

ЗАКОНОМЕРНОСТИ ЭВОЛЮЦИОННОЙ МОРФОЛОГИИ И ДАРВИНИЗМ

Б. С. М а т в е е в

Лаборатория морфологии позвоночных Института зоологии МГУ

Две юбилейных даты 1939 года — сто тридцать лет со дня рождения Ч. Дарвина 12 февраля 1809 г. и восьмидесятилетие выхода в свет «Происхождения видов» 24 ноября 1859 г. — ставят перед биологами задачу подвести итоги тому, что сделано для дальнейшего развития теории Ч. Дарвина в каждой из отдельных дисциплин, на которые расчленилась биология. Особенное значение имеет это для советских биологов, ибо товарищ Сталин в своей речи («За передовую науку» 17 мая 1938 г.) в числе мужественных людей, которые умели томать старое и создавать новое, несмотря ни на какие препятствия, вопреки всему, наравне с именами Галилея и Ленина назвал также и имя Ч. Дарвина. Советским биологам известно также историческое сопоставление открытия закономерностей развития человеческой истории К. Марксом с открытием закономерностей развития органической природы Ч. Дарвиным, проведенное Ф. Энгельсом в речи на могиле Маркса. Всем известно также то громадное значение, которое имеют основные теоретические положения дарвинизма в методологическом отношении как материалистическое понимание эволюции органического мира. Наконец авангард советских ученых зовет биологов к широкому применению основ дарвинизма в практике социалистического строительства, в котором биологические объекты играют столь существенную роль.

Однако, несмотря на пышный расцвет биологических наук после появления в свет «Происхождения видов» Ч. Дарвина, в дальнейшей разработке теории дарвинизма за эти 80 лет сделано сравнительно не так много. Хотя в настоящее время большинство биологов всех стран стоит на эволюционной точке зрения, однако основные теоретические положения теории Дарвина до сих пор продвинуты вперед далеко не достаточно. Большинство биологических дисциплин (систематика, экология, гидробиология, гистология, физиология, механика развития и др.) лишь пользуются дарвиновским учением, накапливая громадный фактический материал, освещающий эволюцию органического мира, но не развивают самой теории дарвинизма. Задача настоящей статьи заключается в том, чтобы на примере морфологии показать, таковы причины такого отрыва биологических дисциплин от теории дарвинизма, и осветить основные теоретические достижения эволюционной морфологии в разработке теории дарвинизма.

Если мы обратимся к самому Ч. Дарвину, то на первой же странице «Введения» в «Происхождение видов» он упоминает о том, что идея эволюционного учения была им воспринята во время путешествия на корабле «Бигль». Следовательно, основные моменты эволюционного учения — понятие об изменчивости, наследственности, о борьбе за существование и естественном отборе — были получены

Ч. Дарвиным не на основе данных морфологии. В то же время, начиная с Дарвина и по настоящее время основными доказательствами эволюции служат данные сравнительной анатомии, эмбриологии и палеонтологии. Возникает вопрос, почему же эволюционная морфология достигла в разработке теории дарвинизма некоторых результатов.

Всякий биолог, поставивший себе задачу изучения того или другого биологического явления, прежде всего занимается его анализом. Анализ явления позволяет ему разобраться в самом процессе. Но изучение какого-нибудь одного явления и его анализ не дают возможности понять, как данное явление возникает в процессе эволюционного развития. Единственным методом, дающим возможность переходить от анализа явления к синтетическому обобщению является метод сравнения. Сравнительная анатомия была первой старейшей наукой, применявшей сопоставление между собой организации различных животных. Сравнительная анатомия была первой наукой, которая установила черты сходства в одних рядах органов и черты различия в других. Анализ сходства и различий впервые позволил поставить вопрос о причинах этих явлений, т. е. перейти от анализа явления к синтетическим обобщениям.

Таким образом, даже на базисе теории творения и постоянства видов, вследствие применения метода сравнения, возникли замечательные теоретические обобщения, сыгравшие в дальнейшей науке громадную роль как «предвестники» будущего эволюционного учения. Еще в XVIII в. возникла теория лестницы существ Ш. Бонне, распределившая весь органический мир на ряд ступеней от низших групп к высшим, что нашло дальнейшее отражение в эволюционном учении. В начале XIX в. возникла идея единства плана строения Ж. Сент-Илера и теория типов Ж. Кювье и К. Бэра, наконец, возникли понятия «аналогия» и «гомология» П. Кампера и Р. Оуэна как основные понятия, которыми и по сейчас пользуется эволюционная морфология при установлении единства родства различных групп животных.

Мы с полным правом можем сказать, что путешествие на «Бигле» молодого Ч. Дарвина было первым применением широкого сравнительно экологического метода исследования, позволившим увидеть различие в распределении органических существ при изменяющихся условиях существования, в связи со сменой географического ландшафта и геологическими отношениями между прежними и современными обитателями. Следовательно, именно сравнительный метод, сравнительно-экологическое исследование послужили основанием для создания учения об эволюции как вечно динамическом процессе, в котором каждый организм представляет собою целостную систему, связанную разносторонними зависимостями с внешней средой. Дальнейшее терпеливое собирание и обдумывание различных фактов, имеющих какое-нибудь отношение к происхождению видов, как пишет в «Введении» Ч. Дарвин, т. е. углубление сравнительного изучения, только через 22 года оформило в сознании Ч. Дарвина его замечательную книгу «Происхождение видов путем естественного отбора или сохранения избранных пород в борьбе за жизнь» как извлечение из всего громадного накопленного им материала. Таким образом, Ч. Дарвин первый показал, что сравнительное сопоставление организации различных современных животных со строением вымерших форм по ископаемым остаткам, а также с данными о развитии зародыша, проведенное в связи с изучением условий существования и географического распространения, являются основными методами для установления закономерностей эволюционного развития.

Учение Дарвина объединило все прежние разрозненные теоретические обобщения сравнительной анатомии в одно единое стройное целое и освободило их от идеалистического толкования. Идея лестницы природы стала доказательством постепенного эволюционного развития от низших форм к высшим. Идея единства плана стала доказательством единства происхождения живых существ из единого корня. Идея типов стала доказательством кровного родства различных соподчиненных систематических групп, объединенных общим происхождением.

Сам Дарвин в замечательном образе растущего дерева изобразил, как надо представлять эволюцию органического мира, но не дал самой картины эволюционного развития жизни на земле.

Горячие проповедники учения Ч. Дарвина — изгнанник из Германии Ф. Мюллер в Бразилии, в Англии Т. Гексли, в Германии Э. Геккель и в России К. А. Тимирязев — разработали методику эволюционного исследования, и в морфологии наступает период расцвета филогенетического направления. При помощи метода тройного параллелизма (сравнительной анатомии, палеонтологии и эмбриологии), установленного Э. Геккелем, морфологами постепенно было восстановлено родословное древо эволюционного развития животного мира на земле. С другой стороны, в связи с нарастающей критикой учения Дарвина со стороны противников дарвинизма, сопоставление данных сравнительной анатомии, палеонтологии и эмбриологии дало неопровержимые косвенные доказательства процесса эволюции. Наконец, сравнительно-эволюционный метод уже с самого начала дал возможность от простого изучения родства между организмами перейти к выяснению общих закономерностей эволюционного процесса. Таким образом, возникают теории монофилии и полифилии, дивергенции, конвергенции и параллелизма, адаптивной радиации (Осборна), необратимости эволюции (Долло) и т. д.

Однако филогенетическое направление сравнительной анатомии, базирующееся в основном на методе тройного параллелизма Э. Геккеля, вследствие одностороннего подхода к пониманию процесса филогенеза Геккелем, зашло в методологический тупик. Сравнительные анатомы филогенетического направления в своем понимании эволюции строения организмов оторвались от дарвиновского понимания организма как динамического целого, органы которого через функцию связывают организм с внешней средой. Строя свои филогенезы на рядах отдельных органов, оторванных от организма как живого существа, живущего в определенных условиях среды, филогенетики пришли к таким разноречивым выводам об эволюции отдельных групп животных, что возникло скептическое отношение к подобным филогенетическим построениям.

Все внимание морфологов филогенетического направления было устремлено на изучение преобразований строения органов в их постепенном совершенствовании в течение эволюции. Отсюда постепенно сложилось ложное представление, оторванное от точки зрения Ч. Дарвина, что эволюционный процесс представляет собой суммативный процесс постепенного совершенствования. В связи с этим возникло неодарвинистическое направление (Вейсман, де Фриз, Лотси и др.), рассматривающее организм как сложную мозаику отдельных признаков, а эволюционный процесс как различную комбинацию признаков, меняющих свое положение в системе. Механистическое понимание эволюции в его машинном представлении о живом организме, вызвало реакцию среди многих теоретиков биологов, и постепенно в Западной Европе возрождаются различные идеалистические направления, приводящие наиболее последовательных идеалистов к отрицанию дарвинизма в целом.

В морфологии на Западе получило широкое распространение идеалистическая и типологическая морфология, возрождающая идеи доэволюционной науки (А. Нэф, Е. Якобсхаген, В. Любш, В. Франц и др.). Среди биологов развиваются теории холизма Дж. Сметса (1927) и А. Майера (1925—1935), объясняющих целостность организма как особое свойство живой материи; следовательно, проблема целостности организма рассматривается холистами с идеалистических позиций. Среди генетиков и эволюционистов проповедуется теория преадаптации [Л. Кено (1932); А. Парр (1926); Дэвенпорт и др.], согласно которой «приспособление» в организме предшествует изменению среды и возникает независимо от среды. Идеалистический характер носят также теоретические выводы «органицистов» [Рессель (1931); Берталамфи (1932)]. Более крайнюю позицию занимают палеонтологи К. Бойрлен (1932—1938), А. Дакё (1935); они отрицают дарвиновское понимание эволюции и возвращаются к средневековой мистике.

Даже такой крупнейший ученый, как Оскар Гертвиг, столь много сделавший для дарвинистического понимания процессов индивидуального развития, правда, уже в глубокой старости, в своей последней книге «*Das Werden der Organismen*» в 1922 году призывал биологов к освобождению от 200-летнего механистического плена, в котором находится, по его мнению, естествознание, и к возвращению к идеализму. Карл Бойрлен в 1937 г. уже пишет: «Итак биология во всех ее отдельных ветвях опровергла механистические эволюционные предположения, на которых она была построена». Бойрлен оставляет за Дарвином лишь историческую заслугу и прибавляет: «И как это характерно, что француз Ламарк установил учение о механистическом рационализме, и англичанин Дарвин учение механистического эмпиризма, то так же характерно, когда расторжение и опровержение механистических предположений и предрассудков в первую линию было делом немецких исследователей, начиная от современника Дарвина, балтийского немца К. Э. фон Бэра, вплоть до нашего времени: только как образцы могут быть названы имена Дриша, Шпемана, фон Юексхюля, Тинемана, Троля, перечень которых может быть легко увеличен».

К сожалению, мы в последнее время явились свидетелями, к какому «освобождению духа» привела подобная идеология. В то время как в СССР разрабатывается учение Ч. Дарвина, в Западной Европе и Америке получили широкое развитие антидарвинистические теории.

Таким образом, в настоящее время перед биологией намечаются два основных пути.

Первый путь — развитие материалистических основ дарвинизма так, как он с необычайной прозорливостью был намечен самим Ч. Дарвиным. Этот путь ведет исследователей к овладению силами природы в целях направления их на службу человеческому обществу. Особенное значение он имеет в советской стране, где дарвинизм является той творческой теорией, которая связывает теоретическую науку с практической деятельностью, ибо, как сказал товарищ Сталин: «Наука потому и называется наукой, что она не признает фетишей, не боится поднять руку на отживающее, старое и чутко прислушивается к голосу опыта, практики. Если бы дело обстояло иначе, у нас не было бы вообще науки...» (Сталин, Речь на Первом все-союзном совещании стахановцев 17 ноября 1935 г.).

Второй путь — отрыв от Дарвина, его отрицание и замена лженаучными, идеалистическими и антидарвинистическими теориями, приводящими к обоснованию фашизма, проповедующего эксплуатацию человека человеком, политику произвола и насилия так называемых «высших рас» над «низшими».

К сожалению, многие биологи еще не достаточно осознали, что в настоящее время наука не может быть беспартийной, и до сих пор еще большинство отдельных частных работ представляет лишь отдельные описания частных фактов, являющихся лишь сырым материалом, без применения метода сравнения, без каких-либо выводов теоретического характера. Такие описательные работы являются бесцельным топтанием на месте, которое в настоящее время совершенно недопустимо. В противодействие проповеди идеализма и мистицизма на Западе советские ученые должны мобилизовать свои силы для развития дарвинизма в СССР, ибо дарвинизм в условиях социалистического строительства в СССР нашел для себя благодарную почву. Перед советскими биологами стоит почетная задача — на конкретном фактическом материале, доведенном в его сознании до теории дарвинизма, а через нее — до практики социалистического строительства, доказать всему человечеству лженаучность фашистской идеологии.

Таким образом весь исторический ход развития теоретической биологии указывает, что единственным путем для установления теоретических закономерностей развития органической жизни как исторического процесса является широкое применение метода сравнения, как он был установлен Ч. Дарвиным и как его широко пропагандировал К. А. Тимирязев. Однако один морфологический метод, даже при применении метода тройного параллелизма, при изучении отдельных органов в отрыве от организма как живого существа, находящегося в определенных взаимоотношениях к окружающей среде, привел филогенетическое направление морфологии в методологический тупик. Направление эволюционной морфологии, возрожденное в СССР акад. А. Н. Северцовым, призывает биологов к дальнейшему развитию сравнительного метода в биологии. Опыт изучения филогенезов целых организмов, а не отдельных органов, организмов, живущих в меняющихся на различных этапах эволюции условиях существования, позволил А. Н. Северцову вскрыть целый ряд закономерностей эволюционного процесса в дарвиновском понимании. В настоящее время требуется еще дальнейшее расширение сравнительного метода. Лишь сочетание воедино сравнительно морфологического метода исследования со сравнительно экологическими и сравнительно физиологическими методами исследования помогут биологам вскрыть методологические ошибки различных идеалистических и механистических теорий, получивших в последние годы широкое развитие в Западной Европе.

Даже и сейчас разбор морфологических закономерностей эволюции при сопоставлении их с различными антидарвинистическими теориями может на примере морфологии выяснить причины отрыва многих биологических наук от дарвинизма и источники идеалистических концепций.

Подходя к оценке того, что сделано для развития теории Дарвина в эволюционной морфологии, я в последующем изложении попытаюсь сопоставить основные теоретические положения эволюционной морфологии с воззрениями представителей антидарвинистических позиций.

Наше рассмотрение мы начнем с оценки общего направления эволюционного процесса, как его понимает в настоящее время после Ч. Дарвина эволюционная морфология, при сопоставлении с различными теориями о направленности эволюции. Разбор общих закономерностей эволюционного процесса приводит к вопросу о понимании усложнения организации, т. е. к проблеме взаимоотношения процессов дифференциации и интеграции. Отсюда возникают три следующие проблемы: проблема целостности организма, проблема корреляций и проблема взаимоотношения формы и функции при частных

филогенетических изменениях органов. В заключение разбирается вопрос о взаимоотношении онтогенеза и филогенеза.

Основные направления эволюционного процесса

Ч. Дарвин в «Происхождении видов» в разделе о пределе, которого организм стремится достигнуть, указывает, что «естественный отбор действует исключительно только путем сохранения и накопления изменений, благоприятных для организма при тех органических и неорганических условиях, которым каждое существо подвергается во все периоды своей жизни. Окончательный результат выражается в том, что каждое существо обнаруживает стремление сделаться более и более совершенным по отношению к окружающим его условиям. Это усовершенствование имеет неизбежным последствием постепенное повышение организации большего числа живых существ во всем мире». Однако далее Дарвин отмечает, «что естественный отбор может постепенно прилаживать организмы к таким положениям, где некоторые органы оказались бы излишними или бесполезными, и в таком случае его действие обнаружится попятным движением на низшие ступени организации». «Естественный отбор, или переживание наиболее приспособленного, не предполагает необходимого прогрессивного развития, он только подхватывает проявляющиеся изменения, благоприятные для обладающего ими существа в сложных условиях жизни» (стр. 143).

Однако, несмотря на столь ясные высказывания Дарвина, в последующем развитии эволюционного учения неоднократно возникали различные автогенетические теории, трактующие эволюцию как изначально направленный процесс постепенного совершенствования.

Теория ортогенеза Эймера (1888—1901) как выражение органического роста, теория инерции О. Абея (1928), теория совершенствования Л. Плате и В. Франца (1920—1937), теория номогенеза Л. Берга (1923), теории органического роста Кюпа и Соболева (1924) являются яркими примерами автогенетического понимания эволюции, ведущего в заключение к идеалистическому мировоззрению.

В противовес этим по существу идеалистическим позициям А. Н. Северцов в своем учении о главных направлениях эволюционного процесса развивает и укрепляет принципы дарвинизма. В своих теоретических выводах (1926, 1931, 1934) А. Н. Северцов занимает четкую позицию сторонника дарвиновского понимания эволюционного процесса. Он подчеркивает, что «причины филогенетических изменений в организме животных следует искать в изменениях внешней среды», при этом добавляет: «влияние косвенного (непрямого) воздействия среды на организм (дарвиновский фактор эволюции) имеет неизмеримо большее значение, чем все еще недоказанное влияние непосредственного воздействия условий внешней среды» (1931, 1939). Отсюда следуют его выводы об эктогенетическом характере эволюции и о несостоятельности автогенеза.

Разбирая общее направление эволюционного процесса, А. Н. Северцов отмечает, что филогенетическое развитие в общем и целом представляет собой приспособительный процесс к изменяющимся условиям существования. При этом биологический прогресс определяется в конечном итоге филогенетическим развитием отдельных приспособлений, связанных с отдельными факторами внешней среды, а не с внешней средой, взятой в целом. Однако, принимая во внимание, что части организма связаны друг с другом в одно целое, в результате отдельного приспособительного изменения получается целая цепь коррелятивных вторичных изменений в других частях организма. Развивая дальше это материалистическое понимание процесса эволюции, А. Н. Северцов анализирует этот процесс, и отсюда следует его деление органов на активные и пассивные, органы эктосоматиче-

ские и энтосоматические, изменения первичные (проталаксы) и вторичные (дейталаксы).

Учение А. Н. Северцова о четырех путях и направлениях биологического прогресса (теория ароморфозов, идиоадаптации, дегенерации и ценогенезов), определяемого прогрессивным увеличением численности видов, расширением ареала распространения и распадением вида на соподчиненные группы, дало в руки исследователей биологов широкие возможности дальнейшего развития этого учения.

Громадное значение имеет отмеченная Северцовым смена направлений в эволюции, т. е. чередование эволюции по пути ароморфоза на путь идиоадаптации и наоборот. Эта смена направлений имеет громадное значение для объяснения явлений скачкообразной цикличности, которая многими антидарвинистами истолковывалась как явление, противоречащее дарвиновскому пониманию эволюционного процесса. Однако это изменение направления эволюционного процесса, т. е. переход от одного направления к другому, еще очень мало исследовано. А. Н. Северцов отмечает, что оно зависит от разных причин: 1) от характера и высоты организации изменяющегося животного в период, когда наступает изменение внешней среды, вызывающее соответствующее изменение, 2) от характера и интенсивности и скорости изменения этой внешней среды и 3) от количественного соотношения между изменениями среды и организацией и функциями животного. Последний фактор особенно интересен, так как при одном и том же качественном изменении окружающей среды и одной и той же организации изменяющегося животного животное может эволюционировать в различных направлениях в зависимости от различной скорости, с которой наступает изменение среды, и от различной интенсивности этого изменения. Так, например, различная скорость и интенсивность уменьшения силы света в одних случаях вызывает прогрессивное развитие глаз (у ночных форм) и, наоборот, редукцию глаз (у форм пещерных и роющих).

В этом направлении перед экологами при применении сравнительно-экологического метода исследования открывается широчайшее поле деятельности по разработке теории Дарвина.

В последнее время акад. И. И. Шмальгаузен (1938—1939) предпринял дальнейшую разработку путей эволюции при соотносительных изменениях внешней среды и организма и выделил это учение о путях эволюции в учение об адаптиоморфозе. И. И. Шмальгаузен принимает в общем основные главные направления эволюционного процесса А. Н. Северцова за исключением ценогенезов, или эмбриональных приспособлений, указывая, что их эволюция подчиняется общим направлениям, каковыми являются пути ароморфоза и идиоадаптации, и не имеет своих особенностей, за исключением времени их появления. С этим вполне можно согласиться, так как и Ч. Дарвин отмечал, что естественный отбор может изменить семя, яйцо или вполне развитый организм точно так же, как и организм взрослый. Остальные главные пути (ароморфоз, идиоадаптации и дегенерации) он сохраняет в том же виде, но лишь дает всем типам единую классификацию. Кроме того, Шмальгаузен вводит новые понятия: эпиморфоз, теломорфоз, гипоморфоз и гиперморфоз.

Таким образом, вместо четырех главных направлений эволюционного процесса, установленных А. Н. Северцовым, И. И. Шмальгаузен определяет семь путей эволюции при соотносительных изменениях внешней среды и организма. Эти семь направлений адаптиоморфоза он сводит в общую таблицу, где сопоставляет по каждому из них изменения внешней среды, изменения организма и последствия в эволюции вида, при этом возникающие. Ниже я привожу эту таблицу с дополнениями по А. Н. Северцову.

Пути эволюции (адаптоморфоз)	Изменение внешней среды	Изменение организма	Последствия
Ароморфоз	Быстрая смена среды на более ши- рокую	Поднятие организма на высшую ступень и повышение жизнедея- тельности. Развитие новых приспособлений широкого значения. Морфо-физиологиче- ский прогресс в орга- низации	Расселение (аугмен- тация). Примеры: раз- витие легкого, трехка- мерного сердца и пяти- палой конечности у предков наземных по- звоночных. Развитие за- родышевых оболочек в яйцах амниот
Эпиморфоз	Максималь- ное расшире- ние среды	Высшее развитие головного мозга. Из- готовление искусст- венных орудий труда	Расселение и овладе- ние всей средой (рост культуры). Пример: че- ловек
Алломорфоз (Идиоадаптация А. Н. Северцова)	Смена одной среды на дру- гую, равно- ценную	Замена одних при- способлений другими	Биологическое про- цветание (дифференциа- ция). Пример: адаптив- ная радиация разных отрядов млекопитающих к разным условиям среды
Теломорфоз (Спе- циализация А.Н. Северцова)	Смена сре- ды на более узкую	Специализация, т. е. детализация приспособ- лений и их одно- стороннее развитие	Биологическая стаби- лизация и потеря пла- стичности. Примеры: хамелеон, ленивцы
Катоморфоз (Де- генерация А. Н. Северцова)	Упрощение среды	Деспециализация, т. е. утрата приспособ- лений. Морфо-физио- логический регресс в организации	Дегенерация. Приме- ры: изменение органи- зации паразитических червей и ракообразных
Гипоморфоз ¹	Сокращение смены среды	Педоразвитие (ран- нее отклонение раз- вития по другому пу- ти и выпадение ко- нечных стадий)	Постоянная неотення (педоморфоз). Примеры: сохранение наружных жабр, хрящевого скеле- та и голой кожи у не- которых хвостатых ам- фибий
Гиперморфоз	Быстрое изменение среды	Переразвитие (ина- даптивные изменения, непропорциональное увеличение размеров)	Вымирание. Примеры: роговые щиты у трице- ратона, зубы у махай- родона, гигантские рога у ископаемых оленей

¹ И. Шмальгаузен, выделив гипоморфоз в особое направление (1938), в послед-
нее время изменил высказанную точку зрения и объединил гипоморфоз с катомор-
фозом, рассматривая гипоморфоз как частный случай катоморфоза. Мне кажется,
что при выделении специализации в особое направление от алломорфоза или идио-
адаптации более логично оставить также самостоятельным направлением и гипо-
морфоз, так как он имеет в эволюции большое значение. Поэтому я дополнил таб-
лицу Шмальгаузена.

Сопоставления этих семи направлений эволюционного процесса,
предлагаемые И. Шмальгаузенем, показывают, что положение
А. Н. Северцова о направлениях биологического прогресса и регресса
совершенно правильно развивают дарвиновское понимание эволю-
ционного процесса. Не существует единого закономерно направлен-

ного по пути к совершенствованию направления эволюционного процесса. Морфо-физиологический прогресс является ведущим фактором эволюционного развития лишь при быстрой смене среды на более широкую, а при других формах изменения среды играют роль другие направления эволюционного развития. Во всех рассматриваемых случаях происходит не суммативное накопление прогрессивных черт, а сложное взаимодействие прогрессивных и регрессивных процессов.

Если мы обратимся к характеристике различных теорий, говорящих о направленности процесса эволюции и отрицающих основные принципы дарвинизма, то все они являются прекрасными примерами антидиалектического понимания эволюции. Остановимся в немногих словах на теории номогенеза Л. С. Берга.

Эволюционное развитие Берг считает целесообразным, понимая под целесообразным «все то, что ведет к продолжению жизни особи или вида». При этом он указывает, что «для осуществления целесообразных действий организм обладает приспособлениями». «Выяснить механизм образования приспособлений», по мнению Л. С. Берга, «и есть задача теории эволюции». Подходя с этой точки зрения к оценке дарвиновского понимания целесообразности «как результата случайного стечения обстоятельств», Л. С. Берг не удовлетворяется им. Не удовлетворяется он и виталистическим пониманием целесообразности. По Бергу, витализм есть простое констатирование целесообразностей, и в понимании их он не может нас подвинуть вперед. Весь громадный опыт исследователя привел Берга к невозможности признания случайности основным фактором эволюционного развития. Л. С. Берга не удовлетворяет понимание случайности как категории, безусловно исключающей необходимость, как того требует формальная логика. И он нашел выход из этого логического тупика в теории номогенеза, как теории необходимости, исключающей случайность, которая привела его к отрицанию дарвинизма. По теории номогенеза закономерность является основным неразложимым свойством живой материи, причем Берг подчеркивает, что «никаких других сил, кроме известных физике и химии, никогда в организме не наблюдалось и, можно думать, не будет наблюдаться». Установление номогенеза (закономерного развития отдельных полифилетических ветвей независимо друг от друга, скачками, пароксизмами, причем борьба за существование и естественный отбор не являются факторами прогресса, а лишь охраняют норму), приводит Берга к полному отрицанию дарвинизма. Таким образом, Л. С. Берг, критикуя виталистические позиции, в результате приходит к отрицанию материалистического понимания эволюционного процесса и к явному идеализму.

Логика диалектического материализма уничтожает это противоречие между случайностью и необходимостью, объединяя их в единый процесс, связанный единством противоположностей¹. Таким образом, диалектико-материалистическая логика уничтожает фундамент противоречия между случайностью и необходимостью, и тем самым теория номогенеза теряет под собою почву.

Точно так же находит ясное объяснение с точки зрения дарвинизма и то явление, которое названо Л. С. Бергом процессом филогенетического ускорения (1923, 1925). Процессом филогенетического ускорения, или филогенетического предварения, Л. С. Берг называет такие случаи, когда, как он говорит, филогения не повторяется в онтогении, как следовало бы согласно биогенетическому закону, но предваряет ее. Этот процесс рассматривается им как основной фактор эволюционного развития. Согласно теории филогенетического предварения, новые признаки появляются в эмбриональном развитии

¹ См. Энгельс. Диалектика природы, стр. 107—110.

у предков много раньше, чем они проявляются у потомков во взрослом состоянии. Однако, как показал это на реальном материале В. Васнецов (1927) и как разобрал пути направления эволюционного прогресса И. Шмальгаузен (1938), эти явления, трактуемые Л. С. Бергом как предварение признаков, находят ясное дарвинистическое объяснение эволюции по пути гипоморфоза, т. е. когда у потомков выпадают те состояния, которые были у предков. Становится понятным без признания номогенеза, что те признаки, которые существовали у предков в эмбриональном развитии, у потомков стали признаками взрослого состояния.

Таким образом, мы видим, что исследования, которые идут в разрез с теорией дарвинизма, вытекают из подхода к явлениям эволюции с точки зрения механистических или идеалистических позиций формальной логики и без учета логики диалектического материализма.

Антидарвинистические взгляды проф. Д. Соболева, излагаемые им в теории исторической биогенетики, также являются следствием узко механистического понимания дарвинизма. Д. Соболев, опираясь на палеонтологические исследования, приходит к выводу, что изменения организмов во времени не происходят с той медленной постепенностью и неразрывностью, как полагает школа эволюционной теории, поскольку смены фаун приурочены к определенным моментам, разделяющим периоды относительного затишья в этих преобразованиях. Наконец палеонтологические данные говорят в пользу детерминированной, а не беспорядочной изменчивости. Отсюда вытекают основные законы биогенетики Д. Соболева. Первый закон — это закон наследования или сохранения вида. Второй — закон эволюции или органического роста. Затем идет закон обратимости эволюции, или закон биогенетического цикла и закон прерывистости. В своих законах проф. Д. Соболев оперирует с теми понятиями, с которыми оперирует и эволюционная морфология. Но только эволюционная морфология дала им дарвинистическое понимание, а Соболева механистические позиции завели в методологический тупик. В конце концов, если говорить о его законах прерывности и непрерывности, то с этими же понятиями оперирует и А. Н. Северцов, указывая, что в процессе эволюции мы имеем последовательную смену ароморфозов и идиоадаптаций, но только в дарвиновском понимании. Понимание эволюционного развития как органического роста, одинакового с ростом индивидуального организма, не выдерживает критики, ибо это понятия различные. Понимание развития проф. Д. Соболева противоречит диалектическому пониманию развития, как его дал В. И. Ленин. «Если все развивается, значит все переходит из одного в другое, ибо развитие не есть простой, всеобщий и вечный рост, увеличение (соответственно уменьшение) и т. д. Раз так, то, во-первых, надо точнее понять эволюцию, как возникновение и уничтожение всего, взаимопереходы» («Ленинский сборник», XII, стр. 185).

То же относится и к понятию обратимости эволюции.

Наконец, говоря об общих направлениях эволюционного процесса, нельзя не остановиться на теории предварительного приспособления, теории преадаптации Л. Кено (L. Cuenot, 1932); А. Парра (A. Parra, 1926) и других авторов, имеющих широкое распространение в Западной Европе. Методологические ошибки этой также антидарвинистической теории прекрасно разобрал в своей книге «Организм как целое в индивидуальном и историческом развитии» И. Шмальгаузен (1938). Шмальгаузен указывает, что по теории преадаптации приспособление, позволяющее виду жить в данной среде, появляется у предка в качестве предварительного приспособления независимо от среды. Благодаря присутствию этих предварительных приспособлений виды

могут покинуть свои привычные условия обитания и перейти в новые, еще никем не занятые места.

Таким образом Кено приходит к выводу, что «приспособление» уже предшествует. «Форма возникает независимо от среды». Приспособление не есть результат отбора определенной структуры в данной среде, а результат выбора подходящей среды для данной структуры (Дэвенпорт). Не пища влияет на форму зубов, а эта последняя (форма) определяет род пищи (О. Аихель). История развития бугорков на коренных зубах показывает, что эти структуры должны были предшествовать тем функциям, которые они должны выполнять (Осборн). Если пещерные животные слепы, то это не потому, что они живут в пещерах, а наоборот, они могут жить и живут в пещерах потому, что они слепы, и т. д. При эволюции организмов не они приспосабливаются к среде, а наоборот, филогенез, как независимый от среды процесс, ведет организм через подходящую для него (при данном его строении) среду (А. Парр). Взрослое животное при этом часто активно отыскивает подходящую для себя среду (стр. 70).

Разбирая фактический материал, на котором построена эта теория, И. Шмальгаузен ясно показывает, что это теоретизирование, ведущее нас в поисках творческого начала назад к идеализму до-дарвиновского периода, построено на изолированном рассмотрении мутационных изменений, отдельных признаков организма: «организм рассматривается как мозаика признаков, анализируется его приспособленность в отношении отдельных признаков и забывается, что в процессе приспособления всегда изменяется весь организм в целом».

Таким образом, мы видим, что основной причиной отрыва многих биологов от дарвинизма является узко механистическое понимание теории Дарвина, скатывающееся неизбежно при своем логическом развитии к идеализму. Ясным выходом из этих методологических тупиков, куда был заведен дарвинизм, является дальнейшее развитие дарвинизма на базисе диалектического материализма, т. е. путь, стихийно намеченный самим Дарвиным, но еще до сих пор не всеми осознанный.

Усложнение организма. Второй важной причиной возникновения идеалистических концепций в понимании эволюционного процесса после теории о направленности эволюции является отрыв от дарвиновского понимания усложнения организации. Выше было указано, как Ч. Дарвин понимал совершенство организации, он ясно подчеркивал, что естественный отбор не предполагает необходимого прогрессивного развития. Однако постепенно это понимание заменяется теорией совершенствования организации, как постепенно суммативного накопления признаков (Л. Плате, В. Франц). При этом основное внимание морфологов было обращено на процесс дифференциации, установленный М. Эдварсом в 1851 г. как процесс прогрессивного усложнения организации, основанный на разделении труда. Подбирая ряды отдельных органов от низших форм к высшим по степени дифференциации, сравнительные анатомы построили филогенетические ряды органов без учета того, как эти преобразования в строении отдельных органов согласуются со всею организацией животного. Таким образом и создалось представление, что эволюция представляет собой процесс суммирования изменений в отдельных органах.

Второй процесс, неразрывно связанный с дифференциацией, процесс взаимно усиливающегося соподчинения частей в организме, оставался морфологами почти незатронутым. Процесс соподчинения частей, названный Э. Геккелем централизацией и Г. Спенсером интеграцией, является важнейшим фактором

в процессе эволюционного развития, так как эволюирует не отдельные признаки, а целые организмы (И. Шмальгаузен, 1938). Изучение соподчинения частей в живом организме оставалось до последнего времени основной задачей физиологов, анализирующих соподчинение друг с другом физиологических отправления. Но физиологи, оперируя с человеком и близким к нему млекопитающим, упускали из поля своего зрения, как наблюдаемый ими процесс соподчинения функций живого организма слагался в процессе исторического развития. В процессе же исторического развития интеграция частей организма взаимно связана и обусловлена противоположным ему процессом дифференциации, как процесса расчленения единого целого на составные части.

Таким образом, в изучении эволюции организмов два основных взаимно связанных процесса изучались оторванно друг от друга, в результате чего создались ложные предпосылки для теоретических обобщений. Кроме того, необходимо отметить еще и третий важный момент — это отрыв изучения процесса дифференциации (так, как его изучали сравнительные анатомы) и процесса интеграции (так, как его изучали физиологи) от вопроса взаимоотношений организма с условиями среды. Действительно, если попытаться подумать, чем обусловлено было в эволюции организмов преобразование однородной организации в разнородную, то мы прежде всего сталкиваемся с различным отношением отдельных частей организма к окружающей среде. Как правильно отмечает А. А. Заварзин, первым моментом, обусловившим дифференцировку тканей, явилось различное положение клеток первичного многоклеточного организма по отношению к внешней среде. Поверхностное положение клеток вызвало закрепление одних из многообразных сторон процесса обмена веществ клетки, внутреннее положение закрепило другие стороны обмена веществ. В каждой из тканей и органов закрепились отдельные частные стороны общего процесса обмена веществ.

В связи с этим постепенно нарастает внутренняя связь частей организма между собой. Получается новый комплекс коррелятивных связей, при котором все части организма связываются друг с другом в единую неразрывную систему.

Таким образом, возникают три связанных между собою проблемы: целостности организма, корреляции и соотношения формы и функции.

Проблема целостности в настоящее время занимает центральное место в западноевропейской теоретической литературе. Однако там она у большинства авторов носит идеалистический характер. Г. Дриш, исходя из дуалистической концепции витализма, объясняет целостность системы организма наличием управляющей организмом, вне его стоящей, жизненной силы — энтелехии, в то время как сам организм продолжает оставаться лишь суммой частей. Широким распространением пользуется в последнее время на Западе теория холизма (Дж. Смэтса, 1927). Холисты, критикуя механицизм и виталистическую энтелехию, понимают целостность организма как особое свойство живой материи, т. е., следовательно, они оперируют по существу с той же жизненной силой, лишь переселяя ее из вне организма (как у виталистов) внутрь организма.

Такое понимание также остается чуждым дарвиновскому пониманию организма как единой динамической системы, все части которой прямо или косвенно через другие органы связаны с условиями среды, причем характер происходящих изменений направляется естественным отбором.

Еще более идеалистический характер носит представление В. Франца (1920, 1931, 1935), который оперирует взятыми им у Э. Геккеля понятиями дифференциация и централизация. Однако он

вкладывает в эти понятия такое содержание, что оно приводит его к открытому фашизму. В своей книге «Биологический прогресс» (1935) В. Франц сравнивает эволюцию организма с эволюцией какой-либо машины при усовершенствовании техники. Так же как эволюция машины зависит от осуществляющего ее мастера, в эволюции организма необходимо ведущее начало. Отсюда его понимание процесса дифференциации, связанного с физиологическим процессом разделения труда как процесса специализации. Специализация приводит к одностороннему приспособлению и в результате к вымиранию. Второй процесс — совместное действие филетической дифференциации и централизации с физиологическим коррелятом как разделения труда, так и объединения — он называет *элевацией*, под которой он понимает нарастающее усовершенствование. В понимании В. Франца совершенствование возможно лишь при централизации, которую он понимает как подчинение частей организма единому ведущему началу (концентрация), что приводит его к идее фюрера.

Совсем с другой стороны подходит к проблеме целостности организма И. Шмальгаузен (1938). В своей книге «Организм как целое в индивидуальном и историческом развитии» он ставит задачу — объединить в одно целое опыт эволюционной морфологии, механики развития и генетики. Целостность организма Шмальгаузен понимает как единство противоположностей дифференциации и интеграции и потому особое внимание он уделяет проблеме корреляции как в индивидуальном, так и в историческом развитии.

Проблема корреляции. Еще Ж. Кювье в 1828 г. сформулировал закон корреляции, который положил научное основание палеонтологии, давши ей возможность по отдельным ископаемым остаткам животных восстанавливать целые скелеты ископаемых позвоночных. «Так как все органы животного образуют единую систему, части которой зависят друг от друга и действуют и противодействуют одна по отношению к другой, искомое изменение не может обнаружиться в одной части без того, чтобы не вызвать соответствующего изменения во всех остальных частях»¹. Ч. Дарвин также придавал соотносительной изменчивости громадное значение. Особенно много дало Ч. Дарвину изучение коррелятивных изменений в процессе выведения домашних животных путем искусственного отбора, ибо оно дало ему возможность понять эволюцию диких животных. Под соотносительной изменчивостью он понимал тот факт, «что вся организация во время роста и развития находится в такой тесной взаимной связи, что, когда слабые изменения проявляются в какой-нибудь части и накапливаются естественным отбором, другие части также претерпевают изменения» («Происхождение видов», гл. V). Придавал он также значение и закону уравновешивания Ж. Сент-Илера и В. Гёте, давая ему эволюционное освещение как «стремление естественного отбора постоянно наблюдать экономиию по отношению ко всем частям организма».

Изучение коррелятивных соотношений органов имело большое значение в сравнительной анатомии. А. Н. Северцов еще в 1912 г. подчеркивал различие между первичными изменениями (проталлаксы), возникающими под воздействием внешней среды, и изменениями вторичными (дейталлаксы или корреляции), происходящими в органах коррелятивно под воздействием изменений в других органах. При этом А. Н. Северцов придает большое значение в эволюции животных именно этим непосредственным коррелятивным изменениям. При эволюции многоклеточных животных «происходит наследственное прогрессивное или регрессивное изменение сравнительно небольшого числа признаков, а все очень многочисленные необходимые для жизни коррелятивные

¹ Цитировано по И. Шмальгаузену, 1938.

изменения развиваются под влиянием этих первичных изменений в течение индивидуальной жизни» (А. Н. Северцов, 1912).

И. Шмальгаузен, развивая дальше эти идеи, говорит: «Мы знаем теперь, что не существует вообще никаких наследственных признаков — наследуются только факторы, определяющие «нормы реакции» организма, все же «признаки» есть результат более или менее сложных реакций изменяющегося организма на всю цепь как внешних, так и особенно внутренних изменений, которые имели место в течение его индивидуального развития («Значение корреляций в эволюции животных», 1939).

Уже из этих сопоставлений становится ясным, какое громадное значение в теории дарвинизма имеет проблема корреляций. С коррелятивными изменениями оперируют самые разнообразные биологические дисциплины: морфология, физиология, эмбриология, механика развития и биометрика. Отмечается большое многообразие коррелятивных взаимоотношений. Однако до сих пор нет достаточной ясности, как все это многообразие свести в определенную систему. Существует большое число различных систем корреляций, освещающих лишь отдельные стороны общего вопроса о соотносительной изменчивости. Однако до сих пор нет еще взаимного понимания между различными авторами, нет еще единой системы, которая отвечала бы вышеуказанным общим положениям о значении корреляции в эволюционном процессе.

Я не имею возможности останавливаться здесь на разборе различных взглядов на корреляции. Укажу лишь, что в настоящее время нам приходится отказываться от разграничения на «истинные» и «сложные» корреляции, как это делали С. Бехер (1912), Шпеман (1907) и Л. Плате (1910), или деления на двусторонние связи «корреляции», односторонние «реляции» и «конъюнкции» (Дюркен, 1919) как на понятия, не отражающие дарвинистического понимания соотносительной изменчивости. Остановлюсь лишь на анализе проблемы корреляции, даваемой в последнее время И. И. Шмальгаузен (1935, 1938 и 1939). Вместе с А. Н. Северцовым (1931) И. И. Шмальгаузен разделяет корреляции, во-первых, на индивидуальные или физиологические корреляции, проявляющиеся в индивидуальной жизни животного, и во-вторых, на филетические корреляции (Л. Плате) или координации (А. Н. Северцов), т. е. взаимозависимости частей в филогенетическом развитии организма. По характеру связей и те и другие являются весьма сходными, и некоторые авторы считают, что границы между этими двумя группами не существует. Однако мне кажется, что такое разграничение вполне обосновано. Филетические корреляции или координации, переходя из поколения в поколение, прошли через воздействие естественного отбора, т. е. из числа многообразных наследственных корреляций сохранились только такие, которые оказались организму в данных условиях существования необходимыми. Это различие очень существенно, и, несмотря на кажущееся между ними единство, его не надо забывать.

И. И. Шмальгаузен разделяет индивидуальные корреляции на три категории: 1) геномные или идиоплазматические корреляции (Плате), представляющие зависимость частей, обусловленную наследственными факторами развития, 2) морфогенетические корреляции — соотношения, обусловленные взаимозависимостями во внутренних факторах онтогенетического развития, 3) эргонтические или функциональные корреляции — соотношения, обусловленные типичными функциональными зависимостями. Анализом этих корреляций мы сейчас заниматься не будем.

Координации или филетические корреляции И. И. Шмальгаузен различает по характеру зависимых изменений и по характеру связей. По характеру зависимых изменений они могут быть прямыми, или поло-

жизельными, обратными, или отрицательными, кондициональными, или условными. По характеру связи он устанавливает три типа, вместо двух (морфо-физиологических и топографических), установленных А. Н. Северцовым. А. Н. Северцов писал: «Морфо-физиологические координации (что относится также и к топографическим координациям) есть не историческое, но статическое понятие: у каждого животного в любой период его филогенетического развития все органы находятся в подобных координационных отношениях друг к другу» (1931). Шмальгаузен отмечает: «Термин координация мы берем у А. Н. Северцова, однако вставляем в него иное содержание, разумея его не статически, как сосуществование, а как закономерную зависимость в филогенетическом изменении частей (органов)» (1935). Исходя из данного понимания филогенетических корреляций И. И. Шмальгаузен делит их на три группы:

1. Биологические, или адапционные, координации изменения органов, зависимые не от пространственных и не от функциональных соотношений, а от соотношения с внешней средой. Пример: соответствующие изменения органов, непосредственно друг с другом не связанных, в зависимости от характера пищи, способа передвижения или других условий среды.

2. Топографические, или организационные, координации отражают пространственные соотношения между органами, между которыми непосредственно функциональной зависимости нет. Это сопряженные изменения в положении, величине и форме соседних органов. Пример: соотношение между положением, величиной и формой черепной коробки и головным мозгом.

3. Динамические, или коадапционные, координации, зависимые изменения формы, величины и соотношения функционально связанных органов. Пример: соотносительное изменение органов обоняния или зрения с соответствующими центрами головного мозга.

Подходя к оценке типов корреляций, установленных А. Н. Северцовым и И. И. Шмальгаузенем, приходится отметить, что они еще не в полной мере отражают самый процесс взаимоотношений организмов с внешней средой. Соотношение первичных изменений, возникающих в организме по пути приспособления к изменяющимся условиям существования, со вторичными изменениями, зависимыми от первичных изменений, остается еще недостаточно разработанным. Правда, И. Шмальгаузен отмечает, что биологические координации являются адаптивными изменениями, связанными с условиями среды, а топографические и динамические координации отражают коадаптацию — взаимное приспособление органов, но все же сам процесс возникновения этих связей остается еще недостаточно разработанным. И. Шмальгаузенем (1938) приведен интересный анализ распада корреляционных систем в эволюции животных при распаде корреляционных систем при доместикации, редукции органов и атавизме. Разобран также вопрос о возникновении приспособления (адаптиогенез) и взаимных приспособлений (коадаптиогенез) при прогрессивной эволюции, причем И. Шмальгаузен впервые устанавливает синтез между закономерностями механики развития, генетики и морфологии. Однако в этом анализе остаются еще недостаточно разобранными взаимоотношения организма с внешней средой, т. е. тот основной вопрос, который является центральным у Ч. Дарвина.

В этом отношении прав В. Васнецов, когда он в своей статье «Экологические корреляции» (1938) выдвигает особую категорию экологических корреляций как закономерных связей, которыми соединены в единую целостную систему различные отдельные отношения вида животных к внешней среде. Васнецов подчеркивает, что «эволюция животных является процессом самодвижения, обусловленного

свойствами вида и свойствами среды в их взаимосвязи, через отношение животного к среде». Однако Васнецов только ставит этот вопрос перед экологами, но сам дальнейшего анализа этих экологических корреляций не дает.

В новом освещении дает анализ морфологических корреляций в своей уже посмертной статье о типах связей между преобразованиями органов в филогенезе животных покойный А. Г. Рындзюнский (1939). А. Г. Рындзюнский пытается вскрыть характер преобразования первичных и вторичных изменений органов в филогенезе животных, причем в основу своей классификации он кладет характер отношения органа к другим органам и к среде. Рындзюнский устанавливает четыре типа преобразования.

1. В первом случае преобразование одного органа требует изменения ряда других, когда функционально-морфологическое изменение одного органа непосредственно нуждается в определенном изменении другого органа для возможности своего нормального функционирования (пример: многие функциональные и топографические связи: глаз — череп, передние — задние конечности).

2. Во втором случае преобразование одного органа делает излишним существование другого. Сюда относятся типичные случаи субституции, когда функционально-морфологическое изменение одного органа делает излишним функцию другого органа и тем обуславливают его редукцию.

3. В третьем случае преобразование одного органа освобождает другой от части его функций. Здесь функционально-морфологическое изменение одного органа не обуславливает редукции другого, но, освобождая другой орган от части его функций, оказывается условием для его прогрессивного развития в новом направлении (пример: рука человека).

4. Преобразование одного органа используется рядом других для собственных изменений. Пример: захват кожными чувствующими органами поверхности грудных плавников у ската (Н. Дислер).

В своих типах взаимосвязи органов А. Г. Рындзюнский иначе ставит вопрос о характере связи между коррелирующими органами, чем это было сделано А. Н. Северцовым и И. Шмальгаузенем, и, как мне кажется, правильно подходит к вопросу. Он пытается отметить характер первичного изменения, связанного с приспособлением к условиям среды, и отсюда уже разбирает характер вторичного изменения других органов.

Из всего сопоставленного видно, что в проблеме корреляции, этой ведущей проблеме, объединяющей интересы морфологов, физиологов и экологов, остается непочатый край еще неразрешенных вопросов, важнейших в теоретическом отношении, как актуальные вопросы теории Дарвина. Не меньшее значение имеет разработка теории корреляции и в практике народного хозяйства, ибо Ч. Дарвин показал, какое ведущее значение имеют соотносительные изменения при выведении путем искусственного отбора пород домашних животных.

Типы филогенетических изменений органов. С проблемой корреляции непосредственно связан вопрос о типах частных филогенетических изменений органов, которыми достигаются различные направления биологического прогресса. Этот вопрос был поставлен А. Дорном (1875) в его принципе смены функций и далее разработан А. Н. Северцовым (1931).

Филогенетические изменения, происходящие при различных общих направлениях биологического прогресса, совершаются посредством особых частных изменений строения и функций органов животных, приспособляющихся к измененным условиям среды. При рассмотрении

эволюции различных типов приспособлений. А. Н. Северцов переносит центр тяжести с анатомических изменений органов на их физиологическую сущность и таким образом ставит на очередь вопрос об эволюции взаимоотношений формы и функции. В отличие от физиологов, исследующих функции как таковые, А. Н. Северцов в этом разделе учения о морфологических закономерностях эволюции рассматривает функцию как средство, с помощью которого виды сохраняются и выживают в борьбе за существование. Таким образом, А. Н. Северцов подходит к проблеме взаимоотношения формы и функции с биологической точки зрения, развивая дарвинистические понимания эволюционного процесса.

А. Н. Северцов подчеркивает, что, как это было впервые указано А. Дорном, «в основе частных типов филогенетического изменения органов лежит мультифункциональность органа, т. е. то свойство организма, по которому каждая часть его, начиная от простейшей клетки и кончая сложнейшим органом, обладает не одной, но многими функциями, причем одна является главной функцией и употребляется очень часто, а остальные являются второстепенными функциями и обычно пускаются в ход более или менее редко» (1931—1939). «Если главная функция органа изменяется количественно, то при соответственном изменении строения других частей органа, связанных с этой функцией, происходит изменение в сторону усиления или ослабления функции органа и соответствующее изменение его строения, причем общая функция органа качественно остается одной и той же. Если же главная функция органа ослабевает и на ее место становится одна из второстепенных функций, то общая функция органа становится качественно другой» (1939).

Соответственно двум этим положениям А. Н. Северцов распределяет 14 описываемых им типов филогенетических органов (из которых пять принадлежат другим авторам, а девять установлены им заново) на две группы:

1. Анцестральная функция органа сохраняется у потомков качественно той же, но изменяется количественно.

2. Анцестральная функция органа изменяется у потомков качественно.

1. Усиление функции, интенсификация функции клеток, органов.

2. Ослабление функции.

3. Субституция органов Н. Клейнберга,—замещение одного органа другим.

4. Физиологическая субституция Д. М. Федотова—переключение той же функции с одного органа на другой.

5. Фиксация фаз—закрепление одной из нескольких фаз единой функции.

6. Уменьшение числа функций.

7. Выпадение промежуточных функций.

1. Расширение функции Л. Плате.

2. Смена функций А. Дорна.

3. Субституция функции — замещение одной функции другою, биологически равноценной.

4. Активация функции — переход от пассивного состояния к активному.

5. Имобилизация — переход от активного состояния к пассивному.

6. Симпляция функции — уподобление сериальных органов животного друг другу.

7. Филогенетическое разделение органов или функций.

Оценивая этот раздел учения А. Н. Северцова о морфологических закономерностях эволюции, нужно отметить, что в нем он блестящим образом показал на конкретных примерах необходимость синтеза работ

морфологов и физиологов при разрешении вопросов эволюции животных. Намечены пути дальнейших плодотворных исследований. Однако сама система типов филогенетических изменений органов, данная А. Н. Северцовым, где все типы разделены на две группы по признаку качественных или количественных изменений функций и органов, еще далеко не совершенна. Типы, объединенные в каждую из групп, далеко не равноценны друг другу. Деление на качественные и количественные изменения указывает лишь на характер изменения отдельного органа, но не отражает взаимоотношения эволюции функции и формы в их отношении к условиям среды. Мне же кажется, что с дарвинистической точки зрения отношения изменения органов к изменениям условий существования является ведущим фактором. Если условия среды остаются теми же, но изменяется интенсивность воздействия на организм, то могут получиться совершенно различные филогенетические изменения функции и строения органа. А. Н. Северцов (1931) отмечал, что постепенное приспособление к ослаблению света вызвало интенсификацию функции зрения и прогрессивное развитие глаз у ночных животных. При приспособлении же к быстрому изменению света, при переходе к подземному образу жизни (пещерные и роющие животные) происходит редукция органов зрения, так как органы зрения при быстрой смене потеряли свою полезность для организма и они редуцируются.

Другой пример также освещает этот вопрос: это — вопрос о соотношении между хищником и жертвой. Если различия между хищником и жертвой очень велики, то жертва сохраняется в борьбе за существование лишь путем выработки приспособлений, укрывающих ее от хищника. Если силы между ними равноценны, то у жертвы вырабатываются приспособления к защите от врага, для борьбы с ним. В случае же обратного соотношения, когда хищник значительно меньше жертвы, то единственный путь удержаться в борьбе за существование при сохранении хищного способа питания — это переход к паразитизму. Эти примеры показывают, что совершенно различные типы филогенетических изменений органов происходят при выработке приспособления к одному и тому же образу жизни в зависимости от различия соотношений организма к окружающим его условиям существования.

Таким образом, различные типы отношения организма к среде являются ведущим фактором при возникновении тех или иных типов филогенетических изменений органов, и они-то и должны быть положены в основу при приведении в систему разных типов изменений.

Как мне кажется, дело не в качественных или количественных изменениях самого органа, а в качественных или количественных взаимоотношениях организма со средой. Поэтому я предлагаю разделить типы филогенетических органов на три группы.

1. Одну группу составляют филогенетические изменения, когда при приспособлении к изменяющимся условиям среды отношения организма к окружающей среде усложняются, — причем главная функция рассматриваемого органа хотя и изменяется вместе со второстепенными функциями, но все же остается основной.

2. Вторую группу составляют филогенетические изменения, когда при приспособлении к изменяющимся условиям среды отношение организма к окружающей среде упрощается при тех же взаимоотношениях главной и второстепенной функций, как в первой группе.

3. Третью группу составляют филогенетические изменения, когда вид переходит в другую среду, т. е. происходит смена среды, причем главная функция теряет основное значение и замещается одной из второстепенных.

1. К первой группе, когда отношение организма к среде усложняется, можно отнести следующие шесть типов филогенетических изменений органов из 14 рассматриваемых А. Н. Северцовым типов.

1) Наиболее распространенным является тип усиления функции или интенсификации функции клеток и органов Л. Плате и А. Н. Северцова. Когда происходит количественное изменение главной функции в сторону ее усиления, то отношения организма к внешней среде становятся более сложными. Так, например, при филогенетическом развитии позвоночных орган слуха развился из более индифферентного простого кожного органа чувств, принадлежащего к системе органов боковой линии водных позвоночных, путем усиления функции клеток и всего этого органа. Чем прогрессивнее шло усиление функции, тем шире становился кругозор ощущения животного.

2) Вторым типом, относящимся к этой же группе, является тип филогенетического разделения органов и функций А. Н. Северцова, т. е. процесс дифференциации. Когда при процессе дифференциации простой орган подразделяется на части, каждая из которых выполняет одну из частей общей функции органа, то при этом повышается весь обмен веществ в организме и расширяется кругозор отношения организма к среде. Так, при филогенетической эволюции позвоночных простая пищеварительная трубка первичных бесчерепных превратилась в сложную пищеварительную систему высших позвоночных, состоящую из целого ряда органов. При этом питание становилось более сложным, и усложнялись взаимоотношения организма к окружающей среде.

3) Сюда же к первой группе относится также и тип расширения функции Л. Плате, когда в органе дополнительно к прежним функциям прибавляется еще какая-либо новая. Само собой понятно, что при увеличении количества функций, благодаря появлению новых, качественно других, чем прежние, отношения организма к окружающей среде становятся более сложными. Примером могут служить брюшные плавники некоторых живородящих костистых рыб и брюшные плавники самцов акул, получившие, помимо функции движения, еще новую дополнительную функцию копулятивных органов, вследствие перехода к внутреннему оплодотворению.

4) К этой же группе относится тип активации А. Н. Северцова, когда орган из пассивного состояния переходит в активное, т. е. происходит качественное изменение главной функции. Переход грудных ребер первичных наземных позвоночных из пассивных органов защиты внутренних органов в подвижную грудную клетку амниот, получивших новую функцию расширения грудной клетки при дыхании, может служить хорошим примером этого типа филогенетических изменений органов. Активация дыхания понятным образом расширяет кругозор организма к среде.

5) Принцип субституции органов Н. Клейненберга также относится к первой группе. При замещении одного органа другим более совершенным отношения организма к среде также усложняются. Классический пример Н. Клейненберга является хорошей иллюстрацией этого. При замещении хорды сначала хрящевыми, а потом костными позвонками движение животного становилось более сложным и совершенным, а следовательно, и отношение к окружающей среде.

6) Последним типом, относящимся к первой группе, будет принцип физиологической субституции Д. М. Федотова, когда та же функция переключается с одного органа на другой, причем первый орган не редуцируется.

2. Ко второй группе, когда отношения организма к среде упро-

щаются, может быть отнесено пять типов филогенетических изменений органов.

1) Изменения, происходящие по типу ослабления функции клеток и органов А. Н. Северцова, приводят к сужению кругозора отношений организма к среде. Во многих случаях биологический прогресс достигается при приспособлении к более узким условиям среды. Тогда происходит регрессивное развитие некоторых органов или частей органов, и отношения организма к среде суживаются. Так, при переходе к подземному или пещерному образу жизни отношения организма к среде суживаются, вследствие ослабления функции зрения органы зрения под влиянием естественного отбора к новым условиям существования редуцируются.

2) Вторым типом, при котором происходит регрессивное развитие, является тип иммобилизации А. Н. Северцова, т. е. переход от активного состояния в пассивное. Так, при редукции многих органов происходит срастание их частей, что приводит к упрощению строения и функции органа. Примером может служить срастание отдельных подвижных элементов, составляющих плечевой пояс птиц, у страусовых при редукции их крыльев.

3) При уменьшении числа функций А. Н. Северцова также происходит упрощение отношения организма к среде. Так, при приспособлении к узко специальному древесному образу жизни у хамелеонов и ленивцев их лазающие конечности потеряли значительное количество функций, имеющих у других рептилий и млекопитающих, и тем самым кругозор их отношений к внешней среде значительно сузился.

4) При типе фиксации фаз А. Н. Северцова, когда в филогенетическом развитии происходит закрепление одной из нескольких фаз единой функции, также происходит срастание или редукция отдельных составляющих орган элементов, что также приводит к ограничению количества выполняемых органом функций. Классический пример А. Н. Северцова перехода конечностей стопоходящих млекопитающих сначала к пальцеходности у хищников, а затем к копытности является ярким примером приспособления к более узким условиям существования.

5) К этой группе относится и более частный случай, описанный А. Н. Северцовым, под названием выпадения промежуточных функций. При выпадении промежуточных элементов в плавниках костных рыб, лежащих между базальными и дистальными скелетными элементами, выпала промежуточная функция сгибания плавника, и тем самым плавник стал более специализованным.

3. К третьей группе относятся те типы филогенетических изменений органов, когда вид переходит в другую среду, причем главная функция органа теряет основное значение, а одна из второстепенных становится главной. Сюда входят следующие три типа.

1) Смена функций А. Дорна, когда при смене среды главная функция теряет свою роль и постепенно заменяется новой функцией того же органа, отвечающей новым условиям существования, т. е. второстепенная функция становится главной, а главная или прегращается во второстепенную, или может полностью исчезнуть. Преобразования конечностей водных млекопитающих при переходе от наземного к водному образу жизни в эволюции китообразных являются яркими примерами изменений взаимоотношений организма к среде при этом типе филогенетических изменений органов.

2) Тип субституции функции А. Н. Северцова, когда происходит замещение одной функции другой, биологически ей равноценной, также относится к этой группе. Переход от бегания на четырех конечностях по открытым пространствам у бегающих ящериц к пол-

занию в травянистых зарослях при редукции конечностей у безногих ящериц и змей является примером изменения отношения организма к среде при этом типе филогенетических изменений органов.

3) Частным случаем, относящимся к этой же группе, является тип симиляции А. Н. Северцова, когда происходит уподобление сериальных органов животного, т. е., будучи различными вследствие разных функций, при сходных функциях они становятся сходными по строению, как это можно видеть в строении туловищных и крестцовых позвонков при различном положении в теле поясов задних конечностей у разных бегающих и ползающих рептилий.

Учитывая все вышесказанное, мы видим, что в учении о типах филогенетических изменений органов намечается живой тесный контакт между морфологией и физиологией, и нужно сказать, что только комплексное изучение формы и функции морфологами и физиологами может вскрыть закономерности эволюции функции.

Из других направлений, комплексно изучающих форму и функцию, следует остановиться на двух направлениях функциональной морфологии: 1) сравнительно-анатомическое проф. М. М. Воскобойникова, 2) сравнительно-эмбриологическое проф. А. А. Машковцева.

С другой стороны подошел к проблеме взаимоотношения формы и функции проф. М. М. Воскобойников. Он также призывает к комплексному рассмотрению формы органа в связи с функцией путем изучения строения органов на живых организмах при исследовании структуры аппарата при его действии. Поставленные таким образом М. М. Воскобойниковым и его учениками (К. И. Татарко и П. П. Балабай) исследования органов дыхания рыб дали много интересных выводов.

Наконец, новое направление в изучении взаимоотношений формы и функции начато в последнее время А. А. Машковцевым, изучающим влияние функции органа на его преобразование в течение индивидуального развития животного. В эмбриональном развитии существуют по крайней мере три этапа в развитии органов: 1) дофункциональный, обусловленный морфогенетическими факторами развития (лабильной детерминацией и самодифференцировкой); 2) гормональный, когда морфогенез органа обусловлен внутренними факторами гормонального порядка; 3) функциональный, когда дальнейшее развитие органа обусловлено функционированием органа и при выключении функции останавливается. Этими работами устанавливается значение функции для эволюции органа путем воздействия функции на морфогенез органа в течение индивидуального развития на основе принципов дарвинизма, а не ламаркизма.

Проблема взаимоотношения онтогенеза и филогенеза

Ведущей проблемой в эволюционной морфологии является проблема взаимоотношения индивидуального и исторического развития, поставленная на очередь Ч. Дарвиным в «Происхождении видов» и «Происхождении человека», но полно разработанная пять лет спустя после выхода в свет первого издания «Происхождения видов» Ф. Мюллером, в 1864 году. Он начинает свою замечательную книгу «За Дарвина» (1864) следующими словами: «Когда я прочитал книгу Чарльза Дарвина «О происхождении видов», мне казалось, что одним из способов проверки правильности развиваемых в ней взглядов и, быть может, наиболее верным способом может служить опыт применения их к определенной группе животных, приняв по возможности во внимание каждую черту ее организации». Опыт, проведенный над изучением биологии, систематики, морфологических особенностей и развития ракообразных, дал Ф. Мюллеру блестящие результаты. При изучении

онтогенеза и филогенеза ракообразных он выдвинул три следующих положения, которые и по сей час являются основными проблемами взаимоотношения онтогенеза и филогенеза.

Первое положило основание биогенетическому закону. Было доказано, что в процессе индивидуального развития мы встречаемся с явлениями повторения тех состояний, которые были у предков и которые у потомков выпали, так как они заменились новыми приспособительными признаками, у предков отсутствующими.

Второе положило основание теории филэмбриогенезов А. Н. Северцова. Было установлено, что эволюционные изменения появляются не только как надстройки к конечным этапам онтогенеза предков, но могут затрагивать любую стадию индивидуального развития потомка, начиная от самых ранних стадий и кончая взрослым состоянием.

Третье положение говорит о том, что, помимо эволюционных преобразований признаков, которыми характеризуются взрослые организмы, на отдельных этапах индивидуальной жизни животных возникает целый ряд самостоятельных приспособительных признаков, эволюционирующих независимо от признаков взрослых организмов. Благодаря этому на разных стадиях индивидуального развития происходит самостоятельный процесс расхождения и схождения признаков. Эта проблема эволюции отдельных этапов онтогенеза, поставленная Ф. Мюллером, до настоящего времени разработана еще очень мало.

Э. Геккель при установлении тройного метода в морфологии в своем учении о биогенетическом законе разработал только первое положение Ф. Мюллера о взаимоотношении онтогенеза и филогенеза. Всем известно громадное значение, которое сыграл в эволюционном учении биогенетический закон Э. Геккеля. Данные эмбриологии стали одним из основных доказательств теории Дарвина. Однако Э. Геккель гораздо более односторонне подошел к проблеме взаимоотношения индивидуального и исторического развития, чем ставил этот вопрос Ч. Дарвин и как понимал его Ф. Мюллер. По Геккелю, эволюция совершается у взрослых организмов, а в онтогенезе происходит лишь отражение этой эволюции, выражающейся в рекапитуляции признаков предка в развитии потомка. Эмбриональные процессы, изменяющие порядок рекапитуляций, отнесены были к категории нарушений — ценогенезов как процессов, нарушающих биогенетический закон, в то время как Ч. Дарвин говорил, что «естественный отбор на основании начала унаследования качеств в соответствующем возрасте может изменить яйцо, семя или не вполне взрослый организм, точно так же как и организм взрослый» («Происхождение видов», глава IV). В результате узко механистического подхода Э. Геккеля к проблеме отношения онтогенеза и филогенеза при широком развитии сравнительно эмбриологического направления в морфологии возник ряд противоречий, не укладывавшихся в формулировку биогенетического закона Геккеля. Отсюда возникла критика биогенетического закона, отсюда возникло его отрицание.

Начиная с 1909 г. и даже несколько раньше начинают появляться отдельные высказывания (Маршаль, 1900; Седжвик, 1909; Бехер, 1909) о значении эмбриональных изменений при процессе эволюции признаков. Таким образом, постепенно возрождаются идеи Ф. Мюллера, которые вылились в работах акад. А. Н. Северцова в стройную теорию филэмбриогенезов (1910, 1937, 1931). В теории филэмбриогенезов А. Н. Северцов заново восстанавливает учение Ч. Дарвина и Ф. Мюллера о том, что наследственные изменения хода эмбрионального развития органов могут затрагивать любые стадии онтогенеза и в различной степени влияют на строение потомков. В ней он разработал различные способы филогенетических преобразований органов в онто-

генезе при прогрессивной и регрессивной эволюции и их влияние на рекапитуляцию признаков предков в онтогенезе. Сюда относятся как общие процессы (частный и общий рост, гистогенез, странствование клеток и др.), так и отдельные способы или модусы (анаболии, девиации, архаллакисы), а также сдвиги во времени (гетерохронии). В настоящее время работами западноевропейских и советских ученых вопрос о различных способах филогенетических изменений в онтогенезе разработан уже очень подробно. Возникает вопрос, как эти способы развивались в историческом развитии. В одной из последних работ А. Н. Северцов касается этого вопроса в статье «Теория филэмбриогенеза и вопрос об эволюции онтогенеза многоклеточных животных» (1934). «Мы видим,— пишет А. Н. Северцов,— что онтогенез есть процесс, развившийся в течение филогенеза путем ряда надставок конечных стадий и приведший к усложнению строения высших многоклеточных; этим путем развились первичные рекапитуляции признаков предка. Этот первичный способ эволюции в течение времени изменился вторично, причем способов вторичного изменения хода онтогенеза было несколько: архаллакисы, девиации, гетерохронии и т. д. Эти вторичные способы эволюции начали действовать очень рано, с самого начала образования колоний одноклеточных, и привели к весьма крупным изменениям строения органов взрослых многоклеточных. Мы видели, что первая дифференцировка в клетках произошла уже у колониальных форм (дифференцировка колоний на половые и соматические клетки), этим же путем вторичного изменения онтогенеза появились новые системы органов (мезодерма и т. д.). Развитие онтогенеза есть средство, которым была достигнута эволюция новых, более высоких форм жизни».

Вопроса о соотношении различных способов изменений онтогенеза касается также и И. И. Шмальгаузен (1938). Он указывает: «чем раньше в индивидуальном развитии сказывается мутационное изменение, тем более значительно оно нарушает нормальный ход развития, тем чаще оно будет иметь летальный эффект. Поэтому в процессе естественного отбора большинство мутаций, проявляющихся уже на ранних стадиях развития в зависимых органогенезах, постоянно элиминируется. Эволюция идет чаще путем подбора мутаций, проявляющихся на конечных фазах формообразования, т. е. путем надставок или анаболий (А. Н. Северцов). Отсюда и известное эмбриональное сходство ранних стадий развития (закон К. Бэра) и наложение последовательных надставок, ведущее к рекапитуляции в онтогенезе анцестральных состояний (биогенетический закон Ф. Мюллера и Э. Геккеля)». Далее И. И. Шмальгаузен пишет: «Сдвиги в морфогенетических процессах приводят к уменьшению размеров, недоразвитию и полной рудиментации. Таким образом объясняется редукция бесполезных органов. Если отсутствие естественного отбора и беспорядочное накопление мутаций связано с дезинтеграцией и приводит к недоразвитию, то обратный процесс морфо-физиологического усложнения, связанного с прогрессивной интеграцией, обусловлен непрерывным действием естественного отбора. Творческое действие естественного отбора состоит в создании (на почве существующих соотношений) наследственных механизмов в виде сложных систем взаимозависимых реакций, обеспечивающих с наибольшей надежностью развитие вполне жизнеспособных (в данной обстановке) организмов». Из всего изложенного становится ясным, что в теории филэмбриогенезов понимание взаимоотношения онтогенеза и филогенеза более приблизилось к представлениям, высказываемым Ч. Дарвином, чем это было отражено в биогенетическом законе Геккеля.

С другой стороны, среди западноевропейских биологов идеалистического направления распространено идеалистическое представление

о соотношении онтогенеза и филогенеза. Выше было указано, что ряд биологов (К. Бойрлен, О. Шиндевольф, Е. Дакé, А. Парр) резко противопоставляют два процесса — процесс адаптиогенеза, т. е. развитие приспособлений, находящихся в связи с условиями внешней среды, и процесс автономного формообразования путем взрывов новых признаков под влиянием внутренних имманентных факторов, — которые и являются настоящими двигателями прогрессивного развития. По мнению этих авторов, развитие приспособлений к определенным условиям среды не определяет эволюционного процесса. Остановлюсь здесь кратко на теории протерогенеза О. Шиндевольфа (1929). критический анализ которой сделан в последнее время И. И. Ежиковым. В своей теории протерогенеза О. Шиндевольф возвращается к теории предварения признаков. И. И. Ежиков указывает, что Шиндевольф считает, что онтогенез может протекать либо по типу палингенеза, либо по типу протерогенеза. В первом случае имеет место рекапитуляция зародышевых стадий предков, во втором происходит предварение молодыми стадиями предков взрослых состояний потомков. Также наиболее крупные группы животных возникают путем протерогенеза; этот тип онтогенетического развития следует считать имеющим гораздо более важное значение в эволюции. Тип палингенеза Шиндевольф представляет себе таким образом, что эволюционное изменение возникает к концу морфогенеза, т. е. первого формообразовательного отрезка онтогенеза, а с дальнейшим течением эволюции сдвигается на все более ранние стадии; затем может возникнуть в конце морфогенеза новое эволюционное изменение, которое также будет последовательно передвигаться по направлению к начальным стадиям развития и т. д. Таким образом, в онтогенезе потомков репродуцируются эволюционные изменения онтогенеза предков, главные фазы филогенетической дифференцировки в их исторической последовательности. И. И. Ежиков указывает, что Шиндевольф считает это представление типично дарвинистическим, хотя мы его не встречаем ни у Дарвина, ни у Ф. Мюллера, ни у большинства современных исследователей рекапитуляции, стоящих на почве дарвинизма.

Выше было указано, что явления, описываемые как предварение признаков, находят дарвинистическое объяснение как явления сохранения во взрослом состоянии потомков черт организации, свойственных эмбриональным стадиям предков, благодаря выпадению в онтогенезе потомков конечных этапов морфогенеза, имевшихся в прошлом у их предков. Развитие по типу протерогенеза Шиндевольфа по всей вероятности относится к тем же явлениям.

Подходя к задачам, которые стоят в настоящее время при разработке проблемы соотношения онтогенеза и филогенеза, нужно отметить следующее.

Теория филэмбриогенезов А. Н. Северцова, анализируя различные типы рекапитуляций и типы эмбриональных изменений, играющих роль в эволюционном процессе, оперирует только с признаками взрослых организмов. Третье положение Ф. Мюллера о самостоятельных путях эволюции отдельных этапов индивидуального развития до последнего времени оставалось мало затронутым. Прежде всего возникает вопрос о порядке рекапитуляций в онтогенезе. С. Г. Крыжановский в последней работе о принципах рекапитуляций (1939) доказывает, что в понимании того, как рекапитуляции сохраняются в онтогенезе, до настоящего времени сохранилось механистическое представление о суммативном накоплении рекапитуляции в онтогенезе потомков. На ряде примеров он показывает, что порядки рекапитуляций могут быть очень различными. Помимо последовательного ряда рекапитуляций от ранних стадий к более поздним, встречаются многочисленные случаи гетерогенных рекапитуляций,

когда изменение складывается из нескольких исторических моментов. Очень часто на ранних стадиях онтогенеза современных животных рекапитулируются изменения, исторически возникшие у очень недавних предков, в то время как на поздних стадиях этого же животного рекапитулируются признаки очень отдаленных предков. Таким образом, порядок рекапитуляции в онтогенезе отдельного животного не может служить доказательством хода исторического развития.

Для восстановления путей исторического развития необходимо сравнительное сопоставление ряда родственных онтогенезов.

Далее все большее внимание обращают на себя изменения во времени закладки органов и различные темпы развития, как гетерохронии, имеющие большое значение в процессе эволюции. Особенное значение имеют гетерохронии в развитии различных пород культурных, разводимых человеком, пород животных, где различные темпы развития признаков являются ведущим фактором в их эволюции. Примером могут служить различные типы развития у позднеспелых и скороспелых пород.

В связи с вопросом о самостоятельных путях эволюции отдельных этапов онтогенеза громадное значение приобретает проблема эмбриональных приспособлений. В литературе, посвященной критике биогенетического закона, различным эмбриональным приспособлениям уделялось большое внимание как ценогенезам, нарушающим порядок рекапитуляций. Но вопрос об эволюции самих эмбриональных приспособлений оставался незатронутым. В последнее время этому вопросу уделяется большое внимание (А. Н. Северцов, 1931; С. Г. Крыжановский, 1933, 1934, 1939; Б. С. Матвеев, 1936, 1939; И. И. Ежигов, 1938, 1939; А. М. Сергеев, 1937; Л. П. Познанин, 1938). А. Н. Северцов (1931) дал классификацию различных типов эмбриональных приспособлений позвоночных животных по их биологическому значению (питание, движение, защита и т. д.). С. Г. Крыжановский (1939) разбирает их морфологическое значение.

С. Г. Крыжановский делит эмбриональные приспособления на две группы. В первую группу он относит эмбриональные органы, когда орган зародыша выполняет ту или иную функцию, необходимую зародышу в эмбриональном периоде. Эмбриональные приспособления — органы, в свою очередь разделяющиеся на две группы:

1) неограниченные эмбриональные приспособления, когда значение органа для жизни организма не ограничивается только эмбриональным периодом, но органы играют роль также и в дальнейшей жизни животного. Такими эмбриональными приспособлениями могут быть либо эмбриональные органы, которые были некогда у взрослых предков, либо такие органы, которые в дальнейшей эволюции могут стать органами взрослых животных;

2) ограниченные эмбриональные приспособления, так называемые провизорные органы, значение которых в прошлом, настоящем и будущем ограничивается только эмбриональным личиночным периодом жизни.

Вторую группу, по данным С. Г. Крыжановского, составляют изменения в отношениях между органами. Сюда он относит явления гетерохронии (ускорение и замедление) и гетеротропии (изменения в положении органа в теле животного).

Изучение эмбриональных приспособлений личинок костистых рыб к пелагическому образу жизни (1936) и путей расхождения признаков в онтогенезе костистых рыб (1936) привело меня к установлению несколько иных типов эмбриональных приспособлений, чем у С. Г. Крыжановского. Я считаю необходимым разделить эмбриональные приспособления по их происхождению на две группы в зависимости от совершенно различных путей их возникновения.

1. В первую группу следует отнести преобразования в организации дочернего организма, полученные зародышем от материнского организма, т. е. такие эмбриональные приспособления, возникновение которых связано с материнским организмом в его приспособлении к сохранению и распространению своего потомства. Сюда относятся прежде всего различные овоадаптации, т. е. приспособления яиц, развивающихся в половой железе самки или в ее выводных путях (различное количество желтка в яйцеклетке, различные яйцевые оболочки и т. д.). Далее, различные приспособления зародыша к питанию и дыханию за счет материнского организма также могут быть отнесены в эту группу. К этой же категории могут быть отнесены широко распространенные в растительном мире приспособления семян и плодов, возникающих в процессе созревания плода, когда плод еще является частью материнского организма.

2. Ко второй группе относятся собственные эмбриональные приспособления — эмбриоадаптации. Эмбриоадаптациями следует называть эмбриональные приспособления, развивающиеся в зародыше в его приспособительной эволюции к окружающей среде самостоятельно от материнского организма по пути приспособления к иным взаимоотношениям зародыша к среде, чем у взрослого организма. Эмбриоадаптации имеют различное происхождение.

1) Эмбриональные палингенезы. Во многих случаях в качестве эмбриональных приспособлений фигурируют приспособительные признаки предков, рекапитулирующиеся в онтогенезе, но уже не сохраняющиеся во взрослом состоянии. Многие явления рекапитуляции обусловлены тем, что у зародыша сохраняются признаки предка потому, что они несут у зародыша определенную функцию, у взрослого животного уже не сохраняющуюся. Стадия головастика как водного животного, имеющего жаберное дыхание и кровообращение и непарные плавники для движения в воде, может служить хорошей иллюстрацией таких эмбриоадаптаций.

2) Эмбриональные неогенезы. В связи с приспособительной эволюцией у зародыша могут возникать и самостоятельно развиваться эмбриональные приспособления, нужные организму только в условиях зародышевой жизни, как неогенезы, не сохраняющиеся у взрослого животного. Сюда относятся разнообразные провизорные органы, столь широко распространенные у зародышей. В одних случаях такими эмбриоадаптациями служат совершенно новые личиночные органы, возникающие у зародышей самостоятельно и редуцирующиеся на следующих этапах развития. Примером могут служить различные личиночные присоски амфибий или зародышевые оболочки амниот. В других случаях используется и преобразуется в связи с эволюцией личинки зачаток органа, уже имеющегося у зародыша, но получающего новые признаки в связи с приспособлением к личиночным условиям существования. Хорошим примером таких эмбриоадаптаций являются провизорные органы дыхания у личинок рыб, описанные С. Г. Крыжановским (псевдобранхий, желточный мешок, непарные и парные плавники, функционирующие как органы дыхания).

3) Регулируемые гетерохронии и гетеротопии (отношения С. Г. Крыжановского). Многие личиночные приспособления образуются за счет временного разрастания зачатков органов, имеющих у взрослого животного, вследствие необходимости их функционирования у зародыша как личиночных органов. Возникновение их обусловлено гетерохронией в развитии, т. е. ускорением в процессе дифференцировки (акцеллерация) или более ранней закладкой органа. В некоторых случаях замедление (ретардация) или запаздывание в закладке органа также оказывается полезным приспособлением к личи-

ночным условиям существования. Примером, когда акцелерация в развитии органа является эмбриоадаптацией, может служить широко распространенное в онтогенезе морских костистых рыб временное разрастание грудных и брюшных плавников при приспособлении пелагических личинок к планктонному образу жизни. В дальнейшем развитии эти гетерохронии регулируются, и у взрослых рыб плавники приобретают нормальное соотношение к телу.

Кроме того, изменение в положении органа у зародыша — гетеротопия также часто обусловлена приспособлением к зародышевым условиям существования.

Каждый из этих типов эмбриональных приспособлений в течение исторического развития имел свою самостоятельную эволюцию, которая в некоторых случаях для биологического прогресса и процветания вида имеет первенствующее значение по сравнению с признаками взрослых форм. Я не говорю даже о таких случаях, как это имеет место у некоторых насекомых, когда взрослое состояние в индивидуальной жизни насекомого имеет длительность всего 1—2 дня. Но даже и у позвоночных животных эволюция эмбриональных приспособлений является в некоторых случаях ведущим фактором в эволюции вида (например, зародышевые оболочки у амниот).

Однако до настоящего времени этот вопрос разработан очень мало. В этом направлении перед морфологами остается еще очень широкое поле деятельности для развития теории Дарвина.

Непосредственно с проблемой эмбриональных приспособлений связан вопрос, также поставленный в третьем положении Ф. Мюллера, а именно вопрос о расхождении и схождении признаков на различных этапах онтогенеза. Проблема расхождения признаков в онтогенезе представляет в настоящее время весьма большой как теоретический, так и практический интерес. Исходя из теории филогенеза и законов К. Бэра, А. Н. Северцов (1927) показал, что изучение онтогенеза систематических признаков может вскрыть пути эволюции видов, которые при изучении взрослых животных выпадают из поля зрения систематиков. В практике животноводства и рыбководства изучение онтогенеза признаков пород, выводимых человеком, может дать возможность найти пути для направления породообразования в желательном для нужд человека направлении. Эта проблема до настоящего времени также разработана очень мало. Имеются лишь разрозненные работы, описывающие онтогенезы признаков отдельных форм, а общие закономерности этого процесса остаются еще не вскрытыми.

Еще меньше сделано по вопросу о самостоятельных путях расхождения и схождения признаков на разных этапах онтогенеза. Еще Ф. Мюллер установил, что, помимо пути последовательного расхождения признаков от ранних стадий к более поздним, встречаются всевозможные другие комбинации. В одних случаях на ранних стадиях встречается максимальное расхождение признаков, постепенно с развитием все более сходящееся. В других — максимальное расхождение признаков происходит на средних стадиях развития. Это связано с появлением на разных стадиях различных эмбриональных приспособлений.

Проверяя это положение Ф. Мюллера на развитии костистых рыб (Б. Матвеев, 1936—1939), мне удалось встретиться со всеми возможными комбинациями, указанными Ф. Мюллером. В онтогенезе костистых рыб удалось наметить три самостоятельных этапа расхождения и схождения признаков. Первый этап расхождения связан с возникновением различных овоадаптаций. Второй этап характеризуется возникновением различных эмбриоадаптаций. Наконец третий этап в развитии мальков костистых рыб характеризуется схождением признаков,

благодаря утере эмбриоадаптаций и отсутствию выявления на данных стадиях развития очень многих признаков, характеризующих расхождение признаков взрослых животных. В этой области намечается возможность очень интересной комплексной работы морфологов, систематиков и экологов.

З а к л ю ч е н и е

Рассмотрение морфологических закономерностей эволюционного процесса в свете теории Дарвина на примере морфологии показывает, что применение сравнительного метода исследования дало возможность морфологии вскрыть целый ряд общих закономерностей эволюционного процесса, которые являются дальнейшим развитием теории Ч. Дарвина. С другой стороны, на примере морфологии мы встретились с различными антидарвинистическими направлениями идеалистического характера. Рассмотрение этих направлений показывает, что источниками идеалистических толкований можно наметить следующие причины.

С одной стороны, ряд идеалистических концепций вытекает из узко механистических толкований дарвинизма, по существу чуждых дарвиновскому пониманию эволюционного процесса. Неудовлетворенность узко механистическим пониманием эволюции привела исследователей к признанию внутренних имманентных факторов эволюционного развития.

С другой стороны, некоторые идеалистические теории вытекают из стремления дать так называемое научное обоснование теории фашизма.

Выходом из методологического тупика, куда приводят биологию различные идеалистические теории, является научная разработка дарвинизма на базисе диалектико-материалистической методологии.

Опыт эволюционной морфологии показывает, что в дарвинизме имеется еще неисчерпаемый источник неразработанных актуальных вопросов современной биологии как в теоретических вопросах эволюционного учения, так и в вопросах приложения теоретических достижений биологии к практике народного хозяйства.
