря их приспособлениям к различным частным условиям существования (Ламарк). Правильная «градация», или «совершенствование», организмов определяется своими внутренними закономерностями, которые мыслятся разными авторами по-разному. Иногда они представляются механистически по аналогии с физическими процессами (Nageli, 1884; Абель, 1928), или по аналогии с физиологическими процессами индивидуального развития (В. Вааген), или, чаще, даже индивидуального роста (Эймер, Д. Соболев), в котором механисты не случайно видят наиболее яркую характеристику развития. Еще чаще «совершенствование» пытаются «объяснить» действием психических факторов, — как «стремление», «воля», ■— или действием еще более мистических факторов •— как «жизненный порыв» Бергсона. Наконец, в последнее время резкий упадок теоретической биологии в буржуазных странах приводит к возрождению чуть не средневековых представлений о заложенном в организмах едином творческом начале.

Само собой разумеется, что все эти «теоретики» выступают с более или менее резкой критикой дарвинизма. Самого существования борьбы организмов за жизнь и вытекающего отсюда естественного отбора они отрицать не могут и идут поэтому по другому пути: по пути вульгаризации понимания борьбы за существование, дискредитации всей дарвиновской концепции и, прежде всего, снижения роли естественного отбора до практически почти ничего не значащего явления. Не только ламаркисты, но и генетики-мутационисты, начиная с де-Фриза и кончая Т. Морганом, отрицают творческую роль естественного отбора и в лучшем случае приписывают ему значение решета, отбирающего годные в данных условиях формы и уничтожающего негодные. Естественный отбор не только не создает новых форм, но даже уменьшает их разнообразие. Нередко при этом продолжают держаться введенного Ламарком деления на признаки организационные и приспособительные, полагая, что только в выборе вторых естественный отбор мог проявлять свое (по существу отрицательное) действие.

Нам надлежит поэтому разобрать, насколько основательно такое разграничение признаков организма и можно ли его вообще провести в конкретных случаях. Обычно противники Дарвина понимают под приспособлением лишь более или менее внешние признаки, явно связанные с той частной средой, в которой данный

организм обитает. Сюда относятся, например, пассивные и активные средства защиты (покровительственная окраска и форма и т. п., различное вооружение, средства передвижения), орудия нападения и захватывания пищи, приспособления к пребыванию в той или иной среде (гидростатические аппараты водных животных, телескопические глаза и органы свечения глубоководных рыб, панцыри прибрежных форм, строение конечностей наземных позвоночных в связи с их образом жизни и т. п.). Остальное, т. е., главным образом, внутреннее строение, относится в этом случае к «организации».

Прежде всего отметим, что мы не можем отделять внешнего строения от внутреннего. Если мы, вместе с А. Н. Северцовым, и будем держаться деления на «эктосоматические» и «эндосоматические» органы как на части организма, непосредственно или лишь посредственно связанные с внешней средой, то все же мы не упускаем из виду условность такого разграничения. Органы захватывания пищи непосредственно связаны со средой, однако эта же самая пища, характерная для данной среды, поступает затем в кишечник. Внутренний орган — кишечник вступает, таким образом, еще в довольно непосредственную связь со средой. После соответственной обработки пищевой материал поступает в кровеносную систему, в которую с другой стороны (в органах дыхания) поступают из окружающей среды газы (главным образом, кислород). И кровеносная система связана, таким образом, с внешней средой, но только в некоторых органах. Она выделяет продукты распада наружу, но только через почки. Она реагирует все же и на непосредственные механические, температурные или световые раздражения внешней среды. Все части нервной системы теснейшим образом связаны через систему рецепторов с внешней средой. Эта связь приобретает лишь в разных частях организма свой, особо специализированный характер, благодаря которому отдельные части нервной системы становятся в связь лишь с определенными факторами внешней среды. То же самое касается собственно всех органов, но только в различной степени. Хотя «внешние» органы остаются доступными для большего числа внешних раздражений, они также специализируются на вполне определенных связях с известными сторонами внешней среды. «Внутренние» органы в отличие от «внешних» лишь изолируются в несколько большей степени от всех других факторов. Легкие позвоночных становятся «внутренним» органом благодаря защите от очень многих непосредственных воздействий среды (включая защиту от ничтожных механических раздражений пылевыми частицами, а у теплокровных — даже защиту от низких температур воздуха), но они сохраняют самую непосредственную связь с атмосферными газами. Внутренний скелет весьма хорошо изолируется от различных факторов среды, однако несет зато все механические нагрузки, определяемые положением организма во внешней среде. Таким образом, ни один конкретный орган не может быть безоговорочно признан за «внутренний» и не может быть противопоставлен

в этом отношении «внешним» органам, которые нередко также, несмотря на свое внешнее положение, прекрасно изолированы от большинства раздражителей внешней среды, кроме своих специфических (например, органы чувств).

Можно ли говорить об «организации» независимо от «адаптации»? Адаптация означает лишь конкретное оформление органа в связи с данными условиями среды. Хотя мы путем сравнения доходим обычно до принятия некоторой обобщенной типичной структуры органа, как она описывается в сравнительной анатомии, однако не нужно забывать, что такие обобщения представляют лишь искусственное отвлечение от ряда частных приспособлений, делаемые для того, чтобы выделить наиболее существенную, основу, на которой развились эти частные адаптации. Это вовсе не значит, что сама основа организации не адаптивна. Наоборот, можно показать, что и она приспособительна, что при отвлечении от частных приспособлений у нас всегда остается еще приспособление к более общим условиям среды. Возьмем конкретный пример строения конечности наземных позвоночных. Эта конечность может иметь самое различное строение: она может быть длинной, с сокращенным числом пальцев у бегающих форм, или с хватательными пальцами у лазящих, короткой лопатообразной — у роющих, или с пальцами, связанными перепонкой, — у плавающих. Однако, независимо от этих частных приспособлений, конечность представляет в своей основе сложный рычаг, поддерживающий тело при передвижении. И в наиболее обобщенной форме эта конечность обладает функциональной организацией. Конечность всякого наземного позвоночного построена по типу сложного рычага, приспособленного для перемещения тела. Не существует никакой «организации», даже и самой «глубокой», которая не была бы адаптивной. При попытках отвлечения от частных приспособлений органа, остается некоторая общая форма или схема органа, однако и эта схема немыслима вне той общей функции, в связи с которой исторически развивался данный орган.

С этой точки зрения организация живых существ является всегда адаптивной. Любой частью организма можно показать ее приложенность к условиям существования, давая и даже ее участие в общих жизненных отправлениях ИОРГО организма, в которых всегда ясно сказывается «приспособленность» к той среде, в которой этот организм нормально находится.

Если критики естественного отбора требуют доказательства того, что известная структура является в большей мере адаптивной, чем другая, и чтобы точно было показано, в чем эта большая адаптивность выражается, то эти требования являются в действительности трудно выполнимыми. Мы не изучили еще ни одной организации (даже организм человека) с такой полнотой, чтобы совершенно точно можно было бы судить о том, какое изменение отдельной части дало бы всему организму какое-либо преимущество в борьбе за существование. Даже о бесполезности рудиментарных органов можно высказываться лишь с очень большой 72

осторожностью. Ведь мы не можем утверждать, что наземным позвоночным более не нужен их жаберный эпителий, — он дает начало целому ряду органов с внутренней секрецией.

С другой стороны, это для нас и не так важно: организм приспосабливается к окружающей среде как целое, и единственным критерием этой приспособленности целого организма является его выживание в борьбе за существование. Если одна разновидность какого-либо вида выживает в той же обстановке в большей мере, чем другая, близкая к ней разновидность, и постепенно ее вытесняет на данной территории, то мы с достаточным основанием утверждаем, что к условиям данной территории эта разновидность более приспособлена, чем вторая. Так как таких фактов постепенного вытеснения одной формы другой, близкой формой известно очень много, то и естественный отбор «более приспособленного» здесь доказывается совершенно ясно. Это, однако, не означает возникновения нового адаптивного признака, мы обыкновенно просто не знаем, чем обусловлена большая выживаемость одной формы по сравнению с другой. Можно быть уверенным, что она никогда и не определяется одним признаком, а всегда лишь весьма сложным изменением всей организации. Только сложная комбинация мутаций может привести к благоприятному изменению организма.

Во всяком случае, рано или поздно, в результате гибели многих неблагоприятных мутаций и их неблагоприятных комбинаций, возникнет более удачная комбинация, которая начнет вытеснять исходную форму. Критики Дарвина в этом случае говорят: сначала возникла новая форма, а лишь после этого естественный отбор очистил ей дорогу и определил ее дальнейший успех. Возникла же новая форма в результате мутационного процесса (и скрещиваний), независимо от естественного отбора. Это неверно: новая форма возникла в результате огромного отсева наиболее неблагоприятных мутаций и всевозможных их не совсем удачных комбинаций. Без этого систематического отсева, просто по законам случайного совпадения, благоприятная комбинация столь многих мутаций практически никогда не могла бы осуществиться. Именно сам процесс возникновения приспособления, а не только распространение приспособленного, объясняется теорией естественного отбора.

Если вся эволюция покоится в общем на непрерывном процессе приспособления к меняющейся среде (через естественный отбор наиболее приспособленных), то это, однако, вовсе не значит, что все отдельные признаки любого вида животного или растения, а тем более все его видовые отличия, имеют приспособительное значение.

Именно потому, что в процессе борьбы за существование выживают наиболее приспособленные особи из имеющихся в данной популяции, а вовсе не только безукоризненно приспособленные (таковых вообще не бывает), происходит всегда естественный отбор целых особей со всеми их не только полезными в данном случае,

но и бесполезными, а частично даже вредными, признаками. Последнее возможно, если эти вредные признаки присущи всем особям данной популяции или если они связаны с такими полезными признаками, которые перекрывают вредность первых, так что, несмотря на ряд неблагоприятных моментов, эти особи получают все же известные преимущества перед остальными особями, не имеющими данных вредных признаков, но зато лишенных и связанных с ними важных полезных признаков. Во многих случаях борьба за существование приобретает, например, такой острый характер, что преимущества в организации совершенно теряют свое значение по сравнению с преимуществами, даваемыми плодовитостью (хотя бы за счет дефектов в организации). В других случаях соотношения оказываются обратными, и преимущество может получить менее плодовитая форма (при острых формах внутривидовой конкуренции).

В процессе эволюции, в непрерывной смене сред и связанной с этим перестройкой организации, неблагоприятные и даже безразличные признаки будут постепенно элиминироваться. Их связи с полезными признаками будут разрываться. Для геномных корреляций, основанных на явлении сцепления, это произойдет о легкостью, однако и другие корреляции не неизменны, и они могут видоизменять свой характер, уничтожаться и заменяться другими. Если поэтому расовые и даже видовые различия нередко относятся к признакам безразличным, то они никогда не входят прочно в организацию данной формы. По мере эволюции они исчезают (заменяясь другими, столь же недолговечными видовыми признаками) и не становятся признаками, характеризующими более крупные таксономические единицы. Быть может, и родовые признаки относятся иногда еще к категории безразличных или кажутся нам таковыми, но характеристики семейств, или во всяком случае отрядов, классов составляют из таких черт организации, которые мы безусловно должны признать адаптивными.

В процессе эволюции происходит непрерывное накопление адаптивных признаков и отбрасывание безразличных. В смене различных сред происходит также постоянное отбрасывание адаптивных признаков специального характера, связанных с данными частными средами, и аккумуляция адаптивных признаков наиболее широкого значения. Таким образом, в ходе естественной истории развития организмов происходит объективный процесс формирования общих основ организации, связанных с наиболее широкими приспособлениями, характерными для целых ОТРЯДОВ, классов и типов (подобный субъективному познанию «типа» путем отвлечения от менее постоянные признаков, т.е. характерных, т.е. улитп для некоторых представителей, входящих в состав данной, группы организмов). Характеристикой «типа» являются, таким образом, те черты организации, которые в общей своей форме приобрели длительное значение, благодаря широкому характеру адаптации к разным условиям существования (при разных условиях они соответственно видоизменяются, но не теряют своего значения).

Таков, например, позвоночник, гибкая центральная скелетная ось сохраняющая свое общее значение при разных способах передвижения животного, хотя, конечно, видоизменяющаяся, в частности, в особенности при переходе из водной среды в наземную (развитие суставов) и, далее, в воздушную (срастание позвонков). Такова и вся центральная нервная система позвоночных, лишь видоизменяющаяся в различных классах, но построенная на одной общей основе. То же самое касается кишечника, кровеносной системы. Уже в выделительной системе перестройка столь значительна, что приобретает кажущийся характер смены различных почек. В органах дыхания мы имеем, однако, действительную смену органов водного дыхания — жабер рыб — органами воздушного дыхания — легкими, которые характерны, следовательно, не для всего типа, а лишь для некоторых классов. В различных классах, — у амфибий, рептилий, птиц и млекопитающих, — легкие построены весьма различно, приспособительно к специфичной их функции в данных группах животных, однако как легкие, т. е. как органы, «в общем» приспособленные к воздушному дыханию, они характерны для всех этих групп (включая формы, переходящие вновь к жизни в воде). Млечные железы как приспособление для питания молоди характерны только для одного класса — млекопитающих. Копыта, представляющие прочное вооружение пальцев как приспособление к быстрому бегу по плотной почве, характерны для определенной группы млекопитающих («копытных» в широком смысле). Долотовидные резцы с постоянным ростом как приспособление для разгрызания относительно твердой растительной пищи характерны для одного лишь отряда грызунов. Любые характеристики крупных отделов животных содержат всегда лишь признаки широкого адаптивного значения. По мере перехода к менее крупным подразделениям появляются и такие характеристики, адаптивное значение которых не так ясно бросается в глаза. Наконец, как мы уже отмечали, виды отличаются друг от друга лишь отдельными весьма трудно уловимыми признаками, имеющими значение весьма специальных адаптаций. Основные их характеристики охватывают обычно множество безразличных признаков. К этому остается еще добавить, что встречающиеся в природе отдельные мутации всегда отличаются индифферентными (обезвреженными) признаками, а новые мутации, наблюдаемые в экспериментальных условиях, всегда более или менее вредны.

Все это дает довольно последовательный ряд, ясно указывающий на постепенную переработку сырого (и потому бесполезного или даже «вредного») мутационного материала в процессе эволюции. Из комбинаций неблагоприятных мутаций создаются безразличные формы, из последних в известных условиях получают и благоприятные (при данных обстоятельствах) отклонения. В постоянной смене сред происходит непрерывное отбрасывание ненужных более признаков, утеравших свое адаптивное значение, и постоянное накопление тех черт организации, которые все время

сохраняю^т свое положительное значение в постоянном приспособлении к меняющимся условиям существования.

Из таких признаков более широкой адаптации постепенно вырабатывается общая основа строения организма, которая образует то, что мы привыкли называть его «организацией». При этом не следует упускать из внимания и непрерывный процесс взаимного приспособления органов, процесс усложнения связывающей их системы корреляций, благодаря чему вся эта организация приобретает особенно устойчивый характер. И здесь мы должны, следовательно, отметить, что у нас нет никаких оснований предполагать существование различных факторов, определяющих развитие приспособлений и развитие самой организации. Организации, независимой от приспособлений, просто не существует. Вся организация всегда характеризуется именно наиболее широкими адаптациями, которые в конкретных видах организмов получают свое специализированное выражение и дополняются рядом индифферентных «признаков».

Эволюция — единый процесс, в котором руководящую роль играет естественный отбор наиболее приспособленных особей.

3. Эволюция как единый процесс, руководимый естественным отбором

(Творческая роль естественного отбора)

Эволюция — единый процесс, и хотя этот процесс в разных конкретных условиях и приобретает различные формы (как это будет еще разобрано), но в его основе лежат одни и те же факторы. Он движим одними и теми же противоречиями между размножаемостью и истребляемостью, выражаемыми в борьбе за существование и разрешаемыми образованием новых форм путем естественного отбора наиболее приспособленных к данной среде особей. Естественный отбор не только уничтожает существующие уже формы, он не играет лишь роль фильтра или решета, отсеивающего негодное и оставляющего для размножения подходящий материал. Естественный отбор действительно создает новые формы. Эта творческая роль естественного отбора выражается в следующих процессах, характеризующих эволюцию:

1. В процессе естественного отбора *из вредных мутаций создаются безвредные* (путем комбинирования мелких мутаций), а в известных условиях — и благоприятные наследственные изменения. Без естественного отбора случайное установление таких комбинаций было бы совершенно невозможно.
2. В процессе *естественного отбора благоприятных комбинаций* наследственных изменений происходит их связывание через *установление новых корреляций* (первоначально, очевидно, на базе явлений плейотропизма и сцепления факторов) (интеграция).
3. В процессе естественного отбора происходит дифференциация популяций, расхождение признаков соответственно частным условиям среды и возникновение *многообразия форм* на месте прежнего однообразия.

4. Естественный отбор ответственен и за выработку *приспособлений* к различным сторонам данной среды и за историческую аккумуляцию адаптаций общего значения.
5. Через естественный отбор наиболее жизнеспособных организмов происходит выработка *взаимных приспособлений* органов и историческая аккумуляция корреляций, связывающих всю организацию в более стойкое целое (интеграция).
6. В процессе естественного отбора происходит на известных этапах эволюции *поднятие организации на высшую ступень*, через внутреннюю дифференциацию строения (органов) и функций, с одновременной интеграцией, т. е. усложнением системы связывающих их зависимостей.
7. Через установление определенной организации ограничивается, однако, возможность дальнейших изменений и *определяются пути эволюции* преимущественно в направлении дальнейшей специализации. Сама организация определяет вместе с тем и возможности возникновения известных мутаций и их специфику.

На этом установлении единства факторов эволюции мы и заканчиваем их рассмотрение. Здесь не могло быть дано исчерпывающего их анализа; мы ограничились лишь рассмотрением более крупных спорных вопросов, поскольку это было необходимо для нашего дальнейшего изложения, посвященного более общим морфологическим закономерностям конкретной эволюции, разрешаемым, главным образом, на материале по сравнительной анатомии и филогении позвоночных животных.

Естественный отбор в целом есть результат тех активных соотношений между отдельными особями эволюирующего вида организмов и меняющейся средой, которые Дарвин, быть может, не совсем удачно, назвал борьбой за существование. Эта борьба может принять различные формы, а следовательно, и ее результат — естественный отбор — принимает различный характер и придает всему процессу эволюции на разных его этапах различную окраску. Именно это и должно быть предметом нашего дальнейшего анализа.

III. ЦЕЛОСТНОСТЬ ОРГАНИЗМА В ИЗМЕНЕНИЯХ ЕГО СООТНОШЕНИЙ С ВНЕШНЕЙ СРЕДОЙ

1. Корреляции и координации

В процессе эволюции организм как целое приспособляется к меняющейся среде и, следовательно, весь в целом перестраивается. Перестраивается вся организация, и соответственно изменяются корреляции, связывающие все части и органы в одно целое. Если бы в процессе эволюции какой-либо формы животных корреляции, связывающие ее организацию в одно целое, могли оставаться неизменными, то и соотношения между коррелятивно связанными органами оставались бы в общем одними и теми же. Так как в действительности в процессе эволюции соотношения между органами непрерывно меняются, то это указывает на то, что изменяются и те корреляции, которые ответственны за развитие этих соотношений.

Если мы наблюдаем закономерное изменение соотношений между двумя или более органами, то можно предполагать существование известной взаимозависимости в их эволюции. Это предположение можно считать доказанным, во-первых, если между этими органами существует индивидуальная корреляция или, во-вторых, если эти органы по своей функции определенным образом связаны с одними и теми же особенностями окружающей среды. В первом случае координированное изменение органов в эволюции животного означает закономерное наследственное *изменение* в их взаимозависимостях (изменение коррелятивной связи). Во втором случае координированное изменение органов означает закономерное смещение их соотношений с определенными факторами внешней среды. Эти относительные изменения могут иметь разный характер и выражаться в одноименных или разноименных изменениях (Шмальгаузен, 1939—1). По характеру связи между координированно меняющимися (в эволюции) органами мы различаем: 1) биологические координации, 2) динамические координации (морфо-физиологические координации А. Н. Северцова) и 3) топографические координации (А. Н. Северцов).

1. Биологические координации означают закономерное изменение в соотношениях между органами, не связанными непосредственными корреляциями в индивидуальном развитии животного. Они строятся, следовательно, на индивидуальна независимых изменениях органов, которые лишь через про-

песо естественного отбора приобретают координированный характер. Изменения биологически координированных органов являются всегда адаптивными.

2. Динамические координации означают закономерное изменение в морфологических и функциональных соотношениях между органами, связанными эргонтическими или, сверх того, и морфогенетическими корреляциями. Эти координации определяются, следовательно, закономерным наследственным изменением эргонтических и морфогенетических корреляций, регулирующих соотношения этих органов в индивидуальном развитии.

3. Топографические координации означают закономерное взаимное смещение граничащих друг с другом органов, которые, сохраняя топографическую связь, меняют свои соотношения. Эти " " координации определяются закономерным изменением (в эволюции) конкретных морфогенетических корреляций, связывающих данные органы в индивидуальном развитии животного и определяющих в основном развитие топографических соотношений органов. Топографические координации строятся на наследственных изменениях частей, связанных морфогенетическими корреляциями, путем естественного отбора организмов, с соответствующими в них отклонениями (мутациями).

Как топографические, так и динамические координации являются, следовательно, выражением известных закономерностей в изменениях системы индивидуальных корреляций. Они строятся на последних, но, конечно, с ними никак не идентичны, наоборот,, они обязательно означают их хотя бы небольшое, но конкретное наследственное изменение, которое через естественный отбор приобретает строго закономерный характер. В общем, эти изменения имеют характер наследственного взаимного приспособления органов (коадаптация).

В процессе эволюции происходит координированное изменение соотношений органов, и это, собственно, вполне понятно, так как в эволюирующем организме при всех изменениях его частей должно поддерживаться соответствие между пространственно и функционально связанными частями организма, а также соответствие отдельных изменений требованиям окружающей среды. И в индивидуальном развитии отдельные части организма изменяются в определенных друг к другу соотношениях, и это регулируется связывающими их корреляциями. По внешности этот регулирующий механизм является как будто тем же самым, и раньше обычно не отличали координации (особенно динамических, т. е. «функциональных») от корреляций (особенно эргонтических, т. е. «функциональных»). Однако, как уже отмечено, факторы, лежащие в основе этих взаимозависимостей, глубоко различные. Корреляции значают физиологические взаимозависимости в процессах индивидуального формообразования и познаются в модификациях; исторически они развиваются на базе явлений плейотропизма. Координации означают взаимозависимости в процессах наслед-

ственных филогенетических преобразований (в эволюции); исторически они развиваются на базе наследственных изменений частей, связанных системой корреляций, т. е. с неизбежным изменением в последних, или на базе наследственного изменения частей, непосредственно корреляциями не связанных (биологические координации).

Различия между корреляциями и координациями входят, следовательно, в общую систему различий между закономерностями индивидуального развития (онтогенеза) и закономерностями исторического формообразования (филогенеза). Вторые неизмеримо сложнее и не могут быть сведены к первым даже тогда, когда между ними имеется на первый взгляд большое сходство. Так, например, филогенетическое увеличение размеров (вплоть до гигантизма), так часто наблюдаемое в отдельных специализированных ветвях и столь ясно прослеживаемое на палеонтологическом материале, никак не может рассматриваться как простой рост. Филогенетический «рост» покоится на иных основаниях, чем обычный индивидуальный рост, и строится на естественном отборе самых крупных особей, т.е. на систематическом *нарушении* норм индивидуального роста.

Можно себе представить, что в процессе эволюции какой-либо формы некоторые характерные ее корреляции остаются неизменными. В этом случае соотношения между этими коррелированными органами остаются теми же самыми. Никаких координаций тогда прямо установить не удастся, так как нет закономерного изменения соотношений. В конкретной филогении иногда действительно кажется, что организм изменяется в известном направлении без особых изменений соотношений. Таков как раз только что приведенный пример филогенетического «роста», ведущего иногда к гигантизму (то же самое относится и к филогенетическому измельчанию). Здесь нужно несколько уточнить наше понимание изменения соотношений. Дело в том, что и в индивидуальном развитии нет пропорционального роста всех частей, так как более дифференцированные части растут медленнее других частей (сильно отстает, например, рост мозга у позвоночных, и особенно заметно это на млекопитающих). В случаях филогенетического увеличения размеров это изменение пропорций происходит в том же направлении, как и в индивидуальном развитии (и в частности, мозг отстает в своем увеличении от увеличения всего тела). Это указывает с известной вероятностью (точно это может быть доказано лишь экспериментом) на сохранение значения корреляций. Однако полная неизменность корреляций при таком филогенетическом «росте» приводит к очень резкой непропорциональности, к такой дисгармонии, что она отчасти, очевидно, и ответственна за нередкое в таких случаях вымирание (см. главу X, раздел о гиперморфозе). В самом деле, изменение пропорций обычно идет не в том резком темпе, как в индивидуальном развитии, и иногда изменение размеров приближается к пропорциональному. Так, в частности, в приведенном примере увеличе-

размеров головного мозга, по Дюбуа (Dubois, 1930), у близких „нов млекопитающих, отличающихся своими размерами, головой мозг изменяется в соотношении вес мозга к весу тела, как P^6/q , у млекопитающих одного вида, у особей разной величины — соотношении $P^5/18$. В первом случае различия в величине мозга зависят от величины клеток и от их числа, во втором случае — только от величины клеток. Это указывает уже на филогенетическое изменение существующих корреляций, благодаря которому устанавливается более правильная координация в соотносительном изменении органов в процессе эволюции (в данном примере — в изменениях числа нервных клеток мозга в известном соответствии с увеличением размеров тела). То же самое можно видеть в коррелированном изменении размеров мышц и связанных частей скелета в индивидуальном развитии и координированных изменениях этих же частей в филогенетическом развитии. И пропорции здесь иные, и основы различны. Если в росте сформированного животного увеличение мышцы идет за счет увеличения толщины мускульных волокон, то в филогенетическом увеличении размеров мышцы идет увеличение их числа. Координированное изменение органов в процессе эволюции покоится на естественном отборе отклонений, согласованных с внешней средой, а также между различными частями организма, даже тогда, когда эти части связаны относительно прочными коэволюционными связями. В этом случае координации устанавливаются путем закономерного изменения соотношений внутри системы существующих корреляций, т. е. путем их наследственного преобразования.

Таким образом, всякое изменение организма, связанное с изменением внешней среды, неизбежно сопровождается изменением всей системы корреляций, связывающих части организма в одно согласованное целое.

По характеру зависимых изменений мы можем различать: 1) прямые, или положительные, координации, если усиление одного органа связано с усилением другого или имеет вообще сходный характер, 2) обратные, или отрицательные, координации, если изменения обоих органов оказываются противоположными (сюда относятся, между прочим, координации между взаимно замещающими органами при филогенетической их субституции) и, наконец, 3) кондициональные, или условные, координации, если прогрессивное развитие одного органа создает условия для развития новой части или органа.

Более существенным является для нас, однако, другое расчленение понятия координации по характеру связи между органами, которое уже было приведено. Поскольку здесь нас интересует вопрос о значении координации в эволюции и, в особенности, ее морфологических закономерностях, мы остановимся немного на ближайшей характеристике биологических, динамических и топографических координации и на их значении в эволюционном процессе.

2. Биологические координации и их значение в процессе эволюции (адаптации организма)

В процессе приспособления организма к меняющейся среде прежде всего видоизменяются те органы и части, которые имеют непосредственное отношение к изменяющимся факторам среды (эктосоматические органы — А. Н. Северцов).

Например, при изменении местообитания позвоночных (при переходе с земли на деревья) изменяются прежде всего конечности (они приспособляются к лазанию); при изменении рода пищи изменяются прежде всего зубы, челюсти, кишечник; при изменении климата изменяется у млекопитающих шерстный покров, изменяются органы терморегуляции и т. п.

Во всех этих случаях происходят неизоллированные изменения отдельных органов, — организм приспособляется как целое. Все части, связанные с определенной стороной внешней среды, которая решает вопрос о данном изменении, изменяются согласованно (и зубы, и челюсти, и кишечник), т. е. координированно. Такие координации между эктосоматическими органами, являющиеся первым ясным приспособительным ответом организма на изменение среды, мы назвали биологическими координациями.

Биологические, или адаптационные, координации выражаются, следовательно, в изменениях органов, зависящих не от пространственных и не от функциональных соотношений между ними, а от соотношений данных органов с внешней средой.

Биологические координации устанавливаются через функциональную деятельность координированных органов. Но зависимость между ними здесь всегда косвенная и притом она определяется не третьим органом (с его функцией), а известными условиями внешней среды (род пищи, способ передвижения по суше, лазанье по деревьям, жидкая или воздушная среда и т. д.), в которой обитает данная группа организмов. Внешняя среда является здесь в роли посредствующего звена координационной цепи.

Эти координации чрезвычайно многочисленны и разнообразны. Так как они определяются непосредственно характерными условиями данной среды, то с коренным изменением последней многие такие связи сейчас же разрываются и взамен этого постепенно устанавливаются новые (нужно, однако, заметить, что для специализированного животного, — а биологические координации особенно характерны для более специализированных животных, живущих в ясно ограниченной среде, — коренное изменение условий именно поэтому почти невозможно).

Многие примеры корреляций Ж. Кювье относятся в самом деле к этой группе зависимостей. Таковы соотношения между формой и структурой зубов, с одной стороны, и формой челюстного сустава и развитием челюстной мускулатуры, с другой. Дифференцировка клыков и, особенно, хищного зуба связана с прогрессивным развитием височной мышцы и образованием глубокого цилиндрического челюстного сустава не через посредство каких-либо функ-

циональных связей внутри организма, а через род питания и связанный с этим способ измельчения пищи. Дифференцировка призматических складчатых или лунчатых зубов, редукция клыков и образование диастемы между передними и коренными зубами координированы с уплощением и расширением челюстного сустава (допускающим скольжение вперед, назад и особенно в стороны) и прогрессивным развитием крыловидной мышцы.

Эта координация определяется также способом обработки характерного для копытных растительного пищевого материала. Связь осуществляется, таким образом, только через внешнее — род пищи, поставляемый внешней средой. Очень простая биологическая координация наблюдается между длиной передних и задних конечностей (пока животное бежит *обычным способом на четырех ногах*; если этот способ передвижения заменяется иным, то эта координация, конечно, разрывается). Подобная же простая координация имеется между длиной передних конечностей и длиной шеи у копытных. Эта связь определяется способом добывания пищи (на уровне почвы).

Зависимость между удлинением тела и редукцией конечностей (у змей и змееобразных ящериц и амфибий) мы также относим к биологическим координациям в виду того, что эта зависимость определяется исключительно способом передвижения ползающего по земле животного. И она обусловлена непосредственно только отношениями организма к внешней среде.

Очень демонстративным примером биологической координации является зависимость между удельным весом, формой тела, формой хвоста и расположением плавников у рыб. Рыбы более тяжелые (не имеющие плавательного пузыря) имеют уплощенное брюхо и горизонтально поставленные парные плавники; чем резче выступают эти особенности, тем резче выражается гетероцеркия хвостового плавника. Эта координация разрывается с приобретением плавательного пузыря, что ставит животное в иные условия пребывания в водной среде (удельный ее вес приближается к единице, и рыба держится в воде на одном уровне без мускульной работы). Точно также имеется общая координация между образованием хвостового плавника, ластов и развитием веретеновидной формы тела у водных рептилий и млекопитающих (особенно у ихтиозавров и дельфинов, как высших форм приспособления). Эта координация определяется активным способом передвижения в водной среде.

Зависимость между развитием крыла и гребня грудины, с одной стороны, копчика, с другой, воздушных мешков, с третьей, определяется способом передвижения животного в воздушной среде (летание).

Примером обратной координации может служить зависимость между редукцией волосяного покрова и развитием слоя подкожного жира у китообразных. Оба процесса связаны только через водную среду, определяющую эти изменения.

При крайней специализации (т. е. приспособлении к узкоогра-6*

нической среде) обнаруживаются многие особенно типичные и сложные соотношения биологического характера. Примером может служить связь между хватательными лапами и цепким хвостом, а также подвижностью глаз и длинным выбрасываемым языком у хамелеонов как приспособлениями для ловли насекомых на тонких ветвях деревьев. Посредствующим звеном координационной цепи здесь является определенный род пищи в строго определенной обстановке.

Сходные условия среды вызывают нередко в разных организмах и сходные комплексы координированных изменений, Это приводит к выработке определенных «типов приспособлений», или «жизненных форм», характерных для определенных условий местообитания (например, типичные приспособления рыб к нек-тонной, бентонной или планктонной жизни),

В процессе эволюции непрерывно возникают новые биологические координации соответственно новым условиям среды и уничтожаются старые, Биологические координации, щ., ^£дащаются на каких-либо явных зависимостях в индивидуальном развитии, и в большинстве случаев они возникают в результате подбора от носительно независимых друг от друга изменений в строении разных органов.

Координированность филогенетических изменений строения разных органов определяется здесь их связью с определенной внешней средой, которая и регулирует направление естественного отбора. Биологические координации ограничивают возможность изменений организма биологически согласованными изменениями отдельных органов, т. е. изменениями, допускаемыми данной определенной средой, Если орган А, имеющий непосредственное отношение к некоторому фактору (например, к травянистой пище) данной среды (например, степи) изменяется в определенном направлении в связи с изменением климата или переходом на какой-либо более специализированный корм (например, переход на питание суккулентной растительностью при постепенном возрастании засушливости и преобразовании степи в полупустыню), то и орган В, имеющий отношение к тому же фактору, должен измениться строго соответственным образом.

Возможность изменения отдельного органа в нужном направлении ограничивается системой морфогенетических зависимостей, связывающих развивающийся орган со всем организмом, а также и системой зависимостей частей внутри самого организма. Поэтому возможность таких изменений изолированного органа тем выше, чем более автономна эта часть в развитии организма, т. е. чем более выражен мозаичный характер развития. Так как в более сложных и особенно в более специализированных органах система внутренних связей достигает, очевидно, особенно большой сложности (обеспечивающей строгость адаптации), то специализированные органы оказываются наименее пластичными. Возможность изменения отдельного органа в требуемом средой направлении ограничивается поэтому степенью его специализации. Возможность

согласованного изменения нескольких специализированных органов является, разумеется, еще гораздо более ограниченной, чем возможность изменения отдельного органа (и эта возможность возрастает, однако, с установлением мозаичного характера развития).

В эволюции эмбриона биологические координации не играют особенно выдающейся роли, так как они устанавливаются через типичные функциональные зависимости между организмом и средой, а организм в течение эмбрионального периода имеет дело лишь с весьма ограниченной средой, с которой он связан лишь немногими относительно простыми функциональными связями. В этих ограниченных пределах имеют, конечно, немалое значение и биологические координации, определяющие, например, соотношения в развитии зародышевых оболочек и приспособлений для питания и дыхания (плаценты) у высших позвоночных. Биологические координации связывают, таким образом, типично ценогенетические изменения эмбриональных органов (т. е. связывают эмбриональные и личиночные приспособления).

Биологические координации, которые и вообще ограничивают возможность эволюции организмов известными пределами, становятся фактором, тем более затрудняющим эволюцию, чем более ограниченной является среда и чем более, следовательно, ярко выражается специализация различных органов, приспособленных именно к этой ограниченной среде.

Адаптация организма к ограниченной среде допускает, главным образом, только некоторые направления эволюции организма, именно, только дальнейшую специализацию, т. е. приспособление к частным условиям в пределах еще более ограниченной среды. Сеть биологических координаций усложняется все более, организм получает благодаря им большие преимущества в борьбе за существование, но вместе с тем теряет свою пластичность, т. е. возможность перестройки в случае изменения среды. При специализации устанавливается слишком сложная, и потому прочная, связь организма со средой. Организм становится (в своей ЭВОЛЮЦИИ) в полную зависимость от данной среды, выход из которой для него все более затрудняется. Таким образом, создаются тупики эволюции. Если изменение среды имеет стихийный характер, т. е. идет относительно быстро и не может быть избегнуто или смягчено миграцией, то неизбежным результатом всегда является вымирание данной специализированной формы,

3. Динамические координации и их значение в процессе эволюции (координации органов)

Если первой реакцией организма на изменение среды является биологически координированное приспособление его эктосоматических органов, то эти изменения не могут остаться изолированными. Через функциональные (эргонические) связи они должны привести к согласованному изменению и эктосоматических органов,

Все соотношения, вся организация должна подвергнуться координированным изменениям. Должно произойти вначале, быть может, не наследственное, но затем и наследственное взаимное приспособление органов, т. е. их коадаптация. Координированное наследственное изменение функционально между собой связанных органов мы назвали динамической координацией. Такие изменения являются более глубоким результатом приспособления организма к измененной среде,

Динамические, или коадаптационные, координации (Дмдрфо-физиологические координации А. Н. Северцова) выражаются в защитных изменениях формы, величины и соотношений двух или более функционально связанных частей или органов (в их филогенетических преобразованиях). В особенности закономерны такие зависимости между специализированными органами, несущими строго определенную функцию, допускающую, главным образом, количественные изменения, как, например, координация между нервными центрами и периферическими органами. Так, например, прогрессивное развитие органа зрения у высших рыб сопровождается увеличением зрительных долей среднего мозга; прогрессивное развитие вкусовых органов костистых рыб связано с разрастанием вкусовых нервов и соответствующих центров головного мозга (висцеральная лопасть продолговатого мозга и вторичный вкусовой центр у основания заднего мозга),

Ясная положительная координация обнаруживается у всех позвоночных между степенью развития органа обоняния и обонятельных долей головного мозга (ср., например, крупные обонятельные доли большинства млекопитающих, имеющих высоко развитый орган обоняния, и ничтожный размер обонятельных долей птиц, у которых орган обоняния очень прост). К той же категории весьма простых соотношений относятся и координации между скелетом, мышцами, их кровоснабжением и иннервацией. Эти простые положительные зависимости проявляются нередко в форме длинных координационных цепей. Такова, например, координация между степенью развития крыла у птиц, развитием грудной мышцы, ее кровоснабжением и иннервацией (также развитием шейного расширения спинного мозга) и высотой киля грудины.

Несколько сложнее координация между весом головы (что нередко связано с развитием рогов) и степенью развития остистых отростков передних позвонков грудной области (и последних шейных), на которую так часто ссылаются. Большой вес головы связан, конечно, с развитием выйной связки, с развитием спинных мышц шеи, их иннервацией, кровоснабжением и т. д., однако с развитием остистых отростков это имеет лишь косвенную связь, так как мышцы связаны не только с остистыми отростками, а выйная связка укрепляется нередко ниже и позади наиболее выступающих остистых отростков. Группа этих выдающихся остистых отростков, образующих основу «холки» животного, играет роль жесткой системы, действующей против прогиба позвоночника

В области передних конечностей под влиянием веса не только головы, но и передней части туловища (Бровар, 1935), При большом весе головы и туловища у слонов и у жвачных имеются, как известно, весьма значительные остистые отростки в области холки, Примером еще несколько более сложной координации, с ясными качественными преобразованиями элементов координационной пары (соответственно — цепи), может служить зависимость между формой нижней челюсти, относительным развитием различных жевательных мышц (и костей черепа, к которым они прикрепляются) и формой суставной головки (а следовательно, и суставной ямки височной кости) у млекопитающих, Весь этот координационный комплекс биологически связан с качеством пищи и способом ее добывания, В частности, например, у хищных млекопитающих, у которых челюсти производят простые движения, действуя подобно ножницам, при слабом развитии крыловидных мышц (и соответственно слабом развитии или даже отсутствии крыловидной ямки черепа), при значительном развитии жевательных (и соответственно большом развитии широких скуловых дуг черепа, к которым они прикрепляются) и преобладающем развитии височных мышц получают весьма значительные размеры венечный отросток нижней челюсти, а также сагитальный (в более примитивных длинных черепах) и затылочный (в специализированных коротких черепах) гребни черепа, к которым эти мышцы прикрепляются, Величина этих гребней закономерно возрастает вместе с усилением височной мышцы (а также и с увеличением размеров животного), Указанным относительным развитием мышц определяется и характер движений нижней челюсти (и наоборот), а соответственно с этими особенностями строения мускулатуры и скелета точно координирована и форма суставных головок: они представляют собой правильные полуцилиндры с поперечным положением осей, которые очень глубоко погружены в суставные ямки височной кости и допускают только простое поднятие и опускание челюстей,

Динамические координации наблюдаются также и вообще между различнейшими подвижно между собою связанными частями скелета, как, например, между подвеском и слуховыми косточками позвоночных (пример, подробно разработанный Б. Домбровским) или между челюстями, подвеском и соответствующей мускулатурой у рыб [пример, подробно разработанный А. Н. Северцовым, (1931)], или между челюстным, подвесочным и жаберным аппаратами рыб [функциональные соотношения изучены в особенности детально М. Воскобойниковым (Wosko-boinikoff, 1932)], Довольно сложная система координации между частями жаберной крышки у различных рыб с костным скелетом выясняется в работе М. Гилярова (1937),

К этому же типу относятся соотношения между задней конечностью, тазом и крестцом, как это выясняется из сравнения скакательной задней конечности, а также формы и положения таза и формы крестца у бесхвостых и у хвостатых амфибий, у четверо-

ногих рептилий и у ходящих на двух ногах птиц (и многих динозавров) и т. д.

Примером координации между различными внутренними органами может служить зависимость между прогрессивным развитием грудной мышцы, сердца и легких у птиц или зависимость между развитием мышц конечностей, сердца, легких и дыхательной мускулатуры у копытных млекопитающих.

Примером динамической координации между различными более отдаленными органами может служить отчасти соотношение между развитием органов внутренней секреции и зависимых от них признаков, как, например, соотношение между величиной тела и величиной гипофиза (у гигантских динозавров и гипофиз был огромных размеров, однако вряд ли этим последним «объясняется» величина тела этих животных; поэтому мы предполагаем, что, кроме обычной корреляции между функцией гипофиза и процессом роста, имелись еще и соответственные наследственные изменения, т. е., динамическая координация).

Мы не выделяем особо непосредственных и косвенных координаций, так как различие между ними достаточно ясно: непосредственной является только зависимость между соседними членами координационной цепи, а косвенной — между более отдаленными. Так, например, в координационной цепи, охватывающей жевательный аппарат млекопитающих, координация между височной мышцей и гребнями черепа является непосредственной, а координация между нижней челюстью (ее суставом и ее венечным отростком) и теми же гребнями черепа — косвенной, так как последняя осуществляется только через функцию третьего органа, именно — височной мышцы, которая является здесь в роли связующего звена координационной цепи.

Переходя к вопросу о значении динамических координаций в процессе эволюции, мы отмечаем их довольно резкие отличия от биологических координаций. Динамические координации являются ограничивающим (через отбор) возможным филогенетическим преобразованием организма пределами функциональной согласованности изменений отдельных органов и частей. Вместе с тем это, из осциллирующей, тесно связанной с качеством примера таких координированных изменений можно привести зависимость между изменением свободной конечности в ряду позвоночных и соответствующим изменением строения, положения и укрепления пояса конечности. В качестве более сложного примера можно привести координированные изменения в строении слухового аппарата наземных позвоночных. Несколько менее существенно значение этих координаций в эволюции эмбриона.

Динамические координации, покоящиеся на изменениях в типичных эргонических корреляциях, характерных для сформированного организма, на эмбриональных стадиях развития еще не играют большой роли (эргонические корреляции имеют значение, главным образом, лишь при личиночном типе развития) 88

когда функции самостоятельного организма выявляются очень рано). Большое значение в эволюции эмбриона имеют те динамические координации, которые базируются на изменениях в морфогенетических корреляциях: они гораздо глубже захватывают процессы эмбрионального развития, сопровождаясь его «ценогенетическими» изменениями в широком смысле этого понятия.

В общем, динамические координации ярко выражают общую функциональную согласованность (коадаптацию) в наследственных изменениях отдельных частей и органов сложного организма в его филогенетических приспособлениях к изменяющейся среде (в процессе эволюции).

4. Топографические координации и их значение в процессе эволюции (установлении основ организации)

В непрерывной смене условий внешней среды организм приспосабливается к этой среде и притом весь в целом перестраивается. Происходят биологически координированные (адаптационные) изменения в эктосоматических органах и связанные с ними динамически координированные (коадаптационные) изменения в энто-соматических органах. В постоянной смене адаптации и коадаптаций происходит постепенная аккумуляция приспособлений наиболее общего значения, которые в дальнейшем уже не утрачиваются (Шмальгаузен, 1938—1). Таким образом происходит установление некоторой самой общей организации, наиболее прочно связанной сложной системой морфогенетических корреляций. Эти общие основы организации поддерживаются известной стойкостью пространственных соотношений между наиболее существенными органами. Конечно, и «организационные» соотношения не являются неизменными. Основы организации также подвержены закономерным сопряженным изменениям в положении, величине и форме частей. Такие закономерные изменения соотношений мы называем топографическими координациями. Они являются наиболее глубоким результатом эволюции организма в меняющейся среде.

Топографические, или организационные, координации выражаются, следовательно, в закономерных изменениях пространственных соотношений между органами, между которыми непосредственной функциональной зависимости нет. В этом случае имеются сопряженные изменения в положении, величине и форме соседних органов в филогенетических преобразованиях организма. Таковы очень многие соотношения органов, характеризующие общий «план» строения иногда весьма обширных групп родственных организмов (в частности — «типов»). Стойкость этих соотношений определяется относительной стойкостью (т. е. жизненной важностью) многих морфогенетических корреляций, на которых они именно и базируются.

Примерами топографических координаций могут служить: закономерные топографические соотношения между осевым ске-

летом, т. е. позвоночником и спинным мозгом, а также между положением, величиной и формой черепной коробки и положением, величиной и формой головного мозга, или такие же соотношения между перепончатым и костным лабиринтом уха. Здесь у всех позвоночных имеется общее соответствие положения и известная координация величины этих органов. У высших позвоночных эти соотношения становятся еще более тесными, и у птиц и млекопитающих вырабатывается очень точное соответствие *формы и* величины этих органов, которые подлежат строго согласованным филогенетическим изменениям (увеличение размеров мозга сопровождается таким же увеличением черепной коробки, а изменение формы мозга сопровождается и соответственным изменением формы мозговой полости черепной коробки).

Топографической координацией с более выразительными качественными преобразованиями является, например, соотношение между относительной величиной глаз и формой черепа. Увеличение размеров глаз связано с увеличением глазниц, с прогрессивным сжатием глазничной области черепа, с соответственным сближением трабекул и, следовательно, сужением основания черепа, развитием межглазничной перегородки с преобразованием таким образом, более примитивной платибазальной формы черепа в тропибазальную. К топографическим координациям относится также постоянное согласование положения и величины хрусталика глаза с глазным яблоком.

Как топографическую координацию мы рассматриваем также обратное соотношение между относительным развитием средних и краевых пальцев у пальцеходящих млекопитающих. Прогрессивное развитие средних пальцев у копытных неизменно сопровождается редукцией крайних. Здесь мы имеем, следовательно, пример отрицательной координации, и то же самое видно во многих случаях топографически тесно связанных частей со сходной функцией: одна часть разрастается за счет соседней и, таким образом, постепенно ее вытесняет (субституция органов). Можно привести много примеров зависимости такого рода между граничащими друг с другом покровными костями черепной крышки, которые нередко разрастаются и постепенно заступают место соседних костей.

Во всех этих случаях имеется взаимная обусловленность формы и размеров, хотя и нет непосредственной функциональной связи между, например, головным мозгом и окружающей его иногда почти вплотную черепной коробкой, повторяющей в общем (у высших позвоночных) форму головного мозга (эмбрионально здесь имеется зависимость между формообразовательными процессами, т. е. морфогенетическая корреляция, о которых также можно говорить как о функциях, но, во всяком случае, эти эмбриональные функции не имеют ничего общего с хорошо нам известными специфическими отправлениями центральной нервной системы или характерной для скелета функцией опоры). Как мы уже говорили, топографические координации строятся на базе морфогенетических корреляций (т. е. путем координированного

филогенетического изменения обоих членов корреляционной пары, сопровождающегося определенным изменением данной конкретной корреляции).

Топографические координации основываются, главным образом, на видоизменениях (в процессе эволюции) морфогенетических корреляций. Вследствие известной устойчивости всей системы основных морфогенетических корреляций (нарушения которых *часто* губительны для организма) соотношения частей организма и в филогенетическом развитии оказываются весьма постоянными. Они тем более постоянны, чем раньше они развиваются у зародыша и чем теснее они взаимосвязаны с основными его формообразовательными процессами.

Поэтому топографические координации выражают изменение соотношений частей организма в пределах возможных изменений морфогенетических корреляций, т. е. на основе некоторой общей относительно мало изменяемой канвы, которую мы обозначаем как общий план строения данной группы животных (особенно — «типа»). Так, например, крупнейшие преобразования позвоночных животных, начиная с бесчелюстных и кончая млекопитающими, все же ограничиваются известными рамками, служащими характеристикой типа. В основном это — относительное расположение общей полости тела (с кишечником) и осевых органов, т. е. хорды, позвоночника (и черепа) и центральной нервной системы, а также сегментированной париетальной мускулатуры. Связь между этими частями не может быть нарушена, так как в эмбриональном развитии все они столь тесно связаны, что всякое резкое изменение одной части привело бы к общему недоразвитию морфогенетически связанных частей, т. е. всех существенных элементов организации позвоночных. Такое нарушение всегда оказывается нежизненным. Конечно, и эти части изменяются. Они изменяются даже очень значительно: вспомним различия в строении позвоночника, мускулатуры, черепной коробки и спинного и головного мозга между низшими позвоночными и млекопитающими. Однако эти изменения выражаются в топографически согласованных, т. е. координированных, преобразованиях осевых органов, причем в этих преобразованиях сохраняются в измененном виде те основные морфогенетические связи, которые регулируют типические соотношения между осевыми органами.

Топографические координации выражают, следовательно, согласованное в общем изменение частей сложного организма в пределах типичной его расчлененности. Они являются показателем ограниченной возможности изменений и могут быть обозначены как до известной степени консервативное начало эволюционного процесса, ярко выражающее преемственность органических форм и налагающее на них прочную печать их происхождения.

Само собой разумеется, что в эволюции изменяется не только взрослая форма, но и молодая, так же как и развивающийся еще зародыш на любой, хотя бы и самой ранней, стадии развития. Поэтому мы можем говорить и о соотносительном изменении вели-

чины и положения частей у зародыша, т. е. о топографических координациях в филогении эмбриона.

В этом случае особенно наглядно выступает значение топографических координаций как консервативного начала. Отсюда — наиболее ясное выражение общей типичной расчлененности организма на зародышевой стадии его развития. Отсюда также — явления эмбрионального сходства представителей родственных групп организмов и впечатление известного консерватизма эмбриональных стадий развития. Этот консерватизм покоится на фактической устойчивости важнейших морфогенетических корреляций в особенности — на ранних стадиях эмбрионального развития. Упомянутая устойчивость обуславливает (через элиминацию мало жизненных мутаций) прочность топографических соотношений, а вместе с тем — и стойкость типичного строения эмбриона. Значение типичных топографических соотношения частей в эмбриональном организме было уже давно подмечено и нашло свое яркое выражение в учении о «типах строения» в той форме, как оно было обосновано К. Бэрром.

Таким образом, при эволюции организма в непрерывно изменяющейся среде, при постоянной его перестройке, все же создается некоторая основа его типичной организации, которая становится относительно устойчивой. Эта устойчивость организации, выражающаяся, главным образом, в определенных лишь мало меняющихся топографических соотношениях важнейших органов, покоится на сложной системе основных эмбриональных корреляций, связывающих развивающийся организм в одно целое. Изменения в этой системе корреляций чаще всего приводят к таким нарушениям развития, которые значительно снижают жизнеспособность организма. Такие отклонения погибают в борьбе за существование. Возможность топографически координированных изменений важнейших органов является относительно ограниченной, но они являются необходимым условием жизнеспособности наследственных изменений всего организма в целом.

Переходя к сравнению роли топографических и динамических координаций в процессе эволюции, мы не можем не отметить их заметно различного значения. По своей базе, лежащей в закономерностях индивидуального развития, различие между ними, казалось бы, должно быть совсем не велико. Между морфогенетическими и эргонетическими корреляциями мы провели довольно условную грань, однако в их относительном значении для индивидуального развития мы отметили все же известные различия. Различие между топографическими и динамическими координациями лежит, однако, в иной плоскости. Хотя и первые и вторые покоятся в основном на топографически и функционально согласованных изменениях морфогенетических корреляций, различие между ними имеет довольно глубокий качественный характер. Если топографические координации выражают некоторое постоян-

ство, преемственность форм, сохранность известного типа, *несмотря* на подчас крупные преобразования организма в течение его эволюции, то динамические координации выражают жизненность, целостность эволюирующей формы, через функционально согласованное изменение отдельных частей. Динамические координации определяют (только через естественный отбор) взаимную приспособленность органов, их постоянную коадаптацию при непрерывных изменениях их структуры. Они являются показателем сохранения функциональной целостности организма, изменяющегося в строгом соответствии с изменениями внешней среды.

Необходимость координированного изменения частей и органов в сложном организме, в точном соответствии с изменениями различных факторов среды, является моментом, ограничивающим свободу его изменений. Организм может изменяться только в целом, он не может отвечать изолированными реакциями, поэтому возможности его эволюции ограничены известными пределами, определяемыми как конкретными изменениями среды, так и самой организацией. Эволюция определяется, следовательно, не только средой, но и самим организмом, его исторически сложившейся организацией, в которой решающее значение имеет система коррелятивных связей. Система корреляций ограничивает в общем возможность как свободного, так и координированного изменения отдельных частей. Возможность же координированного изменения частей организма ограничивается не только системой трудно изменяемых корреляций, но и более или менее определенными и иногда жесткими условиями внешней среды. Наибольшие ограничения ставятся сложными системами наиболее глубоких морфо-генетических корреляций, с одной стороны, и системой биологических координаций с условиями ограниченной среды (т. е. при специализации организма), — с другой,

IV. ЗНАЧЕНИЕ ВНЕШНИХ И ВНУТРЕННИХ ФАКТОРОВ В ОПРЕДЕЛЕНИИ НАПРАВЛЕНИЯ ЭВОЛЮЦИИ

В предыдущем изложении мы разобрали вопрос о связности изменений отдельных частей сложного организма. Теперь мы можем уже принять факт существования этой связности, определяемой установлением сложной системы зависимостей частей организма как от внешней среды, так и друг от друга. Организм преобразуется в целом, и в закономерностях этого преобразования выявляются и роль внешней среды и значение самой исторически сложившейся организации, т. е. как внешних, так и внутренних факторов. В дальнейшем мы будем иметь дело уже с эволюцией организма как целого и с закономерностями, которые определяют эту эволюцию в конкретных случаях.

В филогении организмов явно намечаются известные пути, по которым идет преобразование всей организации в течение иногда довольно длительных периодов времени. Несомненно, в конкретных направлениях эволюционного развития выявляются какие-то определенные закономерности. Эта закономерная направленность эволюционного процесса уже давно останавливала на себе внимание исследователей и давала повод для построения различных метафизических теорий.

Прежде всего, многие ламаркисты, сконцентрировавшие свое внимание на значении внешних факторов (т. е. механоламаркисты) полагают, что действие этих внешних факторов вызывает определенно направленную реакцию данного вида организмов. Специфичность этой реакции зависит от самого организма, но все особи данного вида реагируют в общем одинаково, и при длительном воздействии определенных факторов среды весь вид в целом видоизменяется в одном определенном направлении. Такова теория ортогенеза, высказанная первоначально Гааке и разработанная затем Эймером. Подобно Копу, и Эймер представляет себе эволюцию как «органический рост» в определенном направлении (индивидуальный рост является лишь частью филогенетического). Видообразование является результатом остановок части особей на известных стадиях роста («генэпистаз»). К этим взглядам близки и воззрения Осборна, который принимает также принцип направленного развития, «ректиградации» или «аристогенеза», руководимого в основном действием внешних условий. Наконец, из других крупных палеонтологов на точке зрения эктогенетического ортогенеза стоит О. Абель, который формулирует более, по его мнению, широкий «закон инерции», 94

охватывающий как ортогенез, так и необратимость эволюции. Чисто механистическая концепция Абеля покоится на весьма поверхностных аналогиях. На подобных же аналогиях основаны и воззрения Д. Соболева, проводящего сравнение эволюции с индивидуальным «ростом», обладающим подобной же последовательностью различных его фаз: юности, зрелости и старости, ведущей к смерти (вымиранию). Однако вымирание может быть избегнуто деспециализацией (омоложением). Эволюция обратима, циклична. После деспециализации организм переходит в новый цикл специализации с указанными уже его типичными фазами.

Такие аналогии проводит вообще большинство палеонтологов, принимающих, таким образом, не только определенную направленность эволюции, но и ее ограниченность. О вымирании в смысле старения говорил еще Д. Брони [цит. по М. Павловой (1924)], а в новейшее время — О. Абель, К. Бойрлен и мн. др. Закономерность филогенетического роста объясняется, однако, в этом случае еще внутренними причинами. В этом отношении Д. Соболев приближается к Л. Бергу и другим представителям автогенетического ортогенеза. Большинство ламаркистов, начиная с самого Ламарка, принимают в той или иной форме, что эволюция ведет в силу внутренних причин к прогрессивному совершенствованию («градации» Ламарка). С. Май-варт (Mivart, 1871) и А. Виганд принимали также существование «закономерного развития под влиянием внутренних причин». Э. Коп разработал эту часть учения Ламарка более подробно на основании богатого палеонтологического материала. Он принимает существование особой, характерной для живых существ энергии роста, или «батмизма», которая дает направление эволюционному процессу (на ряду с физическими факторами, обуславливающими «физиогенез», и функциональными воздействиями, определяющими «кинетогенез»). На закономерной направленности филогенетического развития в особенности настаивает Л. Берг в своем «номогенезе», на основании распространенности явлений конвергенции, а также на основании явлений «филогенетического ускорения», или «предварения признаков».

Мы в дальнейшем подвергнем более детальному анализу явления направленного развития, явления параллелизма и конвергенции, а также вопросы обратимости эволюции и ее ограниченности. Поэтому мы здесь не вдаемся в критику указанных взглядов. Напомним только, что как эктогенетические, так и автогенетические теории не дают разрешения проблемы целесообразности. Последняя остается основным «свойством» всего живого. В основа обеих ветвей ортогенетической концепции лежат целесообразные реакции организма на изменение внешней среды. Но только направленность эволюции понимается по-разному. В одном случае подчеркивается определяющее значение факторов среды, а в другом случае — закономерность под влиянием внутренних причин. Кроме того, отметим, что почти все автогенетики, начиная с Майварта и Виганда, принимают также возможность вне-

запных резких преобразований одной формы в другую в силу тех же внутренних причин. Эти внутренние причины, конечно, не вскрываются. Идеалистическая и реакционная сущность теории автогенетического ортогенеза выступает наиболее открыто в целой серии новейших «работ» Бойрлена, которые, так же как и работы Даке, Хюене и некоторых других буржуазных палеонтологов, являются довольно типичным и ярким выражением буржуазной идеологии.

Бойрлен на примере истории десятиногих раков, головоногих, морских ежей и позвоночных показывает известные закономерности их эволюции, поскольку о них можно судить на основании палеонтологического материала. Бойрлен считает типичным отсутствие остатков каких-либо обобщенных исходных форм; сразу появляются уже дифференцированные группы, которые дальше развиваются уже более равномерно в определенных направлениях (ортогенетически). Это ортогенетическое развитие приводит ко все более устойчивым адаптированным формам. Темп эволюции все замедляется. Наконец, в некоторых случаях постоянство форм вновь теряется, происходит патологическое вырождение, кончающееся вымиранием. Факты, сопоставленные Бойрленом, во многом повторяют данные других палеонтологов и заслуживают серьезного внимания и изучения с точки зрения закономерностей эволюционного процесса. Сам Бойрлен выводит из этих фактов довольно произвольные заключения:

1. Начальная фаза эволюции определяется, по Бойрлену, непосредственным влиянием среды. У низших животных (губки, кишечноротовые) имеется большая зависимость формы от среды. Физиологические реакции на изменение среды состоят в изменении ранних стадий онтогенеза. Отсюда — бурное скачкообразное образование новых форм. Эмбриональные изменения Бойрлен представляет себе по типу архаллакисов А, Северцова. Новые формы мало устойчивы и не связаны переходами. Ничего адаптивного в этих формах нет, и большинство новых форм гибнет. Лишь немногие ветви оказываются жизнеспособными, и именно такие новые ветви дали начало большинству действительно новых групп (в частности, типов). Кроме того, допускается, что в этой первой фазе эволюционного процесса развитие до известной степени обратимо. Через недоразвитие, т. е. неотению или педоморфоз (В, Гарстанг и Г. де-Бер), происходит омоложение и дальнейшее новообразование форм (в частности, типов). В этой первой фазе эволюции наблюдается примат формы (перед функцией). Множество негодных форм гибнет, и, таким образом, в результате селекции сохраняются лишь немногие жизнеспособные ветви, которые переходят затем во вторую фазу эволюции.

В этой теоретической части мы имеем, следовательно, лишь возвращение к старым взглядам Ж. Сент-Илера, Келликера и мн. др. С учением о филэмбриогенезе А. Северцова эти взгляды не имеют по существу ничего общего.

2, Во второй фазе ортогенетического развития при более постоянных условиях среды и форма становится все более устойчивой. Она все более непосредственно приспосабливается к окружающей среде. Теперь наблюдается, следовательно, примат функции (перед формой), Организм теперь сам приспосабливается и тем самым все более освобождается из-под власти среды, Онтогенез становится детерминированным, Наследственная изменчивость и способность к эволюции падает, Центр тяжести всех изменений ложится теперь на самый организм, на его собственную активность, Организмы изменяются ортогенетически, во многом параллельно, Наблюдаются «итеративы» (Кокен), т. е. повторение сходных форм, Прогрессивное приспособление связано с «соматизацией» и «застыванием форм», ведущим к бесплодию,

В общем же «сам организм создает себе жизнь в борьбе со средой». И в этом выражается «творческое естество жизни», «творческая воля живого», а «не случайные мутации (Дарвин) или суммирование функций и приспособлений (Ламарк)»,

В «застывании форм» мы имеем конец эволюции, Застывшие формы могут долгие периоды сохраняться неизменными, Однако нередко наблюдается и еще одна — конечная фаза, Постоянство форм вновь теряется, изменчивость возрастает и принимает во многом аномальный, патологический характер, Наступает «одичание» форм, вырождение, ведущее к вымиранию,

Весь этот конец эволюции, старение и вымирание рассматривались Бойрленом сначала как результат разрыва со средой, наступающего вследствие приспособления, подъема независимости и освобождения организма от ее влияний, В более поздних работах мы читаем, что в приспособлении к среде организм отклоняется от типа и «изменяет» идею, а именно это и ведет к смерти, Мы в дальнейшем рассмотрим подробно факторы, *определяющие* известные направления эволюционного процесса, параллельное и конвергентное развитие различных форм, а также явления специализации и вымирания, Все эти явления не так просты, и такие термины как «застывание» или «одичание» форм здесь ничего не разъясняют, Бесспорно существуют известные закономерности в смене фаз эволюционного процесса, однако аналогии с индивидуальным развитием и попытки установить известную цикличность эволюции ни в какой мере не могут нас приблизить к их пониманию,

Существование первой фазы эволюции — образование форм под непосредственным влиянием среды — вообще ничем не доказывается, Отсутствие ископаемых остатков обобщенных форм, лежащих в основе типов, объясняется просто тем, что типы обособились в докембрийское время, от которого вообще почти ничего не сохранилось, Позднейшее образование новых форм обычно показывает действительно одновременное возникновение целого пучка расходящихся ветвей, Это, однако, с одной стороны, совпадает с дарвиновским пониманием расхождения признаков, а

с другой стороны, указывает, конечно, на острый темп первоначального расхождения, как это и должно быть с точки зрения теории Дарвина (интенсивность борьбы между близкими формами), «Объяснение» направленности и ограниченности развития во второй фазе является у Бойрлена особенно странным. Каким образом прямое приспособление организма к среде может привести к разрыву со средой, совершенно непонятно. Если специализация действительно нередко ведет к ограничению возможностей дальнейшей эволюции и иногда является косвенной (не прямой) причиной вымирания, то ничем не доказано, что единственный путь эволюции есть путь специализации. Наоборот можно вполне точно показать, что крупнейшие отделы животного царства в целом не шли по пути узкой специализации, а специализировались лишь *частные побочные ветви*. Специализация, однако, и не может рассматриваться как результат более совершенной индивидуальной приспособляемости. Совершенно непонятно также, как может высокая степень приспособленности вести к вымиранию. Непонятно, почему прогрессивная «сомати-зация» должна вести к редукции половой системы и к нарушениям эндокринного равновесия и, далее, к «одичанию форм» и вымиранию. И неужели по такому мрачному пути эволюции, как неуклонное «застывание форм», «одичание» и вымирание ведет особая «творческая воля живого»? В последних работах автора оказывается, однако, что таков конец эволюции лишь при победе приспособления как выражения материальной сущности жизни; это результат измены «типу» и «идее», «Творческая воля живого» может привести и к другому — к победе духа над материей. Это произошло, однако, в окончательной форме только в одной ветви, — в ветви, ведущей к человеку. Только здесь дух одержал верх над приспособленностью и целесообразностью материи. Только неприспособленность есть залог дальнейшего прогресса и ведет к преодолению смерти. Однако в человеческом обществе стремление к целесообразностям материального блага, измена «идее» ведет к гибели. Только возвышающая идея поднимает, по мнению этих «ученых» человечество «над либерализмом, находящимся в плену у материализма, абсолютной целесообразности и техники!» Таким образом, даже человечество вовсе не застраховано от остановки в развитии и вымирания. Только «высшие» расы человека пошли по пути дальнейшей прогрессивной эволюции, в то время как остальные ветви человечества остановились в своем развитии и осуждены на дальнейшее отставание со всеми вытекающими отсюда последствиями. Вот на что была направлена вся эта странная логика! Оказывается, возможны два пути эволюции. " приспособление как выражение победы материального (в человеческом обществе — техники!) ведет к неизбежной остановке развития и к *выширению* и неприспособленность как выражение победы духа ведет к дальнейшему процветанию и «преодолению смерти».

Трудно охарактеризовать этот мистический бред и трудно

с ним полемицировать, И все же подобные «мысли» повторяются и у ДРУГИХ авторов. Хюене пишет, что только развитие мозга в линии, ведущей к человеку, дает возможность избежать специализации, и поэтому «целью» филогении может быть только человек. Подобный же бред повторяется, частью в еще худшей форме, у Ад, Майера, у Даке, у Г, Андре и у некоторых других «ученых». Мы будем далее разбирать фактический материал, лежащий в основе этих спекуляций, с материалистической точки зрения, и увидим, что только в этом случае мы можем достигнуть научного объяснения тех же фактов, совершенно избегая при этом каких бы то ни было внутренних противоречий. В отношении методологии мы находим у Бойрлена обычный метафизический отрыв организма от среды и формы от функции. В первой фазе эволюции, по Бойрлену, среда определяет строение организма (элементы механицизма) и форма определяет функцию, во второй фазе организм определяет свое положение в среде, активно к ней приспосабливается, так что функция определяет форму. Эволюция идет закономерно, и ее пути контролируются внутренними факторами. В основном мы и здесь имеем автогенетический ортогенез, который в более старых работах автора нарушался некоторыми довольно нелогическими отступлениями (разрыв со средой), а в новейших работах дополнен более последовательным принятием «воли» и «идеи» как руководящих принципов в прогрессивной эволюции.

Мы привели воззрения Бойрлена лишь как образчик того падения научной мысли, до которого она доходит иногда в буржуазных странах. Огромнейший научный материал подтасовывается, чтобы показать те определенные пути, по которым будто бы с необходимостью идет эволюция. Так как путь эволюции и закономерен, но все же, оказывается, не один, то нетрудно возложить ответственность за эти разные пути на внутренние причины. По какому пути действует «воля», этого действительно не предскажешь, и поэтому таким образом можно «объяснить» любые пути эволюции.

Если имеются какие-либо определенные пути эволюции и имеются известные ее закономерности, то мы должны точно указать, какие именно факторы ответственны за тот или иной путь развития, в чем заключаются закономерности эволюции и чем конкретно они определяются. Теория Дарвина вскрыла факторы эволюции и ее основные движущие силы. Поэтому мы можем ожидать, что и закономерности конкретной эволюции определяются теми же факторами, которые лежат в основе учения Дарвина.

Прежде чем перейти к рассмотрению закономерностей эволюции с точки зрения дарвинизма, мне хочется, однако, сделать еще одно замечание. Если бы эволюцией руководила только одна определенная «идея» или внутренняя творческая сила, независимая от материи, то естественно было бы ожидать одного определенного пути развития (или, может быть, наоборот, полного

произвола в этих путях), Тем не менее, даже Бойрлену ценой величайших насилий над фактами не удастся свести закономерностей эволюции к одному типу: кроме обычного пути, остается и частичная обратимость в первой фазе и победа духа — во второй. Таким образом, сама закономерность остается одними только внутренними причинами не объясненной, В первой фазе эволюция определяется средой, т. е, внешними факторами. Во второй фазе она идет под контролем внутренних факторов. Однако обычная во второй фазе победа материи в явлениях приспособления организма к внешней среде звучит довольно странно для организмов, подчиненных в своей эволюции лишь внутренним закономерностям, Одним словом, насилие над фактами не приводит к желательному результату, — если не на одном конце, то на другом неизбежно выплывает противоположный (материальный) принцип в качестве активного начала, Это ясно показывает, что при всем стремлении свести дело только лишь к одним внутренним (либо только лишь к одним внешним) факторам этого сделать не удастся. Получается совершенно нелогичное перебрасывание ответственности с одних факторов на другие, — при полном отрыве их друг от друга,

1. Соотношения организма и среды в процессе эволюции

Все эволюционисты последарвиновского времени признают, реальность борьбы за существование и соглашаются с тем, что в результате этой борьбы происходит отбор жизнеспособных особей, В борьбе за существование решающее значение имеют те соотношения, которые устанавливаются между организмом и средой, Казалось бы, ясно, что эволюционный процесс есть результат сложного взаимодействия между организмом и средой (или, точнее, по теории Дарвина, результат борьбы противоречий, возникающих между размножаемостью и потребляемостью), И однако, буржуазная мысль в поисках единой причины неизменно приписывает значение руководящего фактора эволюции либо среде либо организму в отдельности, В этом случае выхолащивается вся суть теории естественного отбора. Роль движущего принципа за ним отрицается, и значение естественного отбора сводится к уничтожению негодных форм, Вместо прогрессивного, творческого начала в естественном отборе видят лишь решето, или фильтр, допускающий к жизни и поддерживающий существование форм, уже приспособленных к данной среде. Естественный отбор будто не создает новых форм, не увеличивает существующего разнообразия форм, а, наоборот, уничтожает многие формы и уменьшает это разнообразие,

Механоламаркисты (эктогенетики), начиная со Спенсера и Эймера, видя в факторах внешней среды основной, и притом руководящий, источник всех изменений, На долю естественного отбора остается роль могильщика, уничтожающего те формы, которые не дали адекватной реакции на изменение среды, Однако

100

сама способность к целесообразным реакциям все же должна быть признанной основным свойством всего живого, иначе жизнь была бы уничтожена уже в самом зародыше. Таким образом, механизм неизбежно скатывается к идеалистической мистике.

Автогенетики, начиная с Кёлликера, Майварта, Коржинского, де-Фриза и кончая Кено, Парром, Морганом и Девенпортом, полагают, что руководящую роль играют в эволюции внутренние факторы. Сам организм путем резких эмбриональных изменений (Кёлликер, Майварт) или мутаций (де-Фриз) дает сразу новую форму. Вопрос о жизнеспособности этой формы решается естественным отбором. Последний не создает новых форм, он их лишь испытывает на пригодность к жизни. В своей эволюции, сопровождающейся постоянными преобразованиями (в силу внутренних причин), организм, через процесс отбора, подыскивает себе подходящую среду (Кено, Девенпорт). В филогенетическом развитии организмы не приспособляются к среде, а проходят через приспособленную среду (Парр). Не организм подирается к среде, а среда подбирается к организму. Мы в другом месте (Шмальгаузен, 1938—1) уже разобрали теорию преадаптации как современное выражение этих взглядов и не будем здесь повторяться. Эта теория кажется убедительной лишь до тех пор, пока разбирается изменение одного отдельного признака, и теряет всякую почву, как только переходят к рассмотрению целого организма. Подобрать подходящую среду для готового целого организма, развившегося вне подобной среды, совершенно невозможно. Такой переход в иную среду возможен лишь при самых незначительных различиях и связан с целой серией последовательных приспособительных изменений всего организма. А это неизбежно означает принятие дарвиновского понимания приспособления и эволюции. Мы уже рассмотрели дарвиновский принцип естественного отбора в свете новейших данных и видели, что он основан на сложнейшем неразрывном взаимодействии внешних и внутренних факторов. Организм и среда совместно определяют эволюционный процесс. В общем, первый толчок для преобразования организма дает обычно изменение среды, однако специфика этого изменения зависит в значительной мере от организма. В процессе отбора происходит, быть может, отчасти и подбор среды к организму, но в основном организм как более пластическая сторона подбирается к окружающей среде. Само переживание решается всегда конкретно установившимися соотношениями между организмом и средой. Изменение среды в известном направлении неизбежно ведет за собой неуклонное (т. е. «направленное» через процесс естественного отбора) изменение организма. Специфика этого изменения различна для разных организмов, и в этом можно видеть значение унаследованной структуры самого организма. Вместе с тем нужно, однако, отметить, что для разных организмов и среда не может быть одинаковой и, следовательно, среда, через естественный отбор, окажет различное влияние на направление эволюционного процесса. Во всем этом мы видим

столь неразрывную связь между средой и организмом, что говорить о детерминирующем значении одного *или* другого не приходится. Движущим принципом эволюции является естественный отбор, определяемый борьбой за существование в конкретных соотношениях организма и среды. Значение этих соотношений выступает совершенно ясно при рассмотрении закономерностей эволюционного процесса в точно установленных филогенетических рядах форм, что мы и попытаемся сделать в дальнейшем изложении.

2. Дивергенция

Всякое обособление местных, географических или экологических форм, т. е. всякая дифференциация внутри известного вида растений или животных, связано с выработкой некоторых различий между этими формами. Это начальное расхождение форм, образование экотипов и разновидностей, представляет собой наиболее ясную начальную фазу эволюционного процесса, захватывающего известную популяцию. Наибольшее значение имеет вначале, очевидно, экологическая дифференциация, и именно эта последняя легла в основу дарвиновской теории расхождения признаков: «чем разнообразнее строение, общий склад и привычки потомков какого-нибудь вида, тем легче они будут в состоянии завладеть более многочисленными и более разнообразными местами в экономии природы, а следовательно, тем легче они будут увеличиваться в числе». В дальнейшем: «Наиболее резко различающиеся разновидности какого-нибудь вида признаков будут иметь наибольшие шансы на успех и увеличение в числе и вытеснят, таким образом, разновидности менее резко различающиеся, а когда разновидности очень резко отличаются одна от другой, они переходят на степень вида». В результате же «Наибольшая сумма жизни осуществляется при наибольшем разнообразии строения». Таким образом, процесс расхождения признаков, по Дарвину, не ограничивается внутривидовой дифференциацией. По мере возрастания расхождения разновидности становятся видами, виды испытывают дальнейшую дифференциацию и преобразовываются в роды, роды становятся семействами и т. д. В основе теории Дарвина лежит, таким образом, принцип дивергентного развития форм. Термин «дивергенция» является, правда, не достаточно ясным, так как расхождение признаков не ограничивается двумя новыми формами, а может привести к одновременному обособлению очень многих экотипов и разновидностей. Поэтому, быть может, лучше было бы пользоваться термином «адаптивной радиации» Г. Осборна.

Расхождение признаков различных форм при внутривидовой дифференциации представляет собой наиболее ясный и почти непосредственно наблюдаемый этап эволюционного процесса.

¹ Происхождение видов, гл. IV (Ч. Дарвин, Сочинения, т. III, стр. 351—352, изд. АН. Наук СССР, М. — Л. 1939).

Вопрос о переходе разновидностей в виды также разрешается теперь большинством биологов в духе дарвиновских представлений. Однако вопрос о дальнейшей дивергенции форм, о переходе видов в роды и т. д. нередко рассматривается независимо от предыдущих вопросов, разрешается в иных направлениях и приводит тогда к разрыву логического построения Ч. Дарвина и, следовательно, к полному отрицанию дарвиновской теории эволюции. По этому пути пошел в свое время палеонтолог Э. Коп, принимавший существование различных факторов для видовой дифференциации, с одной стороны, и для образования родов и высших систематических категорий, с другой. На такую же точку зрения встал в новейшее время и Ю. Филипченко, полагавший, что процессы видообразования вполне выяснены, в особенности благодаря современным методам генетического анализа, но что эти процессы не имеют ничего общего с эволюцией организмов, движущие силы которой от нас еще совершенно скрыты. Из других современных критиков Ч. Дарвина здесь следует еще упомянуть Л. Берга, который, если и не отрицает возможности дивергентной эволюции, то отводит ей во всяком случае очень скромное место, полагая, что «общий путь эволюции, ее главнейшие черты обусловлены изначальными различиями и конвергентными сходствами, а это несовместимо с теорией естественного отбора».

Мы уже указывали на то, что начальная дифференциация, т. е. первое обособление новых форм, есть *всегда* результат известной дивергенции (точнее — радиации), связанной с приспособлением к местным экологическим или географическим условиям существования (т. е. радиация оказывается адаптивной). Дальнейшая эволюция обычно также оказывается дивергентной, как это видно на огромном материале современных и ископаемых форм, показывающих во всех больших группах животных ясную адаптивную радиацию. (Здесь можно напомнить, что само понятие адаптивной радиации было введено Г. Осборном, которого никак нельзя заподозрить в чрезмерной приверженности к взглядам Ч. Дарвина.)

Так, например, класс млекопитающих распался на многочисленные отряды, характеризуемые родом пищи, особенностями местообитания, т. е. экологическими условиями существования (насекомоядные, рукокрылые, хищные, копытные, китообразные, грызуны, приматы...). Каждый из этих отрядов распался на подотряды и семейства, которые в свою очередь характеризуются не только морфологическими признаками, но и экологическими особенностями (формы бегающие, скачущие, лазающие, роющие, плавающие и т. п.). Наконец, и внутри семейства мы находим роды и виды, различающиеся по образу жизни, по объектам питания и т. п. Все это указывает на то, что адаптивная радиация, т. е. дивергенция форм, лежит в основе всего эволюционного процесса. Вместе с тем это показывает, что эволюция вновь обособляющихся форм идет в различных, но определенным образом характеризуемых направлениях. В этом выражается направлений

ность эволюционного процесса. Существование различных автогенетических теорий заставляет нас поставить вопрос: чем определяется эта направленность? Дивергентный характер эволюции на самых начальных этапах обособления новых форм указывает ясно на среду как на фактор, определяющий направления эволюционного процесса. Дифференциация форм всегда связана с биологическим (экологическим, сезонным) или географическим обособлением и носит более или менее ясно выраженный характер приспособления к местным (или сезонным) условиям существования. В направленности дивергентной эволюции совершенно ясно сказывается влияние изменения среды на организм. Как мы уже разбирали раньше, проблема адаптации организмов может, однако, быть разрешена только в свете дарвиновской теории естественного отбора. В таком случае мы должны признать, что направленность эволюционного процесса, выражающегося в дивергенции обособляющихся форм, объясняется требованиями среды, осуществляемыми через посредство естественного отбора. Пока среда предьявляет строго определенные требования, естественный отбор имеет определенно направленный характер (ортоселекция).

Дивергентная эволюция совершенно ясно наблюдается на начальных стадиях обособления местных форм. Однако возможность экологической характеристики крупных систематических подразделений (вспомним важнейшие отряды млекопитающих) определенно указывает на то, что и дальнейшие процессы эволюции имеют нередко длительно дивергентный характер.

Длительность дивергентной эволюции находится в явной зависимости от степени специализации, связанной с данной дифференциацией. Если всеядная форма распадается на хищную и растительноядную, то это связано с крупными преобразованиями всей организации. У первой развиваются орудия нападения, органы питания преобразовываются в одном направлении (рвущие и режущие зубы млекопитающих), прогрессируют органы чувств (особенно органы зрения), развиваются центральная нервная система и специальные инстинкты хищника. У второй развиваются средства защиты, органы питания преобразовываются в другом направлении (складчатые и лунчатые зубы млекопитающих, дифференцированный кишечник), прогрессируют нередко другие органы чувств (орган слуха) и иные инстинкты (чаще стадность). Новые формы образуются здесь в результате длительной эволюции в различных направлениях. Дивергенция приводит к крупным различиям в организации. Таково было разделение первичных насекомоядных млекопитающих на современных насекомоядных, хищных, копытных и грызунов. Так же велико может быть разделение и при расхождении в образе жизни и, в особенности, при переходе в разные среды, как это видно на примере расхождения между насекомоядными и рукокрылыми, между хищными, ластоногими и китообразными, между насекомоядными и приматами. В случае расхождения форм, связанного с более детальной

специализацией, преобразования не столь глубоки. Дифференциация копытных на лесные, степные и горные формы или расхождение хищных по характеру жизни и добывания пищи (собаки, куницы, кошки) не захватывают всей глубины организации. Наконец, распадение известной группы (семейства) животных на роды и виды оказывается еще менее глубоким: оно касается известных деталей строения, более частных функций и нередко простирается на множество «индифферентных» признаков,

С точки зрения дарвиновской теории естественного отбора все это вполне понятно. Как подчеркивал Ч. Дарвин, дивергенция означает распределение ролей и «преимущества, доставляемые обитателям данной страны разнообразием их строения, в сущности те же, которые доставляются индивидуальному организму физиологическим разделением труда между различными его органами»,¹ Поэтому, чем дальше идет специализация, тем тоньше становится это распределение ролей. Мало специализированные организмы пользуются еще в значительной мере той же территорией и той же пищей, и только далекое расхождение в процессе эволюции может смягчить их конкуренцию. Специализированные организмы гораздо быстрее и легче подвергаются дальнейшей дифференциации и распадаются на множество узко специализированных форм. Здесь самое незначительное и иногда даже поверхностное изменение может привести к полному устранению конкуренции между новыми формами. Переход гусениц на разные кормовые растения сразу устраняет конкуренцию между ними, хотя и может быть связан с ничтожнейшими изменениями инстинктов и внешнего вида бабочки. Небольшое изменение окраски, в связи с соответствующим изменением инстинктов, может разделить известную форму на территориально разграниченные и потому неконкурирующие более группы. Если дикая серая окраска («агути») грызунов *Perognathus* дифференцируется в Калифорнии соответственно окраске почвы и дает на белом песке почти белую форму, а на черной лаве — черные формы, то этим самым фиксируется и местопребывание этих форм — они входят в состав иных биоценозов и между собой более не конкурируют. Точно так же сказывается и сезонное разграничение: многочисленные расы атлантических сельдей различаются по месту и времени икротетания и таким образом, устраняется конкуренция между развивающимися мальками различных рас. То же самое касается и сезонных рас многих осетровых, лососевых, карповых рыб. Морфологические различия при этом обычно едва уловимы.

Чем более специализирован организм, т. е. чем уже ограничены условия его существования определенными требованиями, тем дальше должна идти специализация. При возрастающей конкуренции переживают лишь те формы, которые максимально используют местные условия существования, т. е. формы, кото-

¹ Происхождение видов, гл. IV (Ч. Д а р в и н, Сочинения, т. III, стр. 353, изд. Ак. Наук СССР, М. — Л. 1939).

рые достигают максимальной специализации и максимального разграничения потребностей с другими формами.

Тогда только, т. е. «при наибольшем разнообразии строения», будет осуществлена и «наибольшая сумма жизни». Возможный предел такой дифференциации указан уже Ч. Дарвином. По мере возрастания числа форм (видов, разновидностей) их численность должна падать. Однако малочисленные формы эволюируют медленнее и гораздо легче полностью истребляются. В процессе эволюции крупные популяции получают преимущества большей пластичности и будут постоянно вытеснять более малочисленные и потому менее пластичные формы. Этим самым процессу видовой дифференциации всегда кладется известный предел.

Мы говорили здесь все время о дивергентной эволюции, т. е. о дивергентном развитии целых организмов. Дивергентная эволюция выражается, конечно, и в дивергентном преобразовании отдельных органов. В сравнительной анатомии учению о дивергентном развитии органов уделяется немало внимания. Одни и те же органы, эволюирующие в различных организмах в разных направлениях, получают различное строение. Результатом дивергентной эволюции известного органа являются его *гомологи* у разных организмов. Дивергенция определяется в данном случае разной функцией органа, т. е. различным его отношением к внешней среде. За дивергентное развитие гомологичных органов ответственны, таким образом, различные условия внешней среды (с которыми данные органы связаны).

Мы обратили наше внимание на значение среды, которая через естественный отбор приводит к дивергенции (точнее — радиации) форм, к ослаблению конкуренции между ними, к специализации и через это — к максимальному использованию этой среды. Роль внешней среды выступает совершенно ясно. Однако не будем недооценивать и значения самих организмов в дивергентной их эволюции. Сама возможность дивергенции, т. е. происхождения разных потомков от одних и тех же родителей, указывает на возникновение известных различий в самих организмах. Специфичность реакции организма на изменение среды определяется в основном самим организмом (как это будет видно при рассмотрении явлений конвергентного схождения и закона необратимости эволюции), но несомненно, что само расхождение признаков и частью направления этого расхождения определяются внешней средой, действующей через посредство естественного отбора, т. е. переживания наиболее приспособленных. Таким образом, дивергенция определяется каждый раз лишь различием в конкретных соотношениях, устанавливающихся между данными группами особей и средой их обитания.

3. Параллелизм и конвергенция

По теории Ч. Дарвина глубокое сходство в строении различных организмов объясняется их родством, а различия — дивергентным развитием. Глубокое сходство в строении всех млеко-

ятающих объясняется их родством, и, в частности, сходство между приматами и человеком указывает на общность их происхождения, Различия между хищными и копытными объясняются дивергенцией, основанной на приспособлении к различному образу жизни, к различному питанию. Различия между человеком и приматами, выражающиеся в строении конечностей, грудной клетки, в развитии коры большого мозга, в голосовом аппарате и в других особенностях, объясняются дивергенцией, обусловленной различной средой обитания, Антидарвинисты неоднократно пытались подорвать значение этих положений указанием на то, что сходство строения может покоиться не на родстве, а на схождении признаков, Ч. Дарвин сам возражал против предположения, что такое схождение признаков может привести к значительным степеням сходства, «Форма кристалла определяется исключительно молекулярными силами, и потому неудивительно, если несходные вещества принимают иногда одну и ту же форму; по отношению же к органическим существам мы должны помнить, что форма каждого из них зависит от бесконечно сложных отношений, а именно от возникновения изменений, причины которых слишком сложны, чтобы можно было их проследить, — от природы тех изменений, которые сохранились или были отобраны, что зависит от окружающих физических условий, а еще в более высшей степени от окружающих организмов, с которыми каждому существу приходится конкурировать; — и наконец, от наследственности (элемента самого по себе непостоянного), связанной с бесконечным рядом предков, формы которых, в свою очередь, определялись такими же сложными отношениями, Невероятно, чтобы потомки двух организмов, первоначально резко между собой различавшихся, могли сблизиться в такой степени, которая привела бы к почти полному тождеству всей их организации, Если бы это происходило, то мы встретили бы одну и ту же форму, независимо от ее генетических связей, повторяющейся в далеко отстоящих одна от другой геологических формациях; но все данные геологии свидетельствуют против такого предположения».

Дарвиновская теория расхождения признаков прекрасно объясняет нам существующее разнообразие форм растительных и животных организмов, допускающее «наибольшую сумму жизни», Предположение о значительной роли принципа схождения признаков находится в противоречии с этими фактами, Если бы явления конвергенции были бы правилом, а дивергенция наблюдалась бы в виде исключения (Л. Берг), то разнообразие жизненных форм уменьшалось бы в течение исторического развития; «сумма жизни» сокращалась бы и использование среды организмами становилось бы все менее совершенным. Органическая жизнь шла бы к закату, а не к расцвету, Вместо процесса эволю-

Происхождение видов, гл. IV (Ч. Дарвин, Сочинения, т. III, стр. 363, изд. Ак. Наук СССР, М.-Л. 1939).

ции происходила бы инволюция. Между тем, палеонтологические данные указывают на постепенное распространение жизни, на непрерывное завоевание новых мест в природе, что неизбежно было связано с дивергентной эволюцией. Вспомним завоевание суши растениями и животными в конце девона, завоевание воздуха мезозойскими позвоночными (птерозавры и птицы), вторичный возврат некоторых рептилий (ихтиозавры, плезиозавры, мозазавры и др.) и млекопитающих (китообразные, сирены) в воду и т. п.

Если бы в результате конвергентного развития организмы и отдельные их органы приобретали действительно глубокое сходство строения, то мы утратили бы всякий критерий для разграничения сходства, основанного на родстве, и сходства, обусловленного конвергенцией. Гомология органов была бы неотличима от их аналогии. Отсутствие критерия родственности форм естественно привело бы к ее отрицанию, т. е. привело бы к отрицанию основных достижений дарвинизма.

Теоретические построения некоторых антидарвинистов приобретают кажущуюся убедительность благодаря смешению понятий конвергентного и параллельного развития. Вместе с Г, Осбор-ном, О, Абелем и А, Н, Северцовым мы будем строго различать конвергенцию как сходство, приобретенное независимо друг от друга далекими формами, и параллелизм как сходство, приобретенное независимо друг от друга близко родственными организмами. Как мы увидим далее, параллельное развитие близко родственных форм действительно сопровождается установлением весьма глубоких сходств, нередко с трудом отличимых от сходств, обусловленных унаследованием от общих предков. Если мы распространим понятие конвергентного сходства и на параллелизмы (Л, Берг), то мы значительно увеличим его объем и придадим ему незаслуженно большое значение не только в смысле большой распространенности явления, но и в смысле глубины схождения признаков. Вместе с тем, мы теряем критерий родства форм. Глубину сходства приходится в этом случае приписывать исключительно действию среды. Значение исторически сложившейся структуры организма недооценивается.

Если мы, наоборот, будем все независимо приобретенные сходства обозначать как параллелизмы, то мы также теряем критерий родства форм. И в этом случае аналогии и гомологии органов попадут в одну категорию. Глубина сходства приписывается теперь родству форм, и в некоторых случаях (конвергенции) значение этого родства переоценивается. В «родственные» организмы легко попадают и такие далекие формы, как ихтиозавры и дельфины (Штейнманн).

В обоих случаях авторы принимают существование широкой полифилии, основанной на конвергентной, или параллельной, эволюции многих форм. Однако палеонтологические данные ясно показывают нам монофилетический характер эволюции больших групп организмов во всех тех случаях, когда их история 108

хорошо изучена. Мы будем строго держаться указанного расчленения понятий конвергенции и параллельного развития. В типических своих формах эти явления явно различны. Однако понятия близкого родства, лежащего в основе параллельного развития, и далекого родства, являющегося исходным положением для конвергенции, конечно, не могут быть резко разграничены. Поэтому на известных степенях родства и явления конвергенции переходят в явления параллельного развития. Все же разделение и даже противоположение понятий конвергенции и параллелизма совершенно необходимо. Возможная глубина схождения признаков, имеющая решающее значение для понимания процесса эволюции, зависит именно от степени родства конвергирующих форм, и поэтому мы всегда должны учитывать степень их родственной близости. В противном случае, повторяю, является опасность смешения родственного сходства (т. е. гомологии) и параллелизма (т. е. гомойологии) с конвергентным сходством (т. е. аналогией). Явится опасность утраты критерия близости родства форм, ведущей к сомнениям в реальности самого этого родства и к возможному отрицанию самой эволюции.

Необходимо, однако, ввести более точное разграничение понятий конвергентного и параллельного развития, чем то, которое было сделано Г. Осборном и принято А. Н. Северцовым, так как понятия близкого и далекого родства разграничимы лишь условно. В. Грегори недавно предложил обозначать как параллелизм «хождение признаков форм, относящихся к одному отряду, а конвергенцией — схождение признаков организмов, относящихся по меньшей мере к различным отрядам (типам, классам и т. п.). Такое условное разграничение понятий покоится на условных же различиях между систематическими категориями разного порядка, которые являются результатом весьма субъективных оценок различных исследователей. Во всяком случае, никак нельзя говорить о равноценности таких категорий, как семейство или отряд, в различных классах и типах животного царства.

Поскольку основной задачей расчленения понятий конвергенции и параллелизма является проведение надежной грани между конвергентным и родственным сходством, т. е. между аналогией и гомологией органов, мы поступим правильно, если установим критерием для указанного расчленения единство или независимость происхождения этого сходства. Иными словами, вопрос ставится о том, обусловлено ли данное сходство только унаследованием от общего предка, несмотря на дальнейшее расхождение (гомология органов), или оно с самого начала расхождения форм *возрастало* вследствие параллельного развития *на базе сходств, унаследованных от общего предка*, или, наконец, данное сходство развилось совершенно независимо на базе первоначальных различий (аналогия органов).

Поясним это несколькими примерами.

Сходство в организации птерозавров и птиц частью основано

на конвергенции, так как способность к передвижению в воздухе, послужившая основой для развития сходного строения, приобретена обеими группами животных совершенно независимо друг от друга. С другой стороны, сходство в строении представителей обеих главных групп птерозавров — птеродактилей и рамфоринхов — частью основано на параллельном развитии, так как переход к планированию в воздухе начался, несомненно, еще у общих предков этих групп.

Сходство в строении морских черепах — каретты (*Chelone*) и кожистой черепахи (*Sphargis*) — мы должны частью обозначить как конвергентное. Сходство это есть результат приспособления к одинаковому образу жизни в море, причем обе формы перешли к водной жизни независимо друг от друга. С другой стороны, сходства между тремя ветвями ластоногих, — тюленями, сивучами и моржами, — поскольку они не объясняются унаследованием от общих предков, а приобретены позднее независимо друг от друга, мы должны обозначить как параллелизмы, так как эти сходства представляют собой результат приспособления к жизни в море, а это приспособление, т. е. развитие дальнейших сходств, началось во всяком случае еще у общих предков всех ластоногих.

Перейдем теперь к разбору примеров типичной конвергенции и типичного параллелизма для того, чтобы оценить значение этих процессов в конкретной эволюции,

Конвергенция

Под конвергенцией мы понимаем независимое друг от друга приобретение сходных структур различными, т. е. близким родством не связанными, организмами. Естественно, что эти организмы остаются во многом различными и, быть может, в некоторых отношениях даже развиваются дивергентно. Однако нельзя не обратить внимания на возможность развития сходных органов и признаков у совершенно различных организмов. Таковы, например, органы зрения различных животных. Нередко они оказываются у весьма далеких животных поразительно сходными. В. А. Догель указывает на сходство в строении даже сложных глаз членистоногих и мантийных глаз пластинчатожаберных моллюсков. Полнота конвергенции здесь поражает. Нужно, однако, учесть и то обстоятельство, что основные принципы построения органа зрения в высшей степени ограничены чисто физическими законами. Наши фотографические аппараты строятся также по принципу глаза. Еще больше поражает, например, сходство между нефридиями ланцетника с его соленоцитами и нефридиями многощетинкового червя *Phyllodoce*. А. Заварзин указывает на «параллелизмы» многих гистологических структур. Согласно нашему определению мы их должны обозначить как конвергенции. Можно указать также на конвергентное сходство наружных жабер многих животных, на сходство между кожными органами чувств у аннелид и у моллюсков или на сходство между трахеями как органами воздушного дыхания, развившимися

независимо у паукообразных и у трахейных членистоногих* у позвоночных животных конвергентное сходство обнаруживают лапы многих морских рептилий и млекопитающих (особенно у ихтиозавров, плезиозавров, китообразных). На конвергенции основано и сходство между биллодонтными зубами тапиров, ископаемого динотерия и современного зайца, сходство между сложными бугорчатыми коренными зубами мастодонтов и крыс или складчатыми зубами слонов и водосвинки (*Hydrochoerus*). Большинство примеров конвергентного сходства относится именно всегда к сходству в строении отдельных органов (аналогии). Это сходство всегда покоится на сходстве в функциях данных организмов. В этом случае, следовательно, ясно видно значение среды в определении строения органа. Среда здесь влияет через функцию органа и, конечно, через естественный отбор наиболее приспособленного к несению этой функции, жизненно важной в данных условиях среды.

Гораздо реже конвергенция захватывает организацию животного в более широком масштабе, простираясь на ряд органов или целые их системы. В этом случае она обычно простирается на внешнюю форму тела, органы движения и вообще «эктосоматические» органы,

Такого рода конвергентное сходство мы видим, например, между пухоедами и вшами (*Mallophaga* и *Pediculidae*), которые сходны по внешности, по строению кишечника и, конечно, по образу жизни. Скорпионочные мухи (*Mecoptera*) сходны с двукрылыми. Ручейники (*Trichoptera*) напоминают сетчатокрылых и сходны с некоторыми бабочками (*Micropteryx*). Подобное же сходство имеется между сельдевой акулой (*Lamna*), ихтиозавром и дельфином. Общая торпедообразная форма тела, расположение и форма плавников придают этим животным действительно большое внешнее сходство. Однако мы подчеркиваем, что это сходство является исключительно внешним. По своей организации акула является типичной рыбой, ихтиозавр рептилией, а дельфин обладает всеми чертами организации млекопитающего.

Во многих отношениях сходны между собой летающие ящеры (птерозавры) и птицы. Они сходны не только по внешности, т. е. по общей форме короткого тела с длинной шеей и положению округлой головы с клювом, но и по многим более глубоким признакам: зарастанию швов на черепе, величине глазниц и величине черепной полости, Пневматизация некоторых костей скелета, развитие киля на груди, увеличение числа крестцовых позвонков, строение плечевого пояса (форма и расположение лопатки), редукция малой берцовой кости и удлинение большой и многие другие. Другие черты дополняют это сходство птерозавров с птицами, все эти сходства основаны на конвергенции, некоторые, несомненно, основаны на действительном родстве этих форм. Однако во многом они приобретены независимо друг от друга в связи с приспособлением к летанию. Это касается как раз внешности в широком смысле этого слова, т. е. не только общей формы тела,

но и облегчения его веса (пневматизация костей), увеличения опоры для крыльев (плечевой пояс и грудина) и для задних конечностей, которые одни лишь поддерживают тело во время хождения (крестец). На конвергенции основано, повидимому, и сходство между бескилевыми птицами, которое в основном определяется переходом к бегу как единственному способу передвижения. Конвергенцией определяется общее сходство между «голенастыми» болотными птицами (журавли и аисты). На конвергенции основано сходство между европейским кротом (*Talpa*) и другими кротообразными формами (золотой крот *Chrysochloris*, сумчатый крот *Notoryctes*, частью и роющие грызуны *Bathyergus* и слепыш *Spalax*).

Совершенно независимое друг от друга приспособление к одинаковому в общем образу жизни привело у сумчатых и у плацентных млекопитающих к образованию многих форм приспособления, сходство которых покоится исключительно на конвергенции. Таковы, кроме только что упомянутых кротов, еще опоссумы (*Didelphys*), язвицы (*Perameles*), напоминающие крыс и мышей, водяной опоссум (*Chironectes*), напоминающий выдру (*Lutra*), сумчатый летун (*Petaurus*), напоминающий белку-летягу (*Pteromys*), сумчатый муравьед (*Myrmecobius*), напоминающий настоящих муравьедов (*Myrmecophaga*), сумчатый волк (*Thylacinus*), напоминающий настоящего хищника, сумчатый тушканчик (*Antechinomys*), напоминающий настоящих тушканчиков и т. д.

Во всех этих случаях сходство определяется приспособлением к сходным условиям существования, т. е. эволюция этих форм получила определенное направление соответственно требованиям внешней среды. С другой стороны, однако, выбор известной среды определяется и самим организмом. Кроме того, не следует переоценивать указанного влияния среды, так как конвергентное сходство все же никогда не бывает особенно глубоким, и в этом ясно сказывается значение исторически сложившейся организации (т. е. внутренних факторов). Вся организация в целом никогда не конвергирует. Схождение признаков касается в основном лишь тех органов, которые непосредственно связаны с данными (т. е. сходными) факторами внешней среды, т. е. лишь части эктосоматических органов. Во всей остальной организации обычно не только остаются изначальные ее различия, но они могут еще усиливаться благодаря продолжающейся в общем дивергентной эволюции.

Во всяком случае, никогда не может быть и речи о конвергентном развитии всей организации двух разных животных, и поэтому сходство, достигаемое в результате этой конвергенции никогда не может быть таким глубоким, как сходство двух близко родственных организмов.

Параллелизм

Многие гистологические структуры развиваются, повидимому, параллельно у близко родственных животных. Возможно, что

костная ткань развивалась независимо в различных группах примитивных бесчелюстных и челюстных позвоночных, на общей основе волокнистой соединительной ткани. Несомненно, параллельно развивалась циклоидная форма чешуи у различных рыб с костным скелетом во многих группах (Holostei, Crossopterygii, Dipnoi) на базе исходной космоидной и ганоидной формы. Параллельно развивалась сложно складчатая структура зуба у *Neopterygii* из кистеперых рыб и у *Labyrinthodontia* из стегоцефалов на базе унаследованной от примитивных кистеперых рыб простой радиальной складчатости основания зуба. Параллельно образовались цельные позвонки у различных рыб и у древнейших амфибий (Holostei, Crossopterygii, Dipnoi, Stegocephali) на базе отдельных элементов осевого скелета, развивавшихся на хорде и унаследованных от общих предков этих форм. Параллельно шла редукция кожного панциря у различных стегоцефалов. Параллельно шло образование височных ям и дуг черепа у различных амфибий и рептилий путем редукции первично сплошной крышки стегального типа, унаследованной рептилиями и амфибиями от их общих предков — стегоцефалов. И в том и в другом случае редукция панциря вела к облегчению веса и увеличению подвижности животного на суше.

Параллельно шло увеличение числа крестцовых позвонков у различных динозавров, у птерозавров и у птиц. Во всех этих случаях увеличение крестца связано с увеличением нагрузки на задние конечности (особенно при хождении на двух ногах) и вместе с тем оно развивалось на базе уже существующих крестцовых структур, унаследованных от общих предков этих форм, т. е. в данном случае — от псевдозухий.

Параллельно шел переход от стопохождения к пальцехождению во всех хорошо бегающих группах млекопитающих, особенно у копытных.

В некоторых случаях параллелизмы охватывают целые системы органов или значительную часть всей организации. Так, например, во многом параллельно развивались двудышащие рыбы и амфибии. В особенности значительны параллелизмы в строении сердца и кровеносной системы. Сходства в строении кровеносной системы развились в значительной мере независимо в обеих группах, так как они у позднейших двудышащих (*Protopterus*) выражены более ярко, чем у примитивных (*Ceratodus*). Мы обозначаем эти сходства, однако, как параллелизмы, так как они развились на одной общей базе — на прогрессивном усилении значения легочного дыхания, которое унаследовано как двудышащими, так и амфибиями от их общих предков. Несомненно, эти органы доэволюционного воздушного дыхания имелись уже у тех кистеперых рыб, которые дали начало как двудышащим рыбам, так и амфибиям. Вероятно, и многие другие сходства между двудышащими и амфибиями основаны непосредственно на родстве этих групп, каковы сходства в положении ноздрей в строении центральной нервной системы и сходства в мочеполовом аппарате. С другой

стороны, можно утверждать, что особенности в строении челюстей и в их укреплении на осевом черепе развились в обеих группах совершенно независимо, и сходство, выраженное в автостилии черепа двудышащих и амфибий, основано на конвергенции: оно еще не было подготовлено в строении черепа примитивных кистеперых рыб. Наконец, нельзя не отметить, что, несмотря на все эти значительные сходства, обе группы развивались в общем все же дивергентно. Наиболее резко выразилось расхождение признаков в зубном аппарате, У двудышащих развивались сложные зубные пластинки на месте внутреннего ряда зубов и исчезли зубы наружного ряда при одновременной редукции соответствующих им зубных и челюстных костей, У амфибий же сохранились многочисленные отдельные конические зубы, главным образом — наружного ряда, сидящие на хорошо развитых зубных и челюстных костях, Совершенно различно пошло развитие костей крыши черепа. Дивергентно развивался и хрящевой череп, затылочная часть которого значительно возросла у двудышащих за счет присоединения элементов позвоночника, Дивергентно развивались конечности и их пояса, Дивергентно развивался осевой скелет и многие другие органы, Все это показывает нам, что в конкретной эволюции целых организмов явления дивергенции могут сложным образом переплетаться с параллельным развитием различных органов и сопровождаться также и конвергенцией в строении отдельных частей.

Чем более близки родственные связи между организмами, тем чаще явления параллельного развития захватывают весьма значительные части всей организации. Палеонтологические данные указывают на длительное параллельное развитие большинства родственных форм, Целые группы близких организмов развиваются как бы пучками параллельных путей в течение долгих геологических периодов, Как на пример такого параллельного развития, можно сослаться на историю хоботных (по новейшей монографии Г. Осборна),

В этих случаях близко родственные организмы развиваются столь сходно, что во многих случаях являются вполне законные сомнения насчет происхождения тех или иных частных сходств путем наследования от общего предка или лишь путем параллельного развития на некоторой общей основе. При очень близких степенях родства и сами параллелизмы в развитии весьма сходных и, конечно, гомологичных частей становятся столь глубокими, что вполне имитируют изначальное сходство этих частей у исходных форм.

Параллельное развитие, как и конвергенция, определяется требованиями сходной среды, Разные организмы реагируют на известные факторы этой среды (через процесс отбора) до известной степени сходными изменениями, Однако вполне естественно, что сходство реакций определяется при данных условиях среды также и сходством унаследованного строения самих организмов. Поэтому, чем ближе эти организмы друг к другу, тем более сходны 114

б^ддут и их реакции на одинаковое изменение среды. Только очень близко родственные организмы могут ответить на изменение жизненной обстановки вполне сходными, т. е. параллельными, изменениями всего своего строения,

В явлениях параллельного развития выражается, следовательно, особенно ясно значение как внешних, так и внутренних факторов в определении (через естественный отбор) направления эволюционного процесса.

Вместе с тем широкая распространенность параллелизмов, в принятом нами понимании, не только не противоречит дарвиновской теории, кладущей в основу эволюции явления дивергенции, но, наоборот, дает лишь еще более значительные указания на значение борьбы за существование в процессе эволюции,

Первоначальное расхождение признаков означает, по Ч. Дарвину, ослабление борьбы за существование, именно ослабление конкуренции, в особенности между наиболее уклоняющимися формами. Мы уже отмечали, что для более специализированных организмов иногда уже самое незначительное расхождение в отдельных признаках (например, в окраске) ведет к полному разделению территории или жизненных средств, т. е. к полному устранению конкуренции. В этом случае новые экологические (или географические) формы продолжают жить рядом в том же климате и в почти той же общей обстановке, борясь нередко с теми же паразитами и врагами. Естественно, что такие формы продолжают эволюировать в сходных направлениях.

Приведем несколько примеров. Возьмем, например, бесхвостых амфибий. После формирования этой группы, характеризующейся своеобразным способом передвижения скачками, она широко расселилась, главным образом, по более влажным лесам, лугам и болотам, образовала много местных форм, как географических, так и экологических. В общем, однако, все представители группы сохраняли сходный образ жизни и при переходе к более быстрым движениям скачками естественно развивались во многом параллельно. То же касается, например, ящериц или змей. Большая группа чаек и крачек, несмотря на множество различных форм, всегда связана с водой по роду своего питания и, несмотря на некоторую начальную дивергенцию, в дальнейшем развивается во многом параллельно. Рукокрылые, обособившись от насекомоядных, частью перешли даже на совсем иное, именно растительное, питание, однако все они ведут весьма сходный образ жизни и, естественно, развиваются в параллельных направлениях. Ластоногие также связаны между собой сходным образом жизни и в большинстве сходным питанием, и соответственно они развивались во многом параллельно. То же самое можно сказать о приматах как всеядных обитателях леса. Само собой разумеется, что при переходе из этой нормальной для всей группы обстановки в иную это сразу начинает сказываться более ясной дивергенцией по целому ряду признаков (из приматов, например, павианы, вышедшие из леса на жизнь в открытых местностях).

В явлениях параллельного развития довольно ярко выражается закономерная направленность эволюции целых групп организмов, Так как параллельно эволюирующие формы одной группы развиваются нередко в разных местностях, в несколько различной обстановке и иногда даже в разных климатах, то в этих параллелизмах многие авторы видят доказательство внутренней закономерности самого эволюционного процесса. Эволюционный процесс идет будто бы под контролем внутренних сил организма, направляющих его по определенному руслу, к определенной цели, Таковы, например, «автономические причины» Д, Берга, ведущие к конвергенции форм и параллелизмам «независимо от всякого влияния внешней среды», В этом случае «эволюция в значительной степени предопределена», «она есть в значительной степени развертывание или проявление уже существующих зачатков», Л, С, Берг пытается обосновать эти выводы в особенности также явлениями «предварения признаков» или «филогенетического ускорения», когда организм «опережает свой век или средний уровень своих сотоварищей по группе», т. е, когда у низшего организма появляются признаки геологически более молодых и по своему развитию более высоко стоящих форм, Фактический материал, приводимый Л, Бергом, неравноценен, Частью он указывает на то, что эмбриональные изменения предков могут быть использованы для эволюции взрослой формы у потомков (в этой возможности не может быть никаких сомнений), Частью он содержит весьма поверхностные аналогии («плацента» акул «предваряет» плаценту млекопитающих), И наконец, в особенности используются данные о параллельном развитии родственных форм, которые эволюировали с разной скоростью, так что более древние представители частью «предваряли» строение позднейших форм. Мы не будем отрицать того, что эти последние явления указывают на значение внутренних факторов в эволюции, Однако, под этими внутренними факторами мы понимаем лишь исторически сложившуюся наследственную структуру организма, Кроме того, мы не сомневаемся, что все эти параллельные изменения все же полностью зависимы в своем развитии и от факторов внешней среды. Только соотношения, устанавливающиеся между организмом (с его внутренними факторами) и средой (с ее внешними факторами), решают вопрос о направлении естественного отбора, а следовательно, и эволюции данных форм. Если мы видим параллельную эволюцию разных (но родственных) форм в несколько различной обстановке, то это объясняется не только близким родством этих форм, но и сходными требованиями среды, предъявляемыми к данным организмам, Эти требования могут быть весьма сходными и в как будто бы различных средах. В каком бы климате ни жили копытные, они все защищаются от хищников путем бегства. Поэтому везде и во всех ветвях копытных наблюдается развитие крайних степеней пальцехождения и затем постепенная редукция краевых пальцев, В какой бы обстановке ни жили хищные, прогрессивное развитие орудий нападения (когтей и зубов), органов

чувств, головного мозга всегда имеет для них жизненно важное значение. Способ питания как элемент внешней среды остается здесь одинаковым, и это определяет известный параллелизм в их развитии. Только теория естественного отбора Ч. Дарвина, предполагающая взаимодействие внешних и внутренних факторов на всех этапах эволюции и при всяких условиях, объясняет нам не только начальную дивергенцию форм (адаптивную радиацию), но и нередко наблюдаемые параллелизмы в дальнейшей эволюции. Генетические основы параллельной эволюции. Мы считаем естественным, что на сходные требования внешней среды сходные организмы отвечают сходными изменениями. Эти изменения устанавливаются в более прочной «наследственной» форме, однако, лишь через естественный отбор наиболее приспособленных, в данных условиях борьбы за существование, особей. Материалом для отбора являются индивидуальные отклонения строения (основанные на индивидуальных отклонениях в норме реакции развивающегося организма на нормальные условия среды), т. е. мутации. Таким образом, мы предполагаем, что сходные организмы дают и сходные мутации. Это предположение является вполне обоснованным, так как мы знаем существование весьма сходных «параллельных» мутаций даже у сравнительно мало родственных организмов. Близкие же формы — виды одного рода, или даже одного семейства, дают обычно много почти совершенно одинаковых мутаций (например, разные виды дрозофилы). С другой стороны, это вовсе не значит, что «параллельные» мутации покоятся непременно на одинаковых изменениях одних и тех же генов. Мы знаем, что разные гены одного и того же организма дают нередко весьма сходный эффект. В особенности же это касается незначительных изменений, вносимых генами-модификаторами. А так как в эволюции, очевидно, отбираются лишь подходящие комбинации более мелких мутаций, то параллельные изменения могут строиться и на совершенно различной генетической основе. Не только параллельные, но даже вполне сходные структуры и признаки могут приобрести у разных видов совершенно различную генетическую архитектуру (Харланд, 1937).

4. Необратимость эволюции

Бельгийский палеонтолог Л. Долло сформулировал (Dollo, 1893) общее положение, что эволюция представляет процесс необратимый. Это положение многократно затем подтверждалось и получило название закона Долло. Сам автор дал очень краткую формулировку закона необратимости эволюции. Он не всегда бывал правильно понят и вызывал иногда не вполне обоснованные возражения. По Л. Долло, «организм не может вернуться, даже частично, к прежнему состоянию, уже осуществленному в ряду его предков».

О. Абель дает следующую, более пространную формулировку закона Долло:

1, «Орган, редуцированный в течение исторического развития, никогда не достигает вновь своего прежнего уровня; вполне исчезнувший орган никогда не восстанавливается»,

2, «Если приспособление к новому образу жизни (например, при переходе от хождения к лазанию) сопровождается утратой органов, которые имели большое функциональное значение при прежнем образе жизни, то при новом возвращении к старому образу жизни эти органы никогда не возникают вновь; вместо них создается замена иными органами»,

Закон необратимости эволюции не следует расширять за пределы его применимости. Наземные позвоночные происходят от рыб, и пятипалая конечность есть результат преобразования парного плавника рыбы. Наземное позвоночное может вновь вернуться к жизни в воде, и пятипалая конечность при этом приобретает вновь общую форму плавника. Внутреннее строение плавникообразной конечности — лапа сохраняется, однако, основные признаки пятипалой конечности, а не возвращается к исходному строению рыбьего плавника. Амфибии дышат легкими, Жаберное дыхание своих предков они утратили. Некоторые амфибии вернулись к постоянной жизни в воде и вновь приобрели жаберное дыхание, Их жабры представляют, однако, личиночные наружные жабры. Внутренние жабры рыбьего типа исчезли безвозвратно. У лазающих на деревьях приматов первый палец до известной степени редуцируется, У человека, происшедшего от лазающих приматов, первый палец нижних (задних) конечностей подвергся вновь значительному прогрессивному развитию (в связи с переходом к хождению на двух ногах), но не возвратился к некоторому исходному состоянию, а приобрел совершенно своеобразную форму, положение и развитие. Следовательно, не говоря уже о том, что прогрессивное развитие нередко сменяется регрессом, и регресс иногда сменяется новым прогрессом, Однако никогда развитие не идет обратно по пройденному уже пути, и никогда оно не ведет к полному восстановлению прежних состояний,

В качестве типичных иллюстраций закона необратимости эволюции можно привести следующие. У раков-отшельников (*Paguridae*) брюшко сделалось мягким и асимметричным в связи с своеобразным инстинктом — прятать брюшко в пустую раковину моллюска. Рак *Lithodes* развивается еще как типичный отшельник (*Eupagurus*), но затем освобождается от раковины и приобретает вновь симметричное строение брюшка, которое, однако, подгибается, как у крабов. Подобным же образом произошел сухопутный рак *Birgus* с подгибающимся брюшком от наземного отшельника (близкого к *Coenobita*). Восстановление свободной от раковины жизни не привело к восстановлению прежнего строения а к совершенно своеобразной форме, напоминающей по внешности краба (Harms, 1934), Морские кожистые черепахи произошли от сухопутных, которые вторично перешли к жизни в воде. Во время юрского периода их предки перешли к жизни в открытом море, причем их панцырь постепенно редуцировался, В спинном панне

Щипы образовались фонтанели, сначала у наружного края, откуда они затем разрастались до направления к невральным пластинкам раздвигая по пути реберные пластинки, У *Protosphargis* из верхнего мела имелись лишь рудиментарные спинной и брюшной щиты. Потомки этих черепах, однако, стали от жизни в открытом море возвращаться в прибрежную зону приобоя, Это вызвало вновь развитие кожного панциря, дававшего в условиях морского приобоя хорошую защиту организму, Однако, вместо возможного, казалось бы, разрастания рудиментов старого панциря, поверх последнего образовался совершенно новый панцирь, состоящий из мозаики многоугольных кожных окостенений. Таким образом, нижнетретичная черепаха *Psephophorus* обладала рудиментарным первичным панцирем и поверх него — хорошо развитым вторичным панцирем из многочисленных костных пластинок, Потомки этих черепах перешли затем вновь к жизни в открытом море, и вторичный панцирь у них также редуцировался, У современной кожистой черепахи (*Dermochelys coriacea*) закладывается мозаика кожных костей вторичного панциря, но последний далее не развивается, и у взрослого животного имеется два рудиментарных панциря — первичный (в виде реберных и краевых пластинок на спине и рудиментарных костей на брюхе) и вторичный, в виде рассеянных небольших звездчатых окостенений в коже,

Ластоногие произошли от близких к медведям хищников с редуцированным хвостом. При переходе к водной жизни хвост не восстановился и не преобразовался в плавательный орган (как у китов и сирен), Его место заняли обращенные назад задние конечности, Предки глубоководной рыбы *Syema atrium* утратили хвостовой плавник, служащий у других рыб локомоторным органом, При переходе к хищному образу жизни развился новый «хвостовой» плавник за счет спинного и анального плавников, При развитии высокой дискообразной формы тела (у многих рифовых рыб) непарные плавники разрастаются в задней половине тела, брюшные плавники нередко исчезают, а ганоидные чешуи вытягиваются по бокам тела в высокие прямоугольники (например, *Cheirodas* из каменноугольных отложений), У *Pholidopleurus* (*Pholidophoridae*) также нет брюшных плавников, спинной плавник сдвинут назад, чешуи по бокам тела вытянуты в высокие прямоугольники, Однако эта рыба имеет веретенообразную форму тела, которая, очевидно, развилась вторично из дискообразной. Расположение плавников, форма чешуи, брюшные плавники не восстановились, однако, в прежнем виде, Предки современных птиц утратили зубы, У третичной птицы *Odontopteryx* вновь развились «зубы», не имеющие, однако, с прежними зубами ничего общего: это зубцы на роговом клюве,

Гораздо чаще восстанавливаются структуры, напоминающие прежние, при редукции органов. Здесь явления недоразвития, упрощения строения, нередко имитируют до известной степени примитивные исходные состояния. Однако и в этом случае пути редукции не являются обращенным повторением прежнего

прогресса органа, и рудимент органа никогда не повторяет начальных фаз его возникновения.

Хотя при редукции гетеродонтной зубной системы у млекопитающих и восстанавливается иногда простая коническая форма зубов и число зубов иногда увеличивается, однако вместе с тем теряется обычно покров из эмали, а смена зубов не только не усиливается (соответственно многократной смене недифференцированных зубов предков млекопитающих), а, наоборот, окончательно теряется (китообразные).

Несмотря на эти совершенно ясные факты, ряд палеонтологов отвергает общую значимость закона Л. Долло и говорит об «обратимости» и о «цикличности» эволюционного процесса. Исходными при этом являются весьма поверхностные аналогии между развитием определенных филогенетических ветвей и циклом индивидуальной жизни (Д. Броки и др.). Уже давно указывали, что новые формы испытывают вначале очень быстрые преобразования, быстро расселяются и дифференцируются, достигают известного расцвета, после чего иногда как бы останавливаются в своем развитии на неопределенно долгое время и, наконец, идут по пути дегенерации к вымиранию. Это сравнивали с последовательностью характерных фаз жизни особи — молодостью, зрелостью, старостью и смертью. И как отдельная особь, отделив от себя частицу своего тела, дает начало жизни новой особи, так и некоторые ив видов, находящихся на пути к дегенерации, испытывают обращение, особого рода омоложение, ведущее к возрождению новой филогенетической ветви, начинающей новый цикл филогенетической жизни. Обыкновенно аналогия проводится и дальше, и восходящую фазу эволюции сравнивают с процессом роста молодого организма.

Об эволюции как об «органическом росте», управляемом законом ускорения и замедления, говорил уже Э. Коп, но в особенности развивал эту точку зрения Г. Эймер: «органический рост (органо-физис), выражением которого в свою очередь является определенно направленное развитие (ортогенезис), есть главная причина трансмутации, а его местный перерыв, его временная задержка (генэпистазис) — главная причина разделения органического мира на виды». К этим представлениям присоединяется и Д. Соболев. Цикличность развития определяется «внутренним законом»: «Вместе с Ваагеном и другими естествоиспытателями мы вынуждены признать существование присущего организмам внутреннего закона развития, по которому происходят их изменения во времени. Этот закон эволюции не зависит ни от отбора, ни от прямого воздействия среды. Благоприятные внешние условия необходимы для его проявления, неблагоприятные — могут его задерживать, остановить, или даже вызвать обратное развитие, но по устранении препятствий всегда опять наступает возрождение, снова начинается органический рост — стремление к большему усложнению организации, к более совершенному образованию формы. По миновании революции эволюция снова вступает в свою

права», Д. Соболев различает следующие «фазы биогенетического цикла»: 1) фазу органического роста, иначе — восхождение или анабазис, 2) фазу устойчивости или установления — ста-сизис, 3) фазу обратного развития, нисхождения, или катабазиса, приводящего либо к вымиранию либо к возникновению новых форм «путем быстрого сальтационного превращения», являющегося поворотным пунктом, с которого начинается филогенетическое возрождение; это и есть 4) фаза — превращения, или метабазиса, после которого начинается новый биогенетический цикл.

Возможность обращения эволюции обосновывается собственно только отсутствием переходных форм между более крупными подразделениями — типами, классами и иногда отрядами животного царства. Это заставляет, конечно, предполагать, что процессы обособления больших групп происходили с большой быстротой, но никак не может служить доказательством того, что они происходили путем обратного развития от специализированных предков. Гораздо больше мы имеем данных в пользу высказанного Э. Копом взгляда о значении несциализированных форм для дальнейшего возникновения новых групп.

Нечего долго останавливаться на том, что все эти аналогии с циклом индивидуального развития и, в частности, с явлениями роста в высшей степени поверхностны. Мы ознакомились в самом начале с факторами эволюции и могли убедиться, что они не имеют в сущности ничего общего с факторами индивидуального развития (изучаемыми «механикой» развития). Сведение развития к простому росту означает грубейшую недооценку самого основного во всяком развитии — новообразования, возникновения новых признаков и качеств. Наконец, само понятие обратимости не применимо ни к филогенетическому, ни даже к онтогенетическому развитию. Можно было бы не останавливаться дольше на этих представлениях, если бы они не выдвигались и в последнее время некоторыми авторами. К. Бойрлен также принимает цикличность филогенетического развития. Он полагает, что начальная фаза образования новых форм характеризуется внезапным преобразованием на основе эмбриональных изменений (отсюда — отсутствие переходов). Эти скачкообразные изменения представляют собой физиологическую реакцию на изменение среды. Новые формы мало приспособлены. Большинство ветвей гибнет. Лишь немногие ветви оказываются жизнеспособными. В этой фазе эволюция частично обратима. Во второй фазе ортогенетического развития формы становятся более стабильными и активно приспособляются к окружающей среде. Развитие становится необратимым, часто оно идет по параллельным путям. Происходит постепенное «застывание» форм. Организм приобретает известную независимость от среды. <за этим иногда следует еще конечная фаза, когда постоянство форм вновь теряется, происходит «одичание форм» и при явлениях накопления индивидуальных аномалий организм, утерявший связь со средой, идет к вымиранию. По К. Бойрлену, следовательно (в отличие от Д. Соболева), эволюция частично обратима лишь в пер-

вой фазе развития филогенетической ветви (а не в последней). И в этих взглядах видно стремление провести возможно детальную аналогию с процессом индивидуального развития. Фактические данные палеонтологического исследования получают при этом весьма предвзятое истолкование, Интересующая нас здесь первая фаза обосновывается собственно не фактическими данными, а только лишь их отсутствием, Что же касается второй и третьей фаз, то мы коснемся этих *вопросов еще* в дальнейшем, при разборе процессов специализации и явлений вымирания, Не можем, однако, не отметить, что все попытки обосновать ламаркистские взгляды палеонтологическими данными не могут иметь серьезного значения, так как вопрос о факторах эволюции вообще не может быть разрешен на ископаемом материале, Палеонтология может лишь дать указания на *существование* известных *закономерностей*, но не может вскрыть движущих сил эволюции, лежащих в основе этих закономерностей.

Приведенные выше факты необратимости эволюции, почерпнутые из данных палеонтологии, имеют огромное значение для понимания закономерностей эволюционного процесса, Они доказывают с полной убедительностью значение исторически сложившейся структуры организма, т. е. внутренних факторов, для его дальнейшей эволюции, Организм, возвращающийся как будто в прежнюю среду, реагирует на эту среду уже иначе, чем реагировали его предки, Прошедшая за это время история организма в новой среде (например история жизни *Protosphargis* в открытом море) не прошла для него даром, и при возвращении в прежнюю среду это уже не прежний организм. Между тем, два разных организма никогда не реагируют одинаково на одни и те же факторы внешней среды, Материалом для естественного отбора неизбежно будут иные мутации, Кроме того, и это основное, всякая новая надстройка должна быть полностью согласована с существующей уже организацией, она строится на ее базе и должна вместе с нею образовать одно новое вполне жизнеспособное целое,

Факт необратимости эволюции с неопровержимой убедительностью доказывает значение внутренних факторов (т. е. исторически сложившейся структуры организма) для эволюции, С другой стороны, явления *замены* исчезнувших структур новыми, до известной степени сходными, по крайней мере, функционально их замещающими при возвращении организма в прежнюю жизненную обстановку, доказывают с такой же отчетливостью и значение среды, как фактора, определяющего направление эволюционного процесса, Взаимодействие внутренних и внешних факторов, т. е. исторически сложившейся организации с условиями жизненной обстановки, осуществляется при этом, очевидно, в процессе естественного отбора особей, наиболее приспособленных к данным условиям среды. Только конкретные соотношения, устанавлива

Мы, однако, все время подчеркивали, что во всех этих явлениях дивергенции, конвергенции, параллельного развития не меньшее значение имеют условия внешней среды, и вопрос о направлении эволюционного процесса всегда и на всех этапах эволюции решается реальными *соотношениями* между организмом и средой. Буржуазная мысль постоянно разделяет эти моменты и приписывает определяющее значение либо внешней среде, либо внутренним факторам, либо последовательной комбинации того и другого!

Основатели теории ортогенеза В. Гааке и Г. Эймер полагали, что направление эволюционного процесса диктуется внешней средой (в духе механоламаркизма), хотя они и считались с тем, что реакция на изменение среды определяется в значительной мере самим организмом, Л. Берг принимает в своем номогенезе независимое друг от друга влияние внутренних причин, присущих самой природе организма, и внешней среды, Внутренние или «автономические» причины «независимо от всякого влияния внешней среды» «побуждают организм к развитию в определенном направлении», Такая эволюция в значительной мере предопределена и представляет, по существу, «развертывание или проявление уже существующих зачатков», Л. Берг полагает, что эти «автономические причины» и ведут организмы, главным образом, по пути конвергентной эволюции, С другой стороны, и совершенно независимо от этого, выражается, по Л. Бергу, в процессе эволюции и направляющее действие среды: «Но кроме такого развертывания уже существующих зачатков происходит еще новообразование признаков, которое совершается под воздействием географического ландшафта, тоже преобразующего формы в определенном направлении», Мы видим здесь все обычные ошибки формальной логики, стремящейся во что бы то ни стало резко разделить и противопоставить внешние и внутренние факторы развития, которые в действительности неразделимы и едины в своих проявлениях на эволюирующем организме,

Что касается фактов, лежащих в основе теорий ортогенеза, номогенеза и им родственных новейших построений, то здесь мы должны прежде всего отметить, что авторы этих теорий в весьма значительной мере опираются на искусственно подобранные ряды форм, которые ни в какой мере не соответствуют настоящим генеалогическим рядам предков,

Кроме того, напомним, что при возникновении действительно новых форм они всегда развиваются *далее не в* одном каком либо направлении, а расходятся в разных направлениях. Это выражено уже в известном принципе расхождения признаков Ч. Дарвина, В новейшее время на этом основал свой закон адаптивной радиации Г. Осборн, опирающийся на огромный палеонтологический материал, Г. Осборна никак нельзя обвинить в чрезмерных симпатиях к учению Дарвина (он является в основном ламаркистом-ортогенетиком), и его закон адаптивной радиации есть лишь достаточно объективное отражение весьма обычных соотношений,

Однако вполне естественно, что в частных ветвях, по мере их 124

прогрессивной специализации, число возможных путей эволюции все более ограничивается. Это понятно именно с материалистических позиций, так как эти пути определяются конкретными соотношениями между организмом и средой, в которых исторически сложившаяся наследственная структура организма имеет огромное значение. Сложная организация не может быть изменена в любых направлениях, без нарушения ее жизнеспособности. И чем она сложнее, чем более она связана в своих приспособлениях с некоторыми специфическими сторонами внешней среды, тем меньше степень свободы этих изменений.

В этой связи в особенности следует помнить глубоко правильные слова Энгельса: «Суть же дела в том, что каждый прогресс в органическом развитии является в то же время и регрессом, ибо он фиксирует *одностороннее* развитие и исключает возможность развития во многих других направлениях».

Современные палеонтологические данные содержат огромный материал для суждения о направлениях эволюционного процесса. Явления конвергентного и параллельного развития и явления необратимости эволюции доказаны в основном на конкретной истории ископаемых животных. Эта же история дает нам, однако, еще и иные факты, говорящие в пользу существования закономерностей, выражающихся в известных направлениях эволюционного процесса.

Прежде всего, палеонтология познакомила нас со многими прекрасными рядами форм, показывающими постепенный ход эволюции в определенном направлении. Таковы, например, многочисленные ряды аммонитов, показывающие постепенное усложнение лопастной линии. Из пластинчатожаберных моллюсков интересные ряды дают представители *Chamaea*, рудисты и др. Известны ряды плиоценовых палудин (*Paludina — Tilotoma*) Славонии, показывающие постепенный ход образования килеватых форм раковины из первоначальной гладкой. Наиболее интересны, однако, филогенетические ряды различных групп млекопитающих, так как их ископаемые остатки дают гораздо более полное представление об изменениях всей организации. Великолепно изучена история многих копытных. В частности, одним из лучших примеров ортогенетического развития считается история лошади (О, Марш). Правда, после установления одного «ортогенетического» ряда его уже неоднократно заменяли другим, более правильным, а это указывает на известный произвол в выборе представителей ряда; однако теперь, трудами, главным образом, Мэтью (Matthew) и Осборна, история лошади в Северной Америке действительно может считаться выясненной. Как и нужно было ожидать, развитие лошади вовсе не шло в одном только определенном направлении. Было множество боковых ветвей, развивавшихся во многом параллельно, но обнаруживавших также свои специфические укло-

Ф. Энгельс. Дialeктика природы (К. Маркс и Ф. Энгельс Сочинения, т. XIV, стр. 523, М.-Л. 1931).

нения (т, е, дивергенцию), Все эти боковые ветви вымерли, и современная лошадь имеет, конечно, лишь один ряд прямых предков. Основные представители этого ряда: *Eohippus*, *Orohippus*, *Mesohippus*, *Merychippus*, *Pliohippus*, *Equus*, Во всем этом ряду можно проследить за постепенным изменением различных черт организации в одном определенном направлении: характерная дифференцировка зубов с образованием диастемы и моляризацией ложно-коренных зубов; усложнение строения коренных зубов складчато-лунчатого типа; постепенное возрастание высоты их коронки, вплоть до образования характерного призматического зуба; преобразования конечностей, с постепенной редукцией малоберцовой и локтевой костей, причем локтевой отросток прирастает к лучевой кости; редукция краевых пальцев вплоть до образования однопалой формы с небольшими рудиментами 2-го и 4-го пальцев (грифельные косточки); наконец, неуклонное увеличение общих размеров тела, И в вымерших боковых ветвях лошадиного ряда происходили в общем такие же самые изменения, Подобным же образом хорошо изучена и история слонов от верхнеэоценового меритерия (*Moeritherium*) через *Palaeomastodon*, *Buno-lophodon*, *Mastodon*, *Stegodon* к современным *Elephas*. И здесь можно проследить за целым рядом преобразований в определенном направлении. Вначале — редукция клыков и резцов, за исключением одной пары бивней, развивающихся прогрессивно во всем ряду, с дальнейшим преобладанием верхних и редукцией нижних; образование широкой диастемы; увеличение размеров ложно-коренных и коренных зубов; усложнение их строения от четырех-бугорчатой к шестибугорчатой и многобугорчатой форме; слияние поперечных рядов бугров в складки и увеличение числа поперечных складок до 27 в задних зубах. Вместе с увеличением размеров идет сокращение числа одновременно функционирующих зубов до одной пары у новейших слонов (горизонтальная смена), Соответственно изменениям в зубной системе и благодаря развитию сильного мускулистого хобота изменяется и вся форма черепа. Поверхность черепной коробки увеличивается, причем разрастаются воздушные полости в костях. Для ряда слонов в особенности характерно также неуклонное возрастание общей величины всего тела.

Конечно, и слоны не развивались в виде одного ортогенетического ряда форм, По новейшей монографии Г. Осборна, мы имеем здесь огромное количество ветвей, развивавшихся, однако, несмотря на частичную дивергенцию (иногда очень значительную; вспомним динотерия с повернутыми вниз нижними бивнями), во многом параллельно.

Вот этот параллелизм в развитии отдельных ветвей и указывает все же на известное ограничение возможных путей эволюционного процесса, О значении кажущейся направленности эволюции отдельных ветвей мы уже говорили. Большинство палеонтологов (как О. Абель и др.) видят в ней давление внешней среды, понимаемое в духе механоламаркизма (как это выражено и в тео-

пях ортогенеза В, Гааке и Г, Эймера), Новейшие авторы (Даке, Бойрлен и др.) объясняют те же явления существованием внутренних сил, направляющих эволюционный процесс в известное русло, и доходят до глубочайшей мистики, до признания «творческой воли живого».

Мы отвергаем и то и другое «объяснение». Оставаясь на почве учения Ч. Дарвина, мы видим, что вопрос о направлении эволюционного процесса определяется всегда теми соотношениями, которые непрерывно устанавливаются между организмом и средой. Неуклонность пути эволюции показывает, что именно эти соотношения сдвигаются в одном определенном направлении, и это зависит как от изменения условий среды, так и от изменений в строении (и функциях) самого организма. Предки лошадей формировались как лесные животные, которые затем очень постепенно переходили к жизни в кустарниках, на лугах и лишь позднее приспособились к жизни в открытой степи. Таким образом, среда изменялась в одном определенном направлении. Соответственно строение животного, Его организация в свою очередь определяла, однако, и связанность с определенной средой. Определенно построенное животное не может жить в любой среде, и в выборе этой последней оно ограничено всей своей организацией. Если эта организация носит черты специализации (а в известной мере это всегда имеет место), то животное обычно не может выйти за границы той среды, в которой оно развивалось, и может лишь в пределах этой среды выбрать себе более частную среду. Это означает, однако, лишь дальнейшую специализацию. Таким образом, ограничение среды, связанное со специализацией, ведет, как правило, лишь к дальнейшему ограничению среды, т. е. к дальнейшей специализации. Эта прогрессивная специализация определяется предшествующей организацией и не может идти в любых направлениях. Лишь немногие направления эволюции могут дать известные преимущества для специализированного организма в его борьбе за существование. Таким образом, при определенных условиях среды или при определенном изменении ее условий специализированный организм, как правило, будет развиваться также лишь в определенном направлении, — в направлении дальнейшей специализации.

Эта закономерность не осталась незамеченной палеонтологами и была сформулирована Э. Копом, в ее зеркальном отражении, как закон неспециализированности, а Ш. Депере — прямо как «закон специализации филогенетических ветвей». Вместе с тем Ш. Депере отмечает, что специализация, как правило, не затрагивает весь организм полностью. Она касается обычно лишь группы органов, находящихся между собой в более или менее тесной функциональной связи и выражается в приспособлении к специальному образу жизни. При этом совершенствуются некоторые определенные функции, обеспечивая организм более высокой способностью к плаванию, лазанию, прыганью, беганью и т. п. Примерами являются приспособления конечностей к быстрому бегу

у копытных, приспособления сирен к жизни в воде, дифференцировка зубов у хищных, усложнение лопастной линии у аммонитов и т. п.

Другая закономерность, выражающаяся в известном ограничении путей эволюции отдельных филогенетических ветвей, была сформулирована тем же Ш. Депере как «закон увеличения роста в филогенетических ветвях». Если в данном случае и трудно говорить об общем «законе», то все же во многих ветвях беспозвоночных и в большинстве изученных ветвей позвоночных действительно происходило неуклонное увеличение общих размеров тела. Это касается и некоторых рыб и стегоцефалов и многих рептилий (динозавры!), но особенно ясно видно в филогенетических рядах различных млекопитающих. Об увеличении размеров представителей лошадиного ряда и ископаемых хоботных мы уже говорили. Однако то же самое справедливо и для других копытных и для хищных, и для приматов, и для многих других групп. Общее увеличение размеров тела означает более экономный обмен веществ, и мы можем его рассматривать как частный случай специализации. В непосредственной борьбе хищника с его жертвой увеличение общих размеров тела дает первому известные преимущества в нападении, а второй — преимущества в защите. При связанности «цепей питания» увеличение размеров одного звена должно вести и к увеличению размеров других звеньев.

Только дарвиновская теория естественного отбора дает удовлетворительное объяснение и этим выражениям «направленности» эволюционного процесса. Более детальное рассмотрение факторов, ведущих к постепенному увеличению общих размеров тела, будет сделано в дальнейшем изложении.

6. Неограниченность эволюции

Закон необратимости эволюции нередко связывают с представлениями об ограниченности эволюционного процесса. Это было высказано и самим Л. Долло, указывавшим, что эволюция ограничена известными пределами. В основании этих представлений лежат те же факты, которые были использованы различными авторами для проведения аналогии между историей развития отдельных филогенетических ветвей и историей развития отдельной особи. Ограниченность существования филогенетических ветвей во времени связывают обычно с их прогрессивной специализацией (Эд. Коп), которая, по Д. Роза, ведет к «прогрессивной редукции изменчивости». Согласно этой точке зрения, собственно вся жизнь идет по пути к вымиранию, но только в разных ее ветвях с разной скоростью. Конечно, не подлежит никакому сомнению, что большинство филогенетических ветвей имеет всегда ограниченное существование и, в особенности, формы, связанные с весьма специальными условиями существования. Это, однако, еще ничего не говорит о причинах их вымирания.

Индивидуальная смерть обусловлена внутренними причинами.

М¹ заложены в самих основах жизненного процесса. Странно было бы приписывать и вымирание видов только внутренним причинам, так как в данном случае мы не имеем никаких данных пользы существования такой предопределенности. Наоборот, мы видим исключительно большие различия в длительности геологической жизни отдельных форм. Мы знаем некоторых фораминифер плеченогих, пластинчатожаберных моллюсков и даже членистоногих (из остракод, усонюгих раков), которые дожили от кембрия и силура до наших дней почти без изменения. С другой стороны, некоторые формы развивались и вымирали чрезвычайно быстро, достигая, однако, перед этим исключительного расцвета (многие трилобиты, из моллюсков Rudistae, многие ветви наутилитов и аммонитов, особенно климений). Мы не можем указать причин такой различной судьбы различных ветвей животного (и растительного) царства. «Объяснить» это все внутренними факторами или даже только специализацией очень просто, но, очевидно, это не дает настоящего разрешения вопроса. И это, пожалуй, прежде всего показывает полный произвол в понимании того, что такое сама специализация. При такой неопределенности понятий очень легко рассматривать просто все отмирающие формы как специализированные, и тогда специализация явно окажется «причиной» вымирания. Нет оснований говорить и о «прогрессивной редукции изменчивости». Конечно, вымирающая форма перестает давать новые ветви, так как иначе она не была бы вымирающей. Здесь перед нами тот же логический круг, как и при объяснении вымирания специализацией. Между тем, Д, Роза строит свои доказательства существования редукции изменчивости именно на уменьшении разнообразия форм (видов, разновидностей). Собственно явления индивидуальной изменчивости вовсе не обязательно «редуцированы» у форм, находящихся на пути к вымиранию. Даже наоборот, О, Абель и К, Бойрлен считают увеличение индивидуальной изменчивости признаком дегенерации, ведущей к вымиранию, а Абель видит подготовку к этому как раз в расцвете известной формы, связанном с оптимальными условиями существования. Снижение борьбы за существование ведет будто бы к выживанию множества «неполноценных» особей и накоплению дегенеративных изменений морфологического и физиологического характера. При изменении условий существования такая ослабленная форма легко гибнет от катастрофически возросшей смертности. О, Абель ссылается при этом на дегенеративные и патологические изменения в скелете пещерного медведя перед его вымиранием по материалам, добытым в «драконовой» пещере у Микснитца (Штейермарк), Бойрлен отмечает те же явления и говорит о неопределенности и «одичании» форм, предшествующих вымиранию.

Эти факты говорят совершенно определенно против принятия особых внутренних факторов, ограничивающих изменчивость и эволюцию филогенетических ветвей. Масштаб индивидуальной изменчивости не падает, иногда даже возрастает. Это указывает

на наличие основных внутренних предпосылок для эволюции. Обострение борьбы за существование могло бы в таких случаях быстро привести к устранению всех патологических изменений. Последние являются, очевидно, результатом условий существования, которые организмом не могут быть изменены. Специализация не сама по себе является причиной вымирания, а лишь специальная ограниченность условий среды ставит организм перед опасностью вымирания в случае быстрого изменения этих условий так как специализированный организм не может выйти за пределы своей специальной среды.

Только учет взаимоотношений организма со средой, согласно дарвиновскому пониманию эволюции, может нам помочь разобраться в достаточно сложной проблеме вымирания целых филогенетических ветвей. Не может быть и речи о внутренних факторах развития, с неизбежностью ведущих к вымиранию. Точно так же недостаточно для этого одних только внешних факторов. Какое большое значение мы бы ни придавали изменениям в распределении суши и моря, процессам горообразования и изменениям климата на грани геологических периодов, а также связанным с этим изменениям в распределении растительных, а следовательно, и животных организмов, и они не могут рассматриваться как общая причина вымирания. Мы не отрицаем значения внешних факторов в этом процессе, но отмечаем, что ведь эти изменения не имели характера катастроф, уничтожающих всю жизнь, — в то время как одни формы вымирали, другие изменялись и шли по пути расцвета. Следовательно, дело не в одних внешних факторах, но и в самих организмах. Дарвинисты выражают это иногда, отмечая, что вымирание есть результат гибели в борьбе за существование. Это, конечно, верно, но тем более нас интересует другой вопрос: почему другие виды не гибнут в этой борьбе, а прогрессивно развиваются и достигают высших форм жизни?

Во всяком случае, вымирание не есть общий неизбежный результат эволюции вообще, а лишь выражение своеобразных соотношений между развивающимся организмом и изменяемой средой, довольно, однако, закономерно наступающих в отдельных филогенетических ветвях. *Только своеобразное сочетание соотношений организма с факторами среды, в их взаимообусловленных изменениях, может, привести организм в тупик эволюции, рано или поздно кончающийся вымиранием.*

К проблеме вымирания мы еще вернемся в дальнейшем. Здесь же мы лишь ставим вопрос, можно ли из несомненных фактов отмирания бесчисленных филогенетических ветвей сделать вывод об ограниченности эволюционного процесса. Мы видели, что различные ветви, частью даже весьма специализированные, обладают весьма различной и иногда исключительно большой длительностью существования. Среди многих ветвей, действительно идущих по пути к вымиранию, встречаются все же отдельные ветви, дающие все новые формы. На ряду с явлениями угасания жизни мы повсюду видим и подъем к новому расцвету. У нас нет никаких данных.

указывающих на то, что эволюция в целом идет к какому-то концу. Наоборот, непрерывно возникающие все новые, в общем более совершенные, формы вытесняют все устаревшее, уже отжившее. Именно в этом устранении менее совершенных форм мы и видим условие для возможности расцвета новых, более высоко стоящих форм. Только ценой уничтожения многочисленных ветвей, отстающих в своем развитии от все возрастающих требований среды, достигается возможность выдвижения более дифференцированных, более активных и более экономичных форм жизни. Неизбежная ограниченность эволюции многих филогенетических ветвей, выражающаяся в ограниченном формообразовании, в ограничении распространения в пространстве и во времени, является вместе с тем условием для неограниченной эволюции всего мира организмов, идущих ко все более высоким формам жизни,

V. АДАПТАЦИОМОРФОЗ И ЕГО ФОРМЫ

Мы уже разбирали частью вопрос об адаптации организма к внешней среде и пришли к выводу, что в результате исторического развития живых существ вся их организация оказывается в сущности глубоко адаптивной. Не являются непосредственно приспособительными лишь некоторые более поверхностные признаки преходящего (в истории организма) значения, т. е. некоторые видовые и многие подвидовые различия.

В этом рассмотрении явлений приспособления мы подходили к ним с обычных, несколько упрощенных точек зрения. Теперь нам надлежит подвергнуть вопрос о приспособительной эволюции более глубокой разработке.

Важно уточнить прежде всего наше понимание процесса приспособления организма к окружающей среде. Совершенно неприспособленных видов организмов вообще не существует. Известная степень «приспособленности» есть одна из неотъемлемых характеристик жизни и мерилom этой приспособленности является лишь жизнеспособность организма в данных условиях. Отдельные особи какого-либо вида организмов, конечно, могут быть неприспособленными, но тогда они устраняются от размножения как нежизнеспособные. Размножаются лишь приспособленные особи, и лишь они характеризуют данный вид организмов. В непрерывном процессе изменения окружающей среды и приспособления организма непрерывно меняются — одни из них теряют свое значение и исчезают, другие возникают вновь и приобретают значение основных его характеристик. В основном мы наблюдаем, следовательно, лишь непрерывную смену приспособлений — «адап-тациоморфоз». Это, конечно, не значит, что мы не можем говорить о возникновении частных приспособлений (адаптациогенез) и о их прогрессивном развитии. Однако и первичные формы жизни были до известной степени «приспособлены» (поскольку и они жили). Эта «приспособленность» имела в самом начале совершенно элементарный характер и мало отличалась, например, от «приспособленности» реки к ее берегам. Если первичные организмы имели в высшей степени простое строение, то и среда, в которой они тогда обитали, была для них исключительно простой, не только вследствие реальной, т. е. объективной простоты биотической обстановки, но и вследствие очень *простых соотношений* между организмом и средой. Организм сам был прост, и благодаря этому и связи его с внешней средой не были дифференцированы. Именно

для этого простого организма и среда была очень проста, Но *этим* данным условиям существования организм вполне удовлетворял своим строением, своими реакциями, т. е, он был всегда приспособлен к той среде, в которой он обитал. Если же эта среда изменялась, то организм либо изменялся соответственным образом, либо оказывался в этой среде нежизнеспособным и вымирал,

Роль организма в этих изменениях может быть различной. Изменение среды обитания может наступить в результате активной миграции самого организма. Однако среда может измениться и в том случае, если организм остается на месте своего прежнего обитания, Изменение среды не означает, конечно, только изменение физических условий жизни, Наоборот, гораздо важнее те организмы, которые находятся в этой среде и вступают в известные отношения друг с другом, Наконец, и всякое изменение строения и функций самого организма изменяет *для него* окружающую среду, так как организм входит в иные соотношения с нею, сталкивается с иными факторами среды, иначе на них реагирует,

В процессе эволюции живых организмов прогрессивная их дифференциация сопровождалась непрерывным усложнением' взаимоотношений между организмом и средой, Организм вступает в связь со все новыми сторонами этой среды, Поэтому среда становится для организма (т. е, субъективно) все более сложной. Но, кроме того, с прогрессивной дифференциацией все новых форм жизни эта среда (главным образом, в биотической ее части) . становится и объективно все более сложной, Смена приспособлений, т. е, адапциоморфоз, протекает по мере прогрессивной эволюции на все более высоком уровне адаптации, При этом непрерывно возникают и совершенно новые приспособления (адапта-циогенез) как результат освоения организмом новых для него сторон внешней среды,

Если мы учтем эту взаимную обусловленность изменений организма и среды в их историческом развитии , то мы должны и всю проблему адаптации рассматривать в несколько ином освещении, чем это делается обычно, Мы будем теперь говорить не столько о возникновении приспособлений (адаптациогенез), сколько об их преобразовании (адаптациоморфоз) в связи с изменениями внешней среды, С этой точки зрения мы можем различать различные пути адаптивных преобразований, поскольку они зависят и характеризуются определенными направлениями изменений в соотношениях между организмом и средой, А. Н. Северцов (1925, 1934) различал следующие главные направления эволюции (биологического прогресса): 1) ароморфозы, т. е, приспособительные изменения, при которых общая энергия жизнедеятельности взрослых потомков повышается; 2) идиоадаптации, т. е, приспособительные изменения, при которых общая энергия жизнедеятельности взрослых потомков не повышается, но и не понижается; 3) ценогенезы, т. е, приспособительные изменения зародышей (и личинок) животных, при которых общая энергия жизнедеятельности и строение взрослых потомков не изменяется, но возрастает число потомков; 4) общая

дегенерация, т. е. приспособительные изменения взрослых потомков, при которых общая энергия жизнедеятельности понижается,

В своей работе о значении корреляции в эволюции (Шмаль-гаузен, 1939, написана в 1934 г.) я выделил следующие пути эволюционного процесса: 1) ароморфоз, или общее повышение организации, связанное с расширением среды; 2) алломорфоз, или приспособление к известным частным условиям среды; 3) катаморфоз — общая дегенерация, связанная с упрощением среды; 4) гипоморфоз — недоразвитие (неотения) и 5) гиперморфоз — переразвитие. Теперь я считаю возможным выделить из алломорфоза более узкую специализацию как «телеморфоз» и, кроме того, выделить из ароморфоза его высшую форму — «эпшморфоз» (овладение средой). Наконец, недоразвитие, или гипоморфоз, я рассматриваю теперь как частную форму общей дегенерации, или катаморфоза,

И. Поляков (1936) сделал попытку классификации приспособлений с близких точек зрения. Он различает: 1) широкие адаптации первого порядка, 2) широкие адаптации второго порядка, 3) узкие адаптации и 4) адаптивный фонд организма. Широкие адаптации первого порядка входят в характеристику ароморфоза в моем понимании. Широкие адаптации второго порядка входят частью в мои алломорфозы, частью в катаморфозы. Узкие адаптации характеризуют специализацию, или телеморфозы по моей номенклатуре. Для адаптивного фонда в моей классификации нет места, так как я рассматриваю формы приспособительной эволюции целых организмов, а не отдельные приспособления. Неприспособительный, или индифферентный, «фонд» может содержаться в организмах, развивающихся в различных направлениях. Наиболее богаты таким фондом «пластичные» организмы, идущие по пути ароморфоза и, частью, алломорфоза. Процесс вторичного возрастания адаптивного фонда характерен для катаморфоза.

В настоящее время я различаю следующие формы адапцио-морфоза: 1) алломорфоз, или смену среды, при котором одни связи организма со средой заменяются другими, более или менее равноценными 2) телеморфоз, или сужение среды, при котором связи организма со средой становятся более ограниченными, а организм более специализированным; 3) гипоморфоз — нарушение координации со средой вследствие быстрого изменения среды и переразвития самого организма; 4) катаморфоз — переход к более простым соотношениям со средой, связанным с дегенерацией или недоразвитием; 5) ароморфоз — расширение среды, связанное с повышением организации и жизнедеятельности, и, наконец, 6) эпиморфоз — овладение средой, ее подчинение потребностям организма, достигаемое им лишь на высших ступенях развития (у человека),

1. Алломорфоз

Под алломорфозом (понятие, близкое к идиоадаптации А. л. Северцова) мы разумеем преобразование организма, связанное с некоторым изменением среды, при котором взаимоотношения

организма с внешней средой сохраняют в общем прежний характер ограниченной адаптации. Это наиболее обычный тип эволюции, при котором организм не испытывает ни значительного усложнения организации, ни ее упрощения. Соответственно и энергия жизнедеятельности остается в основном на прежнем уровне. Одни органы дифференцируются далее, другие теряют свое значение, редуцируются.

Алломорфов, как сказано, характеризуется приспособлением организма к **изменяющейся** среде. Организм получает в этом **одуше** известные преимущества в борьбе за существование, но эти преимущества носят частный характер: они имеют силу лишь в несколько ограниченной среде. В этом случае на первый план выдвигается приспособление организма и его частей к данной частной среде. Это отражается прежде всего на органах, более тесно связанных с теми или иными сторонами внешней среды, т. е. на органах «эктосоматических». Эти органы изменяются в значительной мере независимо друг от друга, соответственно требованиям различных факторов внешней среды (пища, субстрат, температура, свет, защита от хищников, условия питания, размножения и т. д.). Конечно, все эти изменения в эктосоматических органах связаны и с соответствующими изменениями эндосоматических органов, которые обнаруживают функциональную с ними взаимозависимость. Иными словами, здесь имеется налицо сложная система динамических **координаций** **меняющихся** в конце концов всю **жизнь** животного. Однако не эти изменения дают характерную окраску типично адаптивной эволюции. Для алло-морфозов характерны сопряженные изменения отдельных органов, которые не обнаруживают какой-либо особо тесной топографической или функциональной зависимости друг от друга. Если эти изменения оказываются сопряженными, то это обусловлено тем, что разные органы изменяются соответственно некоторому общему **фактору** внешней среды, определяющему оба или целый ряд этих изменений. Так, например, со способом передвижения в водной среде связаны согласованные изменения формы тела, расположения, формы и строения плавников у рыбы или у водного млекопитающего. Такого рода зависимости, устанавливаемые только через известные стороны внешней среды, мы назвали биологическими координациями, и не подлежит сомнению, что как раз эти формы зависимости, дают тон приспособительной эволюции **в** **этом** смысле **этого** слова, **е**, при алломорфозах и **телеморфо-** **(ax)**. **Зависимость** **между** определенной внешней средой и целыми комплексами приспособительных изменений настолько характерна для различных животных, что это не могло не быть замечено и действительно уже привело к разработке учения о «типах приспособления». Здесь мы имеем, однако, чаще уже явления специализации, к рассмотрению которых мы переходим в следующем разделе, посвященном телеморфозу.

Наиболее ярко выражаются алломорфные преобразования **в** **тех** случаях, когда изменение среды является очень резким,

например, при переходе от нектонного образа жизни к донному при замене водной среды воздушной, при переходе от беганья к лазанью или далее — от лазанья к летанию, при переходе от наземной жизни к частично подземной или к водной и т. п.

Конкретные примеры я приведу из области зоологии позвоночных, так как этот материал мне более знаком, да и филогения позвоночных более изучена,

Скаты произошли, несомненно, от акулообразных селяхий, ведших сначала нектонный образ жизни и перешедших затем к донной жизни. В связи с этим у них изменилась общая форма тела, произошло значительное его расширение и уплощение, Увеличение вредного сопротивления воды, связанное с изменением формы тела, привело к иному способу передвижения, при котором использовалась именно эта увеличенная горизонтальная поверхность, образованная за счет разрастания вширь грудных плавников. Хвост как орган движения редуцировался; перемещение стало достигаться путем своеобразных волнообразных движений грудных плавников, Брызгальца, служащие для всасывания дыхательного тока воды, переместились на верхнюю поверхность головы, а жаберные щели, через которые вода выбрасывается наружу, переместились на нижнюю поверхность, Питание более твердой пищей привело к развитию (и в свою очередь обусловлено) плоской дробящей формы зубов. Малая подвижность организма, лежащего обычно на дне, сделала его более уязвимым для хищников, и в связи с этим развились средства пассивной и активной защиты; покровительственная окраска, крупные чешуи с шипами, хвостовые иглы или, иногда, электрические органы. Произошел целый ряд весьма глубоких преобразований характера приспособления к новым условиям жизни. Общая организация при этом не усложнилась и не упростилась.

При переходе предков наземных позвоночных от водной жизни к жизни на суше произошел целый ряд глубочайших перестроек всей организации. Исходные формы обладали всеми признаками примитивной кистецерой рыбы. У них имелся в значительной мере окостеневший скелет, с черепом, прикрытым сплошным панцирем из кожных костей. Были две пары довольно подвижных плавников с хорошо расчлененным скелетом и дифференцированной мускулатурой (лопастная форма плавников). Были и непарные плавники — два спинных, анальный и хвостовой. Имелся хорошо развитый жаберный аппарат с богато расчлененным внутренним скелетом и жаберной крышкой. Челюсти соединялись с черепом посредством гиомандибулярного подвеса. Поверхность тела была защищена сплошным панцирем из кожных чешуи циклоидной формы. В качестве добавочных органов дыхания у этих рыб имелись и легкие со своим особым кровообращением. При выходе на сушу эти животные ползали на своих плавниках и дышали легкими. Переход в новую, воздушную среду был связан с прогрессивным развитием легких и утратой жабер. Прогрессивное расчле-

нение скелета парных плавников и преобразование их в пятипалые конечности, служащие для хождения на суше, сопровождалось редукцией хвостового и других непарных плавников как органов движения в водной среде. С утратой дыхательной функции, связанной с характерными движениями висцерального скелета, уменьшилась подвижность последнего, жаберный скелет редуцировался, а гиомандибулярный подвесок потерял свое значение. Челюсти получили свое собственное, неподвижное прикрепление к черепной коробке (аутостилия), а подвесок частично редуцировался и приобрел новую функцию передачи звуковых колебаний воздушной среды от барабанной перепонки (первоначально, вероятно, от жаберной крышки) к внутреннему уху. Произошла частичная редукция костного скелета, и, во всяком случае, редуцировался панцирь из кожных чешуй. Этим была достигнуто уменьшение веса тела в воздухе, что способствовало развитию большей подвижности животного на суше. Тому же содействовало и прогрессивное развитие конечностей, получивших более значительную опору на поясах, в особенности в связи с развитием грудины и крестца. Редукция покровных костей плечевого пояса, связанных с покровными костями черепа, привела к обособлению шеи и выработке подвижности головы. Прогрессивное развитие легких привело к дальнейшему обособлению легочного круга кровообращения, разделению камер сердца и преобразованию всей артериальной, а частью и венозной системы.

Мы видим, что переход позвоночных от водной жизни к наземной сопровождался целым рядом глубочайших преобразований. Однако мы не можем сказать, что произошло сколько-нибудь заметное общее повышение организации. Целый ряд органов развивался прогрессивно, соответственно требованиям новой, наземной жизни в воздушной среде, между тем как не менее значительный ряд органов, приспособленных к функциям, связанным с водной средой, утерял свое значение и редуцировался. Общий жизненный уровень первых наземных позвоночных ничем не был выше жизненного уровня тех рыб, от которых они взяли свое начало. Вероятно, их активность была даже несколько ниже, что, в виду благоприятных условий питания наземными беспозвоночными, не мешало их процветанию при тогдашнем отсутствии иных конкурентов.

Первые наземные позвоночные широко расселились на суше и при увеличении конкуренции между ними дифференцировались далее на множество форм, приспособленных к различным частным условиям существования. Амфибии сохранили еще связь с водой, по крайней мере, в процессах размножения. Рептилии стали вполне сухопутными животными. Первичные формы ходили или, точнее, ползали по земле. От них произошли формы, переходившие к быстрому бегу, к скаканию, лазанию на деревьях, и даже тетанию, к змееобразному ползанию, формы, зарывавшиеся в землю, и формы, вернувшиеся к жизни в воде. При переходе к быстрому бегу усиливались конечности и их пояса, туловище ста-

1
ловилось более коротким и поворотливым (териодонты), У скачущих форм особенно удлинялись задние конечности, и в них прогрессивно развивалась плюсна; усиливался крестец (некоторые псевдозухии и динозавры), У лазающих также удлинялись конечности, а пальцы противопоставались таким образом, что могли охватывать ветви деревьев, на них сильно развивались когти или иногда присоски (гекконы), При переходе к змееобразному телу значительно удлинялось, конечности редуцировались. Во всех этих случаях происходили значительные перестройки организации, без особого, однако, ее усложнения. Еще более значительны были преобразования при переходе лазающих форм к летанию и при переходе ползающих рептилий к плаванию в воде.

Приспособление к водной жизни сопровождалось преобразованием парных конечностей в плавникообразные ласты, которые достигали у плезиозавров относительно огромных размеров, У ихтиозавров в качестве органа движения развивался хвостовой плавник и тело приняло веретенообразную форму. Другие водные рептилии получили длинную змееобразную форму. Во всех этих случаях приспособление к плаванию осуществлялось различными путями, Часть эктосоматических органов преобразовывалась особенно значительно (органы движения), другие изменялись в меньшей мере, но общая организация этих рептилий не повышалась, но и не подвергалась заметным регрессивным изменениям.

То же самое можно сказать об эволюции различных групп млекопитающих. Возникнув из некоторых более активных рептилий (териодонтов) в качестве небольших подвижных насекомоядных форм, они приспособлялись затем к самому различному образу жизни. Живя в разной обстановке и питаясь различной пищей, они пользуются различными органами для выполнения весьма различных функций, У растительноядных форм усложняется строение тупобугорчатых и складчатых зубов, увеличиваются их размеры и особенно высота коронки, усложняется строение кишечника, вырабатываются средства пассивной и активной защиты от хищников, У хищных развиваются большие клыки и режущие коренные зубы, развиваются когти как орудия нападения, развиваются органы чувств и повадки, позволяющие им выслеживать добычу, У различных млекопитающих по-разному преобразовываются конечности, служащие для бега, или для рытья земли, или для лазания по деревьям, или для летания, или, наконец, для плавания. Конечно, эти преобразования связаны и с целым рядом других изменений, иногда весьма значительных. Китообразные представляют собой в высшей степени измененных млекопитающих, но мы не можем сказать, что они в общем дифференцированы выше, но не можем также сказать, что они заметно деградировали. Частичные явления редукции, как, например, редукция волосяного покрова или редукция задних конечностей, компенсируются прогрессивным развитием других образований — слоя подкожного жира и хвостового плавника. То же самое можно 138

был бы сказать и о летающих млекопитающих — рукокрылых. Обособившись от каких-то летающих насекомоядных, они сохранили собственно все основные черты организации своих предков, но частью в сильно преобразованном виде. Прежде всего это касается, конечно, общей формы тела и передних конечностей с длинными пальцами и большой складкой кожи между ними, образующих крылья. Мы имеем значительные и весьма своеобразные преобразования, не поднимающие, однако, всей организации на какую-либо высшую ступень, — это именно лишь приспособления к передвижению в воздушной среде и к ловле на лету насекомых (часть рукокрылых перешла затем на питание плодами).

Несколько иначе приходится говорить о приспособлении рептилий к летанию. Это произошло в их истории дважды — при развитии птерозавров и при возникновении птиц. И те и другие произошли от летающих псевдозухий. Во всей организации птерозавров и птиц отражено их глубокое приспособление к передвижению в воздухе. Развитие больших крыльев с мощной мускулатурой, требовавшей более солидной опоры на грудной клетке, связано с прогрессивным развитием грудины, более прочным соединением ребер, сокращением подвижности позвоночника в грудной области. Задние конечности, поддерживающие все тело при передвижении на суше, получили более прочную опору на позвоночнике благодаря развитию сложного крестца. Вес скелета облегчался благодаря пневматизации костей. Развилась длинная подвижная шея и клюв для ловли насекомых на лету. Одним словом, произошел большой ряд крупнейших преобразований всей организации в связи с приспособлением животного к летанию. Вместе с тем, большая трата энергии, связанная с передвижением в воздухе, потребовала увеличения газообмена, т. е. прогрессивного развития легких и органов кровообращения, а следовательно, и интенсификации обмена веществ. Весьма возможно, что эти изменения были подготовлены еще у бегавших, скакавших и лазавших предков птерозавров и птиц, именно — у псевдозухий. Во всяком случае, эти изменения указывают уже на преобладание процессов прогрессивной эволюции, поднимающих организацию на высшую ступень. В особенности это нужно сказать о птицах, которые, благодаря приобретению легкого покрова из перьев, сократили свою теплоотдачу, что дало им возможность поддерживать высокую температуру тела даже при низких температурах окружающей среды. Это давало им большие преимущества в борьбе за существование с рептилиями (в том числе с птерозаврами) и поднимало на значительно более высокий уровень общей жизнедеятельности. Такие преобразования мы обозначаем, вместе с А. Н. Северцовым, как «ароморфоз». Частью у птерозавров, а особенно птиц происходит, следовательно, наряду с алломорфными преобразованиями всей организации (а частью и с явлениями телеоморфоза, т. е. специализации) также и общий подъем на высшую ступень организации, т. е. ароморфоз.

Алломорфные изменения не ограничиваются какой-либо одной фазой жизни. Как и всегда, эволюционирует весь онтогенез, и организм перестраивается в процессе приспособления к новой среде на всех стадиях своего развития. Поэтому изменяется не только организация взрослого организма соответственно той среде, в которой он находится, но и организация зародыша, личинки и молодого животного подвергаются приспособительным изменениям. Эти приспособительные изменения определяются (для каждой стадии развития!) конкретными соотношениями развивающегося организма с той специфической средой, в которой он развивается. Такие приспособительные изменения называют обычно це-ногенезами. Сюда входят приспособления эмбриона — эмбрио-адаптации, личиночные приспособления и приспособления молодых. В качестве примеров эмбриоадаптаций можно привести приспособления для питания зародыша желтком (желточный мешок с его сосудами), для его дыхания и защиты (зародышевые оболочки амниот), для питания за счет матери (плаценты), приспособления для прорезывания скорлупы яйца при вылуплении (яйцевой зуб) и т. п. В качестве примеров личиночных приспособлений можно привести личиночные наружные жабры некоторых рыб (кисте-перых и двудышащих) и амфибий, присоски и роговые зубы личинок бесхвостых амфибий и мн. др. Все эти преобразования связаны со сменой среды обитания и должны обозначаться как алло-морфозы. Впрочем, и здесь возможны образования переходного характера. Так, приобретение рептилиями зародышевых оболочек позволило им расширить места обитания почти на всю сушу, т. е. значительно расширило для них внешнюю среду, пригодную для жизни. Поэтому приобретение зародышевых оболочек может быть отнесено к явлениям ароморфоза.

Как видно, в наших примерах не всегда можно дать совершенно объективную и простую характеристику путей эволюции. В конкретной эволюции всегда переплетаются явления прогрессивного и регрессивного развития, и нельзя говорить ни об абсолютном прогрессе, ни об абсолютном регрессе, и точно так же *нельзя провести резкой грани* между явлениями алломорфоза, телеморфоза и ароморфоза. Приспособление к жизни в воде или к летанию в воздухе, а еще более — приспособление к подземной жизни представляют в некоторых отношениях ограничение условий существования известными пределами и могут истолковываться не только как алломорфоз, но частью и как специализация, к рассмотрению которой мы теперь переходим.

В заключение отметим лишь, что мы не имеем никаких данных, которые позволили бы нам предполагать, что эволюция путем алломорфозов ограничена какими-либо пределами. Одни алломорфные изменения могут, очевидно, неограниченное число раз заменяться другими. При этом одни адаптации преобразовываются соответственно требованиям данной среды, другие возникают вновь, а третьи, утратив в новой среде свое значение, исчезают бесследно. 140

2. Телеморфоз

рфак телеморфоз мы обозначаем специализацию организма, связанную с переходом от более общей среды к частной, более ограниченной. Если водное животное, например рыба, ограничивает место своего пребывания коралловыми рифами, то это мы можем обозначить уже как известную специализацию. Если наземное, хотя бы и роющее, позвоночное меняет свой образ жизни на вполне подземный (гимнофионы из амфибий, амфисбены из рептилий, кроты из млекопитающих), то это означает большое ограничение среды обитания и сопровождается значительной специализацией. Если, наконец, животное переходит на весьма ограниченный род питания, то это также означает для него ограничение внешней среды и сопровождается известной специализацией. Под последней мы разумеем одностороннее развитие некоторых органов при частичной редукции других. В общем, организация испытывает нередко упрощение (регресс), останавливается часто на довольно примитивном уровне и, во всяком случае, не развивается дальше по пути прогрессивной дифференциации.

В качестве примеров специализированных организмов можно привести следующие (беру опять представителей позвоночных животных). Наиболее примитивные из современных позвоночных — миноги остановились на очень низкой ступени организации, — частью испытали регрессивное развитие, но в основном представляют яркий пример специализации, именно — результат приспособления к своеобразному полупаразитическому питанию. Миноги присасываются к рыбам, прогрызают их кожу и высасывают затем измельченные мышцы с кровью и тканевыми соками. Соответственно у них односторонне развит губной сосательный аппарат, развившийся из передних отделов висцерального скелета с его мускулатурой. Из органов чувств хорошо развит только орган обоняния; органы слуха и зрения редуцируются. Миксины еще более специализированы: у них губной аппарат развит еще выше, сильно развит и орган обоняния, но скелет значительно редуцирован. Из акуловых рыб обращает на себя особое внимание своей странной специализацией ископаемая *Helicoprion*, у которой имелся (швидимо, на спине) зубной аппарат в виде большой спирально завернутой складки. Мы, к сожалению, не знаем биологии этой акулы и не можем точно судить о применении этого аппарата в жизни (очевидно, особое орудие нападения). Из современных хрящевых рыб специализированными являются химеры. По образу жизни они являются донными, довольно глубоководными рыбами, питающимися моллюсками и ракообразными. Соответственно роду питания очень твердой пищей у них весьма специализировался челюстной аппарат: зубы представлены большими дробящими пластинками, а короткие челюсти прочно укреплены на черепе и верхняя челюсть вполне срастается с черепной коробкой). Весьма специализированными рыбами являются двудышщие. Сохраняя многом примитивное строение своих предков — кистеперых

рыб и обнаруживая также некоторые черты прогрессивной дифференцировки (в нервной и кровеносной системах), а частью и редуции (в костном скелете), они в своем зубном аппарате показывают пример крайне одностороннего развития: зубы слились в большие пластинки сложного строения, лежащие по внутреннему краю нижней челюсти и на нёбе. Двудышащие питаются водорослями и сидящими на них моллюсками, и их челюсти прочно укреплены на черепе,

Из амфибий сильно специализированы гимнофионы. Они имеют червеобразную форму тела и ведут подземный роющий образ жизни. Конечности у них исчезли, и глаза также редуцированы. Вместо последних у гимнофионов развились своеобразные щупальцы.

Среди рептилий можно указать очень много весьма специализированных форм (в том числе и роющих), особенно при учете ископаемых их представителей. Мы остановимся на одном примере — на хамелеоне. Хамелеоны живут в очень своеобразной жизненной обстановке — исключительно на тонких ветвях тропических деревьев, и вся их организация прекрасно приспособлена именно к этой жизни. Конечности длинные, с хватательными лапками, в которых два пальца противопоставлены трем другим. Хвост цепкий. Движения очень плавные, глаза свободно вращаются во все стороны. Имеется длинный клейкий язык, выбрасываемый на расстояние, превышающее длину собственного тела. Кроме того — покровительственная окраска, меняющаяся под цвет окружающей среды. Все это как нельзя лучше позволяет хамелеону охотиться за насекомыми в таких местах, которые совершенно недоступны для большинства других животных. На ряду с признаками строгой специализации хамелеоны сохраняют и некоторые примитивные черты, как, например, двояковогнутую форму тел позвонков.

Среди птиц имеется также немало специализированных форм. Так, например, дятлы приспособились к совершенно своеобразному добыванию насекомых путем долбления коры деревьев. Соответственно у них специализированы конечности, приспособленные для лазания (два пальца противопоставлены двум другим), хвост при этом служит подпоркой. Клюв и череп очень прочно связаны; клюв прямой и широкий. Язык очень длинный, червеобразный и далеко выдвигается благодаря сильному развитию рожков подъязычного аппарата. Сильно специализированы многочисленные колибри, обладающие частью своеобразным полетом и связанные в своем питании с цветами, где они добывают насекомых, привлекаемых нектаром. Форма и длина клюва обычно ясно выражает приспособление к более частным формам питания. Специализированными формами являются также страусы, казуары и мн. др.

Из млекопитающих можно отметить ленивца, питающегося листьями на ветвях деревьев, муравьеда, связанного весьма ограниченным родом пищи, броненосцев и мн. др. Во всех этих случаях имеются весьма своеобразные черты, связанные с особенностями жизненной обстановки, имеется известная отсталость

общей организации и частью явления редукции, Одностороннее развитие некоторых органов нередко ясно указывает на крайние степени специализации. Таковы, например, огромные клыки у вымершей саблезубой кошки (*Machairodus*, *Smilodon*) или колоссальные бивни некоторых слонов,

И при теломорфозах, как и при алломорфозах, приспособление организма к измененной и ограниченной среде выражается прежде всего в известном комплексе эктосоматических органов, а через это конечно, и в эндосоматических органах. Происходит сложно координированная цепь изменений в строении всего организма. Для теломорфозов в особенности (еще более, чем для алломорфозов) характерны биологически координированные адаптации. В этом случае сопряженность изменений объясняется связанностью ряда органов с некоторыми общими факторами внешней среды. Так, например, с отсутствием света связаны редукция органов зрения, исчезновение пигмента в коже и прогрессивное развитие органов осязания у пещерных животных.

Целые комплексы биологических координаций характеризуют известные «типы приспособлений», или «жизненные формы». Такова, например, координация между приплюснутой формой тела, плоским брюхом, горизонтальным положением парных плавников и дорсальным положением глаз у бентонных рыб дорсовентрально уплощенного типа (скаты, лопосеи) или координация между длинным змееобразным телом и редукцией парных плавников у угревидного типа. Таковы же координации между веретеновидной формой тела, коротким хвостом и положением спинного плавника у быстроплавающих нектонных позвоночных (акул, костистых рыб, ихтиозавров, дельфинов). Нектонные рыбы могут обладать и другими типичными формами — стреловидной, лентообразной, и это производит впечатление отсутствия той тесной связи со средой, о которой мы здесь говорили, так как здесь как будто в одной и той же среде развиваются разные формы. В таком случае и нельзя было бы говорить о них как о типах приспособления. Это неверно. Если мы говорим о нектонных формах (или о донных), то это вовсе не значит, что они живут в одной и той же среде. Более или менее сходной является для них неорганическое окружение морской воды. Я говорю «более или менее», так как ясно, что при разных способах передвижения (веретеновидный, лентовидный и стрелообразный типы) и эта среда имеет разное значение для этих различных типов. Еще более различным является, однако, биотическое окружение. Для каждой группы этих организмов (а строго говоря, и для каждого отдельного вида животных) характерны определенный род пищи, а следовательно, и определенный способ ее добывания, а вместе с тем и свой способ передвижения. Конечно, разными являются и условия размножения, и враги, и т. д. Одним словом, каждый вид организмов живет в своей специальной среде, и не может быть двух различных видов, живущих в одной и той же среде. Если мы говорим здесь «типах» приспособления, то мы имеем в виду и некоторую типич-

иую для них (т. е. обобщенную) внешнюю среду, которая для отдельных представителей «типа», конечно, несколько различна

У наземных позвоночных также различают некоторые типы приспособления, характеризующиеся целыми комплексами типичных биологических координаций. Таков, например, змееобразный тип змей и безногих ящериц; такова уплощенная форма ящериц — жителей песчаных пустынь, с расширенными пальцами {выступающие в виде щеточки чешуи или нечто вроде плавательной перепонки}; таковы некоторые формы древесных ящериц с хватательными лапами и сжатым с боков телом (особенно хамелеоны и некоторые агамы — *Lyriocephalus scutatus*, *Gonyosephalus chameleontinus*; также некоторые игуаны); другой тип приплюснутых лазающих форм с присосками на пальцах образуют гекконы и некоторые игуаны. Из птиц мы можем упомянуть типичных обитателей болот «голенастых» цапель, аистов, куликов, журавлей, или степных бегающих страусов, нанду, эму, киви, к которым частично примыкают тинаму и многие куриные, или, например, лазающих по стволам деревьев дятлов, поползней и т. п.

Очень ярко выражаются различные типы приспособления и у млекопитающих. Среди животных открытых степей можно отметить многочисленных копытных с целым комплексом характерных признаков (строение конечностей, копыта, рога, зубная система, кишечник). Среди лесных млекопитающих особенно характерны приспособления у лазающих форм, как ленивцы, муравьеды и особенно, различные обезьяны с хватательными лапами и цепким хвостом. Большой комплекс биологических координаций характеризует различные кротообразные формы — обыкновенный крот (*Talpa*), златокрот (*Chrysochloris*), сумчатый крот (*Notoryctes*); череп расположен прямо на продолжении оси позвоночника; редукция органов зрения; срастание костей черепа; отсутствие боковых затылочных отростков; сращение обеих половин нижней челюсти; два гребня на лопатке, большие мускульные гребни на плечевой кости, на бедре, на большой берцовой кости и на груди; большой крестец из 6 позвонков; короткие лопатообразные лапы; округлое вальковатое тело и др. Сложный комплекс подобных координаций характеризует скачущих грызунов: тушканчиков, прыгунов, долгоногов (*Pedetes*), насекомоядных прыгунчиков (*Macroscelides*) и сумчатого тушканчика (*Antechinomys*); другой комплекс характеризует лесных планирующих млекопитающих: сумчатого летуна (*Petaurus*), шерстокрыла (*Galeopithecus*), белки-летяги (*Sciuropterus*).

Само собой разумеется, что со всеми такими приспособлениями, соединенными в целые биологически координированные комплексы, связаны в свою очередь и многие динамически координированные изменения. Так, например, развитие скакательной конечности у тушканчиков сопровождается весьма сложным комплексом изменений функционально связанных частей скелета конечностей, поясов конечностей, позвоночника, мускулатуры, орга-144

нов кровообращения, нервов и т. д. То же самое касается роющей лапы крота, у которого развитие гребней на длинных костях конечностей, на лопатке и на груди определяется развитием соответствующих мышц. Таким образом, при телеморфозах, как и при алломорфозах, мы имеем всегда более или менее глубокие функционально согласованные преобразования частей и органов, т. е. обнаруживается сложная система динамических координаций. И однако, как сказано, наиболее характерные изменения организации, дающие тон адаптивной (в узком смысле слова) эволюции животных, явно определяются внешней средой и оказываются связанными между собой только через эту среду; этот тип согласованных изменений мы называем биологическими координациями. Именно эти биологически координированные комплексы изменений и характеризуют все упомянутые «типы приспособления», и особенно резко они выражаются в телеморфозах.

Мы определили телеморфоз как специализацию организма, связанную с ограничением условий существования более узкими пределами. Естественно, что специализация выражается тем резче, чем своеобразнее эта специальная среда обитания. Эксцессивное развитие одних органов при этом нередко сопровождается редукцией других. Если же внешняя среда не только своеобразна, но и упрощена, то явления редукции сказываются еще более резко. Чем более простой становится среда для организма, тем более упрощается и сама организация. При переходе к жизни в крайне простых условиях существования организм подвергается весьма значительному регрессу, ведущему к почти общей дегенерации.

Уже переход к глубоководной жизни означает известное упрощение условий существования. Постоянная температура воды, отсутствие света, а следовательно, и тех волн жизни, которые сопровождают периодические изменения температуры, условий освещения и т. д. в связи со сменой времен года и случайными колебаниями различных факторов, — все это делает жизнь в глубоких водах весьма спокойной и однообразной. У глубоководных рыб замечаются нередко редукция органов зрения, редукция костного скелета и другие регрессивные явления. Несколько более ограниченными и простыми являются условия жизни в глубоких пещерах, поскольку здесь к постоянству физических и биотических условий присоединяется еще и их большая простота, вследствие незначительного числа форм организмов, живущих в пещерах. Пещерные животные обычно слепы и лишены пигмента,

Еще более ограничиваются условия существования для животных, переходящих к сидячей жизни. И наконец, наиболее просты условия существования у паразитов и в особенности у эндопаразитов. Приспособление к одному определенному хозяину (или к отдельным хозяевам для разных стадий развития), т. е. к точно определенному и в высшей степени простому питанию, прикрепленная жизнь (перемещение возможно обычно лишь на известных стадиях развития), приводят к крайнему упрощению всей организации. При далеко зашедшем паразитизме прогрессивно раз-

виваются лишь органы прикрепления и органы размножения. Последнее связано с огромной гибелью яиц и зародышей вследствие трудности нахождения своего нормального хозяина. Специализация эндопаразитов связана, следовательно, с крайними проявлениями регрессивной эволюции.

Ведет ли, однако, специализация с внутренней неизбежностью к вымиранию, как это утверждали Э. Коп, Л. Долло, Д. Роза Ш, Депере и др.?

Прежде всего нужно отметить, что историческое существование специализированного организма естественно ограничено временем существования тех условий жизни, т. е. той среды, к которой он приспособлен, а также, конечно, соответствием темпа его эволюции с темпом изменения этой среды. Ясно, что вымирание хозяина ведет к вымиранию и его строго специализированных паразитов. Размыв и завал пещер ведут к гибели той специальной жизни, которая в них развилась и которая ограничена лишь данными пещерами. При строго специализированном питании существование животного зависит от наличия именно этого кормового материала и полное уничтожение последнего ведет к его вымиранию. При замене леса степью (или наоборот) все специализированные лесные (или степные) животные также осуждены на вымирание, если только эта замена идет с такой скоростью, что данные специализированные организмы не могут за это время переспециализироваться. Вопрос о темпе эволюции имеет вообще очень большое значение для решения этих вопросов. Однако для специализированного организма он не всегда имеет решающее значение. При замене леса степью речь идет не о преобразовании леса, соответственно которому лесные животные могли бы сами преобразоваться путем алломорфоза. Речь идет об отступании, сокращении лесных массивов и их замене степью. При этом происходит просто сокращение области, пригодной для жизни лесных животных, вплоть до ее уничтожения вместе с ее населением. Если такой процесс захватывает большую территорию со своей специфической фауной вполне лесных организмов, то последние вымрут. Чем более ограничены территориально и по своим специфическим условиям существования известные организмы, т. е. чем более они специализированы, тем больше возможности гибели этих организмов вследствие утраты территорий и условий, пригодных для их жизни.

Это — внешние условия, которые именно по своей ограниченности ставят специализированный организм перед опасностью вымирания. Здесь следует отметить, что более стойкие физические условия жизни в море и более благоприятные условия расселения значительно уменьшают эту опасность для морских животных. В таких условиях отсутствия резких переходов решающее значение обычно приобретает соотношение скорости изменения условий и темпа эволюции специализированного организма. Специализированный организм находится, однако, в неблагоприятной обстановке еще и по другим причинам.

Мы уже обращали внимание на то, что организмы, приспособив

ленные к известной среде, имеющие сложную организацию, согласованную во всех своих частях с различными сторонами внешней среды, т. е. связанные с последней многочисленными биологическими координациями, обычно не могут выйти за пределы этой среды. Выход из этой среды предполагает слишком большую перестройку организации, в которой все части коррелятивно связаны и образуют одно координированное целое. Если отдельные части обнаруживают весьма одностороннее развитие, то трудно себе даже представить возможность их коренного преобразования. Если млекопитающее с более или менее индифферентной зубной системой может перейти на любые формы питания, то вряд ли специализированное травоядное животное, подобное нашим высшим копытным, могло бы когда бы то ни было преобразоваться в хищника. Для специалистов, именно в силу их специальной организации, обычно оказываются закрытыми все пути эволюции за исключением лишь путей дальнейшей специализации. Даже такой «признак» специализации, как крупная величина тела, ограничивает возможность приспособления к иным формам существования. Мы не можем себе представить преобразование крупного четвероногого позвоночного в животное роющее, лазающее, скачущее или летающее.

Таким образом, филогенетической изменчивости специализированных организмов ставятся известные пределы, которые тем более ограничиваются, чем более узкой становится сама специализация.

Если же возможность эволюции специализированного организма ограничена, то легкая изменчивость частных, ограниченных условий существования нередко ставит организм перед угрозой вымирания (при изменении среды).

Наконец, и еще некоторые обстоятельства способствуют частому вымиранию специализированных организмов.

Специализированные организмы вымирают нередко целыми большими группами непосредственно (в геологическом масштабе) после, казалось бы, блестящего расцвета. Сильное размножение организма, попадающего в благоприятные условия существования, ведет к расселению, захвату новых мест, к усилению конкуренции и к дифференциации на новые экологические и географические формы. Далеко идущая дифференциация связана с уменьшением абсолютной численности отдельных популяций. Такое дробление на мелкие обособленные популяции получает особое значение у малоподвижных, оседлых животных. Малая численность популяций и, следовательно, абсолютное уменьшение числа возможных мутаций естественно ведут к замедлению темпа эволюции. К тому же ведет и единообразие условий существования специализированных организмов, ограниченных территориально, по роду пищи и по другим абиотическим и биотическим факторам. Если же эти организмы сильно истребляются, т. е. живут в условиях жестокой борьбы за существование с климатом, врагами и особенно конкурентами, и это истребление является избирательным, то интенсивный естественный подбор поведет организм

ко все более строгой адаптации к данным частным условиям, т. е. по пути дальнейшей специализации. Однако, кроме того, интенсивный естественный отбор специализированных организмов приведет к устранению всех заметно уклоняющихся особей. По мере достижения все более строгой адаптации индивидуальная изменчивость будет неуклонно снижаться. И это, в свою очередь, приведет ко все большему *замедлению темпа эволюции*. Специализированный организм теряет свою пластичность. При изменении условий среды эта пластичность должна, конечно, восстановиться однако и здесь весь вопрос — в темпах этого восстановления. Наблюдаемое нередко прогрессивное увеличение размеров специализированных животных в отдельных филогенетических ветвях ведет также к уменьшению пластичности через ослабление темпа размножения. Более длительное развитие, более позднее половое созревание, и, наконец, обычное уменьшение плодовитости ведет к тому, что поколения отделены друг от друга более значительными промежутками времени и, кроме того, абсолютная численность особей с увеличением размеров тела также снижается. И эти обстоятельства также ведут к замедлению темпа эволюции. Прекрасным примером специализации, сопровождавшейся возрастанием размеров животного, являются многочисленные формы ископаемых титанотериев.

Все сказанное подчеркивает значение как внешних, так и внутренних факторов в процессах телеморфоza (специализации). Нередкие явления регрессивного развития, связанные с упрощением условий существования (например, при переходе к сидячей жизни), не ведут к вымиранию и не исключают возможности новой прогрессивной эволюции. Односторонняя специализация (в том числе и при регрессе, например, паразитов) связана, однако, с вполне реальной опасностью вымирания. Это не значит, что специализация ведет к вымиранию с внутренней неизбежностью. Мы видели, что ни внешние факторы, ни внутренние сами по себе не бывают ответственны за это вымирание. Конечно, всякое резкое изменение внешних факторов может привести к непосредственной гибели множества организмов, которые попали в сферу влияния неблагоприятных условий. Однако это не означает вымирания для широко распространенной формы. Именно *ограниченность территорий и условий существования специализированных организмов* усиливают опасность вымирания. Кроме того, однако, эта опасность усиливается и благодаря *потере пластичности* специализированными организмами. Тем не менее специализированный организм может при отсутствии резких изменений среды существовать неопределенно долго (хотя бы в течение всего ряда геологических периодов от кембрия и донныне).

Вопрос о жизни или вымирании филогенетических ветвей, идущих по пути специализации, зависит от конкретных темпов изменения данной среды (конечно, с ее абиотическими и биотическими факторами) и соответствующего изменения строения конкретного организма. Таким образом, вопрос решается в каж

дом отдельном случае в зависимости от реальных соотношений в процессах изменения организма и среды. Эти соотношения складываются в общем неблагоприятно для более специализированных животных вследствие ограниченности условий существования и утери пластичности самого организма.

3. Гиперморфоз

Мы определили гиперморфоз как нарушение соотношений организма со средой вследствие переразвития самого организма. Если, однако, нарушаются эти соотношения, то можно говорить и о инадаптивной эволюции. В этом казалось бы, имеется противоречие с нашим пониманием эволюции. При дарвиновском понимании эволюции, руководимой переживанием наиболее приспособленного, вся она является приспособительной, и, строго говоря, для инадаптивной эволюции нет места. Это, конечно, в общем верно: вся эволюция организмов в целом адаптивна. Однако это не значит, что организм всегда изменяется согласованно во всех своих частях. Переживание наиболее приспособленного вовсе не означает переживания вполне приспособленного. Это лишь наиболее совершенная организация из числа фактически реализованных, но по существу она может быть весьма несовершенной, в особенности в отдельных своих частях.

Таким образом, приспособление всего организма в целом может сопровождаться в некоторых пределах нарушением его частных соотношений с факторами внешней среды. Возможность гиперморфоза, т. е. развития за пределы целесообразного («гипертелия» Кено) обычно «объясняется» существованием особых внутренних факторов, направляющих развитие по определенному руслу. Основные доказательства существования автономного ортогенеза ^{сво}^ дятся к ссылкам на явления переразвития, т. е. неадаптивного эксцессивного развития, ведущего рано или поздно к вымиранию. Мы уже говорили при разборе телеморфоза о возможности одностороннего, т. е. эксцессивного, развития, но тогда речь шла о специализации, т. е. о крайнем развитии приспособительных признаков. Теперь же мы говорим о прогрессивном развитии признаков, не имеющих явно приспособительного значения и, наоборот, являющихся помехой для организма, как, например, чрезмерно развитые клыки бабирусы или колоссальные рога гигантского оленя (*Megaceros eurycerus*) четвертичного времени.

С точки зрения теории Ч. Дарвина такие явления могут быть объяснены только известной прочностью коррелятивных связей частей организма, благодаря которой прогрессивное и адаптивное изменение всего организма в целом (и известных его частей) неизбежно сопровождается изменением некоторых других частей, которое оказывается неблагоприятным (хотя вред этого полностью перекрывается указанными адаптивными изменениями). Факты доказывают, что только это объяснение является правильным.

Прежде всего отметим закономерности общего увеличения рога, которое наблюдается во многих филогенетических ветвях,

Это увеличение размеров в общем является, очевидно, адаптивным и определяется многими моментами (крупные яйца и детеныши более экономный обмен веществ, сокращение потери тепла у теплокровных, большая защита от хищников или, наоборот, **большие** возможности для хищника). Однако одновременно, как **раз** в рядах форм возрастающей величины, нередко намечаются и неблагоприятные моменты. Возрастание общей величины тела никогда не бывает пропорциональным, и наиболее дифференцированные части как, например, головной мозг, при этом сильно отстают в своем росте от остального тела.

Относительные размеры частей организма определяются в индивидуальном развитии известными корреляциями, а также особенностями роста дифференцированных тканей (более дифференцированные ткани растут медленнее). Во время индивидуального развития происходит поэтому всегда вполне закономерное изменение пропорций. Филогенетическое увеличение размеров покоится на продлении индивидуального роста за прежние пределы (при этом обычно увеличивается и скорость роста, что не меняет общего результата). Простое продление роста, как сказано, никогда не ведет к пропорциональному увеличению размеров отдельных частей тела. Пропорциональное увеличение общих размеров тела в течение эволюции возможно лишь при непрерывной перестройке всей системы корреляций, которые определяют нормальные пропорции частей. Такая перестройка требует, во всяком случае, длительного времени и быстрое увеличение размеров тела в филогенетическом развитии не бывает вполне координированным.

Быстрое увеличение общих размеров тела, в течение эволюции известной формы, сопровождаемое нарушением координации частей (главным образом, биологических, но частью и динамических), **мы** поэтому будем считать частным случаем переразвития (гипер-морфоza). Очевидно, сюда следует **отнести** **возрастание** общих размеров у некоторых динозавров. Крупные динозавры поражают своими диспропорциями, и, в частности, малой величиной головы, которой соответствовал ничтожный объем головного мозга. Относительные размеры головы и головного мозга всегда падают в течение индивидуального роста. Здесь та же самая закономерность перенесена и на филогенетический рост, без заметных коррективов. Это указывает на возрастание величины в результате простого **продления** периода роста животного, без достаточной перестройки корреляций, определяющих относительные размеры частей организма. Нужно думать, что относительно ничтожные размеры головного мозга у крупных динозавров создавали для них в известных отношениях неблагоприятные условия в борьбе за существование. Очевидно, однако, что крупные размеры тела давали вместе с тем известные преимущества, которые при данных условиях борьбы за существование с избытком перекрывали недостатки, создаваемые неправильной координацией частей (в частности, малой величиной головного мозга). В противном случае эволюция не получила бы данного направления. В чем заключаются эти условия,

определяющие быстрое увеличение размеров животного, мы разберем в дальнейшем (возрастная элиминация).

По мере возрастания величины тела иногда непропорционально разрастаются различные кожные образования — рога, кожный скелет. Так возрастали своеобразные рога и кожные окостенения *Ceratopsida* по мере увеличения размеров их тела и достигли максимального развития у известного *Triceratops* — огромного динозавра из верхнего мела. Точно так же непомерно разрастались кожные окостенения, образовавшие гребень вдоль спины у стегозавров. Небольшие пластинки древних форм (*Scelidosaurus*) разрастались у позднейших представителей (*Stegosaurus*) в огромные треугольные пластинки. И эти явления непропорционального разрастания кожных образований обусловлены, очевидно, сохранением закономерностей онтогенетического развития, с его непропорциональным ростом, в быстрых филогенетических преобразованиях данных форм. Мы знаем, что как раз поздно закладывающиеся и мало дифференцированные образования (в частности — кожные) растут обычно с очень большой скоростью. Продление индивидуального роста за нормальные пределы должно привести к возрастанию относительных размеров этих частей. Закономерности возрастания (или падения) относительных размеров отдельных частей тела в индивидуальном развитии определяются формулой $w = vt^q$ (выводимой из формулы параболического роста $v = mt^k$), где q представляет собой отношение константы роста данной части к констан-

те роста всего тела (или другой сравниваемой части), т. е. $q = \frac{v}{V}$.

Эта формула, выражающая относительный рост частей, была выведена мною из закона параболического роста и независимо от этого предложена Дж. Гексли, который обозначал такой непропорциональный рост как гетерогонический. Интересно отметить, что А. Герш (Hersh, 1934) действительно нашел, что возрастание величины рогов в ряду форм у ископаемых титанотериев подчиняется этой самой закономерности. Это показывает, что у титанотериев, а вероятно, и у многих других животных, быстрое прогрессивное увеличение размеров тела в филогенетическом ряду представляет результат все большего продления периода индивидуального роста, с сохранением его закономерностей, т. е. с сохранением той системы корреляций, которая определяет непропорциональный рост частей у исходных форм. Другой вопрос — о физиологических основах продления роста — приводит к интересным заключениям. Конец роста определяется у позвоночных в основном окончанием роста скелета. Время прекращения роста скелета регулируется эндокринными факторами. В длинных костях конечностей млекопитающих рост прекращается с окостенением и прирастанием эпифизов, так как этим самым прекращает свое существование камбиальный слой клеток, за счет которых идет нарастание хряща в эпифизах. Таким образом, продление роста (т. е. переразвитие) есть результат задержки в окостенении эпифизов (т. е. результат недоразвития).

Возможно, что то же самое объяснение непропорциональным ростом частей может быть приложено и к таким процессам, как возрастание величины бивней у слонов, величины клыков у саблезубой кошки и у бабирусы и величины рогов у оленей. И здесь эти явления сопутствуют общему возрастанию величины тела и только выделяются своей особенно яркой непропорциональностью. Однако в этих случаях возможны и иные предположения. Дело в том, что рога оленей, а также клыки у кабана бабирусы и бивни у некоторых слонов представляют вторично-половые признаки развивающиеся в зависимости от половых гормонов. При переходе стадного животного к полигамии у самцов, очевидно, прогрессивно развивались половые железы, а вместе с тем, вероятно, усиливалась и их внутренняя секреция. Усиление внутренней секреции половых желез у самца могло привести и к усиленному развитию зависимых вторично-половых признаков. Конечно, и это — только при условии сохранения прежней между ними корреляции. Мы знаем, что эти корреляции между функцией половых желез и вторично-половыми признаками не являются вообще особенно прочными. Они легко разрываются в историческом развитии форм (появление комолых форм, нередкий перенос признака с самца на самку), и, соответственно, эксцессивное развитие вторично-половых признаков не является общей характеристикой полигамов.

Спрашивается, как в этих случаях эволюция могла идти в направлении неблагоприятного для жизни животного эксцессивного развития таких органов, как клыки и рога? На этот вопрос дается такой же ясный ответ, как и на вопрос о причинах эксцессивного развития некоторых органов при увеличении общих размеров тела. Переход к полигамии, как и увеличение размеров тела, давал животному какие-то преимущества в борьбе за существование, причем эти преимущества с избытком перекрывали неблагоприятные стороны, связанные с эксцессивным развитием отдельных органов. Только в этом случае возможна была быстрая эволюция в данном направлении без перестройки тех корреляций, которые регулируют рост данных органов. Труднее всего ответить на вопрос, почему развивалась полигамия у некоторых животных. Никаких преимуществ в борьбе за существование полигамия, очевидно, не дает. Мы знаем, что и многие вторичные половые признаки не связаны с какими-либо выгодами для самого организма. Они, однако, имеют известное значение в обеспечении вида оставлением достаточного потомства. И в данном случае, при известной смертности молоди, естественный отбор на плодовитость пошел по своеобразной мужской линии. Больше шансов выжить имели хотя бы единичные потомки более плодовитых самцов, оплодотворивших большее число самок. Увеличение же плодовитости самих самок, очевидно, создавало уже чрезмерную для них нагрузку (т. е. снижало их жизнеспособность). В этом случае развитие полигамии является, как и многие другие случаи гиперморфоза, показателем значительной истребляемости молоди.

В гиперморфозе мы не имеем особо распространенной формы

эволюционного процесса. Явления переразвития представляют лишь частное выражение случаев очень быстрой эволюции, идущей до пути одностороннего преобразования в определенном направлении, диктуемом данными условиями борьбы за существование. Только при такой быстрой эволюции возможно сохранение части прежних корреляций, определяющих относительный рост частей. Сохранение же прежних корреляций в условиях иного организма неизбежно означает нарушение координации с внешней средой. Быстрая эволюция бывает поэтому в некоторых отношениях инертной. Общая организация в целом изменяется адаптивно, и при данных условиях организму, быть может, ничто еще не угрожает, но сама быстрота эволюции указывает на быстрое изменение жизненных условий (для данного организма), а при этом специализированному организму всегда угрожает опасность отстать от требований среды.

Мы рассматриваем явление гиперморфоза, т. е. переразвитая, не как причину вымирания, а как симптом, как показатель того, что организм в своих изменениях не поспевает за темпами изменения жизненных условий, что эти последние начинают складываться для него неблагоприятно. Хотя явления эксцессивного роста объясняются сохранением существующих корреляций, т. е. внутренними факторами развития, но все же эволюция всего организма в том или ином направлении определяется его соотношениями с внешней средой. Нельзя видеть в гиперморфозе доказательства направляющей роли внутренних факторов в процессе эволюции. Наоборот, внутренние наследственные факторы оказываются и здесь лишь в роли тормоза, помехи, ограничивающей свободу эволюционного процесса, руководимого конкретными соотношениями между организмом и средой и осуществляемого через естественный отбор наиболее приспособленных особей.

4. Катаморфоз

Катаморфоз (дегенерация А. Н. Северцова) означает, согласно нашему определению, регресс и недоразвитие организма, связанные с переходом к более простым соотношениям со средой и с общим понижением жизнедеятельности. Понятие катаморфоза близко к понятию педоморфоза Гарстанга де-Бера (de Beer, 1930). Частью сюда же относятся «фетализация» Волька (Volk, 1926), а также процессы установления постоянной неотении (Voas, 1896), что можно обозначить как «гипоморфоз».

Мы знаем, что мутации, характеризуемые проявлениями недоразвития, в высшей степени распространены, и если они будут в процессе естественного отбора сохраняться, то насыщение ими всей популяции, а вместе с тем и дальнейшее их накопление в благоприятствующем направлении будет идти с огромной скоростью, что дает генетическую основу для регрессивных изменений, которые могут очень быстро привести к недоразвитию отдельных органов или даже всего организма в целом [Шмальгаузен (1938—1)]; Для растений также — Левитский (1925)],

Катаморфоз определяется упрощением условий существования. Конечно, организм получает и здесь преимущества в борьбе за существование, но только в пределах очень скромных, очень простых условий данной внешней среды. Уже глубоководные животные, пещерные животные живут в относительно простых и постоянных условиях (света, температуры и др.), и у них уже проявляются признаки *дегенерации в различных системах* органов. Гораздо ярче выражаются дегенеративные явления при переходе к неподвижной, сидячей жизни и, в особенности, при переходе к паразитизму. В этом случае своеобразного телеморфоза ясно видно все же строгое приспособление организма к данной, точно определенной среде; однако переход от более сложной жизненной обстановки к более простой налагает на эволюционный процесс свой особый специфический отпечаток. Целый ряд органов (в первую очередь «эктосоматических») становится излишним и редуцируется. С ними вместе исчезают и все функционально связанные части. Этому процессу редукции («эндосоматических» органов) сопутствует процесс разрыва соответствующих динамических и топографических координаций. В индивидуальном развитии организма редукционные процессы всегда определяются разрывом эргонических (функциональных) и морфогенетических корреляций. С разрывом этих корреляций должны прекратить свое существование и сами коррелятивно связанные части. С редукцией последних естественно прекращается и зависимое их преобразование в филогенезе, т. е. разрываются и динамические и топографические координации между ними. Процесс дегенерации есть процесс распада, дезинтеграции, при котором имеющиеся зависимости прекращают свое существование. Всякие координации устанавливаются и поддерживаются только через процесс естественного отбора. Они сейчас же отпадают там, где отбор прекращается (а он прекращается на всех ненужных более признаках, органах и частях, теряющих свое значение вследствие утери связи с известными сторонами среды). Таким образом, и для катаморфоза характерно не развитие тех или иных координаций, а, наоборот, ликвидация уже существующих корреляций и координаций.

Конечно, дегенерация не может быть всеобщей, и организм остается целостным, хотя и простым организмом, связанным с определенной, хотя и очень простой средой. Таким образом, сохраняются и известные комплексы топографических и динамических координаций, обеспечивающие существование жизнеспособного организма. Сохраняются и те биологические координации, которые связывают организм со средой, и некоторые из таких координаций могут получить даже особо важное значение в связи с особой спецификой требований, предъявленных данными условиями.

При катаморфозе дегенеративные явления, быть может, не столь глубоки, как в случаях телеморфоза некоторых очень узко специализированных животных, но, с другой стороны, они шире захватывают всю организацию. Упрощение среды при катаморфозе не означает объективного ограничения этой среды узкими пределами,

как при специализации, а лишь упрощение соотношений между организмом и средой. Такое упрощение соотношений можно обозначить, даже наоборот, как *деспециализацию*. В данном случае *деспециализация* связана с особыми условиями борьбы за существование, при которых частные приспособления теряют свою значимость (элиминация, главным образом, хищниками и паразитами, теряет избирательный характер).

Чтобы не быть слишком абстрактными в этих наших рассуждениях, приведем и здесь некоторые примеры. У асцидий с переходом к сидячей жизни утеряны все биологические координации, определявшиеся активным передвижением в водной среде, именно: двусторонне-симметричная удлинённая форма тела, непарные плавники, мускульная метамерия, органы чувств; утеряны также все динамические координации, связывавшие эти органы с другими, — сегментальные нервы, головной и спинной мозг, скелетная ось (хорда) и мн. др.; частично теряются топографические координации между этими органами — хорда развивается только в задней части тела, что указывает также на утерю некоторых морфогенетических корреляций. У паразитических раков, в особенности у корнеголовых, эта ликвидация сложных соотношений органов пошла еще дальше, и здесь трудно говорить о сохранении каких-либо биологических координаций; система динамических и топографических координаций также упрощена до крайних пределов, как упрощена и вся организация взрослого рака. Однако в личиночном состоянии многие из характерных для личиночных форм координаций еще сохранились, сохранились и те корреляции, которые регулируют развитие личиночных органов. Это показывает, что система координаций ликвидируется для того именно возраста, в котором организм становится в более простые отношения с внешней средой. То же самое показывает и следующий частный тип эволюционных изменений — гипоморфоз.

Гипоморфоз означает недоразвитие организма, связанное обычно с выпадением той смены среды, которая происходила в течение индивидуального развития у исходных форм. Организм, переходивший во взрослом состоянии в иную среду, начинает созревать уже в той среде, которая была характерна только для личинки. Определяется такое направление эволюционного процесса, конечно, тем, что при меняющейся обстановке личинка оказалась в условиях более обеспеченной жизни, чем взрослое животное (в его среде). Конечно, этот процесс сопровождается ликвидацией тех зависимостей, которые были характерны для взрослого животного и относятся к среде, теперь покинутой. Из позвоночных примеры такого рода известны для хвостатых амфибий, причем в некоторых случаях этот процесс разыгрывается на наших, так сказать, глазах. У обыкновенного аксолотля (*Amblystoma mexicanum* s. *Ugrinum*) личинка нормально становится половозрелой, и животное в этом случае не метаморфозурует, а остается на всю жизнь водным животным с наружными жабрами, плавательным хвостом и другими приспособлениями к водной среде. Взрос-

лая фаза сухопутного животного, однако, еще не вполне утеряна. Иногда метаморфоз наступает еще вследствие внутренних причин и, во всяком случае его можно вызвать экспериментально при введении препаратов щитовидной железы. Способность к метаморфозу, следовательно, еще сохранилась. Нормально, однако, выход на сушу не осуществляется, и личинка сохраняет все свои личиночные органы, связанные с жизнью в воде. В этом случае теряются органы взрослого, т. е. наземного, животного и все те координации, которые их связывают. Не развивается характерная для наземного позвоночного пигментация, вальковатая форма тела недоразвиваются легкие, органы кровообращения, зубная система скелет, мускулатура и др. Все эти органы находились в известных характерных для взрослого животного взаимоотношениях между собой непосредственно (динамические координации) или через окружающую среду (биологические координации). Конечно, эти взаимоотношения теперь разрываются, т. е. происходит ликвидация всей системы различных координаций, которые были характерны для взрослого животного. Мы считаем, что именно этот разрыв координаций является показателем нарушения нормальных соотношений со средой и, вместе с тем, моментом, определяющим дальнейший ход редукции органов. В данном случае, очевидно, в первую очередь оказывается нарушенной динамическая координация между развитием щитовидной железы и других органов. Это нарушение и приводит к недоразвитию всех тех частей, которые в своем морфогенезе коррелятивно связаны с щитовидной железой. У так называемых постоянножаберных хвостатых амфибий, к которым относятся, например, известный пещерный протей (*Proteus anguineus*), менобранх (*Menobranchius lateralis*), слепой тритон (*Triton liolepis*), сирена (*Siren lacertina*) и др., это выпадение координаций, а, следовательно, и организационных признаков взрослого животного, достигло гораздо большей глубины и прочности. Постоянножаберные амфибии представляют собой половозрелых личинок, которые вполне утратили способность превращаться в наземное животное.

Так как вообще личиночные формы обычно построены проще, чем взрослые, то в случаях неотении мы имеем вторичное упрощение организации и как бы частичное обращение процесса эволюции, с утерей многих признаков специализации. Современные постоянножаберные амфибии имеют различное происхождение: их предками были различные специализированные наземные формы. В результате недоразвития признаков специализации этих наземных форм мы получаем вновь более обобщенные формы, которые в силу их сходства объединялись (неправильно) систематиками в одну группу. Целый ряд признаков взрослых предков полностью выпадает, Организация упрощается за счет выпадения последних стадий развития.

Мы считаем, что выпадение координаций, сначала биологических (вследствие потери их значения в борьбе за существование), а затем и динамических, сопровождалось расшатыванием системы

дорфогенетических и эргонических корреляции, определявших онтогенетическое развитие органов и их закономерные соотношения, и тем самым привело к редукции органов, утративших эти связи. Редукция органов взрослого животного есть результат разрушения всей системы связей этих органов, сначала связей с внешней средой, а затем и взаимозависимостей в филогенетическом онтогенетическом развитии.

Гипоморфные изменения возможны, повидимому, и без резкой смены среды (как при типичной неотении). Общее уменьшение размеров тела, определяемое, очевидно, биологической обстановкой, ниже известных пределов сопровождается также упрощением организации, имеющим характер недоразвития. Такими упрощенными организмами являются коловратки, тихоходки, пантоподы, клещи, может быть — мшанки и многие другие, более мелкие группы. Этот тип изменений имеет большое принципиальное значение. Уменьшение общих размеров тела (определяемое биологически) само ведет к неполноте дифференцировки, вследствие выпадения известных условий самой дифференцировки. Недоразвитие определяется здесь непосредственно внутренними условиями развития организма. Весьма вероятно, что в таких случаях, при быстрой эволюции, часто настолько нарушаются нормальные соотношения организма со средой, а также и частей внутри организма, что такие организмы пойдут по пути вымирания, сопровождаемого постепенным «дегенеративным» измельчением или «вырождением».

Катаморфоз в большей или меньшей степени характерен для всех современных амфибий и связан, очевидно, с частичным возвращением к жизни в воде. В некоторых случаях наблюдается, однако, полный возврат в водную среду, и тогда получают свое полное выражение явления общего гипоморфоза. Личиночная форма нормально живет в воде и достаточно приспособлена к некоторым специфическим условиям водной среды (к жизни в небольших безрыбных водоемах). Если взрослая форма оказывается на суше в менее благоприятных условиях, то всякая ее более длительная задержка в воде, по крайней мере до первого размножения, даст ей известные преимущества в борьбе за существование. Задержка в воде может, однако, лишь в том случае дать известные преимущества, если организм сохраняет при этом свои специальные личиночные приспособления к жизни в водной среде (хвостовой плавник, жабры, личиночное кровообращение). Отсюда — подбор мутаций с задержанным метаморфозом или, по меньшей мере, подбор мутаций с остановкой некоторых органов на личиночной стадии развития. В результате наступает либо общая неотения, либо недоразвитие лишь некоторых органов.

У амфибий гипоморфоз означает, следовательно, сохранение личиночных признаков в связи с возвращением животного к жизни нормальной для личинки водной среде. В других случаях гипоморфоз также обыкновенно связан с сохранением личиночного образа жизни. Так, аппендикулярии представляют собой по происхождению личиночные формы асцидий, которые стали достигать

половозрелости в личиночном состоянии и утратили способность - к метаморфозу.

Явления частичного недоразвития встречаются и при всех регрессивных изменениях организмов вообще, и при переходе к глубоководной жизни многочисленны явления недоразвития. Еще более они выражены у сидячих животных и, наконец, у паразитов. Всякое упрощение условий существования ведет и к упрощению строения организма, т. е. к более или менее выраженному регрессу. Мы уже рассмотрели эти явления при разборе процессов телеморфоза, т. е. специализации.

Общий регресс и частная редукция отдельных органов чаще всего основываются на явлениях недоразвития, связанных с процессами бесконтрольного накопления мутаций в отношении тех черт организации, которые потеряли свое значение в новой жизненной обстановке (Шмальгаузен, 1938—1). Гораздо реже наблюдается инволюция структур, которые достигают перед этим более или менее нормального развития («афанизия» А. Н. Северцова).

Хотя регрессивные явления в частности явления недоразвития, довольно распространены не только при Катаморфозах, но и при телеморфозах, они, однако, далеко не ограничиваются ими, а захватывают гораздо более широкие области эволюционных преобразований. Не только специализация (телеморфоз), но и обычное изменение жизненной обстановки другой, равноценной (алломорфоз), и даже ярко выраженная прогрессивная эволюция (ароморфоз) сопровождаются регрессом отдельных частей, осуществляющимся обычно посредством недоразвития органов. Вспомним, что прогрессивное развитие позвоночника происходило за счет недоразвития хорды, что прогрессивное развитие кости во внутреннем скелете позвоночных только и было возможно на основе недоразвития и замещения хряща. Приобретение волосяного покрова млекопитающих неизбежно было связано с редукцией прежнего покрова из роговых чешуй. Во всех этих случаях регрессивные явления сопровождают прогрессивные, поскольку происходит замещение одних тканей или органов другими, более совершенными (субституция органов).

В других случаях регресс сильно специализированных органов приводит к известной деспециализации и, таким образом, дает новые возможности смены среды для данного организма. При быстрых изменениях среды только дегенерация может, повидимому, иногда спасти организм от вымирания. Так, например, от мезозойских многобугорчатых млекопитающих (*Multituberculata*), обладавших крайне специализированной зубной системой, в современной фауне сохранились лишь их потомки — однопроходные (ехидны и утконос), совершенно лишенные зубов. Возможно, что именно редукция крайне специализированной зубной системы дала возможность предкам современных однопроходных пережить резкую смену обстановки, связанную с расцветом высших млекопитающих в начале третичного периода, и перейти на иные способы питания, 158

Еще интереснее, однако, то, что в некоторых случаях явления недоразвития создают подходящую базу для прогрессивного развития данной системы или других органов без всяких явлений замещения. Так, прогрессивное развитие системы кровообращения у наземных позвоночных было возможно только при условии редукции одной из дуг аорты. Долгое незаращение лобного шва на черепе человека дает необходимые условия для продления роста головного мозга, т. е. для его дальнейшего прогрессирования,

Большк, считает, что такие явления недоразвития, обозначаемые им как фетализация, играли большую роль в процессе становления человека.

Другие авторы идут еще дальше и полагают, что процессы общего недоразвития (гипоморфоза) специализированного организма, устраняя его признаки специализации, создают необходимую базу для нового прогресса в любом ином направлении,

Аппендикулярии являются не просто неотеничными формами асцидий. Они не остановились на личиночной стадии развития своих предков, а пошли дальше по пути прогрессивной эволюции, но в совершенно новом направлении свободноплавающего организма, защищенного своеобразным домиком,

Гарстанг и де-Бер развили на основании подобных фактов свою теорию происхождения больших групп животного царства путем педоморфоза,

Дело в том, что с явлениями гипоморфоза связана интересная особенность. Так как гипоморфоз покоится на выпадении последних стадий развития, то у животных, происшедших путем гипоморфоза, полностью исчезают признаки взрослых предков, а тем самым и все процессы онтогенетического развития, которые могли бы дать указание на происхождение этих животных. Кроме того, нет и промежуточных взрослых форм. Поэтому ни эмбриологические, ни сравнительноанатомические, ни палеонтологические данные не могут дать надежных указаний на происхождение гипо-морфных животных (некоторые указания общего характера могли бы дать только сравнительно эмбриологические исследования). Поясним это примером. Аксолотль — половозрелая личинка амблистомы (*Amblystoma mexicanum*) — был первоначально описан как особая постоянножаберная форма (*Siredon pisciformis*), и только позднее было доказано, что аксолотль в некоторых случаях подвергается метаморфозу и превращается тогда в типичную амблистому. Если бы это не было установлено и если бы не было известно близких форм амблистомы, которые не утратили способности к метаморфозу и обладают сходными личинками, то мы не могли бы указать точно происхождение аксолотля. Изучение истории онтогенетического развития аксолотля не могло бы нам помочь установить его происхождение от выше стоящей формы (амблистомы). Если бы мы знали только взрослых амблистом и взрослых аксолотли, то мы не могли бы судить о близком их родстве друг с другом. Сравнительная анатомия здесь оказалась бы беспомощной. Если

бы мы имели даже полный палеонтологический ряд взрослых форм то мы могли бы только установить, что на ряду с последовательным филогенетическим рядом амблистом внезапно появляются сначала единичные (факультативная неотения) экземпляры, а затем все более многочисленные аксолотли. Палеонтология не могла бы ответить на вопрос о происхождении последних.

В данном примере личиночная форма обладает все же окостенениями, позволяющими надеяться на нахождение более полных палеонтологических данных, которые могли бы со временем помочь провести сравнение между личинками и установить происхождение неотеничной формы.

Представим себе, однако, личиночную форму, лишенную твердого скелета. Такие личинки в ископаемом состоянии не сохраняются. Не сохранится ничего и от неотеничной формы, получившейся в результате сохранения личиночных признаков половозрелой формой. Если теперь эта неотеничная форма начнет развиваться прогрессивно и приобретет более плотные скелетные образования, позволяющие ей сохраниться хотя бы в виде отпечатков в более нежных осадочных породах, то она покажется нам внезапно появившейся новой своеобразной формой, не связанной никакими переходами с представителями прежних фаун.

Таким образом Гарстанг и де-Бер пытаются объяснить отсутствие переходных форм между типами животного царства. В частности предполагается, что, например, насекомые произошли путем «педоморфоза» от личинок многоножек. Действительно, у личинок многоножек (*Diplopoda*) сначала развиваются лишь три пары ног, и в таком виде они весьма напоминают бескрылых насекомых — аптеригот.

Гарстанг идет и дальше и полагает, что хордовые животные произошли путем «педоморфоза» от личинок иглокожих, которые достигали половозрелого состояния до метаморфоза (неотения).

Вряд ли у нас есть основания настолько расширять значение процессов катаморфоза, и в частности гипоморфоза, однако мы не будем полностью отрицать возможности частичного обращения развития или «омоложения» специализированного организма. Представлению о необратимости эволюции это ни в какой мере не противоречит, так как никакого возврата к прежнему положению здесь, конечно, не имеется и неотеничная форма ни в каком случае не идентична с какой-либо предковой формой. В самом деле, имеется лишь вторичное упрощение строения, основанное на остановке в индивидуальном развитии. Этим, конечно, не достигается возврат к исходным примитивным формам. Современные постоянно-жаберные амфибии сильно упрощены вследствие гипоморфоза, они этим, однако, нисколько не приблизились по своему строению ни к стегоцефалам, ни к кистеперым рыбам, ни к каким-либо иным предковым формам. И даже наоборот — они еще более от них удалились. К личинкам предков они, конечно, стали ближе, чем исходная взрослая форма (после катаморфоза). Все же они 160

ще ближе по своей организации к личинкам своих ближайших предков.

Если мы примем возможность катаморфоза с последующей затем прогрессивной эволюцией даже в значительно более ограниченном масштабе, чем это делают Гарстанг и де-Бер, то все же за этими явлениями остается довольно большое поле в процессе смены органических форм. Очевидно, что этим путем все не слишком специализированные организмы могут утратить черты своей специализации, которые их слишком прочно связывают с данной средой. Если они при этом приобретают известные преимущества в результате одновременно идущих процессов прогрессивного развития, то перед такими организмами открывается возможность расширения своего местообитания за пределы прежней среды. В этом может сказаться дальнейшее положительное значение процессов недоразвития. Вместе с тем, что было сказано раньше, мы отмечаем, следовательно, положительную роль явлений катаморфоза в следующем: процессы катаморфоза устраняют связанность организма с узкими условиями среды, они создают возможность замещения специализированных и мало совершенных органов более совершенными и более индифферентную основу, на которой возможно развитие совершенно новых дифференцировок, позволяющих организму завоевать новое место в природе.

В процессах прогрессивной эволюции явления недоразвития занимают не последнее место, и, быть может, они действительно лежат в основе наиболее крупных преобразований всей организации, связанных с ее поднятием на высшую ступень, как это выражается в ароморфозах.

В этом случае вопрос о роли неспециализированных организмов (Э. Коп) в прогрессивной эволюции выступает в новом свете. Неспециализация не является обязательно результатом сохранения исходных индифферентных состояний, но может и вторично возникнуть в результате утери признаков специализации при явлениях катаморфоза и гипоморфоза.

5. Ароморфоз

А. Н. Северцов, предложивший понятие ароморфоза, определил его как приспособительные изменения, при которых общая энергия жизнедеятельности взрослых потомков повышается. Ароморфоз означает поэтому прежде всего поднятие организации на высшую ступень, дающее ему возможность расширения использования внешней среды.

Организм получает в борьбе за существование преимущества общего характера, неограниченные какой-либо строго определенной средой. Поэтому такой организм получает возможность выйти за пределы той среды, в которой жили его предки, и захватить новые, частью весьма отличные области для своего местообитания, какими преимуществами общего характера являются, например, Усовершенствование легких у птиц и у млекопитающих, полное

разделение артериальной и венозной крови в сердце птиц и млекопитающих, развитие у них же теплокровности, что связано с приобретением покрова из перьев у птиц и волос у млекопитающих, приобретение зародышевых оболочек у всех амниот, живородность у млекопитающих, дифференцировка зубов у них же, развитие коры в полушариях переднего мозга млекопитающих и т. д. и т. д.

Во всех этих случаях организм получает во всякой среде известные преимущества, которые дают ему возможность расширять область своего распространения. Приобретение зародышевых оболочек позволило еще рептилиям распространиться на суше а приобретение теплокровности и живорождения позволило млекопитающим проникнуть далеко в холодные страны. Усовершенствование дыхания и кровообращения позволило значительно поднять активность организма и, следовательно, обеспечить его пищей даже за пределами той среды, в которой это было возможно для его предков. Еще яснее общее значение прогрессивного развития головного мозга как фактора, обеспечивающего успешную борьбу за существование в самых различных обстановках. Таким образом, ароморфозы дают организму преимущества общего характера, не связанные с данной ограниченной средой, а, наоборот, позволяющие организму расширить ту среду, в которой он обитает. Ароморфозы представляют собой процессы, освобождающие организмы от их слишком тесных связей со средой и как бы подымающие их над многими частными условиями среды. Организм становится более активным и все более овладевает жизненными средствами окружающей среды.

Во всех этих случаях решающее значение имеет сама организация животного и именно строгая ее гармоничность, т. е. согласованность частей.

Из этого же следует, что при ароморфозах приобретают исключительно большое значение те формы филогенетических зависимостей, которые мы обозначили как динамические координаты. Именно они выражают взаимную приспособленность (коадаптацию) частей и органов, которая приобретает особое значение в периоды более значительных преобразований в той или иной системе органов. Таким образом, мы должны признать, что при ароморфозах на первый план выдвигаются динамические, или коадаптационные, координаты. Поэтому при всех более крупных ароморфозах ясно выражается преобразование собственно всей организации: приобретение постоянной температуры тела млекопитающими было возможно только при приобретении волосяного покрова, при более интенсивном дыхании, при обеспечении всех тканей вполне окисленной кровью, следовательно, при полном разделении артериальной и венозной крови в сердце; оно требовало также усиленного питания и усиленного выделения продуктов распада; обеспечивая большую активность организма, оно требовало и более высокого развития органов чувств, нервной системы, мышечной системы, органов движения, скелета, органов защиты и нападения 162

и т. Д. Одним словом, мы имеем перед собой огромный комплекс вполне связанных изменений, в своей совокупности действительно подымающих всю организацию животного на значительно более высокий жизненный уровень, Все эти зависимости обусловлены требованиями полной согласованности в работе отдельных частей, т. е. представляют собой типичные динамические координации. Подчеркивая руководящее значение этих последних при всех ароморфозах, мы, однако, не думаем утверждать, что топографические координации тем самым теряют свое значение. Топографические координации регулируют соотношения частей в пределах известной исторически установившейся общей схемы. Эта схема не теряет своего значения и при ароморфозах; она постепенно изменяется и усложняется в процессе эволюции, но не испытывает при этом какой-либо коренной ломки.

Мы должны отметить большое значение понятия ароморфоза, означающего наиболее важные узловые точки эволюционного процесса, от которых начинаются новые пути развития, располагающиеся на более высоком уровне организации. Подъем организма на высшую ступень дает ему возможность значительно расширить среду своего обитания, увеличить свою численность, захватить многие новые места и дать начало многим новым формам. После известного ароморфоза всегда начинается широкая адаптивная радиация форм. Все почти крупные группы (типы, классы, а иногда и отряды) животного царства произошли путем ароморфоза от нижестоящих форм и разбились затем на более мелкие группы, развивавшиеся далее по пути алломорфоза и телеморфоза. Можно привести следующие конкретные примеры ароморфных преобразований,

Кишечнополостные животные произошли от каких-то колониальных простейших путем ароморфоза. Образование двух первых слоев тела — первичных покровов (эктодермы) и первичной кишки (энтодермы) означало большой шаг по пути прогрессивной эволюции, так как давало возможность захватывать и переваривать в кишечной полости гораздо более крупный пищевой материал (чем это было возможно при внутриклеточном пищеварении); кроме того, это давало организму более надежную как пассивную (кутикула), так и активную (стрекательные клетки) защиту и, наконец, позволило ему приобрести более совершенные орудия нападения и захватывания добычи (щупальца). Червеобразные животные произошли также путем ароморфных преобразований от кишечнополостных животных, — приобретение активного движения, сначала помощью ресничек, а затем помощью мускульных сокращений, имело при этом решающее значение. Оно привело к приобретению двусторонней симметрии при удлинненной форме тела, способствовало развитию органов чувств и нервной системы. То же самое активное движение было условием для приобретения рубчатой формы кишечника с особым анальным отверстием на заднем конце тела. Само собой разумеется, что активное движение расширяло для организма возможные условия его существования.

Высшие черви произошли также путем ароморфоза, наиболее существенным элементом которого было образование вторичной полости тела, которое позволило выработать самостоятельную кишечную перистальтику, независимую от сокращений кожно-мускульного мешка. Вместе с тем произошло образование кровеносной системы, регулировавшей распределение питательных веществ всосанных кишечником, передачу продуктов выделения полости тела, а также и газовый обмен между тканями тела и наружной средой. В этом последнем роль посредника играли первоначально клетки общих покровов. Большое значение имела, однако, локализация дыхания на некоторых, соответственно преобразуемых участках покровов, давших начало жабрам. Это освободило всю остальную поверхность тела от функций газообмена и позволило усилить его защиту развитием мощной и прочной кутикулы. И эти преобразования имели характер ароморфоза, приведшего к развитию членистоногих. Более активный организм завоевывал все новые места в природе, расширял свои пищевые возможности. Приобретение прочной кутикулы, защищающей тело от высыхания, позволило членистоногим выйти из водной среды в воздушную и широко расселиться по суше, где они дали начало паукообразным, многоножкам и насекомым.

Несомненный ароморфоз лежит и в основе процессов, приведших к развитию хордовых животных. Приобретение мускульной метамерии позволило перейти к новой быстрой форме движения посредством волнообразных изгибов тела. Значительное повышение активности в движениях было связано и с развитием органов чувств и с образованием весьма совершенной центральной нервной системы нового, трубчатого типа. Все это дало животному гораздо большие возможности использования окружающей среды. Еще большее значение имело приобретение хрящевого и затем костного скелета, дававшего более солидную опору мускулатуре и, следовательно, позволившего перейти к еще более активной жизни. Были приобретены новые, более совершенные органы чувств (обоняния, зрения и слуха), и вместе с тем подверглась значительной дифференцировке центральная нервная система, передняя часть которой дала начало сложному головному мозгу. Соответственно требованиям более интенсивного обмена прогрессивно развивались и органы водного дыхания — жабры.

Все эти процессы означали новый подъем организации на высшую ступень — образование позвоночных животных. Эти последние перешли затем к максимально возможной активности к хищному образу жизни. Это было связано с дальнейшим прогрессом органов чувств (особенно обоняния) и центральной нервной системы, но в особенности сопровождалось также образованием вооруженного зубами хватательного аппарата, т. е. челюстей. Развились также парные конечности, контролирующие точность движений, очень мощный хвостовой плавник, а также защитный покров из кожных чешуи. Таким образом, путем нового ароморфоза развились рыбы. Естественно, что хищный образ жизни — 164

активное преследование даже крупной добычи — дал животному еще большие возможности использования пищевых ресурсов окружающей среды, Рыбы разбились по пути алломорфных и затем теле-морфных изменений на множество форм, которые приспособились к самым различным условиям жизни в воде, В одной группе — кистеперых рыб — наметились, однако, возможности перехода в иную среду, У этих рыб парные плавники служили для ползания по дну неглубоких водоемов и позволяли животному выползать также на берег, Приобретение теми же рыбами добавочного воздушного дыхания, путем заглатывания воздуха в парный плавательный пузырь, позволило им держаться на суше в течение более продолжительного времени, Этим были созданы условия для происхождения наземных позвоночных и, в первую очередь, амфибий. Мы, однако, затрудняемся обозначить этот процесс как ароморфоз, Фактически здесь был лишь переход из одной среды в другую и притом из уже населенной весьма разнообразными позвоночными водной среды в еще ими не заселенную — воздушную, Биотическая обстановка была тогда на суше более простой, чем в воде, Соответственно первые наземные позвоночные, амфибии, не только не обнаруживают признаков высшей организации по сравнению с кистеперыми и двудышащими рыбами, но даже, наоборот, оказываются подвергнутыми процессам редукции в довольно широком масштабе, Особенно сильно редуцировался кожный, но отчасти также и внутренний скелет. Общая жизнедеятельность амфибий не стоит на более высоком уровне, чем у высших рыб, Их активность, пожалуй, даже ниже, Таким образом, наземные позвоночные произошли от кистеперых рыб путем алломорфоза, а не ароморфоза, Однако вслед затем облегчение скелета и прогрессивное развитие конечностей привело к увеличению подвижности животного, Приобретение покрова из роговых чешуи позволило ему выйти в более сухие места, И, наконец, накопление большого запаса желтка в яйце и развитие яйцевых и зародышевых оболочек позволило животному окончательно освободиться от связи с водой, Теперь только животное вышло на более широкие просторы, оно завоевало множество совершенно новых мест в природе, Таким образом, происхождение рептилий покоится на типичном ароморфозе, характеризуемом как поднятием организации на высшую ступень, так и подъемом общей жизнедеятельности и завоеванием новых мест в природе, т, е, расширением среды обитания,

Весьма сильный подъем жизнедеятельности птиц связан с установлением постоянной, и притом весьма высокой, температуры тела, что было обусловлено приобретением густого и легкого покрова из перьев, прогрессивным развитием легких с системой воздушных мешков и кровеносной системы, Одновременно усилилась и мускульная система, усовершенствовались органы зрения и слуха и значительно развился головной мозг, Все это вместе взятое позволило птицам чрезвычайно расширить область своего распространения, быстро менять и захватывать недоступные другим жи-

вотны^м места обитания и расселяться далеко в холодные страны Птицы добывают себе пропитание на земле, на деревьях, в^о воде и^и в воздухе. Это означает весьма значительное расширение среды т, е, крупный ароморфоз,

Значительный ароморфоз лежит и в основе процесса образования млекопитающих, И здесь общий подъем жизнедеятельности связан с приобретением постоянной, и притом высокой, температуры тела, что у млекопитающих связано с приобретением волосяного покрова (и иногда — слоя подкожного жира), с прогрессивным развитием легких и кровеносной системы, Сильно развились конечности с их мускулатурой, что позволило млекопитающим перейти к более быстрым формам движения, и особенно сильно развились органы чувств (обоняния и слуха) и головной мозг, Последнее в особенности характерно для млекопитающих, у которых впервые получает большое развитие кора большого мозга как орган, ведающий высшими формами нервной деятельности. Все это, и в частности последнее, дало млекопитающим господствующее положение на суше и позволило им широко по ней расселиться, вплоть до холодных стран (этому способствовало и позднейшее приобретение живорождения). Высокая организация млекопитающих позволила им также вернуться в воду, занять и там выдающееся положение (китообразные); позволила также перейти к движению в воздухе и начать здесь конкуренцию с птицами (по крайней мере — ночными).

Частные ароморфозы лежат и в основе происхождения некоторых отрядов позвоночных, Некоторый ароморфоз сопровождал, повидимому, образование кистеперых рыб (преобразование плавников, прогрессивное развитие головного мозга и особенно развитие добавочного воздушного дыхания, дававшего рыбе возможность расселиться и в таких водоемах, в которых не всегда имеется достаточное количество кислорода). Некоторый ароморфоз лежит в основе происхождения бесхвостых амфибий, перешедших к более активным формам движения, С ароморфозом *было связано* образование ископаемых териодонтов (дифференциация зубов позволила расширить использование пищевого материала, прогрессивное развитие конечностей давало большие возможности его добывания), а также развитие ископаемых псевдозухий (также увеличение подвижности и, вероятно, усовершенствование органов дыхания, связанное с развитием легочных мешков), Из млекопитающих путем некоторого ароморфоза выделились сначала хищные (органы движения и захватывания пищи; также головной мозг), а затем, быть может, и копытные (органы движения), Путем несомненного ароморфоза образовались приматы, Прогрессивное развитие головного мозга и высшей нервной деятельности позволило им использовать многие ситуации и возможности в добывании средств к существованию, которые не были доступны для насекомоядных, ^{от} которых они произошли,

В остальном, однако, следует признать, что большинство отрядов, а также нижестоящих групп позвоночных, образовалось путем

алломорфоза. Во время дальнейшей эволюции происходила затем более дробная экологическая и географическая дифференциация, главным образом по пути телеморфоза, который означает специализацию и ограничение условий жизнеобитания, с максимальным, однако, использованием этих частных условий.

В ароморфозах находит свое высшее выражение творческое существо эволюционного процесса. Именно здесь создаются вполне новые формы жизни. Не нужно, однако, думать, что это какой-то особый способ эволюции, руководимый какими-либо иными процессами, кроме процесса естественного отбора, связанного с борьбой за существование, и основанный на каких-либо иных предпосылках, кроме изменчивости и наследственности. В основе ароморфных изменений лежит, как видно из приведенных примеров, обычно одно какое-нибудь частное приобретение, которое при данных условиях среды сразу привело к крупным преимуществам для организма, поставило его в благоприятные условия размножения, увеличило его численность и его изменчивость (в благоприятных условиях существования) и тем самым значительно увеличило темп «его дальнейшей эволюции».

Так, в основе ароморфоза, приведшего к развитию кишечнополостных, лежит только частный процесс образования первично-кишечной полости. В основе образования червеобразных — переход к активному ползанию. Развитие высших червей определено появлением вторичной полости тела. Членистоногие приобрели конечности и твердые покровы (благодаря развитию органов дыхания). Хордовые животные обязаны своим прогрессом приобретению мускульной метамерии. Позвоночные — приобретению прочного внутреннего скелета. Прогресс рыб связан с образованием челюстей. У рептилий прогрессивное развитие обусловлено развитием крупных яиц с яйцевыми и зародышевыми оболочками. В основе ароморфоза, приведшего к развитию птиц, лежит такое, казалось бы, ничтожное приобретение, как покров из перьев, давший возможность установления постоянной температуры тела (все приспособления к полету сами по себе означали бы лишь алломорфоз). Точно так же и млекопитающие заняли столь высокое положение благодаря подобному же ничтожному приобретению — развитию волосяного покрова. Все остальное связано уже с вытекавшим отсюда повышением интенсивности обмена. Именно это дало возможность перейти к большей активности в движениях, в преследовании добычи, а следовательно, и в нервной деятельности. Позднейшее приобретение живородности могло также быть полностью использовано лишь при условии постоянной температуры тела, и это же позволило животному реализовать возможность заселения более холодных стран.

Ничего принципиально нового мы не имеем в тех процессах, которые связаны с ароморфозами. Мы должны лишь отметить, что некоторые, даже незначительные, изменения организации приобретают в известных условиях среды иногда исключительно большое значение, сразу открывая перед организмом широчайшие воз-

возможности расширения сферы своей деятельности, Вопрос лишь, в том, может ли специализированный организм приобрести некоторые принципиально новые признаки организации, которые еѣ ставят сразу в иное соотношение с условиями среды.

Мы видели, что специализированный организм обычно способен изменяться лишь в направлении дальнейшей специализации, В силу всей своей специальной организации, связанной сложнейшей системой биологических координаций в одно целое (через посредство факторов данной ограниченной среды), животное не может выйти за пределы этой среды, Если, однако, организм не слишком, специализирован, то он, очевидно, еще может утратить известные черты своей специализации и одновременно упростить свои отношения с данной средой (катаморфоз) или постепенно перейти в несколько иную среду (алломорфоз). Мало специализированные организмы легче переходят из одной среды в другую (алломорфоз), и нельзя отрицать возможности выхода таких организмов из известной ограниченной среды в более широкую.

Уже Э. Коп отметил значение мало специализированных форм в прогрессивной эволюции в своем учении о «неспециализированности», «Высоко развитые или специализированные типы одного» геологического периода вовсе не являются предками типов следующих периодов, а последние всегда происходят от мало специализированных типов предыдущих времен. Другие авторы отмечают трудность установления даже этих конкретных мало специализированных предковых форм и прибегают либо к мистической гипотезе внезапных творческих взрывов (Бойрлен), либо ищут спасения в предположении о широкой обратимости эволюционного процесса, ведущего временами при помощи скачка (сальтации) к деспециализации и омоложению (О, Иекель, Д. Соболев), а затем — К новому развитию, Наконец, к последним взглядам близка и гипотеза «педоморфоза», развитая Гарстангом и де-Бером,

Мы должны подчеркнуть значение данных палеонтологии в этих вопросах и не можем прежде всего не согласиться с выводами Э. Копы о значении мало специализированных форм для дальнейшей эволюции, Более универсальные, неспециализированные формы, не обладая нигде преимуществами специализированных, находятся всегда в условиях бесконечно тяжелой борьбы с окружающей их средой (в том числе с врагами), но в этой борьбе они непрерывно совершенствуются. Именно неспециализированные организмы, попадая вследствие приобретения известного преимущества, общего характера в благоприятное положение в разнообразной среде, быстро размножаются и быстро дают начало многим новым формам. Эти выводы доказаны всей суммой наших знаний,

С другой стороны, мы не будем отрицать возможности известной деспециализации не слишком специализированных животных. Мы только не будем говорить в этом случае об «омоложении», чтобы не вводить в заблуждение относительно значения аналогий с индивидуальным жизненным циклом организма, И кроме того, не будем связывать деспециализации с представлением об обрати-

мости эволюции, При деспециализации эволюция не идет вспять по прежнему пути и не приводит к восстановлению прежних состояний.

Деспециализация основывается на явлениях недоразвития специализированных органов, либо даже на явлениях общего недоразвития (катаморфоз и, в частности, гипоморфоз). Мы знаем несомненные факты и того и другого. Установить значение этих процессов в геологическом прошлом нелегко, так как общий катаморфоз может быть связан с реальным отсутствием взрослых промежуточных форм (в случае гипоморфоза, т. е. установления постоянной неотении). Факт отсутствия переходных форм между крупными подразделениями животного царства, по крайней мере, не противоречит сделанному допущению.

Наконец, нельзя не отметить, что если организм приобретает в результате ароморфоза действительно заметное преимущество в борьбе за существование, то его дальнейшая эволюция должна идти в благоприятных условиях размножения (и изменчивости) с исключительной скоростью до тех пор, пока сгущенность населения не приведет к обострению конкуренции. Эта быстрота ароморфных изменений также не способствует сохранению палеонтологических остатков (вследствие кратковременности существования промежуточных форм).

Как бы то ни было, ароморфозы представляют собой очень важные преобразования, связанные с установлением совершенно новых соотношений между организмом и средой. Мы их рассматриваем как важнейшие узловые точки в процессе эволюции организмов, знаменующие подъем на высший уровень организации и установление новых путей для дальнейшей эволюции.

Существенной особенностью ароморфных преобразований является широкий характер соответствующих адаптаций и коадаптаций, значение которых не исчерпывается данной частной средой, в которой развивается данный организм. Отсюда длительное значение этих преобразований в истории организмов и их постоянное накопление в организации прогрессивных ветвей животного царства (о филетической аккумуляции адаптаций, а также реакционных и корреляционных систем общего значения—Шмальгаузен, 1938—1),

6. Эпиморфоз

Мы рассмотрели типичные пути эволюционного процесса, характеризующиеся сменой соотношений в изменениях организма и среды. Под ароморфозом мы понимаем повышение организации, связанное с расширением среды для организма. Можно представить себе беспредельное расширение среды, т. е. не только расселение организма по всей поверхности земного шара, где жизнь вообще только возможна, но и использование всех жизненных ресурсов. Такой организм займет совершенно особое положение, так как он возвысится над всеми организмами, овладеет всей средой и подчинит ее своим потребностям. Такой высший этап аро-

морфного развития вносит, следовательно, нечто принципиально новое — господство над условиями среды, Поэтому мы предлагаем для этого этапа развития органических форм термин «эпи-морфоз», Само собой разумеется, что овладеть всей средой может (в данное время) только один вид организмов, так как овладение всей средой означает господство над всеми другими организмами. Этот последний мыслимый этап эволюции достигнут в настоящее время человеком,

Морфологическое становление человека, определившее его положение в природе, связано прежде всего, конечно, с развитием головного мозга, Именно это развитие головного мозга позволило выйти предкам человека из леса в открытые степные и горные местности, где он вступил в открытую борьбу с многочисленными животными, Этот типичный ароморфоз был связан с приобретением прямохождения и вытекающими из этого последствиями (форма позвоночника, строение таза и конечностей, положение головы, освобождение передних конечностей), Из этих последствий наиболее важным оказалось освобождение рук (Ф. Энгельс), которые, при наличии высокого развития коры большого мозга, были использованы не только для защиты, для изготовления жилища, для добывания пищи, но и для изготовления вспомогательных орудий, заменявших человеку добавочные органы защиты и нападения. Это использование руки для изготовления орудий труда и новые формы самого труда дали человеку самые широкие возможности овладения средой. Именно это обстоятельство и является основной характеристикой данного эпиморфоза, Поскольку человек произошел от стадных животных, общавшихся меж собой посредством условных сигналов, он перешел к совместным формам жизни и труда, при которых сигнализация звуками получила особое развитие в виде членораздельной речи, Членораздельная речь сделала возможной передачу опыта от одной особи к другой и его накопление путем передачи от одного поколения к другому. Так зародилась человеческая культура, получившая затем более прочные формы с возникновением письма в виде системы условных изображений и знаков. Общественные отношения человека определяли затем его дальнейшее развитие как члена данного коллектива, Благодаря своей культуре и социальным формам труда человеку удается постепенно овладеть всеми жизненными ресурсами земли и даять увеличивать их продукцию соответственно своим потребностям. Вся внешняя среда оказывается подчиненной человеку,

Эпиморфоз как наиболее яркое выражение биологического прогресса на высшем его уровне обусловил становление человека и дал ему необходимую базу для развития совершенно новых соотношений с окружающей средой, На этой высшей биологической основе шло затем дальнейшее развитие человека, определяемое принципиально отличными, социальными факторами, творческое значение которых впервые было вскрыто гением К. Маркса,

Подводя теперь итоги нашему рассмотрению, мы можем вкратце охарактеризовать смену соотношений между организмом и средой в их специфике, выражаемой в различных путях адаптации-Морфо́за,

Ар. о м о р ф о з является выражением очень быстрого изменения соотношений между организмом и разнообразной средой, при большой пластичности самого организма, давшего новую адаптацию более широкого значения, благодаря которой организм мог активно расширить место и условия своего существования. Показатель яркого прогресса, **Э п и м о р ф о з** является высшей ступенью ароморфо́за,

А л л о м о р ф о з есть выражение изменения соотношений между организмом и определенной средой, при смене последней и достаточной пластичности самого организма, приобретающего новые адаптации, вполне соответствующие новым условиям данной среды,

Т е л е м о р ф о з есть выражение медленного изменения соотношений между организмом и средой, при постепенном ограничении последней и утере пластичности самого организма, приобретающего лишь весьма специальные адаптации (специализация),

Г и п е р м о р ф о з — выражение быстрого изменения соотношений между организмом и средой, при потере пластичности самого организма, отстающего в темпе своих изменений от изменения среды. Показатель биологического регресса, ведущего к депрессивному вымиранию,

К а т а м о р ф о з является выражением изменения соотношений между организмом и средой при упрощении строения и восстановлении пластичности самого организма (через увеличение плодовитости и утерю признаков специализации). При быстром изменении среды может привести к дегенеративному вымиранию.

Г и п о м о р ф о з означает частный случай катаморфо́за, определяемый общим недоразвитием организма,

Мы рассмотрели различные возможные пути эволюционного процесса и видели, что они определяются сменой соотношений между организмом и средой. Теперь нам надлежит подвергнуть разбору вопрос о том, каким образом устанавливается определенная смена соотношений. Если в этой смене соотношений решающим фактором является естественный отбор наиболее при данных условиях преуспевающих особей, то чем обусловлено то, что в одних условиях соотношения между организмом и средой изменяются в одном направлении (например, в сторону сужения среды для организма при телеморфо́зе), в других условиях эти соотношения изменяются в обратном направлении (в сторону расширения среды для организма при ароморфо́зе). Иными словами, мы должны установить, какие причины определяют направление естественного отбора и соответственно типичные пути эволюционного процесса, выражаемые в алломорфо́зах, телеморфо́зах, гиперморфо́зах, катаморфо́зах, ароморфо́зах (и в эпиморфо́зе),

Пути эволюции при относительных изменениях внешней среды и организма

Пути эволюции (адапциоморфоз)	Изменение внешней среды	Изменение организма	Последствия
1. Алломорфоз	Смена одной среды на другую, равноценную	Замена одних приспособлений другими	Биологическое процветание (дифференциация)
2. Телеморфоз	Смена среды на более узкую	Специализация, т. е. детализация приспособлений и их одностороннее развитие	Биологическая стабилизация и утрата пластичности
3. Гиперморфоз	Быстрое изменение среды	Переразвитие (инадаптивные изменения, непропорциональное увеличение размеров)	Вымирание (дими-нуция)
4. Катаморфоз (Гипоморфоз)	Упрощение среды	Деспециализация, т. е. утрата приспособлений (Недоразвитие)	Дегенерация (Постоянная неотения)
5. Ароморфоз	Быстрая смена среды на более широкую	Поднятие организма на высшую ступень и повышение жизнедеятельности Развитие новых приспособлений широкого значения	Расселение (аугментация)
6. Эпиморфоз	Максимальное расширение среды	Высшее развитие головного мозга (Прямохождение. Приобретенные речи)	Расселение и овладение всей средой. Изготовление искусственных орудий труда (Рост культуры)

VI. БОРЬБА ЗА СУЩЕСТВОВАНИЕ И ЭЛИМИНАЦИЯ В ИХ ЗНАЧЕНИИ ДЛЯ УСТАНОВЛЕНИЯ ПУТЕЙ ЭВОЛЮЦИИ

1. Элиминация и отбор

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

Несомненно, что понятие «борьба за существование» требует дальнейшего расчленения. Общеизвестна попытка Л. Моргана, воспринятая и развитая дальше Л. Плате. Последний различает: 1) конституциональную борьбу, т. е. борьбу с физическими условиями среды (температура, кислород, вода и т. п.) или климатом в широком смысле; 2) межвидовую борьбу особей разных видов, использующих друг друга в виде пищи, либо соревнующихся друг с другом из-за пищи и других жизненных условий; 3) внутривидовую борьбу или состязание особей одного вида за пищу, за размно-

¹ Происхождение видов, гл. III (Ч. Д а р в и н , Сочинения, т. III, ⁶гр- 316, изд. Акад. Наук СССР, М.—Л. 1939).

жение (реже наблюдается непосредственная борьба и даже уничтожение друг друга особями одного и того же вида). Эта классификация не имеет особо большой ценности для понимания эволюции так как она основана на формальных моментах, не всегда имеющих значение в определении направления естественного отбора, Все же нам неизбежно придется пользоваться в дальнейшем изложении указанным расчленением понятия борьбы за существование, Мы однако, будем строго различать в межвидовой борьбе прямое уничтожение (использование в виде пищи) и конкуренцию с другими видами, так как эти формы борьбы приводят к совершенно различным результатам. Конечно, то же различие мы проводим и для внутривидовой борьбы; так как, однако, нормально последняя ограничивается конкуренцией, мы фиксируем здесь все наше внимание именно на последней.

В дарвиновском смысле борьба за существование совершенно универсальна. Она никогда не прекращается, даже и в оптимальных условиях существования. Борьба за существование тесно связана с естественным отбором, т. е. переживанием более приспособленных особей и гибелью менее приспособленных. При этом само переживание имеет значение лишь постольку, поскольку оно обеспечивает оставление достаточного для сохранения вида (в данных условиях) потомства. Если естественный отбор представляет собой необходимый результат борьбы за существование, то это не значит, что эти понятия могут употребляться на равных основаниях. Борьба за существование не всегда ведет к естественному отбору, В борьбе организмов за существование они могут подвергаться массовой гибели, имеющей стихийный характер. При этом гибнут все особи, попадающие в сферу действия данной стихии. Никакого отбора в этом случае не произойдет, С другой стороны, некоторые изменения в составе популяции и в строении типичной особи возможны и независимо от естественного отбора и борьбы за существование (Гулик), Это результат накопления безвредных мутаций, подвергающихся затем различным рекомбинациям. При этом одни мутации могут случайно выпасть, другие — получать преобладание в популяции. Такие генетико-автоматические процессы (Дубинин) не могут, однако, получить прочного значения в эволюции, — это процессы временного характера. Всякое накопление индифферентных признаков имеет лишь временный характер, так как все такие признаки (пока они индифферентны) разрушаются в дальнейшем процессе мутирования, Так как естественный отбор действует через элиминацию, то, как сказано, индифферентные признаки всегда накапливаются и дают множество различий индивидуального характера, а также становятся в известном числе характеристикой мелких таксономических подразделений (экотипов, подвидов). Накопление индифферентных признаков приобретает большее значение в том случае, если они связаны корреляциями с полезными, и тогда они могут сохраниться в качестве видовых различий или даже перейти в состав характеристики рода. 174

Совершенно автоматически при случайной гибели отдельных особей будет идти и накопление более плодовитых особей внутри популяции, особенно при большой цифре гибели, так как в этом случае более вероятно сохранение хотя бы одной особи из большого помета, чем из малого.

Под естественным отбором мы будем понимать *избирательное сохранение известных особей в их потомстве*, т. е, переживание и оставление потомства особями, которые чем-либо отличаются от уничтоженных или не оставивших потомства. Таким образом, мы разумеем под отбором положительный результат борьбы за существование, а не отрицательный, — выживание, а не уничтожение. Это весьма важное ограничение, избавляющее нас от многих ошибок. Мы не будем говорить в дальнейшем о формах, «уничтоженных» естественным отбором, а только о сохраненных или о созданных в этом процессе формах. Для обратной стороны естественного отбора, — уничтожения особей, не приспособленных к данным условиям существования, — мы будем вместе с Л. Морганом применять другой термин — «избирательное уничтожение», или «элиминация». Естественный отбор осуществляется только через элиминацию и без нее немислим, Это чрезвычайно важно отметить, так как при этом сразу выступает ошибочность представления о том, что в процессе эволюции происходит отбор полезных признаков. Если бы естественный отбор даже и мог оказывать непосредственное влияние на развитие отдельных признаков (в предположении их независимости друг от друга, подобно соотношениям в мозаичной структуре), то и тогда это было бы неверно. В действительности происходит элиминация целых особей с вредными в данных условиях признаками, т. е, для размножения сохраняются особи с полезными и *индифферентными* признаками. Вместе с тем *теряет всякую почву и спор о том, могут ли незначительные положительные мутации иметь селекционное значение*. Можно спорить лишь об элиминационном значении небольших отрицательных мутаций, Не только малые положительные, но и индифферентные мутации всегда будут накапливаться в популяции. Поскольку на практике индифферентные или мало вредные мутации встречаются неизмеримо чаще, чем полезные, то в процессе эволюции, на первых, по крайней мере, этапах видообразования, всегда преобладают явления накопления индифферентных признаков, Так как естественный отбор всегда покоится на явлениях элиминации, то и формы естественного отбора как творческого начала эволюции зависят от различных форм элиминации.

Поэтому для понимания закономерностей эволюционного процесса приобретает особо большое значение анализ различных форм элиминации, Л. Плате различает катастрофальную и индивидуальную элиминацию. Избирательное, т. е, селекционное, значение

В недавно вышедшей книге Рейнига (W. F. Reinig, Elimination und Selection, 1938) термин «элиминация» употребляется, к сожалению, существенно новом смысле, для обозначения случайной утраты аллелей.

имеет последняя, которую автор подразделяет на элиминацию неживыми силами, врагами и особями того же вида,

. Сначала разберем, однако, вопрос о значении различных элиминирующих факторов, т. е., иными словами, вопрос об элиминирующем значении разных форм борьбы за существование. Мы можем различать абиотические и биотические элиминирующие факторы (первые характеризуют конституциональную борьбу, вторые — межвидовую и внутривидовую). Абиотическими элиминирующими факторами являются чрезмерно низкая или, реже, высокая температура, чрезмерно низкая или, реже, высокая влажность, механические воздействия (буря, дождь или потоки воды); для водных животных, кроме того, — недостаток кислорода, ненормальный солевой состав водной среды, механические воздействия (прибой). Биотическими элиминирующими факторами являются хищники, паразиты, патогенные микроорганизмы (прямая борьба), с одной стороны, ивневидовые (межвидовая конкуренция) и особенно внутривидовые конкуренты, с другой. Последние факторы (конкуренты) ведут обычно лишь к частичной элиминации через ослабление организма и снижение его плодовитости, и очень редко — непосредственно к гибели особи,

Я различаю следующие основные формы элиминации: 1) общую, или неизбирательную, элиминацию (стихийную, постоянную или периодическую) и 2) индивидуальную, или избирательную, элиминацию (абиотическими или биотическими факторами). Кроме того: 3) возрастную (общую или индивидуальную) элиминацию на стадии яйца, эмбриона или, чаще, в личиночном или молодом возрасте, реже — в половозрелом. И, наконец: 4) прямую элиминацию (физическими факторами, среды или биотическими, т. е. непосредственное истребление врагами), которая может быть общей или индивидуальной, а также возрастной, и 5) косвенную элиминацию, т. е. полное или частичное устранение от размножения в результате конкуренции за пищу (через голод), за спаривание, за выведение потомства. Эта форма элиминации может быть возрастной, но имеет всегда характер индивидуальной элиминации.

Эти основные формы элиминации разнообразно между собой комбинируются и, конечно, могут быть расчленены и далее. Однако мы здесь не будем рассматривать все частные формы элиминации и все возможные их комбинации, а остановимся ближе лишь на наиболее характерных сочетаниях, имеющих основное значение в определении различных форм адаптациоморфоза,

А. Общая элиминация

Под общей элиминацией мы понимаем неизбирательное уничтожение особей, при котором особи, сохраняемые для размножения, ничем существенным не отличаются от особей уничтожаемых. Это уничтожение зависит от случайных причин различного порядка и происходит, вообще говоря, в очень большом масштабе,

Стихийная элиминация. Сюда мы отнесем уничтожение масс особей при катастрофах — засухах, пожарах, наводнениях, извержениях вулканов, когда множество жизней гибнет совершенно независимо от их приспособленности или неприспособленности к нормальным условиям данной среды, Подавляющая сила стихии уничтожает без разбора все особи тех видов растений и животных, которые не могут уйти с данной территории (например, птицы могут улететь), Наконец, у многих животных каждая зима приводит к колоссальному и часто неизбирательному уничтожению, При большом снижении численности популяции приобретают известное значение случайности переживания тех или иных генотипов, что может послужить основанием и для местной дифференциации вида, по крайней мере в его начальных фазах (Gulick, 1905; Дубинин, 1931). В общем же это массовое уничтожение носит довольно случайный характер и не играет большой роли в процессе эволюции. Лишь в том случае, когда подобные же явления не имеют стихийного характера для данных организмов, т. е. если при засухе или наводнении гибнут не все особи, то они могут привести к селективной элиминации и дальше к выработке приспособлений для защиты от засухи или для переживания наводнения, Так, например, при раннем высыхании весенних водоемов гибнут все личинки амфибий, находящиеся в данном водоеме, однако многие беспозвоночные и простейшие при этом не гибнут, переживают высыхание и вновь оживают после дождей или после весеннего таяния снегов, При более позднем высыхании водоемов, когда уже начинается метаморфоз амфибий, оно теряет значение стихийной силы, связанной с общей элиминацией, и для этих животных начинается отбор особей с более ранним метаморфозом, т. е. с ускоренным развитием или с более ранним размножением.

Постоянная общая элиминация. Под постоянной элиминацией общего характера мы понимаем гибель особей от случайных причин, не имеющих избирательного характера, Главная масса гибнущих жизней является делом случая и не имеет избирательного значения, Нередко бывает случайное уничтожение абиотическими факторами (например, смывание дождем личинок насекомых), но гораздо большее значение имеет случайное неизбирательное уничтожение другими организмами. Это имеет место во всех тех случаях, когда хищник обладает подавляющей силой по сравнению с жертвой и последняя не имеет, следовательно, никаких средств защиты по отношению к данному хищнику, Таково, например, в большинстве случаев истребление гусениц птицами. Таково и истребление рыбных мальков другими рыбами. Сюда же относится и гибель огромного количества яиц и личинок паразитов, не попавших в подходящего хозяина, Наконец, и вообще истребление насекомых позвоночными обычно имеет такой же характер.

Противники теории Ч. Дарвина постоянно подчеркивают случайный характер отдельных смертей и основывают на этом свое мнение о недействительности естественного отбора, Однако, как

бы ни был вообще велик процент гибели особей от случайных причин, он не может устранить действия естественного отбора, если хотя бы некоторые элиминирующие факторы имеют все же избирательное значение. Большой процент гибели от случайных причин может лишь замедлить действие избирательной элиминации врагами, климатом и т. п., но не может его устранить,

С другой стороны, однако, хотя постоянная общая элиминация и зависит от случайных причин и не имеет избирательного значения для данного поколения особей, она все же приводит уже в следующем поколении к отбору на большую плодовитость. При всяком случайном истреблении всегда имеют больше шансов оставить какое-либо потомство те особи, которые за такой же отрезок времени произвели более многочисленное потомство, т. е. более плодовитые и раньше созревающие особи,

При случайной потребляемости всегда больше вероятности, что из тысяч потомков одной особи уцелеют хотя бы единичные экземпляры, чем из какого-нибудь десятка или сотни потомков другой особи, которые могут быть полностью уничтожены. Если в данной популяции имеются даже немногие очень плодовитые особи, то их потомство и без всякой элиминации скоро получит преобладание в непрерывно растущей популяции. При наличии общей элиминации этот процесс пойдет, однако, значительно быстрее. Без общей элиминации возрастание численности популяции дошло бы очень скоро до максимального предела, допускаемого жизненными ресурсами окружающей среды. При этом началась бы жестокая конкуренция, приводящая, как мы увидим далее, к диаметрально противоположному результату,

Таким образом, постоянная общая элиминация означает отбор на максимальную плодовитость. Так как этот род элиминации имеет совершенно универсальное значение, — от случайных причин гибнут любые организмы, — то можно было бы сделать заключение, что эволюция всех организмов идет в сторону повышения плодовитости. Это было бы неверное заключение, так как имеются и другие формы элиминации, которые, наоборот, ведут к снижению плодовитости. Окончательный результат зависит от взаимодействия многих факторов.

Как правило, эволюция будет идти *по пути повышения плодовитости у сильно истребляемых форм, для которых пищевые ресурсы, при данной их численности, неисчерпаемы*. Очевидно, сюда относятся многие насекомые, известные как вредители леса и сельского хозяйства. Это, несомненно, справедливо для многих рыб, служащих пищей другим рыбам. Из млекопитающих сюда относятся многие мышевидные грызуны.

Так как общая элиминация не имеет избирательного значения по отношению к организованности особи, то в случае большого удельного веса этой формы элиминации и при отсутствии внутривидовой конкуренции (полная обеспеченность средствами к жизни), значение естественного отбора (на приспособленность) может настолько снизиться, что произойдет довольно беспрепятственное

накопление большого числа мутаций. Изменчивость таких форм значительно возрастает, и возможны даже дегенеративные явления вследствие бесконтрольного накопления мутаций. Такие дегенеративные явления предшествовали иногда вымиранию животных в геологическом прошлом. Нужно думать, что дегенерация явилась следствием отсутствия индивидуальной элиминации и возросшей общей элиминации вследствие появления врага (хищника, паразита) подавляющей мощности или вследствие эпидемических болезней.

Результатом общей элиминации (при отсутствии индивидуальной) является, следовательно, общая дегенерация, или катарморфоз. Наиболее резко выражена общая неизбирательная элиминация у многих паразитов (до нахождения дефинитивного хозяина), и дегенеративные явления достигают здесь, как правило, наибольшей глубины.

Периодическая общая элиминация. Периодическая общая элиминация имеет очень большое значение благодаря распространённости явления. Каждую зиму в странах умеренного климата гибнет невероятное количество животных. В жарких странах периодическая элиминация может быть связана с периодом засухи или с периодами дождей. Во всех этих случаях действие периодической элиминации принципиально не отличается от постоянной элиминации и ведёт, очевидно, таким же путем к распространению в потомстве наиболее плодовитых особей. Однако имеются и различия. Так как циклы размножения животных протекают периодически и обычно связаны с теми же сезонными изменениями климата, то периодическая элиминация будет захватывать различные стадии онтогенеза особи — зародышевую или личиночную стадию развития, молодую особь до наступления половой зрелости, зрелую особь или особь, уже полностью закончившую функции размножения. В последнем случае элиминация не имеет никакого значения для эволюции данной формы. В случае же сезонного истребления молодой, незрелой или уже созревшей особи элиминация приобретает возрастной характер,

Б. Общая возрастная элиминация

При возрастной элиминации гибель отдельной особи может иметь такой же случайный характер, как и в предыдущих случаях, однако в различных возрастах истребляемость животного весьма различна. У большинства животных очень велика истребляемость молодежи. Яйца и зародыши иногда хорошо защищены. Впрочем, у многих паразитов яйца гибнут в невероятном количестве. Взрослое животное обычно истребляется гораздо менее интенсивно. Однако и здесь бывают исключения. Многие насекомые сильно истребляются как раз во взрослом состоянии, между тем как их личинки живут в относительно защищенной среде (в земле, под корой деревьев, в стеблях растений) и иногда развиваются под охраной взрослых (муравьи, пчелы и др.).

Возрастная элиминация

может быть так же неизбирательной по отношению к особям определенной стадии развития, как и общая элиминация, и ведет в сущности к тому же результату — к отбору на плодовитость. Однако повышение плодовитости может достигаться разными путями — увеличением численности однократно производимого потомства либо удлинением периода размножения при его многократности! Именно здесь и сказывается значение возрастной элиминации,

Неизбирательная истребляемость личинок и молодежи. В случае большой истребляемости молодежи больше шансов оставить потомство имеют более плодовитые особи. При этом значение имеет не только численность производимого потомства, но и многократность размножения. Так как при случайной общей элиминации она имеет нередко массовый характер, так что уничтожаются не отдельные особи, а целые кладки или, при неблагоприятных обстоятельствах данного сезона, даже множество кладок, то в случае большой истребляемости молодежи особое значение приобретает именно многократность кладки, т. е. периодичность размножения и возможное удлинение жизни половозрелой особи. Именно такие особи будут иметь наибольшие шансы оставить после себя потомство. Удлинение жизни особей с длительным ростом связано с увеличением общих размеров тела. Таким образом, общая, т. е. неизбирательная, элиминация молодежи связана с отбором особей с более длительным размножением, а это приводит у форм с длительным ростом к филогенетическому увеличению общих размеров тела. Мы видели, что увеличение размеров тела не бывает пропорциональным и имеет нередко характер переразвития, т. е. гиперморфоза, сопровождаемого иногда эксцессивным развитием отдельных органов. Таким образом, неизбирательная истребляемость молодежи ведет к продлению размножаемости, а у животных с длительным ростом — и к увеличению размеров тела и к другим явлениям гиперморфоза (многие динозавры).

Не следует, однако, думать, что при большой истребляемости молодежи эволюция всегда пойдет по пути продления жизни данных животных. Кроме общей истребляемости, всегда имеется и индивидуальная элиминация, и не только молодежи, но и взрослых, а это может направить и эволюцию по совершенно иному пути. Как мы увидим дальше, индивидуальная элиминация личинок и молодежи приводит к увеличению размеров и защиты яиц, установлению охраны молодежи, развитию живородности. Все это связано с сокращением численности отдельной кладки.

Истребляемость половозрелых животных. При большой истребляемости половозрелых животных больше всего шансов оставить потомство имеют особи, которые рано и интенсивно размножаются. Особи, размножающиеся в более позднем возрасте, будут чаще уничтожаться еще до размножения и не оставят после себя потомства. Наиболее вероятно оставление потомства формами, которые производят достаточное число яиц или детенышей один раз в возможно более молодом возрасте. Поэтому эволюция будет идти по пути возможно более раннего

полового созревания, хотя бы за счет общего недоразвития особи. Естественный отбор рано созревающих особей может привести к различным формам катаморфоза, в том числе и к размножению в личиночном состоянии (постоянножаберные амфибии). Конечно это не значит, что неизбежная элиминация взрослых особей обязательно приведет к катаморфозу, так как почти всегда имеется и избирательная, т. е. индивидуальная, элиминация, которая может повести эволюционный процесс и в другом направлении — к увеличению числа однократно откладываемых яиц и к защите взрослой особи на это время,

Как общая элиминация, так и общая возрастная элиминация означают уничтожение по чисто случайным причинам, и хотя такое уничтожение падает на любые особи, т. е. не имеет избирательного характера, оно все же получает избирательное значение, так как мало плодовитые генотипы в этом случае будут быстро замещаться более плодовитыми. Если эта элиминация падает преимущественно на неполовозрелую молодежь, то в популяции получают преобладание зрелые формы, а больше шансов оставить потомство имеют тогда особи с длительным размножением. Отбор будет идти на увеличение длительности жизни, увеличение числа кладок. Если это животное с постоянным ростом, то увеличение длительности жизни будет связано с продлением роста, увеличением общих размеров тела и другими явлениями *гиперморфоза*. Если же неизбежная элиминация падает на половозрелую форму, то в популяции получают преобладание молодые особи, а потомство оставят, главным образом, рано и интенсивно размножающиеся особи. Раннее созревание может достигаться и при общем недоразвитии, и тогда естественный отбор приведет к *катаморфозу*. Таким образом, даже общая неизбежная элиминация оказывается все же избирательной благодаря изменению вероятности оставления потомства особями с разной плодовитостью, с разным временем полового созревания и разной длительностью жизни и размножения. Это происходит в силу простых статистических соотношений: чаще сохраняются те генотипы, которые представлены большим числом особей. Все формы общей элиминации связаны с изменениями общего характера, касающимися интенсивности и сроков размножения, а также скорости развития и длительности жизни.

В. Индивидуальная элиминация

Индивидуальная истребляемость имеет непосредственно избирательный характер. Особи, выживающие и оставляющие потомство, в среднем отличаются по морфологическим и физиологическим признакам от особей истребляемых. При постоянной среде могут истребляться особи, наиболее уклоняющиеся от среднего уровня, и тогда естественный отбор приобретает значение консервативного фактора, поддерживающего неизменность типа. Или, чаще, при изменяющейся среде истреблению будут подвергаться

формы, не подходящие к новой среде, и это вызовет изменение среднего типа. Наконец, при наличии разносторонней среды возможно что известное преимущество получают формы, несколько уклоняющиеся от средней в двух или более разных направлениях, а истребляться будут средние формы. Это послужит тогда началом расхождения признаков. Элиминирующие факторы могут быть при этом различные: факторы физические («климат»), физиологические (голод) и биотические (хищники, паразиты, микроорганизмы). Они могут действовать с разной интенсивностью в различных возрастах, могут изменяться по сезонам, а также в разное время дня и в разные фазы жизнедеятельности (истребление во время добывания пищи или на водопое, во время размножения, насиживания, во время сна и т. п.). Все это накладывает свой особый отпечаток на борьбу за существование и на естественный отбор, но во всех этих случаях мы имеем типичное дарвиновское переживание наиболее приспособленных к данным условиям существования и, в частности, наиболее успешно сопротивляющихся указанным элиминирующим факторам.

Несмотря на эти различия в элиминирующих факторах и на различия в частных результатах, следует все же отметить одно общее, касающееся любых условий существования и любых организмов. Борьба за существование и индивидуальная элиминация происходят всегда и везде. Даже при искусственно создаваемых постоянных оптимальных условиях внешней среды никогда не прекращается действие естественного отбора, так как борьба за существование определяется не внешними факторами, а соотношениями между средой и организмом. Если бы организация оставалась вполне одинаковой и постоянной, то индивидуальная элиминация, конечно, потеряла бы избирательное значение. При наличии же индивидуальных различий и процессов индивидуальной изменчивости соотношение между постоянной даже средой (чего в природе не бывает) и меняющимся организмом не может оставаться постоянным. Даже в условиях оптимальной среды всегда будет идти элиминация особей, недостаточно приспособленных к этой оптимальной (для средней особи) обстановке. *Элементарный отбор на жизнеспособность*, связанный с элиминацией неблагоприятных мутаций (деталей и полулеталей), происходит всегда и при всех условиях, и это есть основное выражение индивидуальной элиминации особей.

Кроме этого, следует различать прямую индивидуальную элиминацию, т. е. непосредственное уничтожение физическими или биотическими факторами, и косвенную индивидуальную элиминацию, т. е. состязание, связанное с ослаблением организма вследствие голода, увеличением смертности и уменьшением плодовитости.

Прямая индивидуальная элиминация физическими факторами. Прямая индивидуальная элиминация может быть вызвана неблагоприятными физическими факторами внешней среды: крайними для данного организма

температурами, недостатком воды или влажности, или, наоборот, чрезмерной сыростью, ветрами (унос в море летающих насекомых), течением воды и прибоем и т. п. Все это — выражение конституциональной борьбы за существование, по классификации Л. Плате, Она ведет к переживанию особей, наиболее защищенных от указанных неблагоприятных влияний внешней среды, т. е. либо наиболее стойких, либо способных во-время избежать неблагоприятных влияний. При смене сред это будет путь алломорфоза, Интенсивность элиминации при этой конституциональной борьбе совершенно независима от численности особей в популяции (т. е. не зависит от «перенаселения»), Холод или жара переносятся одинаково тяжело одной особью или многими,

Прямая элиминация обостряется по известным временам года, по некоторым территориям и достигала особой интенсивности во время крупных геологических преобразований. Так как решающее значение имеют более резкие уклонения в факторах внешней среды, то конституциональная борьба приобретает особое значение в странах умеренного и холодного климата зимой, Летнее перегревание приобретает большое значение в субтропических пустынях, где почва иногда невероятно накаляется, В тропических странах перегревание остро переживается иногда пресноводными животными, так как перегревание здесь связывается с недостатком кислорода, В пустынях, степях и на многих островах резко сказывается недостаток пресной воды, Летнее высыхание весенних пресноводных бассейнов ставит многие организмы также в положение тяжелой конституциональной борьбы (для других оно может иметь и стихийный характер).

Вообще, наиболее резки колебания факторов внешней среды в странах с континентальным климатом, Очень жестки они в высокогорных областях и, конечно, в полярных странах, Гораздо более мягкие условия имеются в лесистых долинах, в странах с морским климатом, В морской воде колебания физических факторов вообще не столь значительны, как на суше, особенно в умеренных и теплых странах, В особенности постоянны условия существования в глубинах морей, в спокойной воде, при постоянной температуре и солености и в постоянной темноте, нарушаемой лишь свечением самих животных, Наиболее резкие формы принимает прямая элиминация морских животных в зоне прибоя и в полосе, затопляемой приливами, Во всех этих случаях гибнет масса жизней; и в среднем это будут всегда менее стойкие особи, более чувствительные к данным физическим факторам,

Переход от одних геологических периодов к другим сопровождался иногда значительными изменениями в распределении суши и моря, что было связано и с резкими изменениями климата, Кроме того, происходили и еще более крупные изменения климата, охватывавшие, быть может, всю поверхность земли, Таковы ледниковые эпохи, надвигавшиеся во время пермского и затем во время четвертичного периода. Охлаждение, конечно, сказывалось не только непосредственно, более низкими температурами воздуха

и воды, но и косвенно, В особенности большое значение имело удлинение времени зимнего снежного покрова, С этим связано и сокращение летнего периода, пригодного для размножения.

Интенсивные горообразовательные процессы, связанные с усилением вулканической деятельности, приводили также к значительным изменениям климата (частью, быть может, в связи с увеличением содержания углекислоты в воздухе).

Все такие изменения физических факторов среды неизбежно имели своим следствием обострение прямой элиминации менее стойких форм, приводившее к вытеснению одних форм растений и животных и к распространению других, На грани многих геологических периодов происходили действительно весьма резкие смены целых фаун, и трудно возлагать ответственность за такие изменения на что-либо иное, кроме изменений в физических факторах среды (которые влекли за собой крупные пертурбации в биотических условиях существования),

Примерами индивидуальной элиминации физическими факторами могут служить 1) унос ветрами в море летающих насекомых на небольших островах; результатом такой элиминации является развитие нелетающих бескрылых насекомых (Мадера, Кергуге-ленские острова); 2) снос и разбивание силой прибоя малоподвижных морских животных; результатом является развитие панцрей, прятание в щелях и трещинах, развитие органов прикрепления (присоска рыбки *Lepadogaster*, прочно сидящие моллюски — *Patella*, усонogie раки — *Balanus* и *Lepas*); 3) снос речной водой в море планктонных личинок; результатом являются крупные яйца, их прикрепление и прямое развитие у пресноводных кольчатых червей (олигохет и пиявок) и раков (обыкновенный речной рак *Astacus*, *Palaemonetes*) и развитие органов прикрепления у многих личиночных форм [поденки, по Додсу и Хизо, см, Кашкаров (1938)]; 4) засыхание населения небольших пресных водоемов; в результате развиваются цисты простейших, яйца и почки с прочными оболочками (зимние яйца коловраток и жаброногих раков, геммулы бадяг, статобласты мшанок), способность зарываться в ил и переходить в состояние анабиоза; 5) гибель зимой от холода и голода; в результате развиваются средства защиты — зарывание в норы, прятание в пещерах и дуплах, а также спячка и анабиоз (многие пауки и насекомые, наземные моллюски, амфибии, рептилии, многие грызуны и насекомоядные, рукокрылые, а отчасти и хищные, как, например, медведь),

Прямая индивидуальная элиминация биотическими факторами. Прямая индивидуальная истребляемость может быть вызвана также и биотическими факторами — хищниками, паразитами, патогенными микроорганизмами, Это является выражением межвидовой борьбы за существование, Но классификации Л. Плате, Она ведет к переживанию наиболее защищенных активными и пассивными средствами защиты против хищников и паразитов, а также к переживанию наиболее иммунных против болезней особей, Как общее правило, это будет

путь алломорфоза, Интенсивность элиминации при этой межвидовой борьбе находится в обратной зависимости от численности особей в данной популяции, Чем больше в ней особей, тем менее острой является борьба с хищниками и паразитами (конечно, при равном числе последних),

Прямая элиминация биотическими факторами имеет огромное значение, Прежде всего, весь мир животных существует только за счет уничтожения растений, Кроме того, множество животных питается другими животными. При сложных взаимоотношениях между различными организмами устанавливаются «цепи питания» (Шелфорд и Ч. Элтон), ведущие от мелких растительноядных животных ко все более крупным хищникам (например, в Северном море: диатомовые водоросли в планктоне — веслоногие рачки *Pseudocalanus* — рыбка *Ammodytes* — сельдь — акулы и морские птицы), Если исходная растительноядная форма крупнее, то число звеньев в такой цепи меньше, так как хищник всегда крупнее своей жертвы (и его численность — меньше), В цепях питания паразитов отношения обратные, т. е. величина сверхпаразита всегда меньше величины паразита. Эти отношения связаны с прямой межвидовой борьбой за жизнь,

Уничтожение биотическими факторами имеет далеко не всегда избирательное значение, как об этом уже говорилось, В особенности это касается растений, в большинстве не имеющих достаточно серьезных средств защиты против животных. Однако наравне с этим возможна и индивидуальная элиминация, которая приобретает у высших животных все большее значение. При этом уничтожаются более заметные, хуже укрывающиеся, менее защищенные или, наоборот, менее подвижные особи, В связи с числовым соотношением в цепях питания, прямая элиминация наиболее интенсивна в низших звеньях цепи, Для высшего звена прямая элиминация биотическими факторами почти отпадает: крупный хищник не имеет прямых врагов (кроме, однако, паразитов и болезней; кроме того, возможно и истребление молоди другими хищниками).

Примерами такой элиминации биотическими факторами могут служить: 1) истребление насекомых и их личинок птицами; так как птицы в поисках пищи руководствуются в основном зрением, то истребляются более заметные насекомые; в результате развиваются у насекомых покровительственные окраска, рисунок и форма в связи с соответствующими инстинктами; иногда ядовитость или защитные вооружения (жало); мимикрия; 2) истребление рыб хищниками (главным образом, рыбами же); развились средства пассивной защиты (панцырь из костных чешуи, колочки, покровительственная окраска) вместе с соответствующими инстинктами, а также иногда и орудия активной защиты (ядовитые железы, игла на хвосте у морского кота *Trigon*, электрические органы, быстрота и увертливость в движениях); 3) истребление млекопитающих хищниками; в результате развились средства пассивной защиты (панцырь панголина, броненосцев, иглы ежа, тенрека и дикобраза; скрытый и ночной образ жизни большинства насеко-

моядных рукокрылых и грызунов,) либо средства активной защиты (быстрый бег, крупная величина и сила и нередко рога у копытных; стадные инстинкты),

Косвенная **индивидуальная элиминация**. Наконец, индивидуальная потребляемость может быть вызвана физиологическим фактором — голодом, При ограниченности пищевых ресурсов для данного вида животных численность последних ограничивается известным пределом. Всякое приближение к этому пределу связано с нехваткой пищи для большинства особей. Интенсивность голода прямо пропорциональна численности популяции. Сюда и относится та единственная форма борьбы за существование — косвенная борьба или конкуренция (главным образом, внутривидовая, но частью и межвидовая), которая зависит от перенаселения, не соответствующего данным пищевым ресурсам, Сюда же мы относим и периодическую (зимнюю) голодовку многих животных, часто не связанную с явной конкуренцией. В отличие от предыдущих форм индивидуальной элиминации мы здесь не имеем прямой борьбы организма с врагами или с физическими факторами климата и не имеем обычно непосредственного уничтожения менее приспособленных особей. Имеется лишь ослабление организма вследствие голода, а это в свою очередь ведет к усиленному истреблению другими абиотическими (климат) и биотическими (хищники, паразиты, болезни) факторами или, во всяком случае, к снижению плодовитости и к вытеснению менее приспособленной формы в потомстве. Все же и в этом случае достигается как будто принципиально тот же самый результат — отбор особей, наиболее приспособленных к данным условиям существования, в данном случае — отбор особей, наиболее успешно добывающих себе пропитание и наиболее экономно его использующих, Так как при дифференциации и специализации по роду пищевого материала использование последнего делается более совершенным, а конкуренция между расходящимися формами снижается, то косвенная элиминация и ведет к *прогрессивной специализации*, т. е. по пути телеморфоза, При конкуренции, сказывающейся нехваткой пищевого материала, т. е. голодовкой, приобретает большое значение истощение организма при интенсивном образовании половых продуктов, Поэтому известные преимущества во внутривидовой борьбе за существование приобретают менее плодовитые особи (как менее истощаемые). Более сильно сказывается истощение материнского организма в случае откладывания крупных яиц с большим запасом желтка и в особенности при наличии забот о потомстве (насиживание, кормление детей) и живорождения. В этих случаях увеличение численности популяции и вытекающая отсюда конкуренция за жизненные средства приведет к естественному отбору менее истощенных и, следовательно, менее плодовитых особей в смысле сокращения числа одновременно откладываемых яиц или рождаемых детенышей. Таким образом, перенаселение ведет к *сокращению плодовитости*, и это будет вторым, кроме специализации, типичным результатом косвенной элиминации и,

в частности, конкуренции (многие птицы и млекопитающие, в частности, хищные).

Во всем этом рассуждении мы имели в виду внутривидовую конкуренцию между сильно размножающимися особями одного вида. То же самое касается, однако в менее острой форме, и *межвидовой конкуренции*, поскольку и она ведет к тому же результату — исчерпанию пищевых ресурсов и голоданию. Различие, лишь в том, что если в такой борьбе и связанной с нею специализации одна форма получит известные преимущества перед другой, то начнется быстрое вытеснение второй формы. В данном случае преимуществом явится и большая плодовитость (при прочих равных условиях, т. е. при максимальной экономии) и в особенности большая выживаемость молодежи. Если конкурирующие формы занимают одну и ту же область распространения, то это приведет к быстрому *вымиранию менее приспособленного вида*.

Как мы видим, конкуренция, являющаяся следствием перенаселения, не ведет к процветанию. В условиях перенаселения естественный отбор ведет к прогрессивной специализации (телемор-фоз), к сокращению плодовитости (при внутривидовой борьбе) и к вымиранию более слабых и менее плодовитых из конкурирующих видов. Плодовитые виды будут во внутривидовой борьбе терять свою плодовитость, а наименее плодовитые будут вытесняться другими, более плодовитыми видами (пока продолжается видообразование). Число конкурирующих видов будет сокращаться до минимума, и каждый вид займет свое особое место в природе. Это означает его специализацию. Специализация ведет к уменьшению пластичности. Сокращение плодовитости ведет также к уменьшению темпа эволюции, а следовательно, увеличивает возможность вымирания даже для тех специалистов, которые находятся в данный момент еще во вполне благоприятных условиях существования. Всякое изменение среды (и прежде всего появление более серьезных конкурентов) может оказаться для них фатальным.

Косвенная индивидуальная элиминация, или конкуренция, есть результат процветания, ведущего к размножению. Но в этом последнем — опасность гибели. Дифференциация данной формы ведет к ослаблению конкуренции между расходящимися формами. Это приводит к новому размножению этих форм, т. е. к новому усилению конкуренции и дальнейшей специализации в более узких пределах. Конкуренция, совершенствуя организм соответственно условиям сегодняшнего дня и направляя его по пути узкой адаптации к временным местным условиям, лишает его пластичности и тем самым заводит его в будущем в тупик крайней специализации, несущей с собой огромные опасности вымирания. В особенности это касается крупных хищников, для которых косвенная индивидуальная элиминация приобретает особое значение вследствие устранения большинства других форм борьбы за существование (устранение прямой элиминации врагами). Поэтому крупные хищники, как правило, эволюируют по пути крайней специализации (телеморфоза).

Примером косвенной элиминации поэтому и может служить в особенности конкуренция между особями одного вида хищников. Из рыб можно назвать акул, у которых, кроме совершенствования орудий нападения (зубы), эволюция частично идет по пути продления жизни и увеличения размеров тела вместе с увеличением размеров яиц и иногда развитием живородности. Здесь конкуренция, очевидно, наиболее остра для молодежи. Взрослые акулы достаточно обеспечены кормом. Из рептилий можно бы указать на змей. И здесь — увеличение размеров яиц; иногда развитие живородности; относительно длительная жизнь; весьма совершенный обмен веществ с максимальным использованием пищи. У хищных птиц также малое число крупных яиц (у орлов обычно только два яйца в кладке, а у грифов иногда одно); длительная жизнь; совершенная забота о потомстве. Хищные млекопитающие также идут по пути увеличения общих размеров тела, уменьшения плодовитости. По тому же пути идет, однако, и эволюция копытных. Кроме конкуренции, здесь решающим фактором является, очевидно, периодическая элиминация голодом (зимой) в умеренных странах, а также истребление молодежи хищниками.

Комбинация прямой и косвенной элиминации по возрастам. Последний пример показывает, что нами разобраны довольно абстрактные формы элиминации. В конкретной жизни они не существуют в чистом виде, а всегда различным образом комбинируются. Мы разберем только комбинации прямой и косвенной элиминации по возрастам. Если косвенная элиминация падает на молодое животное, а прямая биотическая или абиотическая элиминация на зрелое животное, то результатом этого будет специализация развивающегося животного (личинки) и продление этого развития и, кроме того, сокращение жизни взрослого животного, раннее его созревание и максимальная плодовитость при однократном размножении (многие насекомые). Это путь телеморфоза личинки.

Гораздо чаще наблюдается обратная комбинация — большая прямая элиминация молодежи и косвенная элиминация (конкуренция и зимний голод) взрослых. Комбинированным результатом будет увеличение числа кладок яиц при уменьшении их размеров, увеличение размеров яиц (рождаемых детенышей), продление роста и размножения и увеличение размеров взрослого животного и его специализация. Это есть путь телеморфоза, связанного иногда с гиперморфозом, который очень часто характеризует эволюцию специализированных филогенетических ветвей (особенно динозавры).

Все это, однако, справедливо при сохранении того благоприятного положения, в результате которого создалось чрезмерное размножение данной формы. Однако еще до достижения резких форм специализации условия могут измениться и могут возникнуть иные формы элиминации, которые направят эволюцию по иному пути. Решающим является изменение климата и биотической обстановки (появление врагов). В этом случае восстанав-

Борьба за существование, элиминация и отбор

Формы элиминации	Формы борьбы за существование	Естественный отбор	Последствия для организма
Общая элиминация, стихийная и случайная	Конституциональная и межвидовая борьба, при подавляющей силе абиотических или биотических факторов	Отбор на плодовитость	Увеличение числа кладок и числа яиц в кладке (катаморфоз)
Общая возрастная элиминация:			
1. Неполовозрелых особей	То же	Отбор на плодовитость и, кроме того, на продление жизни	Увеличение числа кладок, продление жизни Увеличение размеров яиц и молодежи (гиперморфоз)
2. Половозрелых особей	То же	Отбор на плодовитость и, кроме того, на раннее половое созревание	Увеличение числа яиц в одной кладке Раннее созревание (гипоморфоз)
Индивидуальная элиминация (по возрастам):			
1. Физическая элиминация	Конституциональная борьба с физическими факторами среды	Отбор на стойкость (приспособленность) к данным условиям	Алломорфоз Ароморфоз
2. Прямая, или биотическая, элиминация	Прямая межвидовая борьба с хищниками, паразитами, болезнями	Отбор на приспособленность в средствах защиты	Алломорфоз Ароморфоз
3. Косвенная элиминация (голодом)	Косвенная межвидовая и внутривидовая борьба или конкуренция за средства к жизни, а также периодическая голодовка	Отбор на экономичность, т. е. максимальную приспособленность в добыче и использовании пищи и увеличении плодовитости	Телеморфоз
Комбинированная возрастная элиминация:			
Косвенная элиминация зрелых и прямая элиминация молодежи	Внутривидовая конкуренция Конституциональная и прямая борьба молодых с хищниками	Отбор на экономичность взрослых, на увеличение размеров и стойкости молодежи	Телеморфоз Гиперморфоз Гигантизм

ливаются физическая индивидуальная элиминация (конституциональная борьба с климатом) и прямая биотическая элиминация (уничтожение врагами, паразитами и болезнями). Непосредственное истребление ведет к устранению перенаселения и косвенной элиминации (конкуренции). Дальнейшая специализация прекращается. Организм приспособляется к новой среде путем алломорфоза. Если уничтожение имеет неизбирательный характер (общая элиминация), то произойдет отбор на максимальную плодовитость, что будет способствовать ускорению темпа эволюции. Если же эта элиминация, имея возрастной характер и падая на зрелую стадию, приводит к отбору на раннее созревание, то возможны явления недоразвития (катаморфоз), связанные с деспециализацией.

Таким образом, мы видим, что различные формы борьбы за существование и естественного отбора удается без особого труда связать с вытекающими из них типичными направлениями эволюционного процесса, если только учитывать специфику процессов элиминации при различных формах борьбы за существование.

2. Естественный отбор и формы эволюционного процесса (адаптациоморфоза)

Вопрос об общем значении естественного отбора как наиболее ответственного фактора прогрессивной эволюции мы уже разбирали. Здесь мы коснемся вопроса о значении различных форм естественного отбора. Очень детально разработан вопрос о различных формах естественного отбора в сводке Дж. Гулика (Gulick, 1905). Его классификация, однако, чрезвычайно сложна и с трудом поддается обзору. Для нашей задачи — разбора вопроса о значении различных форм элиминации и естественного отбора в установлении типичных направлений эволюционного процесса — можно ограничиться лишь рассмотрением нескольких основных форм естественного отбора. Основные подразделения Гулика следующие:

- 1) пассивная селекция, определяемая изменением внешней среды,
- 2) активная селекция, определяемая изменением отношения самого организма, иначе использующего ту же самую среду, и
- 3) рефлексивная селекция, определяемая отношением членов того же вида друг к другу.

Последняя форма отбора определяется внутривидовой борьбой за существование — за средства к жизни и размножение — и включает, следовательно, и половой отбор. Мы разберем здесь лишь значение борьбы за пищу, ведущую к отбору на экономию затрат при ее добывании и на максимальное ее использование.

Первые две формы отбора с трудом разграничимы, так как при изменении внешней среды естественно изменяются и формы использования этой среды, т. е. к пассивной селекции неизбежно присоединяется и активная. С другой стороны, при изменении

отношения организма к той же самой среде, последняя неизбежно изменяется, и, следовательно, активная селекция будет осложнена присоединением пассивной. Несмотря на недостатки этого разделения, я считаю здесь ценным само подчеркивание активной роли организма, определяющего в значительной мере свое отношение к внешней среде. Однако, в масштабе всей эволюции не так важно, откуда исходит первый толчок к дальнейшим изменениям — от окружающей среды или от самого организма, так как всякое такое изменение неизбежно захватывает и среду и организм, и направление эволюции определяется в конце концов всегда теми конкретными соотношениями, которые устанавливаются между организмом и средой. При этом я всегда понимаю среду в самом широком смысле, т. е. противопоставляю организм как особь всей окружающей среде (включающей, следовательно, и другие особи того же самого вида организмов). Поэтому в понимание соотношения организма и среды входят все формы взаимодействия, и их результатом являются все формы естественного отбора.

Учитывая разнообразные формы элиминации, можно провизорно наметить следующие формы прямого естественного отбора:

- I. Отбор на плодовитость (на жизнь в потомстве).
- II. Отбор на жизнеспособность в данных условиях (на приспособленность вида).
 - A. На максимальное доживание до половой зрелости (приспособленность эмбрионов и молодежи);
 - Б. На максимальную обеспеченность жизни половозрелых особей, (приспособленность взрослых);
 1. На успешное добывание средств к жизни,
 2. На обеспечение потомством (сюда входит и половой отбор),
 3. На защиту от неблагоприятных физических факторов среды,
 4. На защиту от биотических факторов (выработка средств активной и пассивной защиты от хищников и паразитов),

Во всех этих случаях *прямой отбор* может иметь более пассивный характер, если изменяется сама среда, или более активный, если организм изменяет свое отношение к среде. Отмечаем также характерный для последней фазы приспособления — *стабилизирующий отбор* совпадающих мутаций, вступающий в действие во всех тех случаях, когда особи данного вида уже приспособительно модифицированы (аккомодированы). Стабилизирующий отбор перестраивает механизм наследственности и развития, так что вид приобретает более устойчивые приспособленные (адаптивные) формы.

Наконец, *косвенный отбор* может привести к развитию безразличных, или даже отчасти вредных признаков через коррелятивные связи с прямо отбираемыми признаками.

Я буду здесь касаться лишь естественного отбора на максимальную плодовитость или, наоборот, на снижение плодовитости, а также естественного отбора на жизнеспособность: 1) в разнообразных условиях существования, 2) в более частных условиях существования, 3) в среде с ограниченными ресурсами, так как

именно эти формы отбора ведут к более широкой адаптации типа ароморфозов, к частной адаптации типа алломорфозов или, наконец, к специализации, или телеморфозам. Исчерпывающего анализа возможных форм естественного отбора вообще я здесь не даю и, в частности, не касаюсь и полового отбора.

Мы видели, что борьба за существование и естественный отбор представляют общую характеристику жизни. Ни борьба за существование никогда не прекращается, ни естественный отбор не теряет своей действенности, даже в экспериментальных оптимальных условиях существования. И, однако, влияние естественного отбора может быть настолько ослаблено, что его интегрирующая роль оказывается недостаточной, чтобы противодействовать разрушающему влиянию процесса беспорядочного накопления мутаций. Мы начнем рассмотрение разных форм естественного отбора именно с этого довольно редкого случая.

А. Ослабление естественного отбора (отбор на жизнеспособность в оптимальных условиях)

Если животное попадает в исключительно благоприятные условия полной обеспеченности средствами существования, то оно быстро увеличивается в своей численности. Если, однако, при полной обеспеченности жизненными средствами, оно подвергается весьма значительному, и притом неизбирательному, истреблению врагами подавляющей мощности (сильные хищники, паразиты, эпидемические болезни), то численность данной формы может оставаться невысокой. При отсутствии конкуренции и индивидуальной элиминации эффективность естественного отбора падает (остается лишь отбор на элементарную жизнеспособность в оптимальных условиях). В этом случае в популяции будет происходить непрерывное, и притом беспорядочное, накопление мутаций. Кроме генных мутаций будут накапливаться и не вполне сбалансированные хромосомальные aberrации (гетероплоиды, дубликации), что приводит к дальнейшему повышению темпа мутирования. Бесконтрольное накопление мутаций приводит, как мы знаем (Шмаль-гаузен, 1938—1), к дезорганизации. В данном случае произойдут дегенеративные изменения во всех тех частях организации, которые не являются жизненно необходимыми в данных (оптимальных) условиях существования. Чрезмерное ослабление естественного отбора приводит, следовательно, к более или менее общей дегенерации, т. е. к катаморфозу, характерным проявлением которого является недоразвитие. Частично такие дегенеративные явления замечаются у домашних животных, обладающих во многом признаками недоразвития (Hilzheimer, 1926). Роль истребляющего фактора подавляющей мощности здесь принадлежит человеку, который в то же самое время ставит домашних животных в оптимальные условия питания и защиты от вредных влияний. Конечно, дегенеративные явления касаются здесь признаков, не от-

бираемых человеком и не имеющих также жизненно важного значения в создаваемой человеком обстановке.

Период расцвета пещерного медведя совпадал с переходом на растительную пищу и с увеличением его размеров. Пещерный медведь был полностью обеспечен пищевым материалом. Жизнь в пещерах давала ему защиту от непогоды, от холода и от врагов. Однако, по всей вероятности, скученная жизнь способствовала и возникновению эпидемий. Во всяком случае, остатки пещерного медведя (Абель, 1929) показывают огромную изменчивость частей скелета, с очень большим числом патологических изменений, связанных с пережитыми болезнями. Пещерный медведь, попавший в оптимальные условия существования, пошел по пути общей дегенерации. Полное его истребление обусловлено, вероятно, частью болезнями, но не малую роль сыграла при этом и деятельность человека. По О. Абелью, такие дегенеративные явления служат основной причиной вымирания [он следует в этом теории дегенерации, предложенной Ларгером (Larger, 1913)]. Мы думаем, что это неверно, — это лишь показатель большой неизбирательной потребляемости при полной обеспеченности средствами существования. Однако большая общая потребляемость, конечно, может привести и к полному истреблению данного вида животных. Очень сильно выражены дегенеративные явления у паразитов, и это, несомненно, связано с оптимальными условиями жизни для тех особей, которым удалось попасть в подходящего хозяина.

Б. Естественный отбор на плодовитость

Большая общая потребляемость ведет и к другому результату. Так как при большой цифре гибели чаще будут выживать и оставлять потомство отдельные особи из больших кладок (пометов) или из большего их числа, чем из малых кладок или малого числа кладок, то они и будут передавать по наследству способность к более крупным кладкам или к большему числу периодов размножения (в одном сезоне или в последовательных). Таким образом, фактически, в силу простой статистической закономерности, неизбирательная смертность приведет к естественному отбору на плодовитость. В качестве примера можно привести большую потребляемость (птицами) и большую плодовитость многих насекомых и, в частности, вредителей леса и поля, а также на большую потребляемость (хищниками) и большую плодовитость многих мышевидных грызунов (домашней или лесной мыши; полевки и др.).

Если же большая общая истребляемость имеет возрастной характер и падает в особенности на зрелый возраст, то больше шансов оставить после себя потомство получают те особи, которые раньше приступят к размножению. С этим связано удлинение личиночного периода (многие жуки, цикады и др.) и укорочение жизни зрелой особи при интенсивном размножении в самом начале жизни имаго (поденки). Сильная истребляемость взрослых

может привести и к отбору особей с максимально ранним и даже преждевременным половым созреванием. В этом случае раннее созревание может сопровождаться сокращением периода роста (уменьшением общих размеров) и даже недоразвитием. Отбор особей с ранним размножением приведет к уменьшению общих размеров тела и его недоразвитию, т. е. эволюция пойдет по пути *катаморфоза* (гипоморфоза). По этому пути пошла, очевидно, эволюция коловраток, тихоходок, клещей, копепоидов, тлей и мн. др. Искусственный отбор на скороспелость приводит частично к подобным же результатам, т. е. к недоразвитию, которое характерно и вообще для домашних животных по сравнению с дикими и в особенности для скороспелых пород по сравнению с позднеспелыми. В частности, признаки недоразвития хорошо выражены у скороспелых свиней (по Natusius, цит. по Hilzheimer, 1926). Если большая общая потребляемость падает на яйца, зародышей, личинку или молодь, не достигшую половой зрелости, то отбор пойдет в направлении тех особей, которые скорее проходят опасную фазу жизни, т. е. особей с более быстрым развитием и ранним созреванием (однако без недоразвития, так как недоразвитые особи элиминируются более интенсивно по условию). Во-вторых, отбор пойдет, конечно, по линии максимальной плодовитости. Так как, однако, при общей потребляемости яиц, зародышей, а иногда и молоди (при наличии заботы о потомстве) чаще гибнут целые кладки, то положительное значение приобретает увеличение числа кладок хотя бы за счет уменьшения числа яиц в одной кладке. Положительное значение приобретают также дробность и полнота кладок. Такое значение может иметь разрозненное откладывание яиц (тритон) или откладывание малыми кучками. Еще важнее, однако, продление размножаемости на несколько сезонов (отдельные сезоны могут быть весьма неблагоприятными для молоди), т. е. удлинение жизни половозрелой особи. Соответственно многие рыбы, амфибии, рептилии и иногда птицы отличаются особой длительностью жизни. В меньшей мере это касается млекопитающих, у которых зародышевая жизнь, а частью и жизнь молоди, протекает в условиях хорошей защиты.

Если животное обладает постоянным ростом, то продление жизни приводит и к продлению роста. Это связано у позвоночных иногда с изменением пропорций, характерным для *гиперморфоза*. Увеличение размеров тела у некоторых рыб (осетровых) и рептилий (динозавров) объясняется, вероятно, отчасти большой потребляемостью молоди.

В. Естественный отбор на высшую организацию (или отбор на жизнеспособность в разнообразных условиях)

При индивидуальной, т. е. избирательной, элиминации результат зависит от тех условий, в каких происходит эта элиминация. Если эти условия весьма разнообразны, т. е. организм ме

Няет свое местопребывание и входит в столкновение с многочисленными абиотическими и биотическими факторами при полной обеспеченности жизненными средствами (т. е. элиминация имеет характер физической и биотической элиминации), то в процессе естественного отбора будут сохраняться для размножения особи, наиболее жизнеспособные при разнообразных условиях борьбы за существование. В этой форме естественного отбора на общую жизнеспособность мы видим основной интегрирующий фактор эволюции. Наибольшее значение приобретает не приспособленность к частным внешним условиям (поскольку они изменчивы), а внутренняя слаженность частей организма, приспособленного к очень широким условиям разнообразной жизненной обстановки. Обеспеченность жизненными средствами и отсутствие конкуренции допускают довольно широкий масштаб индивидуальной изменчивости. Организм приобретает, благодаря большому накоплению мутаций, большую пластичность. Кроме того, при большой плодовитости и раннее созревание. Таким образом, налицо все условия для быстрой прогрессивной эволюции: большая изменчивость, интенсивный отбор (большая индивидуальная потребляемость) и быстрая смена поколений. Если этот отбор идет по линии повышения жизнеспособности в разнообразных условиях среды, а это возможно в случае повышения организации, с установлением более широких адаптаций, связанных более сложной системой морфогенетических и физиологических корреляций, то эволюция животного может привести к ароморфозу, т. е. к расширению среды обитания с использованием новых возможностей. Само собой разумеется, что это направление эволюции касается организма на всех этапах его развития, т. е. целых онтогенезов. Расширение среды обитания может быть достигнуто, например, приобретением живородности. Подобное же значение имело приобретение яйцевых и зародышевых оболочек рептилиями, — именно это дало им возможность вполне завоевать сушу, т. е. огромную новую область жизнеобитания с совершенно тогда еще неиспользованными ресурсами. Здесь эмбриональные приспособления, т. е. ценогенезы, приобрели значение ароморфозов.

Примером этого направления эволюции по пути ароморфоза могут служить мезозойские млекопитающие: мелкие и, очевидно, очень плодовитые животные, вполне обеспеченные пищевым материалом (главным образом, насекомыми), они сильно истреблялись во всех возрастах как климатическими условиями, при вероятном отсутствии живородности и достаточной заботы о потомстве, так и врагами (в частности — хищными динозаврами). В жестокой борьбе за существование, но без принижающей конкуренции, они быстро повышали свою организацию. В особенности, очевидно, развивались головной мозг, органы чувств, органы дыхания и кровообращения; увеличилась общая активность животного; развилось живорождение и забота о потомстве (кормление молоком). Млекопитающие поднялись на высшую ступень эволюции.

Когда они таким образом, подняв свою организацию, уменьшили истребляемость, их численность стала возрастать. Этому увеличению численности способствовало, помимо прочего, и улучшение общих условий жизни и питания в начале третичного периода. Распространение высших растений, а через это и многочисленных насекомых, способствовало значительному возрастанию пищевых ресурсов. Элиминация продолжала идти под знаком прямой борьбы, поддерживавшей высокие темпы эволюции и высокую пластичность примитивных млекопитающих. С возрастанием численности началась затем дифференциация и приспособление к частным условиям существования (алломорфоз). Это снимало остроту начинающейся взаимной конкуренции. Однако по мере дальнейшего размножения все же вновь возрастала и косвенная элиминация со всеми ее последствиями (телеморфоз).

Во всех тех случаях, когда нарождается действительно новая форма, она не обладает еще преимуществами имеющихся уже специалистов; она неизбежно сильно истребляется. Однако, именно благодаря отсутствию специализации она может занять новое место в природе, еще не занятое другими организмами или освобожденное вследствие вымирания других организмов при быстрых изменениях жизненных условий. Если организм попадает в этом новом месте в благоприятные условия питания, то он может очень быстро пойти по указанному пути прогрессивной эволюции, характеризующему ароморфоз.

Г. Естественный отбор на частную приспособленность (или отбор на жизнеспособность в частных условиях)

При индивидуальной элиминации в частных условиях существования преимущества в борьбе за существование с абиотическими и биотическими факторами получают особи, лучше приспособленные именно к этим частным условиям существования: более стойкие по отношению к физическим факторам среды, более защищенные против хищников и паразитов и более иммунные против вирусов и микробов. И здесь, в случае сильной индивидуальной элиминации, не будет происходить увеличения численности, и, следовательно, жизненные средства будут достаточно доступными для всех особей данного вида (конечно, в случае отсутствия конкурентов иного вида). Это позволит сохранить достаточную пластичность. Вместе с тем интенсивная элиминация будет поддерживать и высокую плодовитость. Таким образом, имеются предпосылки для достаточно быстрой эволюции по пути приспособления организма к данной среде (или точнее — так как организм и раньше был приспособлен к какой-то среде — по пути замены одной среды другою). Повышение жизнеспособности в новой среде, смена приспособлений обозначается нами как *алломорфоз*. Приспособление к данной среде может выражаться в развитии средств добычи пропитания и особенно в развитии средств защиты как активной, так и пассивной, от физических факторов и от врагов.

Отбор на защищенность от физических факторов может привести к развитию таких, например, образований, как роговые чешуи рептилий (защита от высыхания), как волосы млекопитающих (защита от холода) или их живородность (защита зародыша, частью и от холода). Отбор на защищенность от биотических факторов приводит к развитию средств активной защиты (бег млекопитающих, орудия защиты, как, например, рога) или средств пассивной защиты (панцыри, покровительственная окраска и рисунок).

Конечно, и здесь по пути приспособления к новой среде идет весь организм в целом и все его стадии развития, т. е. весь онтогенез. Значительная элиминация ранних стадий развития приведет к отбору в направлении продления жизни особи в зрелом состоянии. Если эта элиминация приобретает избирательный характер, то возможен отбор особей более стойких, более защищенных на этих стадиях развития. В этом смысле может иметь значение более мощное развитие системы яйцевых и зародышевых оболочек, окраска яйца, скорость развития, стойкость эмбриона против температурных и других уклонений физических условий развития. Таким образом, при избирательной элиминации зародышей, отбор на большую их стойкость, приспособленность их к специальным условиям существования приведет к развитию эмбриоадаптаций, или ценогенезов.

Если элиминируется вылупившаяся из яйца молодь, то положительное значение может приобрести увеличение запаса желтка в яйце (или продление внутриутробной жизни у живородящих форм), поскольку оно ведет к большей величине и более высокой дифференцировке, а следовательно, и к увеличению стойкости молоди. Увеличение размеров яиц или продление внутриутробной жизни и увеличение размеров детенышей частично будет связано и с увеличением размеров взрослого животного. К тому же результату приводит и общая потребляемость молоди при продлении жизни у форм с длительным ростом. Отсюда наклонность к увеличению общих размеров тела в филогенетических ветвях. Еще резче, однако, это выражается при специализации и отборе на экономичность обмена.

При большой истребляемости личиночной стадии развития индивидуальная элиминация ведет к увеличению приспособленности личиночной формы к ее специфическим условиям существования. В результате развиваются личиночные адаптации, или ценогенезы как частные выражения алломорфоза.

Д. Естественный отбор на экономичность обмена и снижение плодовитости (или отбор на жизнеспособность в ограниченных условиях)

При косвенной индивидуальной элиминации (голодом) естественный отбор приобретает своеобразное направление к достижению максимальной экономии жизненных средств.

Если прямая элиминация абиотическими и биотическими фак-

торами не велика, то наступает быстрое увеличение численности популяции вплоть до максимально возможного насыщения данной среды обитания. При этом неизбежно сказывается нехватка жизненных средств и начинается голодание (хотя бы только периодическое, например зимнее), которое особенно тяжело сказывается на молоди. При индивидуальных различиях в успешности добывания пищи и в совершенстве ее использования будет происходить косвенная индивидуальная элиминация особей, менее приспособленных к этим условиям среды. В процессе борьбы за существование у животных, живущих впроголодь, решающую роль приобретает именно добывание и использование пищи. Вместе с тем элиминация обычно не будет полной — различие между особями выразится лишь в большей или меньшей истощенности. При этом, однако, неизбежно увеличится смертность более истощенных особей от других причин (врагов, паразитов и болезней, а также от зимней голодовки), а кроме того, резко снизится их плодовитость (численность одновременно оставляемого потомства). Возможности добывания пищи возрастают по мере специализации на одном роде пищи, в котором данная форма не имеет конкурентов. Поэтому косвенная элиминация, означающая обычно жесточайшую конкуренцию, ведет прежде всего к резкой дифференциации и расхождению признаков по принципу специализации в отношении жизненных средств. В дальнейшем отбор может идти только в направлении максимального экономичного использования данного пищевого материала. Организм окончательно связывается с данными весьма узкими условиями среды, к которым он максимально приспособлен, и далее уже не может выйти за ее пределы. Косвенная элиминация устраняет все особи, не вполне приспособленные, т. е. уклоняющиеся от средней «нормы» (при неизменных условиях среды). Индивидуальная изменчивость падает при этом до минимума. Это путь телеморфоза. Вместе с тем, как упомянуто, преимуущество во внутривидовой конкуренции получают и особи, менее истощенные процессами, связанными с размножением, т. е. менее плодовитые. Естественный отбор пойдет на снижение плодовитости в смысле уменьшения величины кладок (пометов). Кроме того, от голодовки будет особенно страдать молодой, еще растущий организм. Смертность молоди возрастет особенно сильно. В связи с этим возможны три пути дальнейшей эволюции.

Первый путь — прекращение конкуренции между молодой и взрослыми путем биологического расхождения между ними. В процессе естественного отбора выживает скорее та молодь, которая по своим жизненным требованиям несколько более отличается от взрослых, чем другие особи. Переход в иную экологическую нишу с иным родом питания может обеспечить молодь от конкуренции со взрослыми. Конкуренция же внутри молодого поколения приведет лишь к дальнейшей специализации молоди. По этому пути пошла эволюция у многих костистых рыб и у амфибий (по крайней мере, у тех форм, потребляемость которых абиотическими и биотическими факторами не велика). Тот же путь сле-

специализации ясно выражен у очень многих беспозвоночных и, особенно, у насекомых с ярко выраженной личиночной специализацией.

Второй путь намечается при сходном образе жизни молодежи и взрослых. В этом случае молодежь особенно страдает от конкуренции со взрослыми. Гибель молодежи очень велика, и шансы оставить какое-либо потомство (доживающее до зрелого возраста) имеют лишь особи с очень длительным размножением. Сокращение гибели молодежи достигается увеличением размеров яиц. При большой конкуренции особой элиминации подвергаются более слабые особи из каждого нового поколения молодых, и в процессе отбора выживают наиболее развитые и крупные особи молодого поколения. Большая стойкость и величина молодежи может быть только результатом наличия более значительного запаса желтка в яйце. Следовательно, элиминации подвергнутся в среднем слабые особи, вылупившиеся из более мелких яиц. Естественный отбор приведет к переживанию отдельных более развитых и крупных особей, развившихся из более крупных яиц. Увеличение размеров яиц возможно, однако, лишь за счет значительного сокращения их числа, т. е. дальнейшего уменьшения плодовитости (мы видели, что сильная конкуренция вообще связана с отбором на снижение плодовитости). Так как очень часто гибнут целые кладки, а не отдельные яйца, то поддержание существования вида требует продления периода зрелости, так как только те особи имеют шансы оставить потомство, которые размножаются понемногу (малые кладки), но в течение длительного времени (целого ряда сезонов). В этом случае трата энергии на размножение сведется к минимуму, и все же сохранятся возможности оставить достаточное для поддержания существования вида потомство. Для животного с длительным ростом продление жизни означает вместе с тем увеличение общих размеров тела. Увеличение размеров яиц может, в свою очередь, быть связанным с увеличением общих размеров животного. Наконец, отбор на экономичность обмена означает также и отбор на увеличение размеров тела (однако до известного предела, определяемого тратой энергии на добывание пищи), так как крупный организм теряет меньше продуцируемого им тепла (его поверхность относительно меньше), которое может быть использовано самим организмом в качестве источника полезной энергии.

Таким образом, наличие острой конкуренции между молодыми и взрослыми особями (если они живут в одной и той же среде), при отсутствии забот о потомстве, ведет к увеличению размеров яиц, к значительному уменьшению величины отдельных кладок, к растяжению размножения на многие сезоны, т. е. к увеличению длительности жизни животного. Кроме того, та же конкуренция ведет к увеличению общих размеров тела. У животных с длительным ростом это увеличение общих размеров тела может быть очень значительным и верхняя его граница определяется лишь тратой крупными животными энергии на добывание пищи (передвиже-

ые для этого добывания). Для растительноядных животных, живущих в обстановке пышной растительности, эта верхняя граница, во всяком случае, очень высока, и животное может достигнуть гигантских размеров. Это — путь эволюции многих динозавров, которые не имели заботы о потомстве, но при благоприятных условиях существования сильно размножались, так что внутривидовая конкуренция была очень велика. Размеры откладываемых яиц непрерывно возрастали, возрастала и общая величина тела, достигшая у многих травоядных форм действительно гигантских размеров. Этот путь заводит в тупик, так как увеличение размеров яиц ведет к увеличению размеров взрослого, ведет к новому ухудшению положения молоди и дальнейшему увеличению размеров яиц и т. д. Здесь *телеморфоз* переходит в *гипер-морфоз*.

Третий путь эволюции при интенсивной конкуренции намечается также при сходном со взрослыми образе жизни молоди. В этом случае сокращение косвенной элиминации молоди достигается введением заботы о потомстве. Конкуренция взрослых и отбор на максимальную экономичность ведут здесь к еще большему сокращению размеров кладки (помета), так как уход за потомством связан с большой затратой энергии для родителей. Поэтому отбор пойдет на продление функций размножения на многие сезоны, т. е. на значительное увеличение продолжительности жизни. Поскольку косвенная элиминация (голодом) особенно сильно отзывается на молодом, еще растущем организме (большее потребление), то забота о потомстве приобретает особое значение, если она продлена на весь период роста молодого животного вплоть до его зрелости. Однако слишком длительная забота о потомстве ставит в тяжелое положение родителей, и естественный отбор пойдет в общем по линии сокращения этого срока и, во всяком случае, по линии его ограничения одним только благоприятным для прокормления молоди сезоном. Для умеренных стран это будет весна и лето, когда прокормление детенышей не составляет особого труда. Отсюда — ограничение периода ухода за потомством и ограничение периода роста одним сезоном, к концу которого молодой организм завершает свое развитие и рост и вступает с известными запасами в тяжелый зимний период жизни. Этим самым достигается раннее прекращение общего роста (через внутрисекреторную систему) и ограничение размеров тела известными, сравнительно небольшими пределами. Увеличение размеров тела возможно лишь при ускорении процессов роста, при условии полной обеспеченности пищей в течение весеннего и летнего сезонов. По этому пути эволюции пошли птицы с насиживанием яиц (ускорение развития) и кормлением детенышей. Это типичный путь *телеморфоза*.

По сходному пути пошла и эволюция многих млекопитающих. Здесь вместо насиживания яиц было приобретено живорождение, как еще более надежная охрана развития зародыша, а кормление-молоди обеспечено молоком. Конкретная эволюция той или иной

oo

формы зависит, конечно, от многих факторов. В случае значительного сокращения величины помета, длительного кормления молоком и дальнейшей заботы о потомстве, возможно ограничение длительности роста одним сезоном, и тогда результат естественного отбора на максимальную экономичность будет такой же, как и у птиц с весьма совершенной заботой о потомстве, т. е. специализация будет связана с быстрым, но недолгим периодом роста и, следовательно, с установлением ограниченных размеров тела. Так по этому пути телеморфоза шла эволюция у многих насекомоядных и грызунов (у более защищенных форм), у рукокрылых, частью у полуобезьян.

Если наличие пищевых средств ограничено сезоном вегетации то животное либо погружается зимой в спячку, либо уходит в область с другим климатом (перелет птиц). Если же при данных климатических условиях или по роду пищи, кормление хотя бы и сниженное, возможно в течение всего года, то период роста не ограничивается одним сезоном, и поэтому возможно возрастание предела роста и увеличение общих размеров тела.

У млекопитающих (как и у птиц) увеличение общих размеров ясно связано с большей экономичностью обмена. При достаточной обеспеченности кормами во время периода роста большое значение приобретает увеличение интенсивности процесса роста. Таким образом, очень интенсивный рост был приобретен многими млекопитающими, как, например, в особенности копытными, которые в период вегетации, как правило, вполне обеспечены питанием. Зимой они не погружаются в спячку и продолжают добывать себе пропитание в очень трудных условиях. Косвенная элиминация голодом принимает зимой очень острые формы. Это дает условия для отбора на максимальную интенсивность роста в течение периода вегетации, т. е. для отбора особей, вступающих наиболее развитыми, крупными и упитанными в трудные условия зимней жизни.

Мы разбирали здесь значение различных форм борьбы за существование для определения путей эволюционного процесса в несколько абстрактной форме, как это только и было возможно, так как в конкретной жизни никогда не реализуется в чистом виде тот или иной тип борьбы за существование, связанной с определенной формой элиминации и естественного отбора, — и нами в предыдущем изложении приводились иногда одни и те же примеры для иллюстрации разных форм элиминации и отбора. В самом деле, в жизни определенного вида животных одновременно существуют различные формы борьбы за существование, и элиминация имеет разный характер. Приведенный нами разбор показывает значение разных форм элиминации и отбора в изолированном виде. В конкретной эволюции взаимодействие разных форм элиминации может привести к менее типичным результатам. Однако иногда при возрастном распределении разных форм элиминации, возможно и усиление специфического эффекта естественного отбора в данных условиях.

Мы разберем только две возможные комбинации прямой и косвенной элиминации по различным возрастам.

Если косвенная элиминация, т. е. отбор на экономичность падает на молодое животное, а прямая элиминация, т. е. истребление климатом и врагами, — на зрелое, то результатом этого будет специализации молодежи (личинки) и продление ее жизни, т. е. медленное развитие в узко ограниченных условиях, и, с другой стороны, приспособление и сокращение жизни взрослых, раннее их созревание и максимальная плодовитость при однократном размножении. По этому пути пошла эволюция многих насекомых.

Если же косвенная элиминация голодом, т. е. отбор на экономичность, падает на половозрелое животное, а элиминация прямая — на молодь, то первый и второй факторы вместе приведут к увеличению числа кладок (штук) и сокращению числа одновременно откладываемых яиц (рождаемых детенышей), т. е. к удлинению жизни, к увеличению размеров яиц или величины рождаемых детенышей (дает большую защиту) и, в особенности, к развитию заботы о потомстве, к увеличению размеров взрослого животного и его специализации. Так как большая потребляемость молодежи физическими и биотическими факторами наблюдается почти всегда, а взрослая форма нередко оказывается хорошо защищенной, так что ее размножение приводит к явлениям перенаселения с неизбежной конкуренцией, то именно эта комбинация оказывается наиболее обычной. Чаще всего прямая потребляемость молодежи комбинируется с косвенной элиминацией (конкуренцией) взрослых.

Именно эта комбинация легче всего ведет к почти неограниченному возрастанию общих размеров тела. Отсюда — обычное увеличение размеров тела в филогенетических ветвях, ведущих по пути специализации. В частности, по этому пути идет эволюция копытных.

Если прямая потребляемость молодежи усиливается еще благодаря косвенной элиминации, в особенности при наличии конкуренции со взрослой формой (при отсутствии забот о потомстве), т. е. при одинаковом образе жизни молодых и взрослых, то это лишь усиливает отбор более крупных яиц и ускоряет развитие и специализацию молодежи. В этих случаях особенно возможна эволюция по пути развития гигантизма, т. е. телеморфоз дополняется явлениями гиперморфоза.

Развитие гигантизма у многих динозавров шло именно по этому пути, причем ведущим процессом было, очевидно, увеличение размеров яиц. Увеличение размеров яиц имеет, однако, предел, диктуемый величиной таза. Дальнейшее увеличение размеров яйца возможно лишь при увеличении размеров таза (устранение симфиза дает лишь некоторое увеличение предела величины яйца, после чего все равно неизбежно увеличение размеров таза), а это означает общее увеличение размеров тела животного. Этот путь эволюции травоядных динозавров обусловлен, очевидно, потребляемостью молодежи хищниками (хищными динозаврами), допол-202

няемой косвенной элиминацией благодаря конкуренции молодых особей между собой и со взрослой формой. Взрослая форма была хорошо защищена своими размерами, но находилась в условиях конкуренции с себе подобными (особенно зимой). Гигантизм хищников связан, очевидно, кроме того с увеличением размеров добычи.

Развитие гигантизма у растительноядных млекопитающих, — копытных и, в частности, например, слонов, — шло в общем по тому же пути. Ведущим процессом было, очевидно, увеличение размеров новорожденного животного, как средство защиты молоди от крупных хищников. И это было связано с увеличением размеров таза и всего тела взрослого животного. Взрослая форма хорошо защищена, но находилась в условиях конкуренции с себе подобными. Эта конкуренция была особенно жестокой зимой в условиях климата умеренных и холодных стран, где и шла, главным образом, эволюция крупных копытных и наиболее крупных слонов. Увеличение размеров некоторых хищных млекопитающих не достигает такой степени, быть может, отчасти

Естественный отбор и формы эволюции

Формы естественного отбора	Формы борьбы за существование	Формы элиминации	Пути эволюционного процесса
А. Отбор на жизнеспособность (общее ослабление отбора)	Явной борьбы нет (оптимальные условия)	Индивидуальная элиминация леталей и сублеталей	Катаморфоз
Б. Отбор на плодовитость	Конституциональная борьба и прямая межвидовая борьба при подавляющей силе элиминирующих факторов	Общая (неизбирательная) элиминация: 1. до зрелости 2. после созревания	1. Продление жизни (гиперморфоз) 2. Сокращение жизни. Катаморфоз (гипоморфоз)
В. Отбор на высокую организацию (на жизнеспособность в разных условиях)	Прямая межвидовая борьба и конституциональная борьба в разнообразных условиях	Индивидуальная элиминация	Ароморфоз
Г. Отбор на приспособленность (на жизнеспособность в частных условиях)	Конституциональная борьба и межвидовая борьба в частных условиях	Индивидуальная элиминация	Алломорфоз
Д. Отбор на экономичность в обмене и размножении (на жизнеспособность в ограниченных условиях)	Внутривидовая борьба (конкуренция) и периодическая голодовка зимой	Косвенная элиминация (голодом) (Общая элиминация молодых)	Телеморфоз (Гиперморфоз)

благодаря

совершенным формам заботы о потомстве, которое оказывается достаточно защищенным от врагов. Крупная величина определяет здесь, главным образом, размерами добычи и возрастает вместе с последней. В виду того, что косвенная элиминация достигает особой интенсивности, а прямая элиминация врагами у крупных хищников (во взрослом состоянии) почти прекращается (остаются паразиты и болезни), то здесь особенно ясно выражается путь последовательной специализации (телеморфоза).

3. Отбор естественный и искусственный

Антидарвинисты всегда указывают на то, что отбор естественный и искусственный совершенно разные вещи. А так как теория Ч. Дарвина опирается будто бы лишь на аналогию между естественным отбором и искусственным, то на этом основании приходят к отрицанию теории естественного отбора.

Мы в предыдущем изложении старались показать, что естественный отбор проявляется в природе в весьма различных формах, что связано с весьма различными формами борьбы за существование. Поэтому, конечно, нельзя искусственный отбор приравнять к естественному отбору вообще, тем более, что и искусственный отбор известен в различных формах. Первоначальной формой искусственного отбора был бессознательный отбор. Все собственно домашние животные, с довольно значительным числом пород, были выведены еще доисторическим человеком. При этом прежде всего, конечно, гибли те особи, которые не выносили специфических условий содержания в неволе. Это был типичный естественный отбор в новых условиях внешней среды. Затем некультурный человек, содержа животных и истребляя их для своего пропитания, убивал в первую очередь тех, которые не давали выгоды при содержании (плохо несущую курицу, мало удойную корову). Таким образом, уничтожались, главным образом, негодные особи, а сохранялись для размножения остальные. В этом случае искусственный отбор имел совершенно тот же характер, что и естественный (индивидуальная элиминация). Только много позднее человек стал сохранять для размножения сознательно отобранных им лучших животных, а еще позднее он перешел к подбору пар с наиболее подходящими признаками, выводил чистую породу и поддерживал ее чистоту. Здесь мы имеем более быстрые формы отбора. Но и бессознательный отбор доисторического человека сыграл роль вполне действительного фактора при образовании домашних животных, и никакой принципиальной разницы с естественным отбором в нем нет. Подчеркивают иногда и искусственность условий содержания домашних животных человеком, которая не имеет аналогии при естественном отборе в нетронутой человеком природе. Однако и в этом нет никаких принципиальных различий. Искусственность и естественность условий — понятия весьма относительные. Естественные условия бывают в различной среде столь различными (например, на больших глу-

бицах океанов, в пещерах или подземных ходах условия весьма своеобразны), что иногда уклоняются от обычных условий жизни в гораздо большей степени, чем условия жизни домашних животных. Особенно у некультурного человека условия содержания домашних животных не слишком отличны от условий жизни диких. Между тем, в природе мы видим, что в самых различных условиях эволюция строится на одном принципе естественного отбора (в разных его формах). Искусственный отбор отличается от этого принципа лишь в том отношении, что направление отбора определяется не обычной естественной средой с различными абиотическими и биотическими факторами, а в значительной мере — человеком.

∴ Указывали еще на одно различие. При естественной борьбе за существование в результате конкуренции происходит ослабление всех особей, между тем как человек старается поставить отбираемых им животных в наилучшие условия существования. Мы уже видели, что конкуренция в результате перенаселения наблюдается вовсе не так часто и притом не является ценным фактором прогрессивной эволюции, так как ведет к специализации, к потере пластичности и нередко затем к вымиранию. Наибольшее значение в прогрессивной эволюции имеет прямая элиминация, т. е. тот же принцип, который применяется и человеком.

В естественной эволюции постоянное скрещивание приводит к образованию все новых комбинаций. В выведении домашних животных этого не делают, но зато применяют другое — более отдаленную гибридизацию, которая ведет к тому же результату, но с большей скоростью и большей надежностью (так как более заметные различия легче учитываются). Мы видим, что между естественным и искусственным отбором принципиальной разницы с действительности нет. В некоторых случаях даже трудно указать, с чем мы в данном случае имеем дело. Так, например, известные исследования Ветгштейна над влиянием покоса на растительность альпийских лугов показывают нам как будто результат действия естественного отбора, однако под влиянием фактора (покоса), руководимого человеком. Точно так же и интереснейшие исследования Н. В. Цингера над растениями, засоряющими посевы льна, показывают нам в сущности действие естественного отбора, хотя и здесь отбор производился человеком. Этот отбор имел, однако, в виду очистку семян льна, а вовсе не подбор сходных семян сорняков.

Кроме того, нельзя не отметить практического сосуществования обеих форм отбора в экспериментальных условиях проведения естественного или искусственного отбора.

Сосуществование естественного и искусственного отбора в экспериментальных условиях

Если мы будем культивировать какой-либо вид животных в экспериментальных условиях, не производя никакого отбора, то, как мы уже упоминали, естественный отбор все равно будет про-

исходить, даже и в том случае, если мы поставим нашу культуру в оптимальные условия питания, температуры, влажности и т. п. Здесь, в искусственных условиях, будет протекать естественный отбор, но направление этого отбора зависит от тех экспериментальных условий, которые созданы нами. Организм начнет изменяться по пути приспособления к нашим экспериментальным условиям. Если эти условия оптимальны и исключают многие элиминирующие факторы естественной среды, то произойдет очень быстрое накопление разнообразнейших мутаций. Бесконтрольное накопление мутаций поведет организм в направлении недоразвития многих черт организации, т. е. по пути общей дегенерации (но не вымирания). Элиминироваться будут только летали и сублетали. Если мы в такой культуре предпримем искусственный отбор по каким-либо признакам, то и этим естественный отбор на жизнеспособность в данных условиях не снимается, и чем дольше ведется данная культура, тем более она будет приспособлена к тем условиям существования, в которых она выводилась.

Процесс естественного отбора в известных условиях среды ведет к тому, что элементы этой среды становятся необходимыми условиями развития и существования организма. Поэтому порода или сорт, выведенные путем селекции в известных условиях климата, кормления, содержания, могут полностью выявить и сохранить свои свойства только в тех же условиях климата, кормления и содержания, в каких они были выведены. В противном случае ускользающий из-под контроля, но всегда существующий естественный отбор на новые условия содержания неизбежно изменит свойства породы или сорта. Здесь имеются в виду именно наследственные отличия, так как в отношении фенотипических особенностей и без того ясно, что в новых условиях развития особи они будут иными.

С другой стороны, если новый сорт или породу культивировать даже в тех самых условиях, в каких они были выведены, но без постоянной поддержки искусственного отбора по тем признакам и свойствам, по которым производилась селекция или выведение сорта или породы, то неизбежно будет происходить не только накопление мутаций как раз по этим признакам и свойствам (так как они очутились вне контроля со стороны человека), но и естественный отбор будет влиять в каких-то новых направлениях. Эти направления естественного отбора чаще всего будут вести в сторону частичного восстановления признаков и свойств, бывших у данного вида животного или растения до начала селекции. Таким образом, неизбежно будет происходить вырождение и одичание сорта или породы.

Поэтому нужно вести селекцию по известным желательным признакам всегда в таких условиях климата, кормления и содержания, в каких предполагается и дальнейшая эксплуатация полученной породы или сорта. Даже и при этих условиях свойства породы могут быть сохранены лишь при поддержке постоянной селекции по характерным признакам, ценным в данной породе.

Подчеркивая принципиальное сходство естественного отбора с искусственным, мы не думаем отрицать специфики последнего и особенно в его новейших формах индивидуального испытания и подбора пар для скрещивания.

Именно эта специфика новейших форм искусственного отбора была использована антидарвинистами (Radl, 1909), которые на основании проводимой Ч. Дарвином аналогии дошли до упреков в антропоморфном представлении о природе, выбирающей подходящий материал для известных целей (приспособления), т. е. обвиняли Дарвина в тех именно телеологических представлениях, которые разрушались его теорией. Мы здесь должны еще раз подчеркнуть, что в отличие от современного искусственного отбора человеком в природе происходит не выбор подходящего (приспособленного) материала, а лишь его («переживание» вследствие элиминации, т. е. преобладающего уничтожения менее приспособленных (менее жизнеспособных в данных условиях) особей. Кроме того, мы не можем не отметить и известной специфики материала, с которым оперирует человек. Естественный отбор имеет дело, главным образом, с малыми мутациями и их всевозможными перекомбинациями в процессе беспорядочного скрещивания. Человек замечает и отбирает только крупные мутации, имеющие в большинстве уже свое историческое прошлое, и сознательно их комбинирует. Если и в естественной эволюции хромосомальные aberrации имеют, повидимому, немалое значение (особенно перестановки, частью дубликации, полисомия и, наконец, полиплоидия), то в выведении культурных пород они приобретают еще большее значение. Если полиплоидия играет довольно заметную роль в естественном видообразовании у растений, то в выведении новых, и притом ценных, сортов растений она приобретает совершенно исключительное значение, особенно в связи с установлением возможности весьма легкого экспериментального получения полиплоидов. Полиплоидный организм, не обладая новыми генами, имеет нередко преимущества большей величины, большей урожайности и большей стойкости. Межвидовая гибридизация дает возможность быстрого скомбинирования весьма различных ценных качеств, а экспериментальное удвоение числа хромосом позволяет преодолеть бесплодие полученных гибридов (получение амфиди-плоидов). Перекомбинирование и отбор получают, таким образом, в руках человека значение весьма действенного средства для быстрого получения новых ценных сортов и пород. Человек пользуется гораздо большими возможностями экспериментального комбинирования весьма значительных различий и быстрого получения новых искусственно синтезированных форм, чем природа с ее естественным отбором. Однако последний захватывает организм значительно глубже. В медленном процессе естественного отбора происходит действительно коренная переработка всего старого и выдвижение все новых, нередко глубоко, в своих основах отличающихся форм организмов.

VII. ЗАКОНОМЕРНОСТИ ЭВОЛЮЦИИ

1. Типичная последовательность в смене фаз эволюционного процесса (смена форм адапциоморфоза)

Конкретные пути эволюционного процесса в течение долгих геологических периодов могут быть весьма различными, и однако при ближайшем анализе этих путей можно вскрыть известные закономерности в их течении и в их смене. Выделенные нами типичные направления эволюции, характеризуемые разными формами приспособления организма к меняющейся среде (адапциоморфоза), представляют результат известной абстракции. В конкретной эволюции они устанавливаются не всегда с такой определенностью, и основной причиной этого является реальный переход одних форм адапциоморфоза в другие. Этот переход означает смену направления эволюционного процесса, и интересно отметить, что и в этой смене наблюдаются некоторые типичные закономерности, на которые мы часто уже указывали в предыдущем изложении.

Для того чтобы эти закономерности стали для нас более ясными, мы должны, однако, обратить наше внимание не только на •связанные с изменениями среды морфофизиологические изменения •организма, но и на изменение в общебиологических соотношениях.

В силу процесса естественного отбора наиболее приспособленных особей нормальный путь эволюции есть путь непрерывной *смены приспособлений* (адапциоморфоз), связанной с непрерывными изменениями внешней среды (с ее абиотической и биотической характеристикой). Эта смена приспособлений может быть с успехом реализована лишь при определенных темпах эволюции организма. Организм должен в своих изменениях по меньшей мере поспевать за изменениями среды для того, чтобы сохранить известный уровень приспособленности. Только при этом условии соотношения между организмом и средой приобретают *в своем изменении* характер до известной степени устойчивого движения.

Вид, изменяющийся слишком медленно, отстающий в своей эволюции от изменений среды, теряет свою приспособленность, попадает во все худшие условия существования, его смертность увеличивается, его численность и ареал распространения сокращаются. Чем более падает численность вида, чем более ограничивается его распространение, тем более замирает темп эволюции, тем быстрее идет данный вид по пути вымирания.

Таким образом, в реальных условиях меняющейся среды можно, вместе с А. Н. Северцовым, различать:

1. **Биологический прогресс**, или расцветание, определяемое относительно высокими темпами эволюции (по отношению к изменению среды), при которых приспособленность организма к изменяющейся среде возрастает. Это возрастание приспособленности вовсе не означает обязательно усложнения организации. Наоборот, при упрощении условий существования и организация будет упрощаться. Все дело лишь в соотношениях между темпами изменений организма и среды, а не в направлении этих изменений.

Объективным показателем биологического прогресса является увеличение численности, ведущее к расселению и расширению ареала распространения. Это расселение ведет затем к распаду на многочисленные местные (географические и экологические) формы, т. е. к прогрессивной дифференциации вида.

2. **Биологическую стабилизацию**, — определяемую согласованностью темпов эволюции и изменения среды, при которой приспособленность организма к изменяющейся среде сохраняется на известном уровне. При этом организация может усложняться при усложнении жизненной обстановки, или упрощаться при упрощении условий существования, или, наконец, чаще всего, она будет изменяться в соответствии с изменениями внешней среды, оставаясь в общем на одинаковом уровне сложности строения.

Объективным показателем стабильности является сохранение некоторой средней численности, сохранение области распространения с возможными миграциями, но без значительного расселения.

Стабилизация не означает прекращения эволюции, — наоборот, она означает максимальную согласованность изменений организма с изменениями среды. При этом, конечно, продолжается и основной процесс дифференциации местных форм. Стабильное состояние не бывает длительным, так как всякое резкое изменение факторов внешней среды (хотя бы вторжение новой формы) должно его нарушить в том или ином направлении.

3. **Биологический регресс**, или вымирание, определяемое отставанием темпа эволюции данной формы от темпа изменений окружающей ее жизненной обстановки. Это не означает обязательно упрощения организации, хотя при этом возможны и дегенеративные явления. Возможно и усложнение строения организма (гиперморфоз). Однако уровень приспособленности организма к изменяющейся среде непрерывно снижается. Дифференциация вида возможна и в этом случае, хотя ее масштаб явно сокращается.

Объективным показателем биологического регресса является уменьшение численности, сокращение ареала распространения. При этом устанавливаются нередко перерывы в распространении вида. Он сохраняется некоторое время в виде реликтов, обособлен-

ными островами, в обстановке более близкой к прежней, но затем полностью вымирает (если не произойдет благоприятного изменения соотношений).

Естественно, что наиболее яркое выражение получают различные направления эволюционного процесса именно в первом случае — при биологическом прогрессе, так как только здесь организм выдвигается вперед и перед ним раскрываются новые области и новые возможности дальнейшей эволюции. Однако мы видели, что биологический прогресс вовсе не означает обязательно усложнения организации, т. е. морфофизиологического прогресса. Между тем, именно в этом последнем мы видим наиболее существенную характеристику эволюционного процесса. Таким образом, ясно, что наибольшее значение приобретают те пути морфофизиологического прогресса, т. е. усложнения организации, которые связаны с биологическим прогрессом или завоеванием новых мест в природе. В ароморфозах А. Н. Северцова мы и имеем как раз такие преобразования организации. Поэтому мы и должны прежде всего фиксировать наше внимание на тех предпосылках, которые в конкретных условиях эволюции приводят к ароморфозам.

Уже Э. Коп отметил, что все новые филогенетические ветви начинаются от «неспециализированных» форм. Специализированный организм слишком связан со своей ограниченной средой и не может ее покинуть. Во всех своих изменениях он следует за ее изменениями, но выйти за ее пределы, где он попадает сразу в иные условия существования, он не может, так как в этих иных условиях его смертность (главным образом, прямая элиминация) сразу повысится. Размножаемость в этих условиях окажется недостаточной для поддержания численности на известном уровне. Если все же среда коренным образом меняется, то специализированный организм оказывается недостаточно пластичным и, как правило, вымирает.

Неспециализированный организм не настолько связан с *частными* условиями среды, чтобы не быть в состоянии заменить их другими частными же условиями. Кроме того, и пластичность его выше благодаря большей изменчивости, большей плодовитости, более короткой жизни и, следовательно, более быстрой смене поколений и, наконец, большей абсолютной численности при более широком распространении недифференцированного вида. Таким образом, неспециализированный организм способен к более быстрой перестройке соответственно изменениям условий существования.

Неспециализированный организм не значит «неприспособленный», а означает лишь приспособленность к более широким условиям существования — он выносит довольно широкие климатические различия, в своем питании он не ограничивается одним родом пищи, в своем размножении он также не требует строго специфических условий и относительно успешно избегает различных врагов. Такие неспециализированные организмы находятся,

конечно, в худших условиях борьбы за существование по сравнению со специализированными во всех отношениях. Цифра их гибели как от физических, так и от биотических факторов гораздо выше. Однако эти недостатки вполне компенсируются значительной плодовитостью.

Существование неспециализированных организмов с широким распространением (с малой географической и экологической дифференциацией) показывает, что эволюция не всегда идет по пути прогрессивной дифференциации и специализации. Часть организмов изменяется вместе с изменениями среды без детальной дифференциации, сохраняет тенденцию распространить область своего обитания и борется с чрезмерной потребляемостью не столько выработкой специальных средств защиты сколько значительной плодовитостью.

Однако возможно, что не все неспециализированные организмы являются таковыми в силу сохранения этих отношений со средой в течение всей цепи исторических изменений среды и организмов. Весьма вероятно, что, в то время как при прогрессивной дифференциации жизни подавляющая часть организмов шла по пути специализации, другие сохраняли в общем мало специализированное строение (при меняющейся организации), третьи, пусть немногие, шли в направлении утраты признаков специализации, т. е. по пути деспециализации. Деспециализация, несомненно, возможна лишь в отношении мало специализированных организмов, и в качестве таковой мы уже рассмотрели явления катаморфоза и, в частности, гипоморфоза.

Когда при довольно быстрых изменениях среды значительно обостряется борьба за существование, увеличивается и цифра гибели. При этом, с введением новых элиминирующих факторов, к которым организм не был еще приспособлен, потребляемость оказывается неизбирательной. В результате естественный отбор пойдет в направлении возможного повышения плодовитости. Неизбирательная элиминация будет способствовать также процессу беспорядочного накопления мутаций. Значительно увеличится изменчивость, и во многом начнут проявляться явления недоразвития или дегенерации, т. е. эволюция пойдет по пути катаморфоза. Если при этом особенно велика потребляемость взрослого животного, то отбор пойдет по пути раннего и интенсивного размножения, хотя бы за счет общего недоразвития (неотения) всего организма, т. е. эволюция пойдет в направлении гипоморфоза.

Дегенерации, т. е. разрушению вследствие беспорядочного накопления мутаций, подвергнутся в первую очередь все признаки, связывавшие организм с теми факторами частной среды, которые теперь потеряли свое значение для организма. Чем значительнее изменения среды, тем шире захватят дегенеративные изменения всю организацию. При значительном усилении плодовитости организм может испытывать весьма далеко идущую деспециализацию.

Такой деспециализированный организм будет обладать не меньшей пластичностью, чем неспециализированный.

Процесс накопления генных мутаций будет дополняться в значительной мере и процессом накопления не вполне сбалансированных хромосомальных аберраций. Гетероплоиды (полисомики) и дубликации, сопровождающиеся некоторым снижением жизнеспособности, не будут так энергично элиминироваться. Это приведет к увеличению числа гомологических генов и к общему увеличению массы хроматина, а следовательно, к значительному повышению числа возможных мутаций. Пластичность организма будет повышаться. При большой плодовитости, раннем созревании, большой изменчивости и наличии индивидуальной элиминации он сможет быстро изменяться в различных направлениях и приспосабливаться к частным условиям существования (алломорфоз).

Если же в течение эволюции такой формы в числе новых признаков адаптации окажется такое *приобретение*, которое может иметь положительное значение и за пределами той среды, в которой оно развилось, то организм может пойти по совершенно новому пути. Такое приобретение может дать организму очень большие преимущества в борьбе за существование *в разных условиях среды*. Приобретением адаптации широкого значения и характеризуется *путь ароморфоза*, в результате которого организм расселяется и размножается, т. е. вступает в фазу интенсивного биологического прогресса. Так, например, приобретение волосяного покрова млекопитающими дало им возможность не только проникнуть дальше в более холодные страны, но и позволило поднять температуру тела и установить ее на оптимальном уровне. Это означало, однако, поднятие интенсивности обмена веществ, а следовательно, и общее повышение жизнедеятельности животного. Большая активность животного, — как в добывании пищи, так и в защите от врагов, — давала ему огромные преимущества в борьбе за существование. Она значительно снизила цифру гибели (элиминацию) и привела к увеличению численности. Элиминация потеряла свое общее, неизбирательное значение, какое она имела при подавляющей для организма силе элиминирующих факторов. Организм уже в состоянии бороться, и это обусловило избирательное значение элиминации физическими и биотическими факторами. В результате — прогрессирующее приспособление к весьма разнообразным условиям существования, т. е. приобретение новых широких адаптаций и дальнейшее повышение организации. Это снижало еще в большей мере потребляемость животного. Вместе с тем животное увеличивало свою численность и распространялось все шире. Широкое расселение ставило организм в различные условия борьбы за существование, и это обусловило расхождение признаков и начало дифференциации на местные формы. Местные условия вызвали к жизни и появление частных приспособлений к этим условиям (алломорфоз).

Таким образом, ароморфоз защищенной и потому процветающей формы вполне закономерно завершается алломорфозом.

С увеличением численности животное, однако, рано или поздно сталкивалось с ограниченностью средств к жизни и вступало на путь косвенной борьбы, т. е. конкуренции с себе подобными.

Это ускорило *расхождение признаков*, т. е. процесс дифференциации. Всякая новая дифференциация и расхождение признаков означают лишь временное снятие остроты внутривидовой конкуренции. Вслед за этим размножение новой формы ведет к новому увеличению плотности населения и к дальнейшему обострению конкуренции. Этот процесс последовательной дифференциации имеет, однако, свой предел, диктуемый малой численностью и, следовательно, малой пластичностью мелких таксономических группировок.

При достижении этого предела, т. е. максимально возможной дифференциации и максимальной плотности населения, обострение внутривидовой конкуренции с ее косвенной элиминацией направляет процесс эволюции во все более ограниченное русло. *Организм, приспособленный к известной частной среде, может при условии острой конкуренции идти лишь по пути дальнейшей дифференциации и специализации.* Конкуренция и нехватка пищи (нередко периодическая — зимняя) привела к отбору на максимально экономное использование пищевых материалов. Отсюда — все большая специализация, сокращение плодовитости, продление жизни и увеличение размеров яиц, молоди и иногда возрастание величины взрослого животного. Вместе с тем жесткая индивидуальная элиминация приводит к сокращению изменчивости. Эволюция пошла по пути телеморфоза и привела к утере пластичности, т. е. к снижению темпов дальнейшей эволюции. Специализированный организм может существовать неограниченно долго при относительно постоянных условиях существования. Всякое же быстрое изменение физических или, еще важнее, биологических факторов оказывается для организма губительным. Не будучи в состоянии изменить с достаточной скоростью свою организацию, он неизбежно идет по пути биологического регресса, т. е. вымирания. Показателем того, что организм не поспевает за изменениями среды служат иногда явления переразвития, или гиперморфоз.

Таким образом, алломорфов вполне закономерно переходит в телеморфоз, т. е. специализацию, связанную с утерей пластичности и постепенным замиранием эволюции.

Это само по себе не означает вымирания. Однако это ставит организм перед опасностью вымирания при всяком достаточно быстром изменении внешней среды с ее абиотическими и биотическими факторами. Последним выражением таких процессов и является иногда гиперморфоз.

Наиболее ярко выражалась такая типичная смена фаз эволюционного процесса при образовании всех больших групп животного царства. Образование каждой такой группы означало известное новоприобретение крупного значения (ароморфоз), ставившее организм в совершенно новые, а именно более выгодные ус-

ловия борьбы за существование. Это и обусловило размножение и широкое расселение новой формы, лежащее в основе дальнейшей ее дифференциации и специализации. Так как эти последние процессы определяются в значительной мере преобладанием косвенных форм борьбы за существование (внутривидовой конкуренции), то наиболее типично протекала описываемая смена фаз (от ароморфоза к алломорфозу и телеморфозу) у форм, наиболее защищенных от прямых врагов (хотя бы и пассивными средствами защиты, как панцыри, или общей величиной тела). Таким образом, мы видим в палеозое распространение, процветание и дифференциацию, а затем вымирание брахиопод (большинства), трилобитов и наутилид. В мезозое такова же судьба аммонитов; в меловом периоде такую эволюцию проделали рудисты. Из позвоночных интересен расцвет и вымирание палеозойских щитковых, а также различных панцирных и ганоидных рыб. На суше очень типична подобная же последовательная смена фаз в эволюции высших представителей данной эпохи (в которой они не имели врагов). Такова судьба стегоцефалов еще в палеозое, таков же путь эволюции рептилий в мезозое, и по тому же пути пошли птицы и млекопитающие с начала третичного периода.

Эта *типичная смена форм адапциоморфоза* — от ароморфоза при непрерывной дифференциации и расхождении признаков процветающих форм к алломорфозу и, затем, телеморфозу — не есть, однако, единственный и неизбежный путь эволюционного процесса в целом.

Эволюция не слишком процветающих организмов, которые всегда остаются в условиях довольно острой конституциональной и межвидовой борьбы и не вступают на пагубный путь конкуренции с себе подобными, может *неограниченно долго* продолжаться *по пути алломорфоза*, причем организм непрерывно переходит из одной среды в другую (не только в смысле обязательной миграции, но и в смысле изменения самого организма и окружающей его среды).

Временами, при условии обострения борьбы, организм, при неизбежном истреблении и отборе на плодовитость, может повернуть на путь катаморфоза. И этот путь может при возрастании элиминации привести к вымиранию. Но он же, увеличивая пластичность организма, может его вывести и на новые пути прогрессивной эволюции.

Всякое новое приобретение, дающее организму известное преимущество общего значения, позволяющее ему расширить и перенести сферу своей деятельности на новые места, может послужить началом для более интенсивной прогрессивной эволюции типа ароморфоза. Однако всякое ослабление прямой борьбы, связанное с увеличением численности и возникновением конкуренции, не только ведет к прогрессивной дифференциации, но и таит в себе опасности чрезмерной специализации. Процветание известной формы в геологическом прошлом нередко бывало провозвестником скорого вымирания.

Типичная последовательность фаз эволюции

Форма адаптации	Форма борьбы за существование	Форма элиминации	Форма естественного отбора	Результат
Отсутствие частных адаптаций (неспециализированный или деспециализированный организм)	Борьба конституциональная и межвидовая в разных условиях	Элиминация почти общая	На плодовитость и организованность	Неопределенная численность Увеличение плодовитости
Новая адаптация общего значения	Борьба конституциональная и межвидовая в разных условиях	Элиминация почти общая и индивидуальная прямая	На высшую организованность (общую приспособленность)	Биологический прогресс, расселение и размножение Ароморфоз
Адаптация частная	Борьба конституциональная и межвидовая в частных условиях	Элиминация индивидуальная	На приспособленность в частных условиях	Продвигание Дифференциация Алломорфоз
Адаптация узкая	Борьба конституциональная и межвидовая в ограниченных условиях. Борьба внутривидовая	Элиминация индивидуальная прямая и косвенная	На экономичность и приспособленность в ограниченных условиях	Стабилизация Специализация Сокращение плодовитости Продление жизни Телеморфоз
Адаптация узкая с нарушениями (быстрое изменение внешней среды)	Борьба конституциональная и межвидовая в условиях ограниченных Борьба внутривидовая	Элиминация индивидуальная косвенная и прямая Общая элиминация молодежи	На экономичность	Уменьшение численности (угасание) Сокращение плодовитости. Продление жизни. Увеличение размеров Гиперморфоз

2. Направленность эволюции и вымирание

Указанная нами типичная смена путей развития от ароморфоза через алломорфоз к телеморфозу и иногда к гиперморфозу идет под знаком биологического прогресса, ведущего к распространению и процветанию, а затем через все более детальную дифференциацию и все более узкую специализацию сначала к стабилизации, а затем при быстрых изменениях среды к не менее быстрому вымиранию. Эта типичная смена путей эволюции не есть, однако, единственно возможная последовательность адаптации-морфоза. Мы уже указывали, что, оставаясь на пути алломорфоза, организм может неопределенно долго следовать за изменениями среды и переходить из одной среды в другую. В некоторых условиях борьбы за существование возможен и регресс, уничтожение приспособительных изменений, известная деспециализация, недоразвитие и даже общая дегенерация. Эти дегенеративные явления могут облегчить переход в иную среду, а увеличение пластичности может послужить отправной точкой для новых прогрессивных изменений организации. Таким образом, пути конкретной эволюции не ограничены строгими рамками, и, как правило, лишь вполне специализированные организмы не могут выйти снова на более широкую жизненную арену,

В отдельных филогенетических ветвях нередко видят эволюцию, строго направленную по одному определенному руслу, по которому организм движется к известному конечному состоянию, как бы к определенной цели. Такой путь ортогенетического развития представляет обычно результат поспешного построения филогенетических линий на слишком скудном материале. Таковым был, например, ряд предков лошади при первых попытках выяснить ее родословную. По новейшим данным здесь имеется, однако, огромное количество рано отмерших боковых ветвей. Таким образом, нельзя сказать, что эволюция предков лошади шла прямо по одному пути к современному типу. Она шла в различных направлениях, но только одно направление оказалось более жизненным, чем все другие. Представление о крайней ограниченности путей развития оказалось не вполне правильным. Оно неверно даже для животных, идущих по пути телеморфоза, хотя в этом случае сама специализация и ограничивает возможные пути развития лишь немногими путями, идущими в направлении дальнейшей специализации. Конечно, если следить за историей современной формы, идя назад в глубь веков, и восстанавливать ряд ее предков, то всегда это будет один ряд, а не несколько, так как другие ряды вели к другим формам. Однако от одних и тех же древнейших форм эволюция почти всегда идет по многим различным направлениям.

С другой стороны, верно и то, что в близко родственных ветвях эволюция идет нередко в сходных направлениях, т. е. параллельно, и это зависит как от сходства в строении организма и его реакциях, так и от сходства той обстановки, в которой эти ветви раз-

вивались. Кроме того, имеются все же некоторые общие закономерности развития, которые ведут чаще всего по указанному нами направлению ■ от ароморфоза через алломорфоз к телеморфозу. Это объясняется, однако, не давлением среды и не внутренними причинами, а известными закономерностями в смене соотношений между организмом и средой, которые мы и пытались выяснить в предыдущем изложении. Они находят свое совершенно непринужденное объяснение с точки зрения дарвиновской теории естественного отбора и расхождения признаков и не нуждаются ни в каких дополнительных гипотезах, как теории ортогенеза, номогенеза и т. п.

Особо стоит другой вопрос: ведет ли эволюция отдельных филогенетических ветвей с неизбежностью к вымиранию?

Прежде всего отметим, что о полном вымирании известной группы можно говорить только тогда, когда она не оставила после себя никаких, хотя бы и измененных потомков.

Так, например, неправильно считать всех стегоцефалов вымершими только потому, что в современной фауне нет стегоцефалов, а кистеперых рыб считать невымершими, так как и в современной фауне сохранилось два рода (*Polypterus*, *Calamoichthys*) кистеперых рыб с несколькими видами. Стегоцефалы оказались исключительно жизненными — они дали начало всем наземным позвоночным. Следовательно, они живут в своих потомках, но только эти потомки сильно изменились. Однако огромное большинство ветвей стегоцефалов действительно вымерло. Лишь одна ветвь дала начало современным амфибиям, а другая — рептилиям (котилозавры), а через них и всем прочим наземным позвоночным. В качестве примеров совершенно вымерших групп можно привести динозавров или птерозавров, которые вымерли, не оставив после себя никаких потомков. Из млекопитающих можно назвать амблипод или титанотериев.

Проблема вымирания животных включает в себе собственно целый ряд вопросов, которые не могут быть здесь полностью разобраны, но должны быть, по крайней мере, названы и освещены с точки зрения теории Ч. Дарвина.

Прежде всего, она включает вопрос о *вытеснении* одних форм другими — близкими. И здесь имеет место настоящее вымирание. Однако, вместе с тем, он достаточно ясен, так как совершается в большом масштабе у нас на глазах. Это явный результат борьбы за существование, в которой постоянно происходит процесс замещения одних форм другими, более приспособленными к данным условиям существования. Такое замещение происходит в особенности часто при изменении среды, когда формы, до того вполне приспособленные, теряют свои преимущества в борьбе за существование.

Известные примеры вытеснения черной крысы серой, западного рака — восточным, черного таракана — пруссаком, местами зайца беляка — русаком представляют собой начальные фазы такого процесса.

Кроме такого вытеснения, представляющего иногда результат межвидовой конкуренции, иногда — результат конституциональной борьбы или преобладающего прямого уничтожения одного из двух близких видов хищниками, паразитами или эпидемиями, нередко и явления вымирания какой-либо формы без ее замещения какой-либо близкой формой, т. е. без всяких элементов конкуренции.

Вопрос о *вымирании* отдельных форм без их непосредственного вытеснения близко родственными, но более адаптированными формами должен быть поэтому выделен и рассмотрен отдельно.

В историческое время вымерло очень большое число форм. Вымирание это продолжается и на наших глазах. Многие формы уничтожаются непосредственно человеком, большинство же гибнет вследствие тех изменений, которые человек вносит в условия их существования.

Однако и независимо от деятельности человека такое вымирание имеет место и происходило постоянно и в прежние геологические эпохи.

Непосредственные причины этого вымирания могут быть весьма различными, но в основном они лежат в изменениях внешней среды, под которыми, конечно, подразумеваются не столько изменения в физических факторах среды (климат), сколько изменения в биологической обстановке, т. е. во всем биоценозе. Это, однако, лишь непосредственные причины. Ведь при наличии одних и тех же изменений одни организмы вымирают, а другие начинают получать преобладание и выходить на путь биологического прогресса. Корни всего явления лежат гораздо глубже, и неудивительно, что большинство авторов ищет причин вымирания не во внешней среде, а в самих организмах, полагая, что внутренние причины направляют эволюцию к какому-то фатальному концу. Но это также неправильное решение вопроса.

Мы уже касались проблемы вымирания и отмечали, что, как весь процесс эволюции направляется конкретными соотношениями между организмом и средой (в их изменениях), так, в частности, и путь эволюции, ведущий к вымиранию, является результатом своеобразного изменения этих соотношений.

Чаще всего вымирают специализированные формы, как это отметили Э. Коп, Ш. Депере, О. Марш и многие другие палеонтологи. Однако иногда весьма специализированные формы существуют неопределенно долгое время. Дело, следовательно, не в одной специализации. Мы видели, что специализация (телеморфоз) ведет к тесной связанности организма с весьма ограниченной средой. Условия ограниченной среды всегда менее устойчивы, а ограниченные территории легче подвергаются коренным изменениям. Между тем, специализированный организм мало пластичен и не может ответить быстрым изменением на изменение внешней среды. Отставая в темпах своей эволюции от изменений среды, он теряет свою приспособленность и вымирает. Это обычный путь *депрессивного вымирания* специализированных форм. В случае большой смертности

молоди нередко при этом вымиранию предшествует продление роста и неуклонное увеличение размеров тела, приводящее к нарушению пропорций и эксцессивному развитию отдельных органов. Явление такого переразвития (гиперморфоз) мы, однако, не будем считать внутренней причиной вымирания: оно является лишь *показателем* возросшей потребляемости и показателем недостаточных темпов изменений организма (недостаточно быстрая перестройка системы корреляций, регулирующих относительный рост органов).

В случае же большой смертности взрослых эволюция пойдет в направлении раннего созревания и сокращения жизни, а также по пути более или менее широкого недоразвития органов взрослого животного, т. е. по пути прогрессивной дегенерации (ката-морфоз).

И эти дегенеративные явления нельзя рассматривать как причину вымирания, а лишь как показатель возросшей потребляемости и недостаточных темпов приспособительной перестройки организма. Организм теряет свою прежнюю адаптированность, но не успевает приобрести новую. Это путь *дегенеративного вымирания* (например, пещерный медведь).

Такая же дегенерация может начаться, очевидно, и у мало специализированного организма, и она также может закончиться вымиранием, однако при большей пластичности мало специализированных организмов это не единственно возможный исход. При достаточной плодовитости и возможном ее повышении мало специализированный организм может с гораздо большей скоростью перестроиться соответственно новым требованиям среды (и даже пойти по пути нового прогресса).

Во всех этих случаях мы рассматриваем вымирание либо как выражение непосредственного поражения в борьбе за существование с новыми конкурирующими формами (вытеснение) или с новыми факторами среды (истребление), либо как результат более длительного состязания в темпах эволюции с изменениями среды (связанными с эволюцией и миграцией других форм), в котором организм рано или поздно оказывается побежденным.

Специализация сама по себе не есть причина вымирания, но она дает для этого весьма благоприятные предпосылки. Явления переразвития и эксцессивного развития органов, явления недоразвития и дегенерации также не являются причиной вымирания; они являются лишь показателями неблагоприятно складывающихся соотношений между организмом и средой вследствие расхождения между темпами их изменений.

3. Эволюция как историческое самодвижение системы организм — среда

Известно ленинское определение развития: «Развитие есть «борьба» противоположностей. Две основные (или две возможные? или две в истории наблюдающиеся?) концеп-

ции развития (эволюции) суть: развитие как уменьшение и увеличение, как повторение, и развитие как единство противоположностей (раздвоение единого на взаимоисключающие противоположности и взаимоотношение между ними).

При первой концепции движения остается в тени *самодвижение*, его *двигательная* сила, его источник, его мотив (или сей источник переносится *во вне* — бог, субъект и etc.). При второй концепции главное внимание устремляется именно на познание *источника «с а м о»-движения*.

Первая концепция мертва, бледна, суха. Вторая — жизненна. Только вторая дает ключ к «самодвижению» всего сущего; только она дает ключ к «скачкам», к «перерыву постепенности», к «превращению в противоположность», к уничтожению старого и возникновению нового» (Л е н и н).

И в процессе эволюции, как одной из наиболее интересных и сложных форм движения, мы не можем видеть лишь рост и повторение, хотя они и входят в понятие эволюции как необходимые ее элементы. Основным является образование новых качеств организма — новых форм жизни. Эти высшие проявления исторического развития организмов являются результатом борьбы противоположностей — организма и среды как неразделимых частей единой природы.

Будучи неотъемлемой частью самой природы, организм при своем возникновении обособился и противопоставил себя остальной природе как *внешней среде*. В непрерывном взаимодействии с факторами среды он все более выявлял себя *своей активностью*, в непрерывной борьбе вырывая из этой среды все необходимое для своего собственного существования. За счет внешней среды организм строит самого себя и, со своей стороны, вносит в эту среду продукты своей деятельности.

Первоначально простые соотношения дифференцировались все больше, все сильнее обострялась борьба, а вместе с тем все глубже связывался организм с окружающей средой, все более тесное единство они образовывали. В процессе исторических преобразований соотношения между организмом и средой непрерывно менялись, и эти изменения обусловлены как изменениями внешней среды (включающей и другие организмы), так и изменениями, т. е. эволюцией, самого организма.

Движущей силой последней является борьба противоположностей, борьба организма и среды, т. е. то, что Ч. Дарвин назвал борьбой за существование (понимая эту борьбу в самом широком смысле, включающем и разные формы коллективной борьбы и взаимопомощи). В этой борьбе находят свое выражение все слож-

В. И. Л е н и н. Сочинения, т. XIII. Материализм и эмпириокритицизм, 2-е изд., стр. 301—302, М. — Л. 1931.

нейшие противоречия между организмом и средой (со всеми ее абиотическими и биотическими факторами), которые непрерывно нарастают по мере усложнения среды (в особенности биотической обстановки) и разрешаются путем дифференциации, т. е. усложнения строения самого организма.

В своей исторической борьбе за существование организм пользуется всеми доступными ему средствами для все более полного извлечения из окружающей его среды необходимых жизненных средств. Однако эта борьба ведется не в одиночку, а всей массой спаривающихся между собой особей одного вида, причем основным средством этой борьбы является размножаемость организма. С другой стороны, противодействие среды выражается уничтожением множества особей. Противоречие между размножаемостью организма и его потребляемостью факторами среды является основной движущей силой эволюции, так как в этом истреблении гибнут более слабые особи, а выживают наиболее стойкие и вооруженные. Это поднимает организм (данного вида) на более высокий уровень, вызывает, однако, и ответное изменение в окружающей среде (главным образом, биотической), непрерывно усиливающей свое противодействие возрастающему натиску организма. Историческое развитие организма состоит в непрерывном образовании *новых форм* и каждая новая форма противопоставляет себя старой и вступает с ней в борьбу. В этой борьбе происходит непрерывное уничтожение (отрицание) старого и выдвижение новых форм жизни.

В процессе эволюции происходит также непрерывный процесс раздвоения единого вида (дифференциация) на противостоящие друг другу противоположности (экотипы, разновидности), и в борьбе этих противоположностей лежит основа одного из важнейших положений теории Ч. Дарвина — принципа дивергенции форм (или адаптивной радиации). Борьба за существование становится все более сложной и более напряженной. Усложнение среды (для данного организма) и форм борьбы неизбежно ведет к новому усилению естественного отбора и в результате этого — к новому усложнению строения организма. Однако организм не только противостоит среде, он также и связан с нею необходимостью добывания в ней всех средств и условий для своего собственного существования и размножения. По мере усложнения состава среды (главным образом, биотической) и усложнения строения организма, и связи организма со средой становятся все более сложными и глубокими.

Так, поднимаясь все выше, организм в своем историческом развитии достигает все более дифференцированных форм (которые образуют все более точно согласованное целое, т.е. процессы дифференциации всегда сопровождаются непрерывной интеграцией). Это движение вперед не совершается по прямой и не является равномерным. Оно сопровождается частичными возвратами (регресс), частичными повторениями (конвергенция, «итеративы»). Бурные, временами, темпы развития сменяются периодами почти полного застоя. В этой непрерывной эволюции заслуживают особого внимания

более значительные качественные преобразования (скачки), ставящие организм на существенно новые позиции, оказывающиеся выходными в новом широком наступлении на окружающую среду. Это ароморфозы, знаменующие собой значительный подъем—установление новых, высших форм организации, с новыми органами и, следовательно, с новыми связями организма со средой. Вслед за ароморфозами повторяется адаптивная радиация форм на более высокой основе. При этом в сходной среде развиваются многие экологические формы, напоминающие прежние (конвергенция). Эволюция в целом идет не по прямой линии непрерывного прогресса, а как бы по спирали, с частичными возвратами ило-вторениями, происходящими каждый раз на новом уровне (необратимость эволюции). В смене соотношений между изменяющимся организмом и средой (алломорфозы) борьба может принять весьма различные формы, и нередко организм переходит, так сказать, от наступления к защите и укрывается от открытой и разнообразной борьбы, ограничивая ее более узкими рамками борьбы в специальных условиях.

В этом случае устанавливается, однако, более тесная зависимость организма от этих именно специальных условий существования (телеморфоз). Специализированный организм теряет свою пластичность, и наступающее нередко быстрое изменение этих условий среды легко приводит такой организм к гибели (вымирание).

Вымирание не есть, однако, неизбежное следствие самого эволюционного процесса (подобно тому как смерть есть результат процесса индивидуального развития). Это есть лишь показатель недостаточных темпов эволюции организма, отстающего в своих изменениях от изменений в окружающей среде. И вместе с тем отмирание всего старого, менее совершенного, всего отстающего в своем развитии от остальной природы (в первую очередь от других организмов) есть основное условие возникновения и распространения новых, более высоких форм жизни, заступающих место старых, уже отживших.

Эволюция в целом безгранична, но эта неограниченность достигается ценой постоянного ее ограничения лишь немногими биологически прогрессивными особями, дающими начало новым видам, и прогрессивными видами, дающими начало новым филогенетическим ветвям организмов.

Мы начали этот раздел со слов В. И. Ленина и можем закончить словами Ленина:

«Развитие, как бы повторяющее пройденные уже ступени, но повторяющее их иначе, на более высокой базе («отрицание отрицания»), развитие, так сказать, **по** спирали, а не по прямой линии; **—** развитие скачкообразное, катастрофическое, революционное; **—** «перерывы постепенности»; превращение количества в качество; **—** внутренние импульсы к развитию, даваемые про-222

тиборечием, столкновением различных сил и тенденций, действующих на данное тело или в пределах данного явления или внутри данного общества; — взаимозависимость и теснейшая связь всех сторон каждого явления (причем история открывает все новые и новые стороны), связь, дающая единый, закономерный мировой процесс движения, — таковы некоторые черты диалектики, как более содержательного (чем обычное) учения о развитии». (Ленин. Соч., т. XVIII, стр. 11—12).

ЦИТИРОВАННАЯ ЛИТЕРАТУРА *

- Abel O. Palaobiologie der Wirbeltiere. Stuttgart 1912.
- Abel O. Lehrbuch der Palaozoologie. Jena 1924.
- Abel O. Das biologische Tragheitsgesetz. Biologia generalis, 4, 1928.
- Abel O. Palaobiologie und Stammesgeschichte. Jena 1929.
- Abel O. und Kyrle G. Die Drachenhohle bei Mixnitz. Wien 1931.
- Baer K. E. Ueber Entwicklungsgeschichte der Tiere. Beobachtung und Reflexion. Königsberg 1828, 1837. Baldwin J. M. Development and Evolution. N. Y. 1902. Baur E. Artumgrenzung und Artbildung in der Gattung Anthirrinum Sektion Anthirinastrum. Ztschr. ind. Abst. u. Vererb. Lehre, Bd. 63, 1932.
- Beer G. de. Embryology and Evolution. Oxford 1930.
- Beljaeff M. M. Ein Experiment über die Bedeutung der Schutzfärbung. Biol. Zentralbl., 47, 1927.
- * Benson S. B. Concealing coloration among some desert rodents of the Southwestern United States. Univ. of Calif. Public. in Zoology, vol. 10, № 1, 1933.
- Берг Л. С. Номогенез, или эволюция на основе закономерностей. П. 1922. Беpr Л. С. Яровые и озимые расы в проходных рыб. Изв. ОМЭН Ак. Наук СССР, 1934. Верлен К. Das Gesetz der Überwindbarkeit des Todes in der Biologie. Breslau 1933. Boas J. Ueber Neotenie. Festschr. f. Gegenbaur, 1896. Волк Л. Das Problem des Menschwerdung. Jena 1926. Броварь Б. Биомеханика холки. Тр. Моск. зоотехн. инст. им. Молотова. 2, 1935.
- * Bumpus H. C. The elimination of the unfit as illustrated by the introduced Sparrow. Biol. Lectures. Mar. Biol. Lab. Woods Hole Lect., 11, 1899.
- * Cesnola A. P. Preliminary note on the protective value of colour in Mantis religiosa. Biometrika, 3, 1904.
- Conn N. W. The Method of Evolution. 1900. (Перепечатка у Baldwin.)
- Cope E. D. The origin of the Fittest. N. Y. 1887.
- Cope E. D. The primary factors of organic evolution. Chicago 1896 (1904). Crampton N. E. On a general theory of adaptation and selection. Journ. of exper. Zool., vol. 2, 1905. Cuvier L. L'agenese des especes animales. Paris 1911 (1921). Cuvier L. L'Adaptation. Paris 1932.

* Работы, отмеченные звездочкой, цитированы по другим источникам.

Cuvier G. Recherches sur les ossements fossiles. Paris 1817. Дарвин Ч. Происхождение видов. (Соч., т. III, М.—Л. 1939). Дарвин Ч. Прирученные животные и возделанные растения. Собр. соч., т. III, СПб. 1900. Дегер Ш. Превращения животного мира. П. 1915. Dettlo C. Die Theorie der direkten Anpassung und ihre Bedeutung für das Anpassungs- und Deszendenzproblem. Jena 1904. Dollo L. Les lois de revolution. Bull. Soc. Belg. Geol., 7, Bruxelles 1893. Dombrowski B. Ein Versuch der Analyse einiger Korrelationen. Zeitschr. f. Anat. u. Entw. Gesch., 79, 1926. Dubois E. Die phylogenetische Grosshirnzunahme, autonome Vervollkommung der animalen Funktionen. Biologia generalis, 6, Wien 1930. Дубинин Н. П. Генетико-автоматические процессы и их значение для механизма органической эволюции. Журн. эксперим. биологии, 7, 1931. Дубинин Н. П. и Ромашов Д. Д. Генетические основы строения вида и его эволюция. Биолог. журн., 1, 1932. Дубинин Н. П., Соколов Н. Н., Тиняков Г. Г. Внутривидовая хромосомная изменчивость. Биолог. журн., 6, 1937. Eimer Th. Untersuchungen über das Variieren der Mauereidechse. Berlin 1881. Eimer Th. Die Entstehung der Arten auf Grund von Vererben erworbener Eigenschaften und nach Gesetzen des organischen Wachstums. Jena 1888. Eimer Th. Die Entstehung der Arten II. Orthogenesis der Schmetterlinge. Leipzig 1897. Элтон Ч. Экология животных. М. 1934. Энгельс Фр. Диалектика природы. М. 1932. Филипченко Ю. Эволюционная идея в биологии. П. 1926. Fisher R. A. The evolution of dominance. Biol. Rev. 6, 1931. Franz V. Der biologische Fortschritt. Jena 1935. Friese N. Röntgenomorphosen bei Drosophila. Roux'Archiv f. Entw. Mech., 134, 1936. Фризен Г. Г. Рентгеноморфозы у *Drosophila melanogaster*. Биол. журн., 4, 1935. Fuld E. Über Veränderungen der Hinterbeinknochen infolge Mangels der Vorderbeine. Arch. Entw. Mech., 11, 1901. * Garstang W. Theory of Recapitulation. A critical Restatement of the biogenetic law. Journ. Linn. Soc, 36, London 1922. Gause G. F. The struggle for existence. Baltimore 1934. Гаусе Г. Генетика и экология в учении о естеств. отборе. Успехи совр. биол., в, 1937. Гиларов М. Зависимость строения аппарата жаберной крышки от формы головы у костистых рыб. Наук. зап. Ктвськ. держ. унив., 2, 1937. Goldschmidt R. Untersuchungen zur Genetik der geographischen Variation I—VII. Roux'Archiv f. Entw. Mech., 101, 116, 126, 130, 1924, 1929, 1932, 1934. Goldschmidt R. Geographische Variation und Artbildung. Die Naturwissenschaften 1935. * Gonsalez. Americ. Natur., 57, 1923 (цит. по Холдену). Gordon C. An experiment on a released population of *Drosophila melanogaster*. Amer. Natur., 69, 1935.

- Gottschick F. Die Umbildung der Süßwasserschnecken des Tertiärs von Steinheim a. A. unter dem Einflusse heißer Quellen. Jen. Zeitschr. f. Naturwiss., 66 (N. F. 49), 1919—1920.
- * Grinnell I. A geographical study of the kangaroo rat in California. Univ. of Calif. Publ. in Zool., 24, 1922 (по Кашкарову).
- Gulick J. T. Evolution, racial and habitudinal. Carnegie Inst. Publication, 25 Washington 1905.
- Haacke W. Gestaltung und Vererbung. Leipzig, 1893.
- Холден Дж. Б. С. Факторы эволюции. М. 1935.
- Харланд С. К. Генетическая концепция вида. Успехи совр. биологии, 6, 1937.
- Harms J. W. Die Realisation von Genen und die konsekutive Adaption, I. Ztschr. Wiss Zool., 133, 1929.
- Harms J. W. Wandlungen des Artgefüges. Leipzig 1934.
- Harnly M. H. and Harnly M. L. The effects of the gene on growth and differentiation as shown by the temperature responses of pennant and its heterozygote in *Drosophila melanogaster*. Journ. exper. Zool., 74, 1936.
- * Harris J. W. H. Genetical studies in the moths of the genus *Oporabia*. Journ. Genetics., 9, 1920.
- * Harris J. W. H. A further induction of melanism in *Silene bilunaria*. Proc. Roy. Soc., 101 B., London 1927. Hartmann E. Wahrheit und Irrtum im Darwinismus. Berlin 1875 (цит. по L. Plate, 1913). Haldane F. W. Problems of Evolution. London 1901. (перепечатка главы у Baldwin). * Heinicke Fr. Naturgeschichte des Herings 1. Die Localformen und Wanderungen des Herings in europäischen Meeren. Abhandl. Deutsch. Seefisch.-Vereins, II, Berlin 1898. Hersh A. Evolutionary relative growth in the titanotheres. Am. Natur., 68, 1934. Hertwig R. Abstammungslehre und neuere Biologie. Jena 1927.
- Hesse R. Stufenleiter der Organisationshöhe der Tiere. Sitzungsber. Preuss. Akad. Wiss. Mat. Naturw. Kl. Berlin 1929.
- * Hilgendorf Fr. *Planorbis multiformis* im Steinheimer Süßwasserkalk. Monatsberichte d. kgl. Preuss. Akad. Wiss. Berlin. 1866.
- Hilgendorf Fr. Der Übergang des *Planorbis multiformis* zum *Planorbis multiformis oxyslomus*. Arch. f. Naturkunde. Beiheft 1901 (цит. по O. Abel, 1929).
- Hilzheimer M. Natürliche Rassengeschichte der Haussäugetiere. Berlin 1926.
- Huxley J. S. Problems of relative growth. London 1932.
- Гексли Дж. Естественный отбор и эволюционный прогресс. Успехи современной биол., 7, 1937.
- Jaekel U. (Über verschiedene Wege phylogenetischer Entwicklung. Jena 1902.
- Jordan K. Der Gegensatz zwischen geographischer und nicht geographischer Variation. Z. Wissensch. Biol., 83, 1905.
- Камшилов М. М. Отбор в различных условиях проявления признака. Биолог. журн., 4, 1935.
- Карпентер Г. и Форд Э. Мимикрия. М. 1935.
- Кашкаров Д. Н. Основы экологии животных. Л. 1938.
- Кирпичников В. С. Роль наследственной изменчивости в процессе отбора. Биолог. журн. 4, 1935.

- * К о к е п Е. Palaontologie und Deszendenzlehre. Jena 1902.
- К у н А. Physiologie den Vererbung und Artbildung. Die Naturwissensch., 23, 1935. Л а м а р к. Философия зоологии. М. 1935. L a r g e r R. Theorie de la Contre-Evolution ou degeneration (par l'heredite pathologique. Paris 1917 (цит. по O. Abel, 1929). L e e h e W. Ein Fall von Vererbung erworbener Eigenschaften. Biolog. Zentralbl., 22, 1902. Л е н и н В. К вопросу о диалектике. Соч., т. XIII. Л е в и т с к и й Г. А. О явлениях недоразвития в органах размножения спаржи. Труды по прикл. ботанике и селекции, 14, 1925.
- * L i n s d a l e J. Variations in the Pox Sparrow. Univ. of Calif. Public in Zoology, 30, 1928 (по К;шварову).
- L o t s y J. P. Evolution by means of hybridisation. Hague 1916.
- Л у к и н Е. И. О параллелизме наследственной и ненаследственной изменчивости. Уч. зап. Харьк. унив., 6/7, 1936.
- М а л и н о в с к и й А. А. Роль генетических и фенотических механизмов в эволюции вида. Известия АН СССР с биол. 1939.
- М а т в е е в В.С. Цит. по рукописи (печатается в Сборнике памяти акад. А. Н. Северцова, т. II. Тр. Инст. эвол. морф. Ак. Наук СССР).
- М а ш к о в ц е в А. А. Смена эндогенных и экзогенных факторов эмбрионального развития в онтогенезе и филогенезе. Изв. Ак. Наук СССР, серия биолог., 5, 1936.
- М a t t h e w W. D. The evolution of the Horse. Quart. Review of Biology, 1, 1926.
- М а у е р Ad. Krisenepochen und Wendepunkte des biologischen Denkens. Jena 1935.
- M i v a r t St. G. On the genesis of species. N. Y. 1871.
- М о р г а н Lloyd. Habit and Instinct. London 1896. (Перевод: М о р г а н Л. Привычка и инстинкт. СПб. 1899).
- М о р г а н Т. Г. Экспериментальные основы эволюции. М. 1936.
- N a g e l i C. Mechanisch-physiologische Theorie der Abstammungslehre. München u. Leipzig 1884.
- N a u c k E. Th. Uber unwegige Entwicklung. Morph. Jahrb., 66, 1931.
- O s b o r n H. F. A Mode of Evolution requiring neither Natural Selection nor the Inheritance of Acquired Characters. Trans. N. Y. Acad. of Science 1896 (перепечатка у Baldwin). O s b o r n H. F. Organic Selection. Science. N. S. 6, 1897 (перепечатка у Baldwin). O s b o r n H. F. Ursprung und Entwicklung des Lebens. Stuttgart 1930.
- P a r r A. E. Adaptiogenese und Phylogenese. Berlin 1926. П а в л о в а М. В. Причины вымирания животных в прошлые геологические эпохи.—М.—П. 1924.
- P l a t e L. Selectionsprinzip und Probleme der Artbildung. 1913.
- P l a t e L. Uber Erklarung der Parallelfornen von Somationen und Mutationen. Ztschr. ind. Abst. u. Vererb. Lehre, 68, 1935. П о л я к о в И. М. (1) Проблема классификации адаптаций. Уч. зап. Харьк. унив., 5, 1936. П о л я к о в И. М. (2) Проблема направленности органической эволюции. Труды н.-и. зоолого-биолог. ин-та. Харьковск. гос. унив., 1, 1936.
- R o u l t o n E. B. Science, 1897 (перепечатка у Baldwin). R a d l E m. Geschichte der biologischen Theorien seit dem Ende des siebzehnten Jahrhunderts. II. Leipzig 1909.

- R e n s c h B.** Das Prinzip geographischer Rassenkreise und das Problem der Artbildung. Berlin 1929.
- R o b s o n G. G. a. R i c h a r d s O. W.** The Variation of Animals in Nature-London 1936.
- R o m a n e s G.** Physiological Selection. Journ. Linn. Soc, 19, London 1886.
- R o m a n e s G.** Darwin und nach Darwin. III. Leipzig 1897.
- R o s a D.** Die progressive Reduktion der Variabilität und ihre Beziehungen zum Aussterben und zur Entstehung der Arten. Jena 1903.
- С а п е г и н А. А.** Наблюдения над «перерождением» искусственного сорта смеси. Труды Одесск. с.-хоз. селекц. станции, 6, 1922.
- Ш м а л ь г а у а е н И. И.** (1) Организм как целое в индивидуальном и историческом развитии. Изд. Ак. Наук СССР, 1938.
- Ш м а л ь г а у а е н И. И.** (2) Интегрирующие факторы эволюции. Природа, 1938.
- Ш м а л ь г а у а е н И. И.** Значение корреляции в эволюции животных. Тр. Инст. эвол. морф. Ак. Наук. СССР. Сборник в память А. Н. Се-верцова, 1, 1939.
- С е в е р ц о в А. Н.** Современные задачи эволюционной теории. М. 1914.
- S e w e r t z o f f A. N.** Morphologische Gesetzmässigkeiten der Evolution. Jena 1931.
- С е в е р ц о в С. А.** Главные направления эволюционного процесса. 2-е изд. М. 1934 (1-е изд. — 1925).
- С е в е р ц о в С. А.** Закон адаптивной радиации Осборна и современные эволюционные теории. Природа, 1936.
- S e x t o n E., C l a r k A. a. S p o o p e r G. M.** Some new eye-color changes in *Gammarus chevreuxi*. Journ. Mar. Biol. Assoc, 17, Plymouth 1930.
- С о б о л е в Д.** Начала исторической биогенетики. Харьков 1924.
- С у к а ч е в Б.Н.К.** вопросу о борьбе за существование между биотипами одного и того же вида. Юбил. сбор. И. Бородина. Л. 1927.
- S u m n e r F. V.** Some effects of external conditions upon the white mouse. Journ. exp. Zool., 7, 1909.
- S u m n e r P.** Genetic studies of several geographic races of California deer" mice. Amer. Natur., 49, 1915.
- S u m n e r P.** Geographic variation and Mendelian inheritance. Journ. exp. Zool., 30, 1920.
- С у ш к и н П.** Обратим ли процесс эволюции. Новые идеи в биологии, 8, II. 1915.
- С у т у л о в А.** О засоряющей лен развесистой гречихе. Природа, 1916.
- T h i e n e m a n n A.** Die Silberfelchen des Laacher Sees. Zool. Jahrb. Syst. 32, 1912.
- * **T h o m p s o n E., B e l l L. a. P e a r s o n K.** A third cooperative study of *Vespa vulgaris* Biometrika, 8, 1911. **T i m o f e e f f - R e s s o v s k y N.**
- W.** (Über die Vitalität einiger Genmutationen und ihrer Kombinationen bei *Drosophila funebris* und ihre Abhängigkeit vom «genotypischen» und vom ausseren Milieu. Zeitschr. ind. Abst. u. Vererb. Lehre, 66, 1934. **Ч е т в е р и к о в С. С.** О некоторых моментах эволюционного процесса с точки зрения современной генетики. Журн. exper. биол., 1/2, 1926.
- T s c h u l o k 9.** Deszendenzlehre. Jena 1922.
- * **T u r e s s o n G.** The selective effect of climate upon the plant species-Hereditas, 14, 1930.

Vries H. de. Die Mutationstheorie. I, II. Leipzig 1901, 1903. Wagner M. Die Darwin'sche Theorie u. d. Migrationsgesetz d. Organismen Leipzig 1868.
Wagner M. 'Entstehung der Arten durch raumliche Sonderung. Base) 1889. Weismann A. Über Germinal-Selection. Jena 1896.
Weismann A. Vorträge über Deszendenztheorie. I, II. Jena 1904.
* Wettstein R. Deszendenztheoretische Untersuchungen I. Denkschriften d. k. Akad. Wissensch. Wien 1900. Wiggand A. Der Darwinismus und die Naturforschung Newton's und Cuvier's I, II, III. Braunschweig 1874—1875. Wiley A. Convergence in evolution. London 1911. Woskoboinikoff M. Der Apparat der Kiemenathmung bei den Fischen. Zool. Jabrb. Abt. Phys., 55, 1932. Wright S. Physiological and evolutionary theories of dominance. Amer Natur., 68, 1934. Вульф Е. В. Полиплоидия и географическое распространение растений. Успехи совр. биол., 7, 1937. Zimmerman W. Grundfragen der Deszendenzlehre. Stuttgart 1934. Цингер Н. В. О засоряющих посевах видах *Camelina* и *Spergula* и их происхождении. Труды Ботанич. муз. Ак. Наук. 6, 1909.

СОДЕРЖАНИЕ

	Стр.
<i>Предисловие</i>	3
I. Введение (факторы эволюции)	5
1. Изменчивость и наследственность	5
2. Борьба за существование	11
3. Естественный отбор	14
4. Изоляция (географическая и биологическая)	23
5. Скрещивание (комбинации)	31
Естественный отбор комбинаций	33
Значение основных факторов эволюции	35
6. Корреляции	36
7. Индивидуальная адаптация (аккомодация)	39
8. Стабилизирующий отбор	48
II. Формы эволюции	62
1. Видообразование и расхождение признаков	63
2. Адаптация и организация	68
3. Эволюция как единый процесс, руководимый естественным отбором (творческая роль естественного отбора)	76
III. Целостность организма в изменениях его соотношений с внешней средой	78
1. Корреляции и координации	78
2. Биологические координации и их значение в процессе эволюции (адаптации организма)	82
3. Динамические координации и их значение в процессе эволюции (коадаптации органов)	85
4. Топографические координации и их значение в процессе эволюции (установлении основ организации)	89
IV. Значение внешних и внутренних факторов в определении направления эволюции	94
1. Соотношения организма и среды в процессе эволюции	100
2. Дивергенция	102
3. Параллелизм и конвергенция	106
Конвергенция	110
Параллелизм	112
4. Необратимость эволюции	117
5. Направления эволюционного процесса	123
6. Неограниченность эволюции	128
V. Адаптациоморфоз и его формы	132
1. Алломорфоз	134
2. Телеморфоз	141

3. Гиперморфоз	149
4. Катаморфоз	153
5. Ароморфоз	161
6. Эпиморфоз	169
II. Борьба за существование и элиминация в их значении для уста новления путей эволюции	173
1. Элиминация и отбор	173
Л. Общая элиминация	176
Б. Общая возрастная элиминация	179
В. Индивидуальная элиминация	181
2. Естественный отбор и формы эволюционного процесса (адап- тациоморфоза)	190
А. Ослабление естественного отбора (отбор на жизне- способность в оптимальных условиях)	192
Б. Естественный отбор на плодовитость	193
В. Естественный отбор на высшую организацию (или отбор на жизнеспособность в разнообразных усло- виях)	194
Г. Естественный отбор на частную приспособленность (или отбор на жизнеспособность в частных усло- виях)	196
Д. Естественный отбор на экономичность обмена и сни- жение плодовитости (или отбор на жизнеспособность в ограниченных условиях)	197
3. Отбор естественный и искусственный	204
Существование естественного и искусственного отбора в экспериментальных условиях	205
VII. Закономерности эволюции	208
1. Типичная последовательность в смене фаз эволюционного процесса (смена форм адаптациоморфоза)	208
2. Направленность эволюции и вымирание	216
3. Эволюция как историческое самодвижение системы орга- низм — среда	219
<i>Цитированная литература</i>	224

Редактор издательства *С. Л. Соболев*

Технический редактор *О. Н. Персиянинова*

Корректор *Л. Г. Афанасьева*

Сдано в набор 8/VI 1939 г. Подписано к печати 3/XI 1939 г.
Формат 60X92 в 1/16. Объем 14 3/4 п. л. Уч.-авт. л. 15.75, В 1
печ. л. 40250 печ. зн. Тираж 8000 экз. (2001-10,000). А-28255.
РИСО № 1088. АНИ № 1347. Заказ № 3575.

Отпечатано с матриц 1-й Образцовой тип. Огиза
РСФСР треста «Полиграфкнига». Москва,
Валовая, 28.

Типография «Постимеес» г. Тарту, ЭССР,
Университетская, 21. Заказ № 1275.