

А. Б. ГЕОРГИЕВСКИЙ

ЭВОЛЮЦИЯ АДАПТАЦИЙ

**ИСТОРИКО-
МЕТОДОЛОГИЧЕСКОЕ
ИССЛЕДОВАНИЕ**



АКАДЕМИЯ НАУК СССР
ИНСТИТУТ ИСТОРИИ ЕСТЕСТВОЗНАНИЯ И ТЕХНИКИ

А. Б. ГЕОРГИЕВСКИЙ

ЭВОЛЮЦИЯ
АДАПТАЦИЙ

ИСТОРИКО-
МЕТОДОЛОГИЧЕСКОЕ
ИССЛЕДОВАНИЕ

Ответственный редактор
К. В. МАНОЙЛЕНКО



ЛЕНИНГРАД
«НАУКА»
ЛЕНИНГРАДСКОЕ ОТДЕЛЕНИЕ
1989

Георгиевский А. Б. Эволюция адаптаций (историко-методологическое исследование). — Л.: Наука, 1989. — 189 с.

В монографии рассмотрена история исследований одной из центральных проблем биологии с древности до 1920-х годов и дана краткая характеристика основных направлений в изучении эволюции адаптаций в новейшее время. Предложена новая классификация эволюционных концепций на основании отношения их к принципу адаптивности органической эволюции. В предмет анализа включены также определения понятия «адаптация» и производных от него понятий, другие общие вопросы, имеющие отношение ко всему комплексу биологических наук. Особенностью монографии является более пристальное внимание к методологии историко-научных исследований. Библиогр. 350 назв. Табл. 1.

Рецензенты:

Я. М. ГАЛЛ, А. П. МОЗЕЛОВ

Г $\frac{1903000000-603}{055(02)-89}$ 431—89

© Издательство «Наука», 1989 г.

ISBN 5-02-026573-X

О Г Л А В Л Е Н И Е

Введение	5
Глава I. Определение основных понятий	11
Вводные замечания	11
Анализ определений понятия «адаптация»	13
Тавтологические определения	13
Определения через «главный» признак	14
Полисемантические определения	19
Анализ терминологии	20
О понятийной структуре теории адаптации	25
Общее содержание понятия адаптации	26
Определение понятия «биологическая адаптация»	29
Определение производных понятий	35
Глава II. Периодизация истории исследований эволюции адаптаций	41
Глава III. Предыстория проблемы эволюции адаптаций	46
Вводные замечания	46
Элементы рационального решения проблемы целесообразности в античном материализме и телеологии	48
Накопление фактических доказательств органической целесообразности	58
Формирование представлений о естественном происхождении органической целесообразности	61
Глава IV. Исследование эволюции адаптаций в трудах Ч. Дарвина	75
Решал ли Дарвин проблему органической целесообразности?	75
Отношение Дарвина к эволюционной концепции Ламарка	78
Основное содержание и трудности теории Дарвина	80
Оценка теории Дарвина в исторической ретроспективе	87
Общие итоги: от идеи органической целесообразности к гипотезе адаптивной эволюции	89
Глава V. Накопление фактических доказательств адаптивного содержания эволюции	93
Вводные замечания	93
Эколого-палеонтологическое направление	96
Эколого-морфологическое направление	101
Эколого-физиологическое направление	110
Глава VI. Начало экспериментальных исследований эволюции адаптаций	121
Состояние эволюционной теории на рубеже XIX—XX веков	121

Наглядные доказательства селективной причины сохранения адаптаций	127
Первые экспериментальные и полевые исследования эволюции адаптаций	130
Глава VII. Исследования эволюции адаптаций в новейшее время .	135
Вводные замечания	135
Генетико-экологическое направление	136
Развитие экспериментальных исследований и формирование новых направлений	144
Глава VIII. Отношение к проблеме адаптации как основе классификации эволюционных концепций	148
Вводные замечания	148
Абсолютизация адаптивного характера эволюционного развития	151
Признание относительности адаптаций	153
Игнорирование принципа адаптивности эволюции	155
Концепция «нейтральной» эволюции	166
Заключение .	171
Литература .	173

История науки стала самостоятельной отраслью знания менее полвека назад и за это время уже претерпела существенное изменение своей тематики, прошла в необычайно быстром темпе свою собственную историю, в которой выделяются три основных этапа.

Первый этап характеризуется преимущественно изучением творчества отдельных ученых, второй — исследованием истории отдельных проблем в конкретных областях науки. Правомерность выделения этих двух этапов хорошо видна на примере историко-эволюционных исследований в нашей стране. В 1950—1960-х годах широким фронтом развернулось изучение творчества биологов-эволюционистов, особенно додарвиновского периода. В итоге было создано много превосходных книг-персоналий, которые по-новому освещали деятельность уже известных крупных ученых и открывали новые имена, заполняли белые пятна истории эволюционной мысли (работы И. Е. Амлинского, Л. Я. Бляхера, А. Е. Гайсиновича, Л. Ш. Давиташвили, И. И. Канаева, С. Р. Микулинского, Б. Е. Райкова, С. Л. Соболя и др.). Второй этап в исследованиях истории эволюционной мысли связан с переходом к изучению развития преимущественно крупных или остро дискуссионных проблем. В их числе такие центральные проблемы, как вид и видообразование, борьба за существование и естественный отбор, соотношение индивидуального и исторического развития, эволюция самой эволюции, а также спорные вопросы о наследовании приобретенных признаков, преадаптации, симбиогенеза и др. (работы Л. Я. Бляхера, К. М. Завадского, Э. Н. Мирзояна, Н. Г. Рубайловой и др.). Это направление составило основной фронт исследований созданного в 1967 г. в Институте истории естествознания и техники АН СССР сектора истории и теории эволюционного учения.

Для третьего этапа историко-научных исследований в целом знаменательно существенное усиление внимания к новейшей истории науки, социальным ее аспектам, разработке логико-теоретических проблем научного знания. Новые тенденции и новые требования особенно заметны там, где происходит «смыкание истории и методологии науки» (Микулинский, 1976, с. 77), где речь идет об актуальности разработки методологии историко-научных исследований. О начале этого процесса свидетельствуют специальные работы по историко-методологической тематике (например, Микулинский, 1974; Кузнецова, Макашова, 1974; Тимофеев, 1982).¹

¹ В журнале «Вопросы истории естествознания и техники» выделена рубрика «Методология историко-научных исследований».

Обращение к этой тематике объясняется возрастанием требований к более глубокому анализу внутренней логики развития проблем в рамках определенной теории или науки в целом. Главной задачей становится выяснение того, как было получено новое знание и каков механизм его генезиса. Эти две проблемы являются основными одновременно в истории науки и в ее методологии. Однако конкретное решение данных проблем оказывается на практике далеко не простым делом. Оно требует объединения в лице одного или группы исследователей не только обширных знаний, но и теоретических приемов их глубокого анализа, вскрытия диалектики сложного процесса движения к новому знанию.

До середины XX в. создание самих теоретических областей естествознания шло в основном стихийным путем, без достаточно осознанного применения научной методологии. Фундаментальные концепции, совершившие революции в физике, послужили толчком для разработки основ новой отрасли знания (см.: Карнап, 1971; Степин, 1976; Баженов, 1978). В итоге очерчивается сам предмет логики и методологии науки. В него включается широкий круг вопросов: структура научной теории, виды и строение эмпирического знания, соотношение теоретического и эмпирического уровней, проверка и подтверждение научных гипотез, систематизация фактов, функции теории, моделирование и т. д. (Лекторский, Швырев, 1972, с. 36). Решение этих вопросов в специальной литературе по методологии самой науки создает предпосылки для формирования и методологии историко-научных исследований. Так, внимание многих историков-методологов и гносеологов привлекается к проблеме генезиса и развития научных теорий, которая включает в себя задачи, связанные с выяснением логики открытия и логики обоснования гипотезы, превращения гипотезы в теорию с эмпирической интерпретацией теории, доказательствами ее истинности и полноты (Зотов, 1973; Копнин, 1974). До сих пор дискутируется вопрос, каким путем идет формирование теоретического знания: индуктивным или гипотетико-дедуктивным, как правильно трактовать применительно к его решению метод восхождения. Понимание этого вопроса также имеет для историка науки важное значение.

Что касается методологии исследований развития эволюционной мысли, то третий этап, о котором идет речь в истории науки вообще, еще находится в начальной фазе. В ряде работ по методологии науки имеются экскурсы в область эволюционной теории, связанные с фактической интерпретацией некоторых общих историко-методологических положений, например таких, как становление научной теории эволюции, значение экспериментального метода в развитии дарвинизма, соотношение объяснительной и предсказательной функции (Рьюз, 1977; Мейен, 1979; Баженов, 1980; Карпинская, 1984). Однако и фактическая, и теоретическая интерпретация этих и других историко-методологических вопросов у разных авторов далеко не равнозначна. В одних случаях она носит слишком общий характер, что дает мало пользы для понимания

методологии конкретных историко-эволюционных исследований, в других — просто ошибочна в силу незнания специального материала, в третьих — завуалированно или же открыто направлена против научной, дарвинистской теории эволюции. Следует также иметь в виду, что в работах зарубежных ученых, исследующих методологические проблемы эволюционной теории (например, Hull, 1974; Рьюз, 1977), сильны неопозитивистские традиции, на что в литературе справедливо указывается (Карако, 1982, с. 90). Некоторые отечественные авторы некритически воспринимают положения зарубежных методологов науки, например точку зрения, преувеличивающую значение формальной части теории эволюции в ущерб ее содержательной части.

Задача этой книги — на примере изучения истории одной крупной проблемы привлечь еще большее внимание к необходимости разработки методологии историко-научных исследований в конкретных областях науки. Речь идет о развитии проблемы эволюции адаптаций, которая по существу составляет ядро всей эволюционной теории, имеет непосредственное отношение к огромному комплексу конкретных отраслей биологии, начинает разрабатываться в технических и общественных науках.

Проблема эволюции адаптаций имеет многовековую историю, уходящую глубокими корнями в констатацию фактов приспособленности организмов к условиям их обитания. Но только с появлением дарвинизма она становится предметом научных исследований, вызывая и наибольшую остроту дискуссий в эволюционной теории. Второй этап развития дарвинизма, связанный с формированием и утверждением синтетической теории эволюции (1930-е годы—современность), ознаменовался новыми подходами к решению проблемы.

Первостепенное внимание начинает уделяться исследованиям механизмов адаптивной эволюции на популяционном уровне (Dobzhansky, 1947; Heuts, 1949; Lewontin, 1957; Emerson, 1961, и мн. др.). При этом делается акцент на изучении движущих сил микроэволюции адаптаций — конкуренции и естественного отбора (Cloudsley-Thompson, 1965; *The evolution. . .*, 1979; Mayr, 1983) — и специфических особенностях адаптивной макроэволюции (Stebbins, 1971).

В поле зрения эволюционистов и философов попадали и вопросы методологического осмысления эволюции адаптаций, связанные с трудностями определения основных понятий (Mayr, 1960; Ghiselin, 1966; Бергер, 1987а, 1987б, и др.), соотношения микро- и макроэволюции (Вишаренко, 1971; Паавер, 1984), объяснения и предсказания адаптивно-эволюционных процессов (Cooper, Kaplan, 1980; Cizek, 1982; Ridly, 1982).

Отрадно отметить и тот факт, что долгие споры, в основном среди философов, о соотношении биологического и социального из области умозрительных и нередко схоластических рассуждений переходят на уровень конкретного изучения биологических адаптаций и их эволюции у человека (см.: Мелешин и др., 1981; Верещагин, 1988).

Что касается исследований развития проблемы эволюции адаптаций, то они представлены весьма скудной историографической справкой. Имеется несколько работ, в которых так или иначе затрагивается этот существенный для историка науки момент. Наиболее содержательной представляется нам довольно большая статья Д. Штерна (Stern, 1970), в которой все же главное внимание уделяется анализу понятий, а не самой логики развития проблемы, ее историческим аспектам и нюансам. В статье К. Лиможе (Limoges, 1970) выясняется генезис термина «адаптация» и кратко освещается история изучения органической целесообразности в биологической литературе. Две страницы в своей работе уделил истории проблемы эволюции адаптаций начиная с древности Д. де Бир (Beeg de, 1973). Специальная статья, посвященная рассмотрению основных этапов и направлений в исследовании данной проблемы, опубликована автором (Георгиевский, 1980).

Несмотря на то что проблема эволюции адаптаций так или иначе стоит в центре теоретико-биологических исследований, по этой теме насчитывается всего несколько крупных обобщающих работ монографического характера (Grant, 1963; Williams, 1966; Ярошенко, 1985). Причем не все из этих работ написаны с дарвинистских позиций (например, Williams, 1966), материал других частично устарел, третьи предназначены в основном для преподавания (Wallace, Srb, 1964). В то же время за многовековую историю биологии и эволюционной мысли накопилась масса частных исследований отдельных аспектов проблемы. Объясняется это прежде всего сложным комплексным характером движущих сил адаптивной эволюции, представляющих собой внутренне организованную систему ее элементарных факторов и причин. Сложность структуры адаптивного процесса определяет значительные трудности познания закономерностей видообразования, прогресса, многих общих вопросов филогенетики (направленности, ограничений и пределов эволюции, адаптивной пластичности и тупиков специализации, организации эволюционного процесса в целом).

Сложный комплексный характер проблемы эволюции адаптаций во многом объясняет и то, почему до сих пор она является главным объектом дискуссий между дарвинистами и их идейными противниками. Именно эта проблема уже более столетия разделяет дарвинизм и ламаркизм в разных его модификациях. Как правильно писал Ф. Г. Добжанский, «не было предложено никаких других последовательных попыток объяснить происхождение адаптаций, кроме теории естественного отбора и теории прямого приспособления и наследования приобретенных признаков» (Dobzhansky, 1937, p. 150). Прямое приспособление или естественный отбор — эта альтернативная тема еще не так давно остро обсуждалась в отечественной литературе (см.: Тахтаджян, 1957), не потеряла она дискуссионного характера и до сих пор. Проблему эволюции адаптаций пытаются решить или упоминают о ней палеонтологи, физиологи, систематики и даже исследователи, не имеющие отноше-

ния к эволюционной тематике. Так, известный палеонтолог М. Рудвик пишет: «Концепция адаптации стоит в центре современных дискуссий о механизмах эволюционного изменения» (Rudwick, 1964, p. 27). И далее он отмечает, что проблема адаптации является весьма спорной для сторонников синтетической теории эволюции и ее противников (*ibid.*, p. 29).

В последнее время селекционистская теория эволюции вновь подверглась атаке именно за то, что ее основу составляет принцип адаптивности эволюции. Среди отечественных авторов особенно выделяются критические суждения А. А. Любищева (1982), из зарубежных — активно выступают сторонники концепции «прерывистого равновесия» (Gould, Eldredge, 1977; Gould, Lewontin, 1979; Stanly, 1979; Gould, 1982).

В связи с успехами в изучении макромолекулярных основ эволюции второй крупный очаг дискуссий сформировался в этой области. Часть авторов продолжают заострять внимание на неадаптивном характере макромолекулярных изменений организмов (Länge, 1976; Congrad, 1977). На страницах зарубежных и отечественных изданий критикуется так называемая адапционистская программа современного дарвинизма в целом, что вызывает соответствующую реакцию со стороны его представителей (Lewin, 1982, 1986; Мауг, 1983). Например, Р. Левин, анализируя концепцию прерывистого равновесия, образно и очень метко заметил, что она оказалась «старой шляпой», так как ничего принципиально нового в своей антидарвинистской направленности не содержит.

Итак, необходимость исторического анализа проблемы эволюции адаптаций диктуется двумя основными причинами. Во-первых, до сих пор отсутствуют специальные монографические исследования на эту тему. Объем исторических работ по проблеме эволюции адаптаций находится в обратном пропорциональной зависимости от объема накопленных по ней знаний. Давно назрела потребность в систематизации, критическом рассмотрении и пересмыслении этого огромного материала с целью определения его значения для самых разных отраслей современной науки. Во-вторых, противоречия в толковании и самого понятия «адаптация», и проблемы эволюции адаптаций дают возможность проанализировать ее историю под углом зрения общих методологических принципов развития науки.

Настоящая книга задумана как логическая «связка» из ряда глав, в которых необходимо было поставить и решить следующие задачи: дать анализ исходного и производных понятий, выделить основные этапы в развитии проблемы эволюции адаптаций; рассмотреть вклад, внесенный в разработку этой проблемы научной теорией эволюции — дарвинизмом и смежными с ним науками; привлечь внимание к методологическим проблемам исследований эволюции адаптаций и показать их значение для развития эволюционной теории в целом; критически проанализировать антидарвинистские концепции и построить новую их классификацию на основе отношения к принципу адаптивности эволюции.

В соответствии с последовательным решением этих задач построена и структура монографии. В целом книга представляет собой попытку синтеза истории конкретной естественнонаучной проблемы и методологии научного исследования. В ней выдвигается ряд вопросов, предлагаемые варианты обсуждения которых, по мнению автора, могут оказаться полезными как для историков биологии разного профиля, самих биологов, так и для методологов науки и гносеологов.

ОПРЕДЕЛЕНИЕ ОСНОВНЫХ ПОНЯТИЙ

ВВОДНЫЕ ЗАМЕЧАНИЯ

Понятия составляют инструмент, с помощью которого формируются и развиваются любая научная теория и наука в целом. В них фиксируются наиболее существенные и специфические признаки объекта познания, что придает понятиям характер научной абстракции. Метод абстракции означает определенную степень отвлечения от частных сторон объективной реальности, имеет дело не с одним объектом, а с их множеством и потому отражает сущностные связи и отношения. Этот метод используется для создания понятий высокого уровня обобщения. К ним относится и понятие адаптации.

К настоящему времени термин «адаптация» далеко вышел за пределы биологической науки, в которой он зародился. Понятие адаптации начинает широко проникать в технические и общественные науки — кибернетику, космонавтику, инженерную психологию, социологию, математику (Беллман, 1964; Лабутин, 1970; Маркарян, 1972; Растринг, 1981; Қалайков, 1984). Все это дает повод ставить вопрос относительно общенаучного статуса данного понятия. Вместе с тем существует мнение, что в силу широты и многоплановости проблема адаптации «утратила четкие границы» (Шкорбатов, 1982, с. 775).

Несмотря на столь универсальное использование, понятие адаптации до сих пор не имеет сколько-нибудь общепризнанного определения в его широком значении. В то же время в самых разных областях науки и в различных биологических дисциплинах предложено множество определений понятия адаптации. Широкий спектр этих определений вызван как разносторонностью и противоречивостью самого явления адаптации, так и субъективными мировоззренческими установками, обусловленными привязанностью к той или иной эволюционной позиции и системе философских воззрений, и, наконец, профессиональными подходами исследователей.

Существуют трудности и в установлении единой, более или менее упорядоченной терминологии, связанные с употреблением одинаковых по смысловому значению слов, например, «селективная ценность» и «адаптивная ценность», или близких по значению слов, как «приспособление» и «компенсация». Все это порождает у многих авторов пессимизм в отношении возможности вообще дать

сколько-нибудь однозначные определения исходному понятию адаптации и производным от него понятиям.

Приведем на этот счет несколько характерных замечаний, сделанных в разные годы биологами, придерживающимися различных общетеоретических позиций. Ф. Добжанский и Э. Безигер (Dobzhansky, Boesiger, 1968, p. 6) перечисляют имена известных авторов, которые высказывались по поводу понятия адаптации как недоступного для определения: Ж. Ламарк (Lamarck, 1802), К. Бергман (Bergmann, 1907), Л. Кено (Cuénot, 1925), М. Арон и П. Грассэ (Aron, Grasse, 1939), А. Вандель (Vandel, 1949). К этому числу можно было бы добавить еще десятки имен биологов прошлого и настоящего, разделяющих такое же пессимистическое мнение.

Биологи и методологи науки пытаются разобраться в трудностях определения понятия адаптации, посвящая этому вопросу специальные работы (например, Ghiselin, 1966; Stern, 1970; de Beer, 1973). В статье с характерным названием «Семантические ловушки биологической адаптации» М. Гизелин отмечает, что слово «адаптация» имеет много смысловых аспектов: применяется для обозначения связи (отношения) между организмом и средой, характеризует полезность отдельных структур организма в данных условиях (например, крылья как адаптация к полету) и процесс создания таких полезных структур. Слово «адаптация» неточно, двусмысленно, и если, иронически замечает автор, количество чернил, израсходованных на определения таких обыденных терминов, как «тип» и «ген», может быть мерилом эффективности затраченного на это труда, то данное заключение можно отнести и к понятию адаптации.

Аналогичным образом высказываются в упоминавшейся статье Добжанский и Безигер — представители дарвинизма, создатели синтетической теории эволюции. «Любопытно, что многие и даже большинство фундаментальных понятий в биологии, — писали они, — не поддаются точному определению, среди них понятия жизнь, индивидуум, вид, адаптация» (Dobzhansky, Boesiger, 1968, p. 6). В другой работе Добжанский поясняет, что эта проблема связана с трудностями выделения критериев наиболее приспособленного: «Решение задачи отыскания полнозначной меры адаптивности утверждалось... с наибольшим трудом» (Dobzhansky, 1968a, p. 13). С этой задачей сталкивался любой, кто пытался развеять туман, окружающий слово «адаптация», чтобы найти некий универсальный принцип в качестве простого, но существенного критерия для определения понятия адаптации. Таким критерием, заключает Добжанский, является принцип естественного отбора (там же).

Некоторые авторы как бы интуитивно чувствуют тождественность процессов адаптациогенеза и естественного отбора и во избежание путаницы, связанной с определением понятия «адаптация», предпочитают им не пользоваться. Характерно, например, такое признание: «Разнообразные и остроумные способы, при по-

мощи которых организмы решают проблемы выживания и размножения, служат косвенным свидетельством высокой эффективности естественного отбора. Это приспособление к среде обычно называют адаптацией, но по ряду причин мы по возможности избегаем этого неопределенного термина» (Эрлих, Холм, 1966, с. 170). Ниже мы остановимся на анализе соотношения эволюции адаптаций и естественного отбора в связи с той тавтологией, которая сложилась при толковании этих понятий начиная с Ч. Дарвина и Г. Спенсера.

Следует присоединиться к мнению, что к настоящему времени складываются предпосылки для создания общей теории адаптации (Шкорбатов, 1982, 1986; Лекавичус, 1986). В круг ее проблем предлагается включить определение основных понятий теории и принципов классификации адаптаций, изучение структуры процесса адаптиогенеза и роли в нем естественного отбора (Шкорбатов, 1982, с. 775).

АНАЛИЗ ОПРЕДЕЛЕНИЙ ПОНЯТИЯ «АДАПТАЦИЯ»

Критическому разбору многочисленных определений понятия «адаптация» посвящена значительная литература. Одни авторы делают акцент на классификационном подходе — выделении многообразия форм адаптации (Дичев, Тарасов, 1976), другие — на более широком общебиологическом анализе (Лекавичус, 1986), третьи — на философском, включающем взаимосвязь адаптации с принципом отражения (Георгиевский и др., 1975; Калайков, 1984, 1986). Эта разносторонность подходов свидетельствует как о сложности и многоплановости самого феномена адаптации, так и об отсутствии единого общепринятого определения, которое, заметим сразу, вряд ли когда-нибудь будет создано. В данной связи можно согласиться с мнением, что давать определения общебиологическим понятиям — дело очень трудное, хотя и не безнадежное, вопреки утверждениям других исследователей (например, Нейфах, Лозовская, 1984).

Существующие определения понятия адаптации довольно отчетливо объединяются в три группы: тавтологические, определения через «главный» признак, полисемантические.

Тавтологические определения

Эта группа определений характеризуется одним признаком: понятие адаптации воспринимается просто как перевод латинского слова *adapto* в значении приспособления организмов к среде. Такое понимание термина является тавтологическим, поскольку не раскрывает содержания слова «приспособление». Особенно оно распространено в справочной литературе. Достаточно, к примеру, раскрыть тома энциклопедии и убедиться в том, что понятие адаптации подается здесь как отражающее факт приспособления мор-

фологической и функциональной организации к условиям среды. Так, в Большой Советской Энциклопедии читаем: «Адаптация (позднелат. *adaptatio* — прилаживание, приспособление, от лат. *adapto* — приспособляю) — процесс приспособления строения и функций организмов (особей, популяций, видов) и их органов к условиям среды. Вместе с тем любая А есть и результат, т. е. конкретный исторический этап приспособительного процесса — адаптациогенеза. . .» (БСЭ, т. 1, с. 216). Положительно в данном определении указание на диалектическую противоречивость адаптации: она — и процесс, и результат. Такое «первичное» определение допустимо, хотя оно предполагает дальнейшее изучение вопроса, о чем будет сказано ниже. По существу аналогичное приведенному определению дано в Большой медицинской энциклопедии (т. 1, с. 64), «Микроэнциклопедии биосферы» Н. Ф. Реймерса (1980), словаре научной лексики (Годман, Пейн, 1987).

Определение понятия с помощью перевода иностранного термина не может быть признано удовлетворительным, даже если оно и характеризует явление с некоторых существенных его сторон (в случае адаптации — указание на взаимосвязь организмов со средой, охват разнообразных признаков, эволюционное происхождение, способность к совершенствованию).

Вместе с тем практическая ценность трактовки адаптации как нормального функционирования систем организма явствует из многочисленных попыток дать ему определение в специальной, в частности медико-биологической и гигиенической, литературе. «Тавтологическое» определение, видимо, вполне устраивает исследователей-практиков, имеющих дело с конкретными адаптациями в рамках организмоцентрического подхода (Реймерс, 1980; Бонашевская и др., 1981; Каган, 1984).

Определения через «главный» признак

Эти определения исходят из особенностей структурно-функциональной организации живого и в целом имеют четко выраженный организмоцентрический характер. Все многообразие признаков организмов разделяется на четыре основные группы: биохимические, морфологические, физиологические, поведенческие. В зависимости от этого разделения довольно часто, особенно в учебной литературе, дается и соответствующая классификация адаптаций. Рассмотрим, к примеру, наиболее распространенные определения понятия адаптации, связанные с характеристикой биохимических и физиологических процессов.

Определения понятия биологической адаптации. Более 40 лет назад Дж. Холден писал, что законченная теория будет рассматривать эволюцию как процесс биохимический (Haldane, 1941). Под таким девизом М. Флоркэн (1947) опубликовал книгу с многообещающим названием «Биохимическая эволюция» (Flogkin, 1944). Примечательным в этой работе было выделение специальной главы о взаимосвязи биохимических признаков с морфологи-

ческими, физиологическими и этологическими, что автор охарактеризовал термином «биохимические адаптации».

Многие употребляют термин «биохимическая адаптация», но мы не находим сколько-нибудь однозначного и специального его определения. Более того, указывается, что этот тип адаптаций как раз менее всего изучен (Хочачка, Сомеро, 1977, с. 11). Теоретически допускается, что любые фенотипические изменения есть в конечном итоге результат изменений биохимических процессов. Вместе с тем отмечается, что описание изменений на молекулярном уровне не дает ничего нового для понимания их адаптивного значения на морфологическом уровне, например для объяснения геометрии птичьего клюва или анатомии поясов конечностей.

Проникновение в молекулярно-биологические исследования в 50—60-х годах методов физики и химии значительно способствовало оживлению редуccionистских настроений и как реакцию на них вызвало усиление противоположного — композиционистского (Simpson, 1964; Фокс, Доце, 1975), или интегративного (Энгельгардт, 1970, 1983) направления. Дж. Симпсон убедительно показал ограниченность редуccionизма на примере неспособности решения им центральной задачи биологии — проблемы адаптивности организмов. Действие атомов, молекул, ДНК или ферментов не может быть адекватно понято вне системы, в которой они функционируют. Этот недостаток, по его мнению, ликвидируется путем применения композиционистского подхода, согласно которому жизненные явления могут быть поняты «через адаптивную полезность» структур и процессов целостного организма и вида и в связи с экологическим функционированием сообществ (экосистем). Редуccionизм должен быть дополнен композиционизмом. Но это еще не все. Кроме знания адаптивного строения и функционирования организма необходимо еще выяснить, каким путем эти свойства были приобретены, т. е. необходим эволюционный подход. При этом не следует забывать, что основным уровнем изучения биологических проблем, в том числе и эволюции адаптаций, является «организм в популяции». «Чтобы быть ближе к биологии, все подходы — редуccionизм, композиционизм и историзм — должны исходить из организмов и приходить к организмам, структурированным и функционирующим как сами по себе, так и в воспроизводящихся совокупностях» (Simpson, 1964, p. 113). Примером продуктивного синтеза всех трех подходов, заключал автор, является синтетическая теория эволюции на основе объединения генетики популяций, систематики и палеонтологии.

Заманчивая идея объяснить жизненные явления законами физики и химии все больше наталкивалась на сугубо биологические закономерности, перед объяснением которых редуccionистский подход оказывался бессильным. Одной из главных в числе этих закономерностей, не сводимых к простым физико-химическим принципам, таким образом, является адаптация организмов и надорганизменных систем. В этой связи Р. С. Карпинская (1966, с. 73) пишет, что биологическая приспособленность на молекуляр-

ном уровне имеет как бы вторичный характер, «обслуживает» все другие способы адаптации на макроскопическом уровне. Принципы редуccionизма были подвергнуты справедливой критике, но критике разумной, в которой учитывалось и все положительное в них (Карпинская, 1971, 1974; Баженов, 1980).

Как правильно отмечает Э. Н. Мирзоян (1974, с. 256), развитие физиологии, биохимии и молекулярной биологии за последние сорок лет не оправдало надежд на создание окончательного варианта теории эволюции в форме теории биохимической. Даже сами биохимики склонны считать, что эволюционный процесс может быть познан только при комплексном подходе, охватывающем данные морфологии, физиологии, генетики, экологии и других наук.

В ходе изучения адаптаций организмов на биохимическом уровне накопился значительный фактический материал, обобщение которого с дарвинистских позиций позволило сформулировать ряд закономерностей эволюции, ускользавших ранее при использовании макроскопических методов морфологии и физиологии. Во-первых, была установлена необычайная адаптивная устойчивость основных метаболических процессов жизни (дыхание, фотосинтез и др.) и в силу этого их универсальная и широкая распространенность в живой природе. Во-вторых, выявлена глубокая внутренняя связь между онтогенетическими и филогенетическими адаптациями на молекулярном уровне.

П. Хочачка и Дж. Сомеро (1977, с. 376—377) выделили три основных типа стратегии биохимической адаптации: количественная адаптация, т. е. изменения в концентрациях макромолекулярных компонентов биохимических процессов; качественная адаптация, при которой происходит включение в метаболизм новых видов макромолекул; модуляционная адаптация — изменения активности существующих макромолекул.

При этом биохимическая адаптация может осуществляться совместным действием всех трех типов и каждого из них в отдельности. В одних случаях адаптация носит комплексный (онтогенетический или гомеостазный) характер, в других — эксплуативный, когда указанные типы стратегии биохимической адаптации позволяют видам проникать в новые местообитания. В последнем случае мы имеем пример подлинно эволюционного развития.

Таким образом, все определения понятия биохимической адаптации четко разделяются на классические определения адаптации в онто- и филогенетическом аспектах. Однако до сих пор нет строгих теоретических, обобщающих определений понятия биохимической адаптации ни в онтогенетическом, ни тем более в эволюционном аспекте. Разработка этого понятия идет преимущественно по пути насыщения его эмпирическим материалом, хотя уже имеются попытки вычленить понятие эволюционной биохимической адаптации в качестве вполне самостоятельного теоретического обобщения.

Определения понятия физиологической адаптации. Физиология является, пожалуй, единственной из биологических наук, все дан-

ные которой так или иначе наглядно связаны с проблемой адаптивного регулирования процессов жизнедеятельности организмов. Поэтому физиологи, располагая богатейшим материалом, казалось бы, могли показать пример того, каким образом можно найти подходы к определению понятия адаптации. В действительности же дело здесь обстоит не лучше, чем в других областях биологии.

Известный специалист по эволюционной физиологии животных Дж. Бимент (1964, с. 82), обсуждая вопрос о роли этой науки в изучении адаптации и конкуренции, пишет: «... избитый термин „адаптация“, под которым так часто подразумевают физиологические реакции, часто используется в доводах, не выдерживающих критики». В одном из докладов на III Всесоюзном совещании по экологической физиологии, биохимии и морфологии (Новосибирск, 1967 г.) прозвучало весьма характерное заявление по поводу работанности понятия адаптации: «Термин „адаптация“ применяется физиологами для обозначения явлений весьма широкого класса, и это затрудняет его употребление. Предложено несколько схем систематизации адаптивных физиологических процессов (Слоним, 1962; Hart, 1966), однако общепринятого определения пока не существует» (Демин и др., 1967, с. 122).

Такие малоутешительные признания разделяются, конечно, далеко не всеми физиологами. При этом многочисленные попытки дать позитивное определение понятию адаптации можно разделить на две группы. Одни авторы сводят адаптацию к процессам устойчивости живых систем на разных уровнях организации. К числу таких определений относится следующее: «... адаптация представляет собой сформированную в филогенезе целенаправленную совокупность молекулярных реакций, обеспечивающих поддержание целостности живых систем, имеющих самостоятельное значение в эволюции (клетка, семья, популяция, вид, ценоз)» (Ушаков, 1963, с. 11). Другие определяют адаптацию в предельно широком значении, исходя из функциональной устойчивости как фундаментального свойства жизни. Так, Г. Л. Шкорбатов пишет: «Адаптация (приспособление) — совокупность реакций живой системы, поддерживающих ее функциональную устойчивость при изменении условий окружающей среды» (1971, с. 146).

За редкими исключениями определения понятия адаптации по физиологическому признаку (критерию) даются в онтогенетическом аспекте. Огромный материал, накопленный в физиологии, как ни в какой другой области биологии, демонстрирует огромное разнообразие организменных адаптаций (см.: Слоним, 1971; Маноilenko, 1974). Дело в том, что физиологические адаптации основаны на гомеостатических механизмах поддержания константных параметров жизнедеятельности отдельных организмов (например, постоянства температуры тела у гомойотермных животных, регуляции сахара в крови, осмотического давления в тканях и т. п.). Типичным для толкования адаптации в сугубо онтогенетическом аспекте, т. е. основанном на принципе гомеостазиса, может слу-

жить и следующее: «Под физиологической адаптацией следует понимать совокупность физиологических особенностей, обуславливающих уравнивание организма с постоянными или изменяющимися условиями среды (Слоним, 1971, с. 29). Исходя из такой организмоцентрической трактовки, естественно, вытекает вывод цитируемого автора, что сам термин «адаптация» только описывает явление и не предполагает объяснения лежащих в его основе механизмов.

Аналогичным образом У. Эшби использовал термин К. Кэннона «гомеостаз» для характеристики адаптации в физиологической интерпретации: «Я предлагаю определение, согласно которому форма поведения адаптивна, если она удерживает существенные переменные в физиологических пределах» (Эшби, 1964, с. 101). Подобных определений, сводящих понятие адаптации к принципам равновесия, сохранения, поддержания, одним словом, гомеостаза, можно было бы привести множество.

Физиологи, интересующиеся эволюционным подходом к решению проблемы адаптации, уже давно обратили внимание на то, что адаптации у одних видов стабильны и «работают» в данных условиях среды, у других характеризуются значительной пластичностью. Но во всех случаях, как пишет А. М. Уголев, «адаптация — это возникшее в процессе эволюции соответствие структуры или функции условиям их обычной работы» (1961, с. 50). В недавно опубликованной капитальной работе А. М. Уголев (1985) много места уделено анализу функциональной эволюции, в которой предложил выделять триаду: структуру, функцию и вызываемый ею эффект (т. е. биологическую полезность), являющийся непосредственным объектом естественного отбора. Отмечая слабые места синтетической теории эволюции, он правильно указывает на недостаточное внимание к функциональным характеристикам организмов и популяций и делает вывод, что «новая эволюционная теория, оставаясь генетической, будет функциональной» (там же, с. 176). Следует согласиться, что функциональная характеристика является универсальной для всех случаев трактовки адаптаций (Лекявичус, 1986). Однако ясность общей позиции, заключающейся в признании физиологических адаптаций результатом эволюции, мало приближает к решению вопроса о самих механизмах и закономерностях их эволюционного происхождения.

Термин «физиологическая адаптация», отмечает В. П. Казначеев (1980, с. 14—22), широко вошел в литературу, но необходимо из физиологических процессов выделить определенные состояния, которые бы составили самостоятельный раздел — «физиологию процессов адаптации». Автор считает, что определение адаптации с учетом принципа целенаправленности зависит от исходных критериев, среди которых он выделяет четыре: термодинамические, кибернетические, биологические, физиологические. Оставляя в стороне обсуждение этой схемы, отметим обоснованное разделение в характеристике общего понятия адаптации биологического (имеется в виду эволюционного) и физиологического критериев. Пер-

вый означает адаптацию как процесс сохранения и развития свойств популяции, вида, биоценоза в ходе эволюции в изменяющихся условиях среды, второй — процесс поддержания функционального состояния гомеостатических систем организма. Здесь четко разделяются понятия надорганизменных и индивидуальных адаптаций. Подобное различие проводил ранее А. Д. Слоним (1971), называя эволюционную адаптацию «популяционной» и отмечая сложность ее генетической структуры.

Таким образом, при явном преобладании в трактовке физиологами адаптации как уравнивания организмов со средой (в онтогенетическом аспекте) отмечается необходимость исследования физиологических адаптаций с точки зрения их эволюционного происхождения. Однако эту задачу можно выполнить лишь на основе принципов современного дарвинизма, универсальных для объяснения всех типов адаптаций (биохимических, физиологических, поведенческих и т. д.).

Полисемантические определения

Как уже отмечалось, определение понятия адаптации, данное в Большой Советской Энциклопедии, отражает противоречивое содержание самого явления адаптации — как процесса и как результата. Впервые этот полисемантический (двузначный) характер понятия адаптации отметил Э. Геккель (Haeckel, 1866). К этим двум значениям П. Медавар (Medawar, 1951) добавил еще одно: адаптация есть нечто такое, чем потенциально может обладать организм или популяция для существования в условиях, которые изменятся в будущем.

В трактовке адаптации как процесса четко выделяются два аспекта: онтогенетический и филогенетический. В первом случае процесс адаптации заключается в формировании полезных организму признаков и организации в целом (система внутриорганизменных коадаптаций) на основе реализации исторически сложившейся наследственной нормы реакции генотипа в типичных для данного вида условиях среды. Понятием онтогенетической адаптации охватываются и все полезные особенности, возникающие по ходу эмбриогенеза и затем исчезающие, т. е. имеющие временный характер. Такие особенности известны под названием «ценогенезы» (Э. Геккель) или «эмбриоадаптации» (А. Н. Северцов).

Филогенетический аспект в трактовке процесса адаптации отражает историческое преобразование самой нормы реакции. Он соответствует дарвиновскому пониманию содержания организменной эволюции — созданию новых и усовершенствованию уже приобретенных полезных признаков.

Процессуальный характер адаптации послужил поводом для предложения разделять все определения этого понятия на определения в широком и узком смысле (Маркарян, 1971), что не должно вызывать принципиальных возражений. Понятие адаптации в широком смысле основывается на историческом (эволюционном)

принципе, учитывающем сам генезис адаптивных норм реакций под действием естественного отбора, а в узком смысле оно отражает лишь онтогенетический аспект, т. е. реализацию адаптивной нормы реакции в ходе индивидуального развития организма.

Примером понимания адаптации в широком смысле может служить определение, данное В. В. Васнецовым: «Под адаптацией мы должны понимать такую форму отношения организмов к внешней среде и связанные с этой формой отношения черты строения, физиологических процессов и поведения организмов, которые обуславливают выживание достаточного количества индивидуумов — достаточного для сохранения вида. Следовательно, адаптацию нельзя определять как реакцию на изменения среды, позволяющую переживать эти изменения, как это иногда понимается. Такая адаптивная реакция есть только один из видов адаптации» (1947, с. 23). Приведенное определение заслуживает внимания. Во-первых, в нем указан один из главных критериев адаптации — поддержание оптимальной численности вида. Во-вторых, подразумевается, хотя и неявно, необходимость выделения не только организменных, но и видовых адаптаций. Эти отмеченные Васнецовым аспекты позднее были выделены многими зарубежными авторами, о чем будет сказано ниже. Однако их сведение в единое комплексное определение, сделанное Васнецовым еще в 1947 г., позволяет установить приоритет советского ученого в формулировке наиболее обобщенного и в то же время емкого по содержанию определения понятия адаптации.

Онтогенетические адаптации рассматриваются чаще всего с точки зрения установления равновесия между организмом и средой при ее изменении (физиологические адаптации). По существу аналогичная трактовка адаптации дается и в Американской энциклопедии: адаптация есть сдвиг в функции или форме (структуре) для существования системы в определенной среде (*Encyclopedia Americana*, 1963, vol. 1). В этом весьма общем определении хотя и не говорится прямо об адаптации как процессе и результате, однако есть указание на изменения в форме и функции. Очевидно, трактовка адаптации в узком смысле включает в себе неизбежную при этом односторонность, так как фиксирует внимание на результатах адаптации (онтогенетический аспект) и оставляет в стороне сам процесс формирования адаптивной нормы реакции (филогенетический аспект).

Анализ терминологии

В начале главы отмечалось многообразие терминов, так или иначе связанных с понятием адаптации. Указывалось также, что обилие терминов обусловлено как объективными причинами (многосторонностью самого явления), так и субъективными моментами, т. е. неоправданным введением новых терминов — синонимов. В связи с этим справедливо считается, что до сих пор нет не только общепризнанной классификации, но даже элементарной номенкла-

туры многочисленных обозначений явлений адаптации (Дичев, Тарасов, 1976, с. 34). В целом можно согласиться с мнением, что в прошлом и в настоящее время расхождение взглядов по вопросу об адаптации концентрировалось вокруг определения понятия и его применения к объяснению конкретных фактов и что эти разногласия значительно бы ослабились, если бы имелись точные определения и выработана недвусмысленная терминология (Воск, 1965, р. 283).

Отмечалось также, что отождествление разных по смысловому содержанию терминов является одной из причин пессимистического отношения к возможности сформулировать однозначное определение понятия адаптации вообще (Dobzhansky, 1968a, р. 13). Характерно, что некоторые биологи пытались переосмыслить саму постановку вопроса, связанного с уточнением понятия адаптации. Известный микробиолог Р. Станиер писал: «Адаптация — понятие расплывчатое. При попытке придать ему несколько более определенную форму я в конце концов принужден начать с основ и решил использовать эволюционный подход» (1956, с. 13). П. Эрлих и Р. Холм также избегают пользоваться неопределенным словом «приспособление к среде» (1966, с. 170), хотя и не поясняют причины своей позиции. Однако из контекста их рассуждений видно, что главной причиной они считают синонимичность понятий естественного отбора и адаптации и поэтому предпочитают пользоваться «более определенным» понятием отбора как эквивалентного понятию адаптации. На этом вопросе необходимо остановиться подробнее, так как существует много обвинений в адрес дарвинизма по поводу тавтологии в определении понятия «естественный отбор».

Действительно, в классическом авторском определении этого центрального понятия дарвинизма читаем: «Сохранение благоприятных индивидуальных различий и изменений и уничтожение вредных я назвал Естественным отбором или Переживанием наиболее приспособленных» (Дарвин, 1939, с. 328). В нескольких местах своей знаменитой книги Дарвин расшифровывал термин «естественный отбор» спенсеровским выражением «переживание наиболее приспособленных», считая его очень удачным поясняющим синонимом. Однако сам Дарвин не заметил логического круга в этом выражении, хотя в нем имеется явная тавтология: выживают те организмы, которые наиболее приспособлены, и наоборот, или еще: «выживают те, которые выживают» (Г. Меллер). На этот недостаток предложенного Спенсером толкования отбора обратили внимание многие авторы (Cannon, 1958; Scriven, 1959; Huxley, 1963, и др.). Например, Г. Меллер писал: «Очень неудачно, что предложенное Спенсером выражение «выживание наиболее приспособленных» было принято и Дарвином, и многими другими как эквивалентное достаточно точному дарвиновскому термину „естественный отбор“. . . Тавтологическая форма этого высказывания вовлекла многих в дискуссию, в которой оспаривалась даже научная состоятельность самой теории естественного отбора» (Muller, 1949, р. 459).

Важно отметить, что сам Дарвин, хотя и пользовался спенсеровским выражением для лучшего пояснения содержания понятия «естественный отбор», неоднократно определял его сущность как процесс «сохранения и накопления малых наследственных изменений, каждое из которых выгодно для сохраняемого существа» (Дарвин, 1939, с. 340). В этих словах подчеркивались все основные характеристики отбора, выступающего в качестве творческой силы эволюции.

Многие авторы не только обращали внимание на тавтологичность спенсеровского выражения, но и намечали пути устранения негативного отношения к основным понятиям дарвиновской теории. Г. Меллер писал, что главной идеей теории естественного отбора было не положение о выживании наиболее приспособленных и вообще не выживание как таковое, а два совершенно определенных принципа: во-первых, признание наследственной изменчивости, идущей в разных направлениях (т. е. адаптивно ненаправленной), и, во-вторых, понимание отбора как дифференциального выживания и размножения отклонившихся особей (Muller, 1949, p. 459). Трактовка естественного отбора как дифференциального размножения на основе репродуктивного преимущества получила широкое признание среди зарубежных авторов (Dobzhansky, 1955, p. 129a; Waddington, 1957, p. 64—65; Lerner, 1958, p. 10), а затем и у наших эволюционистов (Тимофеев-Ресовский и др., 1977, с. 91). На сегодня она считается многими по существу единственно правильным и лаконичным определением понятия естественного отбора.

Для нас важно выяснить, каким образом такая трактовка сущности естественного отбора увязывается с его действием как творческим, формирующим адаптации фактором. Здесь четко выделяются две точки зрения.

Первую из них, а именно понимание отбора как только дифференциального воспроизведения генотипов, т. е. вне связи с индивидуальной приспособленностью организмов, образно выразил Ф. Добжанский: «„Наиболее приспособленный“, о котором любил говорить и писать многие биологи, особенно в XIX в., не является неизбежно атлетом с сильными мускулами, который может сокрушить всех остальных. . . Он может быть просто отцом, который удачно произвел большое выжившее потомство» (Добжанский, 1970, с. 10). Сведение отбора только к «репродуктивному» действию предполагает, что адаптивная эволюция будет захватывать лишь признаки, имеющие отношение к более эффективному размножению. Это положение выразил Дж. Штерн в понятии «уровень адаптации», согласно которому из двух селектируемых организмов лучше адаптированным по всем признакам будет тот, который произведет больше потомства (Stern, 1970, p. 46).

Ограниченность этой точки зрения была ясна авторам, которые придерживались классического дарвиновского понимания отбора. По словам Дж. Гексли, Добжанский и некоторые другие исследователи идут настолько далеко, что называют дифференциальное

репродуктивное преимущество «дарвиновской приспособленностью», несмотря на то что сам Дарвин никогда не использовал в этом смысле термин «приспособленность» (Nuxley, 1963, p. 18—19). Гексли предложил выделить две формы отбора: «отбор на выживаемость» (survival selection) и «отбор на воспроизводимость» (reproductive selection). Его рассуждения позволяют согласиться с этим предложением, так как они соответствуют подлинной сущности дарвинизма и реальному положению вещей. Поскольку отбор идет по фенотипам, он осуществляется через индивидуальную выживаемость, а это будет давать эволюционный эффект, потому что, согласно Дарвину, большинство особей, достигающих зрелости, будут оставлять потомство, но это особи, которые обладают достаточной индивидуальной приспособленностью. Именно отбор на выживаемость обеспечивает прогрессивную эволюцию, способствует также всем тенденциям улучшения на пути специализации.

Репродуктивный отбор — это особое направление селектогенеза, обеспечивающее выработку и совершенствование адаптаций, связанных с размножением (оптимальная кладка яиц, окраска цветков, поведение при спаривании и т. п.). Если бы действие отбора ограничивалось только его репродуктивным эффектом, то вместо всего фенотипического многообразия организмов существовали бы, по известному выражению К. Уоддингтона, только «мешки с яйцами и спермой», необходимые для максимального размножения. В. Грант (1980, с. 76) прав, когда предлагает различать две широкие категории приспособленности: 1) степень приспособления особи или популяции к своей среде и обусловленную этим потенциальную способность производить больше потомков; 2) реальный успех размножения.

Отметим, что именно это противоречие между потенциальной и реальной размножаемостью разрешается в борьбе за существование через естественный отбор путем формирования самых разных типов адаптаций, обеспечивающих как выживание отдельных особей, так и поддержание численности популяций путем размножения. Вторая точка зрения в трактовке отбора, таким образом, отражает его диалектическую сущность как процесса, содержащего в себе противоречие. Отбор на репродуктивное преимущество — одна из тенденций эволюции, но она сдерживается в своем неограниченном проявлении объективной необходимостью выработки индивидуальных адаптаций путем отбора на выживаемость. Основная же магистраль прогрессивного развития жизни на Земле заключалась в возрастании средней выживаемости особи: от 0.000001 % у микроорганизмов до 10—30 % у птиц и млекопитающих (Завадский, 1968).

Самая общая трактовка термина «адаптация» допускает его замену словами: уравнивание, соответствие, акклимация, восприятие норм и идеалов, вживание, вхождение в коллектив и многими другими в зависимости от контекста и области употребления. В биологической литературе существует многообразие обо-

значений производных понятий, связанных с понятием «адаптация». Наиболее распространенными из них являются слова «приспособленность» и «приспособляемость»,¹ в которые иногда вкладывается одинаковый смысл. Содержательный и семантический разбор этих терминов уже дан в литературе (Манойленко, 1974; Дичев, Тарасов, 1976). Утверждается также, что эквивалентными являются термины «приспособленный» (fitness) и «приспособление» (adaptation, adaptedness) (Thoday, 1953; Dobzhansky, 1968a).

Добавим, что отождествление терминов «приспособленность» и «приспособляемость» проистекает из-за отсутствия диалектического подхода к анализу адаптации, а именно рассмотрение ее и в том, и в другом обозначении только как процесса. Эти термины имеют различную смысловую нагрузку. Первое фиксирует больше статическую сторону процесса — нормальное существование особи или популяции в данных относительно устойчивых условиях среды. Второе применяется для обозначения способности организма или популяции выживать в изменяющихся условиях среды. Применительно к популяции, как элементарной эволюирующей единице, это слово употребляется в выражении «приспособляемость к эволюции», под которым понимается эволюционная пластичность популяции (Завадский, 1968).

Несколько необычную трактовку термина «адаптация» предлагают А. И. Воложин и Ю. К. Субботин (1987). Основным изъяном большинства концепций они считают отождествление терминов «адаптация» и «приспособление», восприятие их как синонимов. Этот методологический недостаток предлагается снять путем вычленения из общего понятия приспособления понятий адаптации и компенсации. Если первое означает одну сторону приспособления, заключающуюся в изменении структур и функций биосистем под влиянием среды, то второе отражает момент их устойчивости при действии той же среды. Авторы правильно отмечают тавтологичность определений адаптации через слово «приспособление». Вместе с тем трудно согласиться с их утверждением, что дарвинизм, как общебиологическая концепция, «не может объяснить действие некоторых конкретных механизмов приспособления» (там же, с. 5), что вызывает споры среди биологов и философов. Во-первых, в дарвинизме четко разделяются понятия филогенетической и онтогенетической адаптации, механизмы проявления которых различны, хотя и взаимосвязаны; во-вторых, дарвинистская концепция объясняет эволюционное происхождение и совершенствование адаптаций, а не механизмы их функционирования, которые являются объектами других биологических наук.

¹ В английской литературе употребляются соответственно *adaptness* и *adaptability*.

О ПОНЯТИЙНОЙ СТРУКТУРЕ ТЕОРИИ АДАПТАЦИИ

В литературе встречается выражение «классификатор терминов» (Мауринь, Тардов, 1975), которое означает систему логически связанных понятий, используемых в данной отрасли науки. Это выражение применимо и для обозначения сложной понятийной структуры отдельной теории, включающей множество разных понятий, логически соподчиненных по содержанию.

Ядро понятийной структуры теории составляет исходное понятие, которое модифицируется в системе производных понятий. Для эволюционной теории исходным является понятие «эволюция», с которым связаны такие производные понятия, как изменчивость, естественный отбор, адаптиогенез, видообразование, прогрессивное развитие и т. д. В то же время каждое из них может выступать в качестве исходного понятия для характеристики более частной группы эволюционных явлений. Например, понятием адаптивной эволюции охватываются процессы видообразования, направления прогресса, специализации, регресса и другие эволюционные явления, определяемые действием отбора.

Все эти и иные связанные с ними понятия в совокупности и составляют «классификатор терминов», отражающий онтологическое содержание и внутреннюю логику теории эволюции. Создать классификатор понятий значит разработать понятийный аппарат теории, составляющий основу и инструмент ее объяснительной функции.

Решение данной задачи теснейшим образом переплетается с разработкой логической структуры самой теории эволюции. К сожалению, этому вопросу, как правильно отмечается и в критических работах по дарвинизму (например, Мейен, 1979), уделяется мало внимания и в специальной, и в философской литературе. В его исследовании предпринимаются лишь самые общие шаги (Завадский, Орлов, 1979; Георгиевский, 1983). Исходя из характеристики филогенетических тенденций, К. М. Завадский и С. А. Орлов предложили следующую схему логической структуры эволюционной теории. 1. Организация субстрата эволюции. 2. Каузальные основы эволюции (факторы и движущие силы). 3. Видообразование. 4. Основные закономерности филогенеза. 5. Историческое изменение факторов и движущих сил эволюции.

Представленная схема логически последовательно отражает предмет теории эволюции. Однако в ней не показана главная характеристика эволюционного процесса — его адаптивное содержание — и в то же время особое место отведено видообразованию.¹ Возможно, по замыслу авторов, каждый из перечисленных пунктов имплицитно охватывался общим принципом «адаптивно-

¹ На наш взгляд, видообразование является не «узловым пунктом эволюции», как пишут многие авторы, а частным ее проявлением, поскольку видовая форма организации есть лишь одна из форм адаптивной устойчивости живой природы во времени и пространстве.

сти эволюции». Таким образом, вопрос о соотношении структуры эволюционной теории и понятийного аппарата теории адаптации, несмотря на их очевидную взаимосвязь, остается открытым.

Формирование понятийной структуры теории, как и любой другой процесс развития, характеризуется своими движущими силами и специфическими закономерностями. Движущие силы развития понятий заключаются в разрешении противоречий самого процесса познания, отражающего противоречивый характер объективных явлений. К числу закономерностей относится постепенный характер формирования общих понятий и неравномерность развития отдельных понятий в понятийной структуре теории в целом. Понятия науки возникают не сразу и не в готовом виде, далеко не всегда вначале выдвигаются исходные понятия теории или приближающиеся к ним, более общие производные понятия.

Таким образом, уже из этого краткого замечания видно, насколько важным в методологическом отношении для историка науки является исследование процесса формирования понятий интересующей его отрасли знания. К сожалению, в специальной историко-научной литературе не часто удается встретить подобный анализ даже центральных (исходных) понятий, не говоря уже о всей системе понятийного аппарата теории, в рамках которой рассматривается какая-то конкретная ее проблема. Пока не нашло еще развития и направление, связанное с разработкой классификаторов терминов определенной отрасли науки или более частной теории, хотя актуальность данной задачи вряд ли требует дополнительных разъяснений.

Классификатор понятий общей теории адаптации должен строиться, по нашему мнению, на двух главных понятиях: адаптации как междисциплинарного (т. е. самого общего) понятия и адаптации как собственно биологического понятия. Последнее состоит из понятий онтогенетической и филогенетической (или эволюционной) адаптации, о чем уже говорилось. Понятие эволюционной адаптации включает в себя два процесса: адаптиогенез — создание принципиально новых биологически полезных функциональных структур¹ и адаптивную специализацию — совершенствование уже существующих функциональных структур.

Общее содержание понятия адаптации

Дать самое широкое определение понятию адаптации можно путем выявления признаков, инвариантных для всех объектов, которыми оно характеризуется. И общее, и частное (биологическое) определения понятия адаптации невозможно сформулировать в достаточно корректном виде, не опираясь на диалектико-материалистическое учение о понятии вообще. Еще Гегель, уде-

¹ Термин «функциональная структура» охватывает широкий спектр объектов: от самых разных признаков организма до организации популяций и биогеоценозов в целом.

лявший много внимания разработке проблемы понятия, писал, что в понятии должно быть отражено единство всеобщего, особенного и единичного содержания (1975, с. 347—348). Следовательно, общее определение должно быть конкретизировано частными определениями, зафиксировано как единство в многообразии (метод восхождения от абстрактного к конкретному).

Таким образом, понятие должно отражать некую целостность, познать которую значит найти ее конкретно-всеобщую основу. Исходное понятие должно отражать эту основу в ее существеннейших моментах. Далее, понятие должно содержать в себе источник «самодвижения», соответствующий саморазвитию отражаемого им объекта, следовательно, оно должно быть диалектически расчлененным. Данное положение включает в себя два момента: во-первых, компоненты понятия должны быть органически взаимосвязаны, во-вторых, из этих компонентов необходимо выделить ведущий и в то же время содержащий в себе возможности противоречия как источник развития понятия.

Исходя из приведенных выше методологических установок, формулируем общее определение понятия адаптации следующим образом: Адаптация есть особая форма отражения системами воздействий внешней и внутренней среды, заключающаяся в тенденции к установлению с ними динамического равновесия. В данном определении выделяется несколько существенных моментов, характеризующих адаптацию с более общих (философских) позиций в отличие от сугубо биологических определений, которыми наполнены справочники, энциклопедии, специальные публикации и учебные пособия. Во-первых, отмечается, что адаптация — это процесс активного отражения, обеспечивающего самосохранение системы в ее развитии. Процесс адаптации фиксируется в своих результатах — в устойчивости отдельных организмов и видов в целом к неблагоприятным факторам среды. Диалектическое единство в явлении адаптации двух ее противоположных сторон — процесса и результата — есть источник совершенствования как самого явления адаптации, так и отражающего его понятия, в чем можно будет убедиться несколько ниже при знакомстве с историей развития данного понятия в биологии. Во-вторых, адаптация вырабатывается по отношению как к внешним, так и к внутренним воздействиям (коадаптация частей внутри системы). В-третьих, адаптация не носит абсолютного характера, она проявляется как тенденция к установлению определенной степени гармонии системы с внешней и внутренней средой. Эта тенденция, заключающаяся в объективной невозможности достижения абсолютной гармонии, является источником бесконечного процесса развития материальных систем.

В естественнонаучной литературе понятие адаптации часто ассоциируется с понятием устойчивости, определяемым как способность системы поддерживать внутренние параметры в ответ на возмущающие воздействия внешней среды. Добавление к этой характеристике механизмов сохранения устойчивости расширяет

связь понятия адаптации с кибернетическими категориями саморегуляции и управления. Термин «адаптация» применим только к характеристике целостных систем, что удачно отражено Дж. Баркрофтом (1937) в афоризме «всякая адаптация есть интеграция». Поскольку адаптивной может быть названа только внутренне организованная система, следовательно, понятия адаптации и организации неразделимы.

Приведенное определение понятия адаптации применимо ко всем системам, обладающим устойчивостью по отношению к внешним и внутренним воздействиям на основе саморегуляции и управления (биологические, технические, социальные системы).

Остановимся на вопросе о том, является ли понятие адаптации общенаучным, поскольку он дискутируется в философско-биологической литературе, а также в связи с возросшим в последнее время интересом к обсуждению общенаучных понятий.

Уже давно понятия и категории делят на два основных типа — философские и частнонаучные (специальные). С прогрессом научных знаний стали появляться понятия, которые вызвали споры относительно их принадлежности к тому или иному типу. В числе таких новых понятий назывались система, структура, функция, модель, информация, управление и др. Естественно, что дискуссионная проблема порождала и соответствующую аналитическую литературу. В итоге появилось новое выражение — «общенаучные» понятия, статус которых определяется их внутренней генетической связью с философскими категориями, с одной стороны, и частнонаучными понятиями — с другой.

Формирование общенаучных понятий проходило двумя принципиально различными путями (Семенюк, 1978). Первый из них — возникновение представлений довольно общего характера в рамках философского мышления и затем наполнение их конкретным материалом в ходе дифференциации научного знания. Полагают, что подобным образом шло формирование таких общенаучных категорий, как система, элемент, вероятность. Второй путь — зарождение понятий в конкретных науках и постепенное их превращение в общенаучные. Такое движение к статусу общенаучности характерно для понятий структуры, функции, модели. Действительно, одна из главных тенденций современного этапа развития науки заключается в синтезе теоретических знаний, который и порождает общенаучные понятия в результате расширения содержания понятий, выработанных сначала в относительно узкой области знаний.

В настоящее время проблема статуса и генезиса общенаучных понятий занимает умы многих исследователей, о чем свидетельствуют специально посвященные ей довольно многочисленные публикации (Блауберг, Юдин, 1973; Готт и др., 1984, и др.).

Невозможно оставить без внимания данную проблему и при характеристике понятия адаптации. Дело в том, что это понятие, как уже отмечалось, в последнее время вышло далеко за рамки биологии и широко используется в других науках. В медицине оно

применяется для характеристики жизнедеятельности человеческого организма в норме и даже патологии (концепция «болезнь—адаптация»). В социологии и психологии понятие адаптации ассоциируется с процессом и результатом установления гармоничных взаимоотношений между личностью и социальной средой («социальная адаптация»). В технике и кибернетике разрабатывается понятие «адаптивные системы», под которыми подразумеваются самонастраивающиеся аппараты с обратной связью (приемно-передаточные устройства, автоматические системы управления производственными процессами и т. п.).

При столь широком использовании понятия адаптации в самых разных науках возникает вопрос о его общенаучном характере. Э. С. Маркарян справедливо считает, что возможны процессы, при которых понятия, возникшие в сфере естествознания, могут расширить свое содержание и значение путем ассимиляции данных общественных наук. «Можно предположить, — пишет он, — что именно такая судьба ожидает понятие „адаптация“ и целый ряд. . . связанных с ним понятий, в частности понятие „открытая система“, которые, зародившись первоначально в биологической науке, в наши дни перерастают эти рамки, претендуя на гораздо более широкую сферу своего приложения» (1972, с. 42—43). Мы привели это высказывание, для того чтобы обратить в нем внимание на достаточно осторожную характеристику понятия адаптации как общенаучного. Автор отмечает лишь движение понятия адаптации к статусу общенаучности, но отнюдь еще не достижение им такового.

На наш взгляд, понятие адаптации следует охарактеризовать как междисциплинарное, действительно инвариантное для многих наук разного профиля (естественные, общественные, технические), но не для всех без исключения отраслей научного знания. Этот вопрос требует специального исследования.

Определение понятия «биологическая адаптация»

Уже стало традицией отмечать трудность, с которой сталкивается ученый при попытках дать более или менее точное и однозначное определение общебиологическим понятиям. Характерно, например, такое высказывание: «Придумывать определение в биологии — неблагоприятная задача. Очень часто, давая определение биологическому явлению, мы сталкиваемся с неизбежной нестрогостью, произвольностью, с необходимостью тут же что-то дополнительно разъяснить, оговорить, привести исключения. . . Кроме того, определение биологического понятия часто не является исчерпывающим и само по себе не позволяет составить представление о существе явления» (Нейфах, Лозовская, 1984, с. 3). М. Гизелин (Ghiselin, 1966, p. 147) связывал трудность точной формулировки биологических понятий с чрезвычайной сложностью и своеобразностью явлений живой природы. Эта особенность биологических явлений всегда и неизбежно будет порождать

споры среди биологов и философов. Сложность биологической терминологии, писал он, есть отражение сложности самих живых систем и тем самым является источником семантических затруднений, а нередко и путаницы в определении понятий. Выше мы показали, насколько это действительно так применительно к определению понятия адаптации. И тем не менее сложность объекта познания еще не является непреодолимым препятствием для выявления его содержания и не дает оснований для пессимистических выводов.

Диалектика становления понятий является предметом специальной литературы по методологии историко-научных исследований. Анализ развивающегося понятия для раскрытия в нем всеобщего заключается в последовательном углублении исследования в сущность противоречий и их взаимодействия в процессе познания, в механизм разрешения путем перехода от старой теории к новой (Арсеньев и др., 1967, с. 12). Следовательно, рассмотрение возникновения и разрешения внутренних противоречий в ходе развития понятия является исходной задачей и необходимым условием для его определения. Сложность этой задачи применительно к понятию биологической адаптации заключается в том, что в процессе расчленения и рассмотрения каждой из сторон самого явления адаптации бывает трудно провести синтез и сформулировать такое определение понятия, из которого можно было бы вывести все богатство охватываемых им объектов и их отдельных свойств (Георгиевский и др., 1975).

Согласно диалектико-материалистической теории познания, при определении понятия должна учитываться история его становления и развития. Поэтому кратко остановимся на том, каким образом раскрывалось содержание понятия адаптации по мере развития биологии и каким образом оно получило особую интерпретацию в эволюционной теории.

Как было отмечено выше, создание научных понятий состоит из ряда последовательных стадий. В одних случаях оно начинается с абстрактной формулировки, затем следует наполнение ее эмпирическим содержанием, расчленение на отдельные составляющие и заканчивается практической проверкой. В других случаях формирование понятий идет от накопления эмпирических данных и затем обобщения их в научном понятии определенного уровня абстрактности на основе заранее сформулированного дедуктивного принципа. На примере становления понятия адаптации и производных от него понятий в биологии можно убедительно показать действенность и взаимосвязь обоих методов.

Абстрактные представления о приспособленности организмов к среде известны еще с древности, а в литературе XVIII в. уже встречаются вполне определенные высказывания об этом основном свойстве живой природы. Слово «приспособленный» используется для характеристики отдельных, частных фактов соответствия строения и функций организмов среде их обитания (Бюффон,

Ламарк, Э. Жоффруа Сент-Илер и др.).¹ Однако более общего, абстрактного определения понятия адаптации мы не находим. На первых порах его формирования — этапе накопления эмпирических данных на основе «живого созерцания» — ярко выражен собирательный характер понятия адаптации. Например, Ж. Бюффон видит факт приспособленности северных собак к холоду в наличии густого шерстного покрова, в то время как в жарких странах собаки имеют короткую и редкую шерсть. Ж. Ламарк использует само слово «приспособление» для характеристики способности копытных к быстрому бегу и потреблению растительной пищи благодаря специально устроенному зубному аппарату.

Первую содержательную и вполне конкретную характеристику понятия адаптации дал английский физиолог Ч. Белл: «Адаптация (adaptation) есть установившееся и универсальное отношение между инстинктами, организацией и органами животных, с одной стороны, средой, в которой они обитают, положением, которое они в ней занимают, и средствами добывания пищи — с другой» (Bell, 1833, p. 7). Данное определение, сводящее сущность адаптации к соответствию строения и функций организмов среде их обитания, в общей форме сохраняется и сегодня. Оно отражало понимание адаптации как способности организмов существовать в определенной среде без указания еще на то, каким образом эта способность была приобретена.

Такое более или менее общее понимание адаптации получило затем развитие в связи с изучением адаптивной модификационной изменчивости (онтогенетических адаптаций). Причем начало этих исследований было связано с обнаружением полезности морфологических признаков, более доступных познанию уже на уровне простого наблюдения, т. е. на уровне сбора и накопления эмпирических данных.

Выраженной индивидуальной адаптивной изменчивостью обладают растения. Поэтому не случайно факт широкой пластичности онтогенетических признаков еще в прошлом веке был зафиксирован ботаниками, которые пытались объяснить их детерминированностью не только внешними условиями, но и со стороны внутренней организации. Характерно, например, такое высказывание: «...повидимому, окружающая среда влияет не более, чем только побуждает к действию изменение, уже подготовленное к развитию. Изменения существуют в соответствии с предшествующим планом, которым природа является обязанной самой себе» (цит. по:

¹ Если известны авторы многих общих терминов (например, биология, биосфера, мутация), то трудно сказать, кто первый ввел в научное пользование термин «адаптация». Вопрос о приоритете в отношении терминотворчества не является, конечно, существенным, однако в ряде случаев его выяснение может способствовать определению самого понятия, т. е. иметь не только исторический интерес. Например, до сих пор неизвестно, кто впервые употребил слова «микрo- и макроэволюция», хотя они широко вошли в обиход современных биологов.

Thomson, 1887, p. 468). В этом высказывании было бы ошибкой видеть автогенетическое содержание, напротив, оно заключало в себе очень глубокую, построенную на интуиции мысль о ведущем значении внутренних факторов (генов, по современной терминологии) в формировании фенотипических признаков в ходе онтогенетического развития и о стимулирующем воздействии внешних условий на этот процесс. В обнаружении факторов адаптивной модификационной изменчивости мы видим исторический пример не только наблюдательности натуралистов и ботаников-экспериментаторов, но и догадку о существовании генетической программы такой изменчивости, что позднее было зафиксировано в понятии адаптивной нормы реакции.

Однако еще продолжительное время генетические основы формирования онтогенетических адаптаций оставались неизвестными. Именно в этой области острее всего начинают сталкиваться идейные убеждения дарвинистов и механоламаркистов на рубеже XIX—XX вв. Показать механизм формирования онтогенетических адаптаций и передачу их потомству значило в то время открыть причину всей адаптивной эволюции. В попытках решения этой задачи в начале XX в. рождался так называемый «экспериментальный механоламаркизм» (Завадский, 1973), несостоятельность методологических установок которого была позднее показана правильным истолкованием полученных механоламаркистами экспериментальных данных. Дарвинисты продолжали отстаивать общую концепцию адаптивной эволюции посредством естественного отбора, в которую, однако, все отчетливее начинает включаться идея об адаптивной модификационной изменчивости как факторе эволюции.

Несомненный интерес в этой связи представляют рассуждения выдающегося критика механоламаркизма К. Детто (Detto, 1904). Например, факт адаптации грибов к новому субстрату можно объяснить по-разному. С точки зрения механоламаркизма — это доказательство прямого приспособления, с позиции же дарвинизма — свидетельство приспособления путем выявления уже имеющейся у организмов готовности противостоять воздействию новых факторов среды. Эту способность организма адаптивно реагировать на условия внешней среды Детто назвал «потенциальной шириной изменчивости» (*potentiellen Variationsbreite*), подчеркнув при этом, что данное понятие соответствует дарвиновскому положению о «случайно полезной вариации» (Detto, 1904, S. 96).

Основой потенциальной ширины изменения, по Детто, является скрытый у организмов данного вида резерв наследственной изменчивости, который и дает возможность для выявления отбором случайно полезных вариаций. Вводя новое понятие, Детто пытался объединить классическое представление о неопределенной изменчивости как материале для отбора с идеей о роли адаптивных модификаций в эволюционном процессе. Своим замечанием о том, что дарвиновское понятие «случайно полезная вариация» совпадает с понятием потенциальной ширины изменчивости он смог

прозорливо указать и на то, что сама способность к онтогенетическим адаптациям является результатом отбора случайно полезных изменений признаков.

Таким образом, идейная борьба между дарвинизмом и механоламаркизмом объективно способствовала появлению новых понятий, в которых уже делалась попытка не примирить эти противоборствующие учения, что было характерно для многих эволюционистов на рубеже XIX—XX вв., а уточнить представление о генетических основах изменчивости как исходном материале для естественного отбора. Однако на уровне общих рассуждений эту задачу решить было невозможно; помощь могла прийти только со стороны генетики.

Биометрические исследования индивидуальной адаптивной изменчивости на бактериях, инфузориях, дафниях и других объектах показали ее широкий диапазон в зависимости от амплитуды воздействий внешней среды. Эту способность генотипа к образованию модификаций Р. Вольтерека (Woltereck, 1909) предложил называть «нормой реакции». Понятие нормы реакции, писал он позднее (Woltereck, 1928, S. 167), было введено для обозначения «устойчивой наследственности фенотипических признаков, наблюдаемой в хорошо выраженном физиологическом проявлении». Норма реакции зависит от воздействия внешних и внутренних условий, что ярко видно на примерах изменчивости «полиморфных» листьев у растений или передней части тела у некоторых рас *Cladocera*. После того как это понятие широко вошло в обзоры и учебную литературу, писал Вольтерека, он определил норму реакции изменчивых признаков как «сумму всех реакционных констант (Reaktionskonstanten) признаков или органов по отношению ко всем действующим условиям и степени их воздействия» (там же). Общая норма реакции охватывает сумму констант всех признаков по отношению ко всем возможным условиям среды. Отсюда, заключал автор, норма реакции в физиологическом выражении есть то, что В. Иогансен назвал генотипом. Из контекста рассуждений Вольтерека видно, что термином «норма реакции» он обозначал формирование устойчивых в данной среде признаков, запрограммированных в генотипе, т. е. так или иначе указывал на их адаптивный характер.

Понятие нормы реакции стало классическим в генетике и эволюционной теории. Однако в представлениях генетиков начала XX в. (Р. Вольтерека, Э. Баур, В. Иогансен) норма реакции оставалась как нечто данное и неизменное. Эта точка зрения казалась незыблемой, особенно после знаменитых опытов Иогансена, в которых была показана неэффективность отбора в чистых линиях. Еще в 20-х годах она поддерживалась известными генетиками и эволюционистами (например, Филипченко, 1926).

Спустя три десятилетия после статьи Вольтерека И. И. Шмальгаузен (1938, 1939), объединив генетико-экологический и эволюционный подходы, показал, что норма реакции в своей основе адаптивна, так как возникает в ходе исторических преобразований

организмов под действием отбора. В этой связи Шмальгаузен вводит понятие «адаптивная норма реакции», означающее всю совокупность адаптивных модификаций данного генотипа или вида в целом. В специальной работе (Шмальгаузен, 1940) делается акцент на том, что эволюционный процесс есть смена адаптивных норм в результате взаимодействия неопределенной наследственной изменчивости и движущего отбора. Для обозначения исторических процессов формирования адаптивных норм реакций и взаимного приспособления органов Шмальгаузен предложил использовать соответствующие термины «адаптациогенез» и «коадаптациогенез». Он употреблял также понятие «адаптациоморфоз», под которым имел в виду частные адаптивные преобразования организмов в связи с изменениями внешней среды. При этом обращалось внимание на то, что термином «адаптациогенез» следует обозначать формирование качественно новых адаптаций, а их эволюционное совершенствование называть «адаптациоморфозом».

В любом определении понятия биологической адаптации обязательным его элементом является указание на связь организма (популяции) с внешней средой. «Средой, — пишет известный эколог Н. П. Наумов, — называют все, что окружает организмы и прямо или косвенно влияет на их состояние, развитие, возможности выживания и размножения» (1963, с. 31). Однако среда и условия существования — понятия нетождественные. Не все, что окружает организм, является актуальным для его существования. Среди факторов среды необходимо выделить те, которые определяют успех выживания и размножения, — «их обычно называют условиями существования» (там же, с. 32).

Надо сказать, что понятие «среда», хотя и очень широко употребляется в литературе (причем не только в биологической), еще не получило достаточной методологической разработки. Одним из путей решения этой задачи можно считать попытки классификации факторов среды. В целом удачная, на наш взгляд, классификация, в которой отмечена связь условий существования с формированием признаков адаптивной организации, предложена А. С. Мончадским (1958). Проведенный им анализ позволяет выделить несколько аспектов в определении различных сторон явления биологической адаптации. Термин «адаптация» используется для обозначения: 1) отдельных полезных свойств организмов или нормы реакции в целом как результата адаптивной эволюции; 2) поддержания равновесия (относительной гармонии) между организмами и изменяющимися условиями среды в пределах выработанной нормы реакции — процесс индивидуального приспособления; 3) формирования новых адаптивных норм реакции в процессе эволюции.

Общее понятие биологической адаптации, таким образом, можно определить как целостную систему реакций живых объектов (организм, популяция, биоценоз), направленную на поддержание динамического равновесия не только в данных условиях

среды (гомеостазис), но и при их изменении в процессе эволюции (гомеорезис).

Итак, становление и развитие понятия адаптации шло классическим путем, характерным для формирования многих естественнонаучных понятий. Накопление эмпирического материала дало возможность для формулировки общебиологического понятия адаптации. Широкое, абстрактное определение в дальнейшем наполнялось все большим конкретным содержанием, с чем было связано и расчленение общего понятия адаптации на ряд производных понятий (онтогенетическая и филогенетическая адаптация, адаптивная норма реакции, адаптиогенез и адаптиоморфоз и др.).

Наш вывод не противоречит мнению Д. Фабиана (Fabian, 1981), что удобным способом анализа адаптаций является гипотетико-дедуктивный метод К. Поппера. Согласно этому методу (который, кстати, и есть метод движения от абстрактного к конкретному), исследование адаптивности признаков начинается с изучения исходной морфологической структуры и проверки того, что эти признаки могут и не иметь самостоятельного адаптивного значения (например, в случае аллометрического роста). Суждение Фабиана как раз подтверждает высказанное выше замечание, что формулировка понятий и принципов теории может осуществляться как индуктивным, так и дедуктивным методом.

Определение производных понятий

Из приведенного выше определения понятия адаптации следует, что оно означает, во-первых, способность организмов существовать и оставлять потомство в относительно стабильной среде и, во-вторых, способность к выживанию и размножению при изменении среды, которое вызывает формирование принципиально новых адаптивных признаков. Соответственно этим двум аспектам общего понятия биологической адаптации выделяют два основных производных понятия — адаптивная норма реакции индивида и популяции (вида) в целом и адаптивная эволюция, или процесс формирования и совершенствования адаптивных норм реакций.

Адаптивная норма реакции. Понятие и сам термин «адаптивная норма», как уже отмечалось, ввел И. И. Шмальгаузен для уточнения более широкого по значению понятия «норма реакции», предложенного Р. Вольтереком. Ранние генетики использовали понятие нормы реакции в чисто фенотетическом смысле, а именно для характеристики всех возможных вариаций, заложенных в генотипе, которые реализуются в диапазоне изменчивых условий среды. Понятие нормы реакции было методологически удобным для генетиков, так как с его помощью разрабатывался и успешно применялся количественный подход к исследованию фенотипической изменчивости признаков. Представление о неизменной норме реакции легло в основу выступления В. Иоганнсена против положения, что отбор не может сдвинуть среднестатисти-

ческое значение фенотипической выраженности признаков, т. е. является лишь консервативным фактором. Поэтому потребовалось понятие нормы реакции «переработать» так, чтобы оно вошло в состав дарвинистских представлений об эволюции.

И. И. Шмальгаузен не дал специальных определений понятий нормы реакции и адаптивной нормы. Из контекста его рассуждений можно заключить, что понятие нормы реакции он использовал в классической его формулировке. Но к этому он добавил уточнение, что норма реакции включает в себя адаптивную норму и морфозы, т. е. адаптивная норма существует внутри нормы реакции. Адаптивная норма — это совокупность модификаций генотипа, эффективных в тех условиях среды, в которых исторически протекала эволюция данного вида. «Морфозы, — писал Шмальгаузен, — не имеют принципиального значения, потому что это новые, ничем не подготовленные реакции на факторы, в природе не встречающиеся» (1969, с. 192).

В этом высказывании Шмальгаузен, конечно, суживал причины морфозов, так как выводил это понятие из данных по дезорганизирующему эффекту мутаций, полученных экспериментальным путем. В действительности морфозы часто наблюдаются и в природе, что подтверждается не только фактически, но и согласуется с общим положением о спонтанной аберративной изменчивости.

Общую характеристику адаптивной нормы Шмальгаузен описал так: «В случае резко выраженной целостности адаптивных модификаций организма можно говорить об „адаптивных нормах“ как частичных проявлениях общей нормы реакции. Такими адаптивными нормами являются „экофены“ Турессона как формы индивидуального приспособления растений к свойствам почвы и другим экологическим условиям. Такими же адаптивными нормами будут альпийский габитус многих растений, а также водная и воздушная формы амфибиотических растений, сезонные формы многих животных и т. п.» (1968, с. 21—22). Из этой характеристики видно, что Шмальгаузен различал адаптивную норму организма, выражающуюся в индивидуальных адаптивных модификациях (примеры с амфибиотическими растениями), и адаптивную норму вида, о чем свидетельствуют ссылки на «экофены» Турессона. Использовал он и термин «модификационный полиморфизм» именно в смысле его значения как видовой адаптации: «Вид в целом приспособлен не в одной своей форме, а в двух или нескольких формах, и не к одному сезону или биотопу с характерным для него комплексом условий, а к нескольким» (там же, с. 304—305). С разработкой проблемы полиморфной структуры вида этот второй («видовой») аспект понятия адаптивной нормы значительно расширился и обогатился новым содержанием.

Если придерживаться определения понятия нормы как «функционального оптимума живых систем» (Корольков, Петленко, 1977, с. 104), то использование слова «норма» в чисто генетическом понимании нормы реакции будет некорректно, поскольку этим понятием охватываются и неадаптивные модификации (морфозы).

Поэтому Шмальгаузен и ввел понятие «адаптивная норма», чтобы четко выделить ту часть общей нормы реакции, которая является результатом адаптивной эволюции вида в конкретных исторических условиях среды.

С целью более углубленного представления об адаптивной норме целесообразно внести в это понятие новую информацию, связанную с изучением вопроса о компонентах приспособленности. Понятие «компоненты приспособленности», введенное Д. Тудеем (Thoday, 1953) и используемое только в зарубежной литературе, трактуется неоднозначно и, как правило, применяется для характеристики отдельных элементов общей приспособленности конкретных популяций, а не анализируется в обобщенном виде. В числе этих компонентов одни авторы называют конкурентоспособность (Кан-Ихи-Сакай, 1964), другие — жизнеспособность и фертильность (Buzzati-Traverso, 1955; Dinsley, Thoday, 1961). Рассмотрим сущность «компонентов приспособленности» в качестве составляющих элементов адаптивной нормы в обобщенной интерпретации.

Жизнеспособным является организм, нормально развивающийся в типичной для него среде, т. е. организм, генотип которого не подвергается существенным изменениям. Мутации же, как правило, снижают жизнеспособность и могут быть вообще летальными. Например, ясно, что нежизнеспособным будет растение с мутацией отсутствия в листьях хлорофилла (альбиносы), так как растения являются автотрофами.

Конкурентоспособность — это свойство организмов выдерживать борьбу за самые различные средства жизни (пищу, места обитания и размножения, партнера для спаривания и т. п.). Адаптивными в данном случае будут организмы, успешно выдержавшие конкуренцию за средства жизни. Организм может быть жизнеспособным, но не конкурентоспособным. Всем известны случаи, когда заболевшие или ослабленные голодом животные выхаживаются человеком, в то время как в природных условиях они неминуемо бы погибли.

Фертильность — способность особей к нормальному размножению — является решающим условием существования вида. Репродуктивная адаптация складывается из физиологических процессов функционирования половых органов (образование полноценных гамет, оплодотворение, эмбриогенез, рождение потомства).

Все три компонента приспособленности составляют в совокупности исторически выработанную отбором адаптивную норму реакции, т. е. являются результатом эволюции.¹

В общую адаптивную норму кроме индивидуальной входит и популяционно-видовая адаптивная норма реакции. Если первая

¹ В. Грант (1980, с. 75—76) выделяет шесть компонентов приспособленности, но все они так или иначе сводятся только к дифференциальному размножению, т. е. в его классификации не учитывается индивидуальная приспособленность как условие для успешного размножения.

выражается в адаптивных модификациях на организменном уровне, то вторая представлена разными типами внутривидового (внутрипопуляционного) полиморфизма. Истинный полиморфизм определяется одновременным существованием в генофонде вида нескольких генетических факторов с дискретным фенотипическим проявлением (Майр, 1968, с. 133). Именно этот признак отличает полиморфную структуру вида от сходных по фенотипическому эффекту явлений (сезонная изменчивость, стадии жизненного цикла), объединяемых понятием «фенотипический полиморфизм».

С открытием сложной структуры вида накапливается огромная литература по адаптивному полиморфизму (Ford, 1945; Hovanitz, 1953; Берг, 1957; Тимофеев-Ресовский, Свирежев, 1966; Johnson, 1975, и мн. др.), которая убедительно показывает правомерность дарвинистской теории эволюции, в отличие от всех организмоцентрических концепций.

Адаптациогенез и адаптивная специализация. Как было отмечено выше, индивидуальная и видовая адаптивная норма является результатом исторического развития вида, отражением его эволюции в определенных условиях внешней среды. Для характеристики процессов преобразования адаптивных норм в ходе эволюции используются специальные понятия и соответствующие термины.

Разделение понятий онтогенетической и филогенетической адаптации вызвало необходимость более четкого терминологического их оформления. Однако и на этот счет до сих пор нет общепризнанных обозначений. Если понятие и термин «онтогенетическая» адаптация представляются достаточно ясными и поэтому широко используемыми в литературе, то термин «филогенетическая» адаптация употребляется редко, скорее всего по причине отсутствия достаточно четкого определения самого понятия. Вместо этого термина предпочитают использовать разные слова: эволюционная адаптация, или сокращенно эвоадаптация, адаптациогенез, адаптогенез или адапциогенез, эволюция адаптаций, адаптивная эволюция и т. п. Существует даже точка зрения, согласно которой необходимо разделять понятия адекватности реагирования особи на воздействия среды и адаптации (Ботнариус, 1970). Сам автор так поясняет это различие: «Адаптация отличается от адекватности. В то время как адекватность представляет собой черту организменного уровня, проявляющуюся в онтогенезе, адаптация — черта видового уровня, выработанная в последовательной смене поколений историческим действием естественного отбора — характеристическим законом этого уровня. Смешивать адекватность с адаптацией значит смешивать процессы, принадлежащие к различным уровням организации, и вдобавок принимать, что адаптация — приращенная (intrinsic) черта живой материи, что ведет к витализму и финализму» (там же, с. 58). Из приведенной цитаты следует, что понимание эволюции автор сводит к выработке индивидуальных приспособлений на популяционном уровне, что не вызывает возра-

жений, и называет этот процесс просто адаптацией, так как он направляется естественным отбором.¹

Во избежание употребления разных терминов для обозначения одного и того же процесса — формирования и развития признаков, полезных индивиду и виду в целом, мы предлагаем использовать общий термин «адаптивная эволюция». Это сборное понятие, охватывающее два процесса: образование новых полезных признаков индивидуальной и видовой организации и их направленное развитие по пути дальнейшего совершенствования. Предложенное ранее (Георгиевский, 1978) разделение этих двух процессов адаптивной эволюции в целом сопровождалось и использованием для их обозначения соответственно терминов «адаптациогенез» и «адаптивная специализация».

Сам термин «адаптациогенез», насколько нам известно, впервые предложил А. Парр (Parrr, 1926). Он обозначил им процесс формирования новых адаптаций, однако трактовал его в сугубо преадапционистском духе и, кроме того, традиционно отрывал понимание организационных признаков от приспособительных. Довольно абстрактные его рассуждения об адаптациогенезе как процессе наложения «перспективных функций» организма на «перспективные функции» среды хотя в целом и содержали рациональное зерно (Симпсон, 1948), однако не способствовали широкому признанию не только этих рассуждений, но и самого по себе удачного термина «адаптациогенез». Лишь спустя два десятилетия этот термин начал входить в употребление и сейчас прочно утвердился в биологической и философской литературе.

Таким образом, адаптациогенез — это исторический процесс возникновения разного масштаба полезных признаков и качественного преобразования биологической организации в целом, выражающийся в эволюционном развитии индивидуальной и видовой нормы реакции. Адаптивная специализация заключается в направленном совершенствовании уже приобретенной нормы реакции и характеризуется в основном изменением количественных параметров биологической организации.

Нельзя сказать, что разделение понятий адаптациогенеза и адаптивной специализации настолько условно, что за ними невозможно увидеть вполне самостоятельного содержания. Необходимость выделения этих понятий, как относительно не перекрывающихся, уже давно отражалась в попытках описать, например, разные направления эволюции. Это хорошо просматри-

¹ Отметим здесь попутно совершенно правильную позицию автора, что отождествлять абсолютную адекватность и адаптацию на организменном уровне (имеются в виду механоламаркизм и все его разновидности — теории физиогенеза и кинетогенеза Э. Копа, механо-физиологическая концепция К. Негели, учение об ассимиляции среды организмом и т. п.) равнозначно признанию не только витализма и финализма, но и идеалистической телеологии вообще, что получило уже достаточно квалифицированное критическое отражение в литературе (например, Фролов, 1968; Бляхер, 1971а).

вается при анализе понятий ароморфоза и идиоадаптации (А. Н. Северцов), ароморфоза и телеморфоза (И. И. Шмальгаузен), анагенеза и катагенеза (Дж. Гексли, Б. Ренш). Вместе с тем во всех этих понятиях все-таки нет четкого разделения между трактовкой, например, ароморфоза и идиоадаптации как процессов становления нового качества и количественного его преобразования уже на уровне достигнутого эволюционного новшества. Идиоадаптация понималась тоже как новообразование, но в качестве узкого приспособления на основе широкого приспособления — ароморфоза. Поэтому понятия ароморфоза и идиоадаптации (алломорфоза, аллогенеза) охватываются более общим понятием «адаптациогенез». Предложенное же Шмальгаузенем понятие телеморфоза более соответствует понятию «адаптивная специализация».

Вместе с тем диалектический подход к анализу содержания понятий, особенно тех, которые отражают процессы развития, делает необходимым вскрытие взаимосвязи между понятиями адаптациогенеза и адаптивной специализации. Если первое отражает процесс подлинного новообразования, то второе означает его развитие, причем до такого уровня, что это более совершенное качество порождает новое качество. В этой связи уже давно дискутируется вопрос о возможности перехода от идиоадаптации, как следствия ароморфоза, к новому ароморфозу (см.: Жердев, 1972; Терехин, 1972). Адаптациогенез и адаптивная специализация находятся в такой диалектической взаимосвязи, что могут переходить друг в друга в общем процессе эволюционного развития. При этом важно отметить, что адаптациогенез есть ведущее звено в данной взаимосвязи, так как он состоит в образовании нового качества, чем и характеризуется прежде всего процесс подлинного развития. Адаптивная специализация является развитием того, что уже возникло, т. е. следствием адаптациогенеза.

Таким образом, по ходу исследований проблемы адаптации в разных отраслях биологии сформировалось представление о необходимости разделять онтогенетический и филогенетический аспекты общего понятия «адаптация». Онтогенетическая адаптация означает процесс реализации исторически возникшей нормы реакции в соответствующих данной среде модификациях. Филогенетическая же адаптация есть процесс исторического преобразования самой нормы реакции, который мы и обозначили общим понятием «адаптивная эволюция», вычленив в нем относительно самостоятельные понятия адаптациогенеза и адаптивной специализации.

**ПЕРИОДИЗАЦИЯ ИСТОРИИ
ИССЛЕДОВАНИЙ ЭВОЛЮЦИИ АДАПТАЦИЙ**

Выделение этапов в развитии научной проблемы — одна из важнейших операций историко-научного исследования, или, как писал К. М. Завадский (1973, с. 46), «в изучении истории науки обоснование этапов движения познания предмета является очень существенным». Это положение имеет ярко выраженный методологический характер, так как решение вопроса о периодизации фиксирует в себе не только установление хронологических рамок, но и выяснение основных критериев вычленения этапов в истории проблемы.

В литературе не обсуждался и даже не ставился вопрос о периодизации исследований эволюции адаптаций. Выделение основных этапов и направлений в разработке данной проблемы позволяет отчетливее представить логику ее развития, показать разносторонний вклад, внесенный в эту разработку дарвинизмом и смежными с ним науками, а также обратить внимание на еще не решенные и спорные вопросы. Поскольку проблема эволюции адаптаций является центральной в эволюционной теории, выделение этапов ее развития может иметь определенный интерес и для периодизации развития самой эволюционной теории.

Исходя из известного ленинского тезиса о движении познания «от живого созерцания к абстрактному мышлению и от него к практике»,¹ при построении периодизации развития конкретной области науки важно иметь в виду эти три главных этапа: накопление фактического материала, его обобщение в гипотезе, фактическое подтверждение истинности гипотезы и превращение ее в теорию, приобретающую практическое значение.

Развитие эволюционной теории полностью соответствовало этому положению диалектико-материалистической теории познания. С древности и до середины XIX в. шло накопление фактических данных, доказывающих сам факт эволюции прежде всего по результатам эволюционных преобразований: адаптивным (морфофизиологическим) изменениям в процессе филогенетического и дивергентного видообразования. Формулировка Ч. Дарвином в 1859 г. концепции естественного отбора, объясняющей причины этого процесса, представляла собой научную абстракцию весьма

¹ Ленин В. И. Полн. собр. соч. Т. 29. С. 152—153.

высокого уровня обобщения. С этого момента и до 1940-х годов продолжался период, когда дарвинистская концепция причин эволюции воспринималась в форме лишь гипотезы, истинность которой доказывалась преимущественно логическими средствами. Экспериментальная проверка основных положений дарвинизма о предпосылках и движущих силах эволюции (наследственная изменчивость, борьба за существование, естественный отбор) в популяционной генетике и экологии положила начало современному периоду в развитии дарвинизма, связанному с формированием синтетической теории эволюции. Последние полвека знаменовали собой фактическое доказательство правильности основных положений дарвинизма, что означало превращение дарвиновской гипотезы эволюции в строго доказанную научную концепцию (Галл, Георгиевский, 1973), составившую фундамент современной эволюционной теории.

Указанные три периода в развитии эволюционной теории, как уже отмечалось, являются самыми общими, характерными для истории любой науки. Что касается более дробной периодизации развития эволюционной теории, здесь существует много точек зрения, критический анализ которых дан в книге К. М. Завадского (1973). Им же предложена периодизация, в которой выделены главные этапы развития эволюционной теории после Дарвина. По мысли К. М. Завадского, критериями или основаниями периодизации могли бы быть фундаментальные открытия или смена одного крупного теоретического обобщения другим. В общем же виде в логическую структуру истории науки «должно входить все многообразие точек зрения, весь фактический материал, привлекаемый для их обоснования, в том числе односторонние и ошибочные обобщения, неверные гипотезы и артефакты» (Завадский, 1973, с. 47). Приведенные рекомендации, конечно, не вызывают сомнения и должны служить руководством при построении периодизации истории той или иной научной проблемы, научной отрасли и науки в целом.

Вместе с тем строгость задачи периодизации, необходимость вычленения этапов с определенными хронологическими рамками требует выделения более или менее однозначного и содержательного критерия. Из множества критериев наиболее четкими и, по-видимому, универсальными для периодизации истории научной проблемы являются крупные переломные моменты, связанные с причинными объяснениями предмета исследования и их фактическими, в первую очередь экспериментальными, доказательствами.

Однако на практике не для истории всех проблем удается дать четкую периодизацию по отмеченному выше критерию. Дело в том, что крупные переломные моменты в истории науки представляют собой, как правило, кардинальную смену теоретических концепций, именуемую научными революциями, сменой парадигм и т. п. (см.: Кедров, 1980). При этом существенным моментом научных революций является преемственность между новой и старой концепциями (принцип соответствия). Что касается истории

познания эволюции адаптаций, то здесь преемственная смена парадигм, принцип соответствия не существовали в том классическом смысле, как это принято, например, в характеристике научных революций в физике (ньютоновская, релятивистская, квантовая). Теория Дарвина не была логическим продолжением концепции Ж. Ламарка, современная же синтетическая теория эволюции объясняет причины и характер адаптиогенеза дарвиновскими факторами. Для истории познания эволюции адаптаций после Дарвина характерна не резкая, революционная смена парадигм, а плавное, «эволюционное» накопление всесторонних фактических доказательств, сформулированных Дарвином теоретических положений. Поэтому в основу выделения этапов истории изучения эволюции адаптаций нами положены три критерия: теоретические обобщения в области объяснения причин адаптивной эволюции, формирование новых направлений исследований, целенаправленный сбор экспериментальных доказательств. Исходя из такого комплексного подхода предлагается выделять шесть этапов, далеко не равноценных по длительности, уровню теоретических обобщений, объему фактического материала и его доказательной силы.

Первый этап (середина XVIII в. — 1859 г.) распространяется на период становления эволюционной идеи в форме трансформистских представлений об изменчивости видов и до возникновения дарвинизма. Он характеризуется прежде всего утверждением идеи о естественном происхождении органической целесообразности в обстановке господства теологии и креационистских взглядов. В этот период намечаются и первые попытки дать причинное объяснение целесообразному строению и функционированию организмов.

Второй этап (1859—1860-е годы) датируется временем появления теории Ч. Дарвина и полным утверждением идеи эволюции. Главное содержание этого этапа — принципиальное решение проблемы причин адаптивной эволюции в теории естественного отбора. Дарвинизм обеспечил окончательную победу эволюционной идеи в борьбе с креационизмом именно потому, что обосновал положение об адаптивном содержании эволюционного процесса, вскрыв его материальные причины в предпосылках и факторах селектогенеза. Принцип историзма, внесенный в биологические науки дарвинизмом, позволил сформулировать важнейшее положение о единстве организационных и приспособительных признаков (принцип утилитарности, или адаптивности эволюции).

Третий этап (1860-е годы—конец XIX в.) начинается с накопления фактических доказательств адаптивного содержания эволюции на основе описательного и сравнительного методов и продолжается до первых экспериментальных исследований естественного отбора. На протяжении этого времени формируются все ведущие направления классической эволюционной биологии (эволюционные морфология, физиология, эмбриология, палеонтология) благодаря объединению эволюционной идеи с экологическим подходом,

основанным на выяснении адаптивного значения структур и функций организмов. Появляются также первые работы, свидетельствующие о творческой роли отбора как причины адаптациогенеза преимущественно по морфологическим признакам.

Характерным для этого этапа является доминирование аутэкологических исследований механизмов и направлений эволюции адаптаций. Господство организмоцентрического представления об единице эволюции во многом способствовало прогрессу в познании организменных адаптаций, но существенно тормозило развитие синэкологических исследований.

Четвертый этап (конец XIX в.—20-е годы XX в.) отмечен наряду с развитием описательного и сравнительного методов переходом к экспериментальным наблюдениям селективных причин возникновения и сохранения адаптаций и адаптивной дивергенции. На протяжении этого времени были собраны данные, доказывающие, что отбор является действительной причиной эволюции адаптаций по морфологическим и физиологическим признакам (движущий отбор) и их устойчивого сохранения по поколениям (поддерживающий отбор). Обращается также внимание на направленный характер действия отбора в сторону адаптивного усиления, усовершенствования признаков и как на возможную причину создания адаптивного внутривидового полиморфизма. Биометрическая обработка полученных данных делает более строгими фактические доказательства отбора как причины адаптациогенеза.

На этом этапе наряду с продолжающимся развитием аутэкологических исследований появляется все больше работ, показывающих и синэкологический характер адаптивной эволюции.

Пятый этап (1930—40-е годы) выделяется началом широчайшего экспериментального изучения генетико-экологических основ эволюционного процесса и совпадает по времени и основному содержанию с формированием синтетической теории эволюции. Обнаружение динамики генетического состава популяций, обусловленной разными формами изменчивости, колебаниями численности, миграцией, изоляцией и другими генетико-экологическими факторами, позволило более широко представить исходный материал для отбора. Исследование разных форм борьбы за существование дало ключ к пониманию непосредственных предпосылок действия отбора. На протяжении данного периода начинает формироваться комплексный подход к исследованию эволюции адаптаций на популяционном и биогеоценотическом уровнях, означающий начало формирования синтетической теории эволюции.

В эти годы активно обсуждается, в основном среди отечественных эволюционистов, вопрос об эволюционном значении адаптивных модификаций, выдвинутый на рубеже XIX—XX веков в гипотезах «совпадающего» и «органического» отбора (Д. Болдуин, Л. Морган, Г. Осборн). Широким фронтом начинаются исследования внутривидового адаптивного полиморфизма, составляющие

одно из главных направлений в развитии проблемы эволюции адаптаций и сегодня.

Вместе с тем, хотя логика дарвинизма требовала развертывания синэкологических исследований адаптивной эволюции, на данном этапе преобладали работы аутэкологического направления. Однако все же исследования сложной адаптивной структуры вида и отдельных популяций обнаружили особый класс видовых (надорганизменных) адаптаций. В отмеченные годы благодаря широким комплексным исследованиям организменных и видовых адаптаций были открыты все основные, известные сейчас формы естественного отбора.

Шестой этап (50-е годы—современность) характеризуется дальнейшим развитием комплексных исследований генетико-экологических основ адаптивной эволюции. Старая дилемма «прямое приспособление или естественный отбор» вновь обсуждается с особой остротой в связи с исследованием специфики механизмов эволюции адаптаций у гаплоидных и диплоидных организмов. Факты длительных модификаций, обнаружение индуцибельных ферментов выдвигаются в контрверзу широко распространенной мутационно-селекционной концепции адапциогенеза. Продолжается работа по изучению механизмов вскрытия мобилизационного резерва внутривидовой наследственной изменчивости, структуры процессов адаптивной эволюции (взаимосвязи преадаптивной, собственно адаптивной и постадаптивной фаз), направлениям и общим закономерностям эволюции адаптаций. С проникновением биологических исследований на «нижние» и «верхние» этажи организации живой материи, внедрением новых экспериментальных и математических методов формируются и развиваются новые направления в изучении эволюции адаптаций (биохимическое, биоэкологическое, этологическое). Особенностью последнего этапа является также усиление интереса к рациональным положениям антидарвинистских концепций (преадапционизма, «нейтральной эволюции», номогенеза и др.). Для последних трех десятилетий характерна постановка многих новых вопросов, вызванная более углубленным изучением механизмов и закономерностей адаптивной эволюции.

ПРЕДЫСТОРИЯ ПРОБЛЕМЫ ЭВОЛЮЦИИ АДАПТАЦИЙ

В данной главе обсуждаются вопросы, имеющие отношение не только к предмету нашего исследования, но и весьма существенные с точки зрения методологии историко-научных исследований вообще. К их числу относятся такие наиболее существенные вопросы, как основные моменты и критерии постановки научной проблемы, правомерность разделения понятий предыстории и истории проблемы, определение их временных границ, вопрос о предшественниках автора постановки проблемы, выделение материалистического и идеалистического направлений в ее исследовании, методологические и фактологические трудности, препятствующие ее постановке и решению.

ВВОДНЫЕ ЗАМЕЧАНИЯ

Для историка науки вопрос о постановке проблемы является чрезвычайно важным. К сожалению, в историко-методологической литературе данному вопросу уделяется мало внимания, хотя в каждом отдельном случае его решение оказывается далеко не простым. При определении того, действительно ли была поставлена проблема, может быть учтено много частных обстоятельств, но существуют и общие методологические принципы, поиски которых составляют неотъемлемую задачу исторического исследования.

Вопрос о постановке проблемы включает в себя комплекс задач, которые исторiku науки необходимо решить, чтобы составить представление о том, кем, когда и в какой форме была впервые выдвинута интересующая его проблема. Каждый из этих моментов может составить целую исследовательскую программу.

Когда речь идет об авторе постановки проблемы, требуется показать его как историческую личность, а также содержание творческого процесса, включающего в себя широкий диапазон исторических нюансов: от психологии научного поиска до общения с другими людьми и деталей бытовой жизни. Решение данного вопроса может лежать и в плане дискуссии о приоритете, что также бывает немаловажно для истории науки.

С ответа на вопрос о времени постановки проблемы начинается датировка ее истории. Но и здесь могут возникнуть трудности разделения понятий предыстории и собственно истории проблемы. Далеко не все исследователи согласны с тем, что необходимость такого разделения имеет под собой объективные основания. Если встать на защиту такой точки зрения, надо однозначно ответить на вопрос, что данная проблема была поставлена таким-то автором сразу, без предварительных элементов ее «созревания» в предшествующий исторический период. По-видимому, в истории науки найдутся примеры такой, можно сказать, неожиданной постановки проблемы. Но число их вряд ли будет значительным. Большинство проблем было выдвинуто на основе предварительного накопления элементов для их постановки и решения. Этот период подготовки к постановке научной проблемы мы и называем ее предысторией.

Пожалуй, наиболее существенным является третий момент, связанный непосредственно с постановкой проблемы. Здесь мы касаемся очень существенной для исследования проблемы методологической стороны. Дело в том, что постановки проблемы в чистом виде не существует. Всякая постановка научной проблемы должна заключать в себе одновременно и вариант ее решения. В данном случае неважно, представлено это решение гипотезой, которая подтвердится позднее, или же сразу выдвинуто в форме теории, т. е. системы положений, доказанных логически и фактически, в том числе экспериментально. Следовательно, единственным надежным критерием для ответа на вопрос, была ли данным ученым действительно поставлена проблема или его следует относить лишь к числу предшественников, является формулировка и принципиальное решение проблемы. Конечно, проблема может быть сформулирована и интуитивно, но тогда ее научную ценность можно определить только ретроспективно, после накопления достаточного числа доказательств. Далее мы покажем, что отмеченный выше критерий помогает выяснить и до сих пор спорный вопрос о том, кому отдать приоритет в постановке проблемы эволюции адаптаций.

Все отмеченные выше методологические аспекты, связанные с вопросом постановки проблемы, отчетливо прослеживаются на примере интересующей нас проблемы. Уже с древности накапливались факты, эмпирические и теоретические их обобщения, которые в целом складывались в учение об органической целесообразности. В большинстве случаев это учение сводилось к философской интерпретации адаптивной ценности отдельных признаков и биологической организации в целом. На протяжении более чем двух тысячелетий доминировало представление о том, что высокосовершенная организация живых существ как бы специально создана для тех условий, в которых они обитают (от Аристотеля до Кювье). В таком представлении примат отдавался функции, и решение проблемы целесообразности носило явно телеологический характер. Это представление оказалось настолько живучим, что его

не смогли поколебать ни длительность времени, ни самые могучие умы прошлого вплоть до середины XIX в. Даже напротив, крупнейшие естествоиспытатели и философы нового времени и позднее, такие как Г. Лейбниц, Э. Кант, Ж. Кювье, в понимании органической целесообразности оказались в плену идеалистической телеологии.

Учение о предустановленной гармонии Лейбница строилось по существу на аристотелевских тезисах о соотношении двух начал — души и тела, о существовании двоякого рода причин — действительных (*causa efficiens*) и конечных, или целевых (*causa finalis*). Лейбниц восторгается, что он соединил Платона с Демокритом, Аристотеля с Декартом, схоластиков с представителями новой философии, и видел в этом синтезе апофеоз философской и естественнонаучной мысли. В своей «Критике способности суждения» (1790 г.) Кант (Kant, 1839) провозгласил тезис о том, что в организмах все является одновременно целью и средством, чем определил формулировку Кювье принципа корреляции частей (Канаев, 1976, с. 65) в качестве последней надстройки на здании телеологии в додарвиновский период.

Наряду с идеалистической линией в объяснении органической целесообразности, зародившейся в недрах античной натурфилософии, в тот же период сформировалось и материалистическое направление. Однако все попытки разгадать проблему целесообразности сводились, с одной стороны, к постулированию принципа изначальной целесообразности, с другой — к механистическому пониманию происхождения приспособлений через прямое влияние внешней среды или усиленное функционирование органов. При таких подходах проблема эволюции адаптаций еще ждала своего решения, т. е. не была даже поставлена. Вместе с тем в додарвиновский период накапливались элементы научного объяснения данной проблемы, но даже в своей совокупности они не составляли принципиального ее решения. Эту историческую миссию выполнял Ч. Дарвин. Вот почему додарвиновский период в исследовании эволюции адаптаций мы называем предысторией проблемы.

ЭЛЕМЕНТЫ РАЦИОНАЛЬНОГО РЕШЕНИЯ ПРОБЛЕМЫ ЦЕЛЕСООБРАЗНОСТИ В АНТИЧНОМ МАТЕРИАЛИЗМЕ И ТЕЛЕОЛОГИИ

Рассмотрение первого — додарвиновского этапа в исследовании эволюции адаптаций нельзя обойти без обсуждения вопроса о том, с какого момента датировать его начало. Принципиальный характер этого вопроса упирается в отсутствие единого мнения о времени зарождения эволюционной идеи вообще, поскольку понятно, что определять начало изучения эволюции адаптаций вне связи с возникновением эволюционизма значило бы нарушить логику исторического повествования. Многие авторы, большинство из них следуя традиции, усматривают зарождение эволюционной идеи, в том числе и представлений об органической целесообразно-

сти, в античной натурфилософии и даже в писаниях древнеиндийских и древнекитайских мыслителей (Берг, 1922; Берман, 1966). Высказывания Эмпедокла, Демокрита, Лукреция приводятся в качестве несомненных истоков эволюционной мысли более чем двухтысячелетней давности. Другие считают началом подлинной истории эволюционизма уже четко сформулированные и фактически обоснованные идеи трансформизма середины XVIII в. (Тюе, 1982).

Дискуссия эта не может иметь окончательного исхода, поскольку один историк несомненно найдет в трудах древних мыслителей элементы подлинного эволюционизма, а другой не согласится квалифицировать в качестве таковых наивные, на его взгляд, представления столь далекого времени. Неразрешимость этой дискуссии хорошо видна на отношении к высказываниям древних по поводу целесообразности строения и функций живых существ и происхождения этой целесообразности. Так, развивая мысль Гераклита о первичных элементах бытия, Эмпедокл утверждал, что путем их комбинации создаются отдельные органы животных. Последующее соединение органов друг с другом порождает целостные организмы, выживает из которых только часть. Примечательной в этих фантастических рассуждениях была мысль о том, что сохранялись жизнеспособные варианты из множества неудачных комбинаций. По поводу подобных представлений у историков сложились два мнения. Наиболее восторженные из них причисляли Эмпедокла к предшественникам Дарвина в объяснении происхождения целесообразности принципом отбора (Гомперц, 1911; Лункевич, 1960). Например, В. В. Лункевич писал: «Попытка Эмпедокла объяснить происхождение целесообразности форм живой природы путем борьбы и выживания более приспособленных является своего рода гениальным прозрением теории Дарвина» (1960, с. 29). По поводу этой фразы И. М. Поляков в примечаниях к книге Лункевича отмечал, что хотя представления Эмпедокла и Дарвина направлены против телеологии, они далеко не идентичны (там же, с. 31). Добавим, что считать Эмпедокла предшественником Дарвина, как это широко принято, особенно в старой литературе, — значит исказить историческую правду. Особенно недопустимы такие аналогии, когда ничего не говорится о близких предшественниках теории отбора, например Э. Блите, Л. Меттью или Ч. Уэллсе.

Известно, что линия материалистической философии, ведущая начало от ионической школы и далее через воззрения Эмпедокла и Демокрита, завершается в античный период выступлением Лукреция Кара. В знаменитой поэме «О природе вещей» им ясно сформулирована идея развития материального мира в форме возникновения и смены качественно новых состояний. Под таким углом зрения развиваются древнеримским материалистом взгляды Эмпедокла о гибели неприспособленных существ и сохранении организмов, способных обеспечить себя и потомство пищей и защитой от врагов. Существует мнение, что Лукреций более основа-

тельно развил идею отбора, освободив от примитивизма понимание роли случайных изменений у Эмпедокла (Берман, 1966). На этом основании ряд авторов считают, что Лукреций с полным правом должен быть назван предшественником Дарвина в объяснении причин происхождения целесообразных форм в живой природе (см.: Соболев, 1947, с. 80—82). Более подробный и специальный разбор этого вопроса дан в книге Н. Г. Рубайловой (1981, с. 17—25).

Не подвергая сомнению материализм античных мыслителей в понимании первичности бытия, развития природы, в том числе органического мира, следует обратить внимание и на элементы непоследовательности в трактовке ими жизненных явлений. В старом предисловии к «Анти-Дюрингу» Ф. Энгельс отмечал, что в древнегреческой философии содержались «в зародыше, в процессе возникновения, почти все позднейшие типы мировоззрений».¹ Если исходить из классического положения о том, что уже в античной философии сформировались материалистическая и идеалистическая линии, приведенные слова Энгельса относятся данное положение и к представлениям Лукреция. Нам уже приходилось отмечать, что в высказываниях древних материалистов присутствовали элементы преадапционистских идей, которые можно расценивать как выражение идеалистической телеологии (Георгиевский, 1974). С одной стороны, Лукреций резко критиковал аристотелевское понятие цели как способ объяснения происхождения совершенных органов. Неправильно считать, например, что

... глазам дарованы ясные взоры,
Чтобы могли мы смотреть.

(О природе вещей, 4, с. 824—825).

С другой стороны, он в нескольких местах поэмы подчеркивал мысль, что возникновение органов предшествует их функционированию. Характерно в этом отношении такое, странное для материалиста умозаключение:

До зарождения глаз ведь и зрения не было вовсе.
До появления на свет языка не было и речи,
Но несомненно возник он значительно ранее слова.
Уши задолго еще появились, как первый
Звук был услышан, и все, одним словом, отдельные члены
Существовали уже, я уверен, до их применения.

(Там же, 4, с. 838—842).

В данном высказывании ясно выражена идея о предсуществовании формы (органа) до ее функции, которая и составляет методологическую основу концепции преадапционизма. Поэтому нельзя согласиться с мнением, что Лукреций «резко выступает против всякой телеологии» (Берман, 1966, с. 23). Вместе с тем

¹ Маркс К., Энгельс Ф. Соч. 2-е изд. Т. 20. С. 369.

и наше суждение может быть ошибочным, если принять, что Лукреций имел в виду сформирование всех перечисленных органов в эмбриогенезе, а уже затем их использование в постнатальный период. Именно в таком духе, как увидим ниже, трактовал целесообразность У. Пейли и пытался аргументировать ею мудрость творца. Однако Лукреций не оставил ничего определенного на этот счет, а поэтому и комментарии его высказываний по поводу целесообразности могут быть полярно произвольными.

Изложенный материал затрагивает очень важную для историка науки проблему — проблему предшественников создателей принципиально новых научных теорий. В более широком плане эта проблема касается преемственности в развитии науки и как таковая должна обсуждаться в литературе по методологии научного познания.

Как видим на примере самых ранних предтеч дарвинизма, проблема предшественников не так проста. Раздвоение точек зрения по вопросу о том, были ли античные натурфилософы предшественниками Дарвина, заслуживает внимания тем, что здесь четко обозначен предмет спора. Речь идет о главной компоненте дарвиновской теории — идее естественного отбора и органически связанном с ней принципе целесообразности живых существ. В самом же широком смысле, как это изложил Дарвин в историческом очерке, к своим предшественникам он относил всех, кто принимал и развивал идею изменчивости видов во времени, т. е. идею эволюции (Райков, 1956, с. 7). Если рассматривать проблему предшественников Дарвина с этой точки зрения, то можно сделать вполне определенный вывод: ни один из мыслителей древности не высказывался о преемственной изменчивости видов, исторического превращения одного вида в другой или происхождения их от общего предка.

Таким образом, несмотря на отсутствие элементов подлинного эволюционизма в сочинениях античных материалистов, ими была высказана идея о приспособленности организмов к среде и даже мысль о происхождении целесообразной организации через борьбу за существование и отбор. Однако об эволюции приспособлений во времени не было речи и не могло быть в силу неразвитости еще эволюционного мышления вообще.

В заключение краткого обзора мнений по вопросу о самых ранних предшественниках дарвинизма и родоначальниках принципа органической целесообразности остановимся на взглядах Аристотеля — общепризнанного основоположника телеологического истолкования целесообразности в живой природе.

Начнем с констатации того факта, что до сих пор нет единого мнения, считать ли Аристотеля если не основоположником, то хотя бы сподвижником эволюционной идеи. Разночтения в трактовке высказываний Аристотеля по поводу развития организмов вызвали даже специальную публикацию Г. Торрея и Ф. Фелина под названием «Был ли Аристотель эволюционистом?» (Тоггеу, Felin, 1937).

Прошло полвека, появились новые комментарии Аристотеля, среди которых увеличилось число отрицающих его причастность к эволюционизму (Берман, 1966; Шмальгаузен, 1969; Рубайлова, 1981). Несмотря на ряд глубоких обобщений о постепенном усложнении организации животных («лестница существ»), о родстве организмов, наблюдаемом в сходстве стадий эмбриогенеза, косвенно свидетельствовавших в пользу идеи эволюции, Аристотель, конечно же, был далек от этой идеи. Исходя из общей философской позиции, причину изменения материальных тел он усматривал в изначально присущей ей внутренней цели — телосе. Считается, что выдвинутый Аристотелем принцип целевого развития положил начало идеалистической телеологии. В качестве стереотипного заключения на данный счет можно привести такие слова: «Это учение об изначальной целесообразности строения и отправления организмов, о гармонии природы как доказательстве наличия высшей цели в течение более чем двух тысяч лет впоследствии служило опорой религиозно-метафизическому мировоззрению» (Берман, 1966, с. 18). Автор цитируемых слов справедливо отмечает отрицательное влияние высокой авторитетности телеологического учения Аристотеля на развитие биологии, вплоть до середины XIX в. Однако посмотрим, насколько виновен в этом сам Аристотель.

Если проанализировать высказывания Аристотеля о целесообразности, учитывая его не только как мыслителя-философа, но и биолога, их можно прочесть в несколько ином контексте, чем это до сих пор принято. Аристотель критикует вульгарные представления Эмпедокла о случайном выживании удачных творений природы за счет гибели «быкорожденных мужеликих» монстров (Аристотель, 1981, с. 97—98). Для него подобные вымыслы неприемлемы именно в силу того, что любой процесс возникновения нового качества должен иметь свою причину, иметь свое начало и завершение. И здесь очень важно подчеркнуть мысль Аристотеля о том, что сама природа есть причина ее движения (развития), и притом в смысле «ради чего» (там же, с. 100).

Выражение «ради чего» часто фигурирует в естественнонаучных сочинениях Аристотеля и в общей форме означает целевой характер развития. Детерминизм аристотелевой философии можно понять, если связать его с представлениями самого Стагирита о природе как «самоорганизующейся целесообразности». Будучи глубоким наблюдателем, Аристотель правильно подметил целевой характер процессов эмбриогенеза: из «семени» данного вида формируется особь именно данного вида, а не случайное существо, как это следует из фантастических рассуждений Эмпедокла. Здесь у Аристотеля четко прослеживается синтез преформистских и эпигенетических представлений (Balls, 1923), сам факт которого был осознан лишь в недавнее время (см.: Камшилов, 1967). Индивидуальная жизнь организма имеет свое начало (зарождение) и свой предел, а это «окончание движения» и есть «ради чего», т. е. цель существования. Аристотель поясняет

это положение шутливым высказыванием одного поэта: «Достиг кончины, ради которой родился». Но здесь же он добавляет, что цель есть не всякий предел развития, но наилучший, самый совершенный (Соч., 1981, т. 3, с. 86). Этот вывод хорошо демонстрируют разные органы животных и растений, всегда функционирующие с какой-то пользой для организма. Растения образуют листья ради плодов, корни растут вниз ради питания. Целесообразно поведение паука, который вьет паутину, или ласточки, строящей гнездо, и эта целесообразность определяется опять-таки самой природой (там же, с. 99), аналогично тому, как целесообразна деятельность человека при постройке дома или создании произведений искусства.

Таким образом, мы видим, что органическую целесообразность Аристотель рассматривает как объективное свойство, как существенный признак организмов и полностью отрицает сознательный характер целесообразности. В ходе анализа размышлений Аристотеля по поводу органической целесообразности мы приходим к такому же выводу, который был сделан В. Асмусом (1975, с. 34) в оценке аристотелевой телеологии в целом: «Только у Аристотеля телеология впервые становится последовательно объективной». Полезность же предметов для самого человека является чисто случайной. Следовательно, Аристотель гораздо глубже смотрел на природу целесообразности, в том числе и организмов, чем спустя более двух тысяч лет представляли себе сторонники антропоморфической телеологии типа Х. Вольфа, согласно которой, по образному выражению Ф. Энгельса, мыши созданы, для того чтобы быть пищей для кошек, и т. д.¹

Итак, Аристотель показал объективный характер органической целесообразности. Однако, обдумывая факты целевого программированного характера онтогенеза, он лишь констатировал адаптивность организации живых существ и даже не пытался объяснить происхождение и эволюцию приспособлений. В этом отношении Эмпедокл, которого критиковал Аристотель, был, конечно, хотя и наивнее, но намного прозорливее.

В контексте приведенных выше рассуждений вполне справедливо звучит вывод М. Г. Макарова (1974, с. 68): «Таким образом, философия Аристотеля дала не только пищу расцвету враждебной научному познанию телеологии, но и при определенных условиях выливалась в материалистический детерминизм».

Одним из проявлений материалистического детерминизма у великого мыслителя и были представления об органической целесообразности, выводимые из реальных факторов приспособленности организмов и закономерно целевого (программированного, или «эквивинального», по выражению Л. Берталанфи) формирования полезных признаков в ходе индивидуального развития. Эти рациональные мысли нашли свое развитие намного позднее у отцов эмбриологии XVIII в. Х. Пандера, К. Вольфа,

¹ Маркс К., Энгельс Ф. Соч. 2-е изд. Т. 20. С. 350.

К. Бэра (см.: Бляхер, 1955). Доминирующим же на протяжении более двух тысячелетий было искаженное в целях религиозного мировоззрения толкование аристотелевских трактатов о целесообразности как об изначально данной природе свойстве. Имманентный характер телеологии Аристотеля его последователи пытались закрепить в специальном термине — *causa finalis* (принцип конечных причин).¹

Принцип конечных причин исключал возможность его истолкования в эволюционном духе. Не случайно поэтому он получил признание и дополнительные «эмпирические» доказательства у сторонников креационизма, яркими представителями которого были Ж. Кювье — крупнейший естествоиспытатель и У. Пейли — известный богослов, комментатор биологических фактов в духе телеологии. На примере этих авторов, хотя и столь разных по профилю своей деятельности, можно показать справедливость следующего вывода: «В XIX в. рассмотрение вопросов целесообразности и гармонии в природе приобретает все более предметный характер, а их изучение переходит из сферы натурфилософии в область конкретных биологических исследований» (Назаров, 1984, с. 29). Конечно, вклад в развитие науки, сделанный Кювье, несравним с богословскими рассуждениями Пейли, но и того, и другого объединяла общая телеологическая позиция. Однако ошибочность методологических установок не помешала первому сделать ряд крупных обобщений, а второму подметить некоторые интересные особенности в области изучения адаптаций.

Принцип конечных причин Кювье называет вульгарным (см.: Канаев, 1976, с. 82), имея в виду, по-видимому, его интерпретацию средневековыми схоластами, извратившими объективно-телеологическую трактовку Аристотеля. Кювье предлагает другое название — «закон условий существования». Этот «закон» был воспринят потомками как подтверждение того, что в понимании органической целесообразности его автор стоял на позиции идеалистической телеологии. В действительности, как нам представляется, это не совсем так. Напомним, что эта форма телеологии не совпадает с объективной телеологией, например того же Аристотеля. Идеалистическая телеология предполагает наличие нематериализованной цели развития и потому совершенно не объяснимой, а чисто постулируемой. Объективная телеология исходила из реальных фактов программированности эмбриогенеза и заключала в себе вполне рациональный момент. Кювье же, безусловно, был представителем объективной телеологии, о чем можно судить по той интерпретации, которую он давал сформулированному им знаменитому принципу корреляции: «Ни одна из этих частей

¹ В крупных сводках (например: Антология мировой философии, 1969, т. 1, с. 445—446) принято считать, что словосочетание *causa finalis* принадлежит Аристотелю. Однако сам Аристотель это выражение не употреблял (Макаров, 1974, с. 45), как и три других обозначения выдвинутых им причин: *causa materialis* (материя), *causa formalis* (форма), *causa efficiens* (движение), названных так позднее схоластами.

(органов — А. Г.) не может измениться без того, чтобы не изменились другие, и, следовательно, каждая из них, взятая отдельно, указывает и определяет все другие» (Кювье, 1937, с. 130).

Принцип условий существования Кювье довольно часто рассматривался рядоположенно с принципом корреляции частей (например, Поляков, 1941, с. 141; Яблоков, Юсуфов, 1981, с. 17). В действительности первый из этих двух принципов означает, согласно Кювье, невозможность существования частей организма вне их теснейшей связи, как это наблюдается у тел неорганической природы. Именно эта идея и была развита Кювье в принципе корреляции, как справедливо отмечал И. И. Канаев (1976, с. 65). Закон условий существования и принцип корреляции — это по существу одно и то же. Взаимозависимость частей в целостном организме обеспечивает возможность его выживания, а это и имел в виду Кювье, употребляя выражение «конечная цель». Что это именно так, видно из определения, которое он дает принципу корреляции: «Всякое организованное существо образует целое, единую замкнутую систему, части которой соответствуют друг другу и содействуют, путем взаимного влияния, одной конечной цели» (там же). Таким образом, Кювье был далек от мысли приписывать целесообразность действию какого-то финалистического начала, имманентно присущего организму, как это принято обычно считать. Он просто констатировал сам факт приспособленности и совершенно правильно рассматривал его с позиции принципа корреляции, что впоследствии было зафиксировано в понятии «коадаптация» частей целостного организма.

В связи со сказанным вряд ли можно согласиться и с тем, что Кювье, будто бы следуя Аристотелю, выводил принцип «конечных причин» из примата функции над формой (Поляков, 1941, с. 141). На самом деле функциональный подход он использовал, как и Аристотель, для классификации органов. Кювье можно причислить к сторонникам методологии научных исследований, получившей позднее название позитивистской. Его не интересовали выводы, поднимающиеся над фактами в такой степени, что их можно было трактовать неоднозначно и даже произвольно. Принцип корреляции частей (коадаптации) есть непреложный факт, и констатации этого достаточно, для того чтобы не ссорить науку с религией. Что же касается ссылок Кювье на Бога, они объясняются, по-видимому, субъективными причинами (высоким его положением в обществе и приверженностью к идеологии правящих классов).

Положительным моментом в творчестве Кювье было указание также на синэкологический характер некоторых адаптаций, в частности на коадаптированность системы «хищник—жертва». Например, ласточки не могут существовать без насекомых, что является подтверждением широкого биологического значения открытого им принципа корреляции. В соответствии с этим принципом Кювье логически пришел к правильной мысли о том, что между организацией живых существ и условиями среды не может быть

полной гармонии. Нарушения коррелятивных систем делают организм нежизнеспособным, следовательно, органическая целесообразность имеет относительный характер — положение, составившее одно из фундаментальных оснований дарвиновской теории отбора.

Таким образом, сформулированный Кьювье принцип коадаптации и примененный им как к организменному, так и надорганизменному уровням, означал крупное достижение в исследовании проблемы адаптации. Однако антиисторизм позиции Кьювье препятствовал возможности эволюционного объяснения коадаптированности живых систем.

Устой идеалистической телеологии оказались намного прочнее материалистических представлений об эквивинальности индивидуального развития. Особенно понятно это можно продемонстрировать на примере «естественной теологии» У. Пейли, что и необходимо сделать по двум обстоятельствам. Во-первых, считается, что Пейли был «мало оригинальным» писателем, лишь способствовавшим распространению так называемой «натуральной теологии»; согласно последней приспособленность организмов есть результат деятельности Бога по заранее продуманному плану и в соответствии со средой, в которой данный организм будет существовать (Соболь, 1957, с. 210). Во-вторых, известно отношение самого Дарвина к аргументам Пейли о божественном происхождении приспособленности организмов и постепенном преодолении им этой ошибочной позиции, о чем подробнее будет сказано в разделе, посвященном Ч. Дарвину. Остановимся теперь кратко на рассуждениях Пейли и посмотрим, насколько он был заурядным писателем, если смог оказать влияние на мировоззрение молодого Дарвина, на его веру в божественную телеологию. Попробуем перенестись своим воображением в начало прошлого века и войдем в роль телеологически мыслящего человека той эпохи, хотя нам и трудно это представить. Только при таком условии можно максимально приблизиться к пониманию позиции, занимаемой противниками материализма по проблеме органической целесообразности.

Уильямс Пейли (W. Paley), английский теолог, известный своей деятельностью на поприще защиты и пропаганды богословия. Главный его труд «Натуральная теология» опубликован в 1802 г. (2-е изд. — 1836 г.). Аргументы, приводимые Пейли в оправдание преднамеренного (божественного) происхождения приспособительных признаков организма, оказывали существенное влияние на мировоззрение естествоиспытателей. Эти аргументы не привлекали как-то внимания историков, а вместе с тем уже сами по себе они заслуживают рассмотрения и, кроме того, показывают уровень знаний по проблеме органической целесообразности почти накануне выступления Ч. Дарвина. «Я могу с трудом представить себе, — писал в 1836 г. Пейли, — более высокое доказательство прозорливости божественного намерения, чем приготовление (preparation), т. е. предусмотрение вещей

заранее, которые не используются до тех пор, пока не пройдет значительный отрезок времени: для этого же предполагается созерцание будущего, на что способен только рассудок (*intelligence*)» (Paley, 1836, p. 308). Пытаясь доказать мудрость Творца ссылками на целесообразность в строении и функционировании организмов, Пейли привлек много фактов, свидетельствующих о существовании наряду с обычными приспособлениями также органов и способов поведения, проявляющих свое полезное назначение лишь в будущем. К их числу относятся системы и отдельные органы, которые полностью формируются в эмбриогенезе, а начинают функционировать после рождения. Приспособление такого типа Пейли называет «перспективными изобретениями» (*prospective contrivances*). Примером могут служить молочные зубы млекопитающих, которые закладываются в деснах, но прорезаются и начинают использоваться лишь после прекращения выкармливания молоком. То же самое относится к органам лактации, подготавливаемым к функционированию еще до появления потомства. Причем молочные железы выделяют экскрецию, единственную в своем роде, неповторимую «ни для какой кулинаруи». Количество сосков в среднем пропорционально числу детенышей, о чем легко можно судить при сравнении свиньи, кошки и коровы. Такой сложный орган, как глаз, полностью формируется у плода еще в утробе матери и сразу в готовом виде используется после рождения. То же самое можно сказать о легких и других органах, существование которых объясняется лишь с точки зрения их предназначения (*predistination*) для будущего (*ibid.*, p. 315).

Собранные Пейли факты предварительного формирования в эмбриогенезе органов с полной готовностью для использования после рождения представляли собой несомненный интерес для эволюциониста. Их происхождение невозможно было объяснить ни гипотезой прямого приспособления, ни упражнению, так как формирующиеся внутри организма матери органы лишены непосредственного контакта со средой и еще не выполняют своих полезных функций, т. е. не упражняются.

Приведенные Пейли факты своего рода «предварительного» приспособления относятся к области явлений, именуемых «потенциальными функциями». «Понятие „потенциальная функция“, — пишет Л. Я. Бляхер (1962, с. 144), — имеет совершенно точный смысл. Оно обозначает готовность органа к осуществлению функции, не реализуемой до поры до времени вследствие отсутствия необходимых условий». Адаптивность стадий эмбриогенеза нашла объяснение в теории филэмбриогенеза А. Н. Северцова.

Из анализа приведенных материалов можно сделать еще один вывод. Телеологические трактовки целесообразности исключали возможность постановки вопроса о «предварительном» приспособлении как вполне объективном пути создания адаптаций. Не находим мы высказываний, которые бы свидетельствовали, что в додарвиновский период уже был подмечен факт преадаптации как реального явления.

НАКОПЛЕНИЕ ФАКТИЧЕСКИХ ДОКАЗАТЕЛЬСТВ ОРГАНИЧЕСКОЙ ЦЕЛЕСООБРАЗНОСТИ

Представление о том, что живые организмы способны нормально существовать только в определенных условиях среды, возникло в мышлении уже первобытного человека. Формировалось оно в процессе наблюдения за жизнью животных и растений в природе, в практике охоты, в опытах по domestикации. Осознание же идеи приспособленности организмов теряется, конечно, в глубине веков, и трудно даже сказать, кто и когда ввел в употребление само понятие и термин «адаптация». Здесь мы имеем пример того, как длительное время накапливался огромный материал и оформлен он был коллективным умом в понятие широкого значения.

Понятие адаптации (приспособления) в том значении, которое мы придаем ему сейчас, стало употребляться в научной литературе лишь в XVIII в. До этого времени шло накопление фактических данных о приспособленности организмов почти исключительно на основе наблюдения и описания. Мощный толчок деятельности ученых в этой сфере (назовем ее «описательной экологией») был дан в эпоху Возрождения прежде всего в связи с практическими потребностями в развитии медицины, сельского хозяйства, с географическими открытиями, зарождением биомеханики и даже творчеством великих художников.

Медицина древности и средневековья (Гиппократ, Гален, Авиценна и др.), каноны которой имели своим источником практику врачевания, во многом опиралась на интуицию в применении лекарственных растений. Развитие физиологии человека и животных в последующее время (так называемое «иатрохимическое»¹ направление — Парацельс, Гельмонт, Сильвий и др.) создает первые предпосылки для становления научной медицины, в том числе лекарственной терапии. В противовес чисто интуитивной алхимии умелое разделение растительных экстрактов на полезные и вредные для человека и животных, естественно, формировало и мысль о приспособленности или неприспособленности организмов к этим веществам. Более того, высказывалась даже догадка о том, что полезность лекарства зависит от его дозы, следовательно, и приспособленность организма может переходить в свою противоположность. Таким диалектическим образом рассуждал, например, Парацельс: «Все вещества ядовиты, но правильная доза делает их неядовитыми» (цит. по: Глязер, 1962, с. 17). В середине XVII в. Сиденгамом и несколько позднее Г. Шталем была высказана замечательная мысль о том, что болезнь — это не просто болезнь как таковая, тем более не наказание за грехи и т. п. религиозные вымыслы, а способ борьбы организма с нарушениями его нормальной жизнедеятельности, «лечение без врача».²

¹ От древнегреческого слова «иатрос» — врач.

² Лишь совсем в недавнее время мы были свидетелями бурной дискуссии вокруг выдвинутой И. В. Давыдовским (1961) гипотезы «болезнь — адаптация». Как видим, основополагающая идея этой гипотезы выдвинута еще триста лет назад.

Потребностями сельского хозяйства во многом стимулировалось развитие физиологии растений. Уже первые экспериментальные работы в этой области обнаружили тесную связь протекающих в растениях процессов с факторами окружающей среды, в первую очередь такими, как вода, минеральные соли, солнечный свет (ван Гельмонт, М. Мальпиги, Э. Мариотт). В некоторых случаях прямо указывалось на приспособительное значение физиологических процессов. Например, внутренняя механическая сила, возникающая при набухании семян, разрывает их оболочку и обеспечивает прорастание в почве (С. Гейлс). Однако слабое развитие химии не позволяло хоть сколько-нибудь широко развернуть работы в области физиологии растений и вскрыть более тонкие механизмы их адаптации к среде.

Бурное развитие в эпоху Возрождения анатомических исследований сопровождалось попытками выяснения их адаптивного значения как самих по себе, так и в целостном организме (А. Везалий, Ф. Глиссон, Д. Фабриций и др.). Объектом исследования становится также архитектура растений (Грю, Р. Гук, Мюллер и др.). Такие адаптивные свойства организмов, как оптимальность в затрате материала, прочность, легкость и эффективность органов не могут остаться незамеченными для проницательных умов. По аналогии с живыми структурами создаются технические устройства, моделирующие, например, летательный аппарат птиц (Леонардо да Винчи). Архитектура растений подсказывает конструирование оптимальных строительных сооружений. Хотя биомеханика как наука считается детищем нашего столетия, лежащая в ее основе идея аналогии между адаптивностью живых систем и оптимальностью искусственных конструкций зародилась еще на заре становления научного знания. Лишь два века спустя один из основателей учения о механических свойствах органов растений С. Швенденер писал: «Растение строит себя несомненно по тем же правилам, по которым инженеры строят здания» (цит. по: Прохоров, 1967, с. 114). Подмеченная так давно глубокая связь между исследованиями адаптивных свойств организмов и практическим использованием полученных данных показывала, насколько изучение, казалось бы, сугубо биологической проблемы становилось источником технического прогресса.

Адаптивные свойства живых существ оказались в поле зрения даже мастеров кисти эпохи Возрождения. Так, в мире растений широко распространен принцип наиболее рационального использования пространства, особенно при закладке одинаковых (гомоморфных) органов, которые развиваются затем в большом количестве (листья и колючки на стебле, цветки, семена и т. п.). Эта картина целесообразного размещения ее элементов была подмечена математиками и нашла отражение в понятии «золотое сечение». Старые художники считали золотое сечение идеальным выражением пропорциональности, повсеместно наблюдаемой в живой природе. Наложение растровой сетки, конструируемой в соответствии с золотым сечением, на такие картины, как «Вакх и Ариадна» Ти-

циана, «Поклонение пастухов» Тинторетто и др., показывает, насколько великие мастера постигали законы эстетики в соответствии с законами живой природы (Патури, 1982, с. 78—85).¹

Описательный период в биологии, связанный с накоплением фактических данных о замечательных приспособлениях животных и растений к среде обитания, проходил под знаком господства теологического учения, опирающегося на идею миропорядка и всеобщей гармонии в соответствии с божественным замыслом. Идея эта, выдвинутая средневековыми схоластами (Фома Аквинский), в новое время развивается такими крупнейшими учеными, как Лейбниц, и примыкающими к ним адептами богословия, утверждавшими антропоцентрическую телеологию, типа Христиана Вольфа.²

Характерно, что теологическим и телеологическим представлениям отдавали дань и многие натуралисты, известные в истории биологии замечательными открытиями. Один из упоминавшихся нами основатель анатомии растений Н. Грю опубликовал «Священную космологию», в которой с позиции идеалистической телеологии объяснял строение и функции различных органов растений. Автор классического труда «Общая история растений» Дж. Рей, в котором разрабатывается понятие о виде, издает также сочинение под названием «Мудрость Бога, открывающаяся в его творениях». В XVIII в. выходит целая серия сочинений, посвященных так называемой «натуральной теологии» (см.: Поляков, 1972, с. 102). Завершением этой серии, как уже упоминалось, были книги У. Пейли. Обилие трудов подобного содержания и дало основание Ф. Энгельсу сказать, что естествознание этого периода «все еще глубоко увязает в теологии».³

Идеалистическая телеология, прославляющая мудрость Творца, полностью вытесняет объективную телеологию в духе Аристотеля. Главными причинами этого попятного движения были низкий уровень развития теоретической мысли, а также политическое и идеологическое господство феодального общественного строя. Не находим мы в телеологических сочинениях XVII—XVIII вв. подтверждения того, что обобщения даже в рамках в целом ошибочного мировоззрения могут быть рациональными, как это было показано нами на примере Кювье и Пейли. Вместе с тем развитие биологии шло своим объективным путем, и на этом пути все отчетливее начинали пробиваться представления

¹ Далеко не всегда можно провести связь между живой структурой, имеющей адаптивную ценность, и ее эстетическим восприятием. Конечно, симметричные формы, например раковина фораминиферы или сифонофора, кажутся нам более красивыми, чем уплощенное тело камбалы. В то же время не каждый сочтет эстетичной довольно симметричную головку ленточного паразита. Аксиологические суждения в биологии и эстетике имеют, как правило, разные основания.

² Х. Вольф был видным философом своего времени и учителем многих естествоиспытателей, но известность его связана с тем, что он ввел в употребление сам термин «теология» (Wolffius, 1740), оказавшийся широко принятым и до наших дней.

³ Маркс К., Энгельс Ф. Соч. 2-е изд. Т. 20. С. 349.

не о божественном, а о естественном происхождении целесообразности. Эти представления не могли еще сложиться в какую-то стройную концепцию, но сам факт их появления свидетельствовал о зарождении принципиально иного подхода к пониманию многовековой загадки.

ФОРМИРОВАНИЕ ПРЕДСТАВЛЕНИЙ О ЕСТЕСТВЕННОМ ПРОИСХОЖДЕНИИ ОРГАНИЧЕСКОЙ ЦЕЛЕСОБРАЗНОСТИ

Приведенные выше материалы и выводы дают право рассмотреть теперь формирование первых научных представлений о происхождении целесообразных форм в живой природе. Во-первых, мы не можем сколько-нибудь серьезно воспринимать в качестве научных весьма примитивные, порой фрагментарные рассуждения по этому поводу, имеющиеся у философов древности.¹ Во-вторых, отсутствуют какие-либо достоверные сведения о том, что античные мыслители отчетливо представляли себе идею исторического развития органического мира, с которой в единое целое связано понятие об эволюции целесообразности. Лишь в сочинениях естествоиспытателей и философов с середины XVIII в. обнаруживаются первые попытки объяснить происхождение органической целесообразности естественными причинами.

Начало истории эволюционной мысли связывают с именем Ж. Ламарка, поскольку в предшествующие ему полстолетия в трудах натуралистов обнаруживаются лишь отдельные элементы эволюционизма. Среди восьми таких элементов И. М. Поляков (1983, с. 104) назвал «мысль о естественном возникновении органической целесообразности» и определил ее место в самом конце списка выделенных им элементов эволюционизма. И действительно, в работах ранних эволюционистов рассмотрение вопроса об органической целесообразности занимало более скромное место в сравнении с утверждениями о постепенной изменяемости видов под влиянием внешних условий, крупных трансформациях, прототипе и естественном родстве организмов, таксономической иерархии форм («лестнице существ»).

Важно обратить внимание, что уже на заре эволюционизма в высказываниях некоторых его представителей мысль об изменяемости видов увязывалась с идеей приспособления организмов к внешней среде. Например, Б. де Майе свои трансформистские убеждения дополнял прозорливой догадкой, что возникновение видов может осуществляться путем сохранения одних особей за счет гибели других: «... пусть сто миллионов погибнет, если они не смогли приспособиться, но достаточно, если это удастся

¹ Как известно, существует точка зрения, согласно которой начало подлинной истории науки следует датировать с нового времени; все же, что относится к более раннему периоду, является лишь ее элементами. Эту точку зрения подтверждают и приведенные выше аргументы о предыстории изучения эволюции адаптаций.

двум (особям. — А. Г.), для того чтобы возник вид» (De Maue, 1748, p. 142). Открыто выступая против религии и ее духовной опоры — идеалистической телеологии, Д. Дидро (1935, с. 239) писал, что более реален, а потому более приемлем взгляд, согласно которому живые организмы создает сама природа, истребляя негодные ей творения и оставляя «лишь те из них, которые могут более или менее сносно существовать». Мысль о творчестве самой природы в создании организмов, отвечающих требованиям ее законов, отчетливо изложил П. Гольбах (1926, с. 69): «...при своем образовании они (неудачные варианты. — А. Г.) не могли приспособиться к этим законам, но законы эти противились их совершенству, благодаря чему они не могут продолжать существовать».

Подобные умозаключения о целесообразности живых существ были подчинены философской идее о всеобщей гармонии, которую широко пропагандировали французские материалисты. Как увидим ниже, эта идея сыграла определенную роль в становлении механистических представлений о так называемом «прямом приспособлении». Что же касается высказываний о причинах происхождения целесообразности путем выживания приспособленных, то они не имели самостоятельного значения в качестве особого принципа объяснения, да и встречаются в сочинениях натурфилософов весьма фрагментарно. И тем не менее высказывания материалистов XVIII в. заключали в себе два существенных момента. Во-первых, утверждалось, что приспособленность не дана организмам изначально, а является результатом исторического развития видов. Во-вторых, допускалось, что приспособленность является результатом действия естественных законов, трактуемых как выживание сильных за счет гибели слабых.

Первые эволюционисты (Ж. Бюффон, Ж. Ламарк, Э. Жоффруа Сент-Илер) не смогли подняться до второго замечательного обобщения. Заслуга их состояла в развитии первого из отмеченных положений: о происхождении целесообразности в единстве с исторической изменяемостью организмов. В отличие от философов французские биологи-эволюционисты в доказательствах этого положения опирались в основном не на фантастические иллюстрации (типа превращения рыбы в птицу, как у де Майе), а на конкретные факты приспособления организмов к среде обитания, накапливаемые в опытах по акклиматизации и селекции, в связи с развитием биогеографии и экологии.

Показательны в этом отношении прежде всего сочинения Ж. Бюффона, которого, несмотря на его колебания по вопросу об изменяемости и устойчивости видов, следует назвать первым подлинным эволюционистом. Замечания Бюффона о самом факте приспособления организмов к среде и о причинах этого процесса рассыпаны в его многотомных трудах. Наблюдательность Бюффона является свидетельством не только его природного ума, но и определенного уровня знаний по вопросу о происхождении адаптаций. Сравнение животных, обитающих в разных климатических

зонах, не оставляет сомнения в том, что их приспособительные признаки обусловлены факторами внешней среды. Собака, слабо покрытая шерстью в южных странах, имеет густой шерстный покров в странах с холодным климатом. Солнечный свет является прямой причиной темного цвета кожи, причем в зависимости от интенсивности его действия наблюдается четкая закономерность в постепенном потемнении кожи, например от испанцев до негров (адаптивная географическая изменчивость на современном языке).

Подобных эмпирических наблюдений прямой зависимости приспособительных изменений от влияния факторов абиотической среды можно встретить у Бюффона в достаточном количестве, чтобы сделать вывод, что он был одним из пионеров аутэкологического направления в изучении адаптаций.

В трудах Бюффона и других известных натуралистов того времени (Ш. Бонне, Э. Дарвин, Дж. Митчел, П. Мопертюи) встречаются все основные идеи, обобщенные позднее Ламарком в такой форме, которую безоговорочно принято считать первой эволюционной концепцией и даже теорией. В историко-научной и учебной литературе «Философия зоологии» Ламарка принимается за точку отсчета истории эволюционного учения. Попытки внести большую ясность в данный вопрос увели бы слишком далеко от предмета нашего исследования. Отметим лишь, что в действительности основные положения эволюционной концепции Ламарка: принцип градации в виде «лестницы существ», идеи прямого приспособления, упражнения—неупражнения органов, наследования приобретенных изменений, отрицания реальности вида — все это в отчетливой форме было заявлено в доламарковское время и, так же как у Ламарка, иллюстрировалось фактическим материалом. Вся разница заключается в том, что Ламарк сумел придать этим положениям в одних случаях форму принципов (например, принцип градации), в других — форму законов («закона» упражнения органов, наследования приобретенных признаков), т. е. использовал приемы научной организации знаний. Именно такой методологический подход обеспечил его системе эволюционных представлений видимость научной концепции, которая в содержательной части оказалась ошибочной по основным своим пунктам.

В плане интересующей нас проблемы на воззрениях Ламарка можно было бы не останавливаться, поскольку ничего, казалось бы, особенно оригинального по сравнению с ранними эволюционистами они в себе не заключают. Однако два соображения заставляют сделать это. При изложении взглядов Бюффона С. Скворон, ссылаясь на вывод Ловею (Lovejoy), соглашается с ним, что «более важным для развития науки является не содержание взглядов того или другого автора, а влияние, которое эти взгляды оказали на дальнейшее развитие науки» (Скворон, 1965, с. 21). Принципиальную правильность данного положения вряд ли кто будет оспаривать. Хорошо также известно, какое, в основном

отрицательное, влияние оказали умозрительные рассуждения Ламарка на развитие не только эволюционной теории, но и биологии в целом. Кроме того, нам интересно было выяснить, в какой степени Ламарка можно считать автором постановки проблемы эволюции адаптаций, так как по данному вопросу нет единого мнения.

В сравнении с ранними эволюционистами Ламарк значительно больше внимания уделяет фактам приспособленности организмов, объяснению причин ее происхождения и эволюции. Проблема органической целесообразности выходит у Ламарка на передний план эволюционно-теоретических исследований. Кроме постулирования принципа стремления к совершенствованию как якобы главной причины эволюции (Ламарк, 1955, с. 333), он не оставил каких-либо конкретных указаний на этот счет. Но совершенно определенно, уже начиная с первой вступительной лекции к курсу зоологии (1800 г.) и на многих страницах «Философии зоологии», с попытками фактического обоснования писал Ламарк о тех факторах, которые, по его мнению, вызывают изменчивость организмов в силу необходимости приспособления к среде. Эти факторы хорошо известны: прямое приспособление у растений и низших животных, упражнение органов и психогенное формообразование у высших животных, а также наследование приобретенных адаптивных изменений.

Ламарк выступил против всех основных постулатов креационизма Кювье, хотя нигде не упоминает его имени. Он отрицает идею катастрофизма и само понятие вида, подвергает критике принцип условий существования. В противоположность утверждению о примате формы над функцией выдвигает суждение о том, что функция определяет адаптивное развитие органа: «...наоборот, именно потребности и употребление частей обусловили развитие последних и даже вызвали их появление. . .» (там же, с. 342). Этот хорошо известный тезис Ламарка мы привели здесь, для того чтобы внести ясность в вопрос, как понимал он механизм адаптивной эволюции и был ли он автором концепции «прямого приспособления». На этом вопросе необходимо остановиться и потому, что до сих пор бытует выдвинутое еще Н. А. Холодковским мнение, будто бы представление о прямом влиянии внешней среды на приспособительную изменчивость организмов было основательнее, чем у Ламарка, развито Э. Жоффруа Сент-Илером, а потому гипотезу прямого приспособления следует называть не ламаркистской, а жоффруистской.

Действительно, различие между Ламарком и Жоффруа Сент-Илером Холодковский видел в том, что, по его словам, «первый отрицал прямое изменяющееся действие внешних влияний на животный организм и придавал исключительное значение развитию новых привычек в связи с упражнением или неупражнением органов, второй, наоборот, этому развитию привычек не придавал значения и усматривал причины изменений в прямом физико-химическом влиянии внешней среды» (1915, с. 537). Следовательно, и всех сторонников так называемого «экспериментального

механоламаркизма» начала XX в. (Дженнингса, Каммерера, Фишера, Штандфуса и др.) следует назвать жоффруистами, а никак не ламаркистами (там же, с. 538).

В том, что концепцию прямого приспособления ошибочно приписывают Ламарку, Холодковский был прав только отчасти. На самом деле Ламарк весьма противоречив в своих суждениях о непосредственном влиянии среды на изменяемость организмов. В одном месте он специально оговаривает, что выражение «обстоятельства влияют на форму и организацию животных», понятое буквально, дает повод упрекнуть его в ошибке, поскольку «каковы бы ни были обстоятельства, они сами по себе не производят никаких изменений в форме и организации животных» (Ламарк, 1955, с. 333). Только косвенным путем, через изменение потребностей и функций обстоятельства (т. е. условия среды) вызывают преобразования органов и организма в целом. У растений же, в силу отсутствия у них способности развивать привычки, адаптивная эволюция осуществляется «в результате изменения условий питания, поглощения и испарения, количества получаемого растением теплорода, света, воздуха и влаги. . .» (там же, с. 334). Таким образом, сам Ламарк четко ответил на вопрос о том, насколько его можно считать автором гипотезы «прямого приспособления». Эту гипотезу он относит лишь к растениям,¹ автором же ее был Бюффон, а возможно, и другие эволюционисты XVIII в.

Что же касается мнения о приоритете Жоффруа Сент-Илера в формулировке гипотезы прямого приспособления, то фактических оснований для этого нет.

Эволюционный строй мышления и солидарность с Ламарком в выступлении против Кювье уже на склоне лет побудили Жоффруа опубликовать небольшую статью под названием «О степени влияния окружающей среды на изменение форм животных» (Geofroy Saint-Hilaire, 1833). По мнению ее автора, среда действует не на весь организм, как считал Ламарк, а на зародыш. Вопрос о механизме этого воздействия трактовался Жоффруа в полном соответствии с представлением Ламарка о прямом влиянии на телесную организацию внешних флюидов, главным образом атмосферного воздуха. Жоффруа очень мало говорил непосредственно о приспособлении. Он лишь констатировал сам факт приспособленности, причем в духе высказываний ранних эволюционистов: «. . . земная кора с ее рельефом имеет своих обитателей, приспособленных к каждому в отдельности и ко всей совокупности условий окружающей среды» (Жоффруа Сент-Илер, 1970, с. 487). Известный исследователь творчества Жоффруа И. Е. Амлинский

¹ Остается неясным, каким образом объяснял Ламарк изменяемость низших животных, не обладающих централизованной нервной системой. Сам он ничего определенного по этому поводу не высказывает, если не считать оговорку, что у «очень несовершенных животных, лишенных нервной системы», и жизнь поддерживается действием флюидов из окружающей среды (1955, с. 187).

(1970, с. 634) в этой связи отмечал: «Важнейшей стороны проблемы приспособительной эволюции и исторического возникновения целесообразности Жоффруа касается очень бегло». По существу сходный вывод делает и Л. Я. Бляхер, когда анализирует высказывания Холодковского о ламаркизме и жоффруизме (1971а, с. 30).

Наибольший интерес для современного историка и эволюциониста представляют, конечно, рациональные моменты в творчестве Ламарка. Теперь, по прошествии нескольких десятилетий после того, как возник исторический спор между двумя главными направлениями в эволюционной теории — дарвинизмом и ламаркизмом, стали ясны основные ошибки Ламарка. Однако уроки истории и достижения эволюционной биологии позволяют сейчас обратить внимание и на ряд высказываний Ламарка, заключающих в себе удивительную прозорливость его мысли. До сих пор принято видеть величие Ламарка как автора первой эволюционной концепции. Это мнение можно подкрепить, если расшифровать современным языком высказывания Ламарка об адаптивной модификационной изменчивости и ее роли в эволюционном процессе, длительных модификациях, адаптивной дивергенции, сопряженной эволюции адаптаций, основанной на биотических отношениях. Нельзя, конечно, снимать со счета исторически обусловленный уровень представлений Ламарка о всех этих явлениях, но то, что он впервые заговорил о них — это несомненный факт, к сожалению ускользавший от внимания историков или исчезающий в пылу критики.

Одним из достоинств книги Ламарка «Философия зоологии» является попытка на большом количестве фактов показать адаптивный характер индивидуальной изменчивости, т. е. то, что позднее было названо адаптивными модификациями. Классический пример морфологических адаптивных модификаций — всем известный водяной лютик (*Ranunculus aquatilis*), амфибиотическое растение, формирующее разные типы листьев в зависимости от среды. Приводимые Ламарком многочисленные примеры упражнения органов и соответственно их изменения являются свидетельством адаптивных модификаций у животных. То же относится и к лабильности у них поведенческих реакций.

Сам факт адаптивной индивидуальной изменчивости зафиксирован, но наблюдательность и мысль Ламарка идут дальше. Он делает замечательное эмпирическое обобщение о том, что модификационная изменчивость является исходным фактором для образования новой разновидности.¹ Так, если лютик перенести на влажную почву, сформируется новая разновидность с короткими стеблями и с листьями, разделенными на волосовидные нити, т. е. получится новая форма (*R. hederaceus*), которую ботаники принимают за особый вид (Ламарк, 1955, с. 338).

¹ Реальности вида Ламарк не признавал, и это было одной из косвенных причин его организмоцентрической позиции в истолковании проблемы эволюции адаптаций, оказавшей столь плохую услугу будущим поколениям эволюционистов.

Вся концепция Ламарка об эволюции приспособлений построена по существу на представлении, которое мы назвали бы сейчас наследственным (необратимым) закреплением модификаций. Вот что пишет об этом сам Ламарк: «Но если под влиянием какой-нибудь причины эти неблагоприятные обстоятельства становятся постоянными для данных растений, последние соответственно видоизменяются: сначала изменяются их внешний облик и общее состояние, а затем и многие частные их признаки» (там же, с. 335). После этой фразы следует достойное внимания рассуждение о том, что при смене места обитания и достаточно длительном пребывании особей данного вида растений в новых условиях происходят настолько необратимые преобразования морфологической организации, что возникает новая разновидность, существенно отличающаяся от исходной формы. Например, если семена травянистого лугового растения перенести в возвышенную местность, на сухой, каменистый и обдуваемый ветрами участок, то после ряда поколений сформируется совершенно новая разновидность: низкорослая, с другими размерами органов и пропорциями между ними.

Без сомнения, здесь высказана идея, которая была положена И. И. Шмальгаузен (1936, 1946) в основу широко известной теории стабилизирующего отбора — формирования новых корреляционных систем и их наследственного закрепления в новой норме реакции. Шмальгаузен приводит и аналогичный пример по стабилизации наследственной основы у одуванчика, перенесенного из долинных в горные условия (1969, с. 240—242). И далее он отмечает, что подобного рода факты постоянно приводятся в доказательство правильности ламаркизма, а дарвинисты на них, к сожалению, мало обращали внимания.

В констатации Ламарком индивидуальной адаптивной изменчивости как фактора эволюции адаптаций видим мы то, что Энгельс назвал пророчеством будущих открытий.¹

Не оставляет у нас сомнения и убежденность Ламарка в том, что другим существенным фактором образования новых форм является адаптивное расхождение особей по разным местообитаниям. Об этом красноречиво говорит следующее заключение: «Между индивидуумами одного и того же вида, из которых одни получают хорошее питание и находятся в условиях, благоприятствующих всестороннему их развитию, а другие поставлены в противоположные условия, появляются различия в их состоянии, которые постепенно могут стать весьма значительными» (Ламарк, 1955, с. 334—335). Здесь ясно сформулирован один из основных принципов будущей дарвиновской теории эволюции — принцип адаптивной дивергенции исходных форм с последующим их превращением в самостоятельные виды.

Наряду с Бюффоном Ламарка можно назвать основоположником аутоэкологического направления в исследовании эволюции адаптаций. Ламарк не прошел мимо и синэкологических наблю-

¹ Маркс К., Энгельс Ф. Соч. 2-е изд. Т. 20. С. 74.

дений сопряженной эволюции. Жвачные животные постоянно подвергаются опасности оказаться жертвой хищников. Это заставляет их упражняться в быстром беге, вследствие чего вырабатываются такие приспособления, как более легкое тело и длинные ноги. Правильно подмечен факт, в частности, биотических отношений, но толкование его дается на основе законов упражнения органов и наследования полезных индивидуальных изменений.

Характерно для Ламарка то, что он постоянно апеллирует к фактам, считая этот прием единственно надежным способом доказательства установленных им истин, «истин, которые становятся очевидными, стоит только внимательно наблюдать факты» (там же, с. 334). Ламарк искренне убежден — и он подчеркивает это на многих страницах — в том, что он нашел, наконец, новый метод познания живой природы: сначала конструирование теоретической схемы (совокупности принципов и законов), а затем насыщение ее фактическим материалом.¹ На аргументацию примерами, как уже упоминалось, опирался и Кювье. Но различие между Ламарком и Кювье заключалось в том, что первый исходил из сугубо умозрительной, далекой от реальности схемы, а второй разрабатывал принцип корреляции, исходя из анализа и обобщения фактов. Однако оправдывает Ламарка то, что объект его исследования — адаптивная эволюция — был намного сложнее и фактический материал находился не в статике, а в динамике. Палеонтологические же окаменелости и морфология ныне существующих животных, которые исключительно интересовали Кювье, давали ему возможность не только сформулировать статический принцип корреляции, но и не враждовать с креационизмом.

В заключение вернемся к вопросу о том, можно ли считать Ламарка автором постановки проблемы эволюции адаптации. Мнения по данному вопросу весьма противоречивы и обосновываются по-разному. Например, Н. А. Холодковский (1895) считал, что основная идея Ламарка — об изменяемости организма путем приспособления к изменившимся условиям — верна и, вероятно, удержится надолго. Другими авторами ядро концепции Ламарка до сих пор усматривается в принципе градации (например, Константинов, 1979, с. 39—41). Однако этот принцип — всего лишь дань широко распространенным в его время философским доктринам о всеобщей гармонии в природе и о линейной в восходящем порядке последовательности органических форм. Идея «лестницы существ» находила реальное подтверждение в таксономических схемах и развивалась Ламарком как систематиком. Заслуга Ламарка перед наукой состоит в том, что он «оживил» эту идею принципом развития, наполнил ее эволюционным смыслом. Но главное содержание эволюционных взглядов Ламарка заключалось в другом, что отметил еще Ф. Энгельс.

¹ Такой логический прием Л. Я. Бляхер назвал «методом непротиворечивых примеров», которым пользовались задолго до Ламарка; на аргументацию примерами опирался и Ч. Дарвин (Бляхер, 1971а, с. 22, 34).

Критикуя гегелевскую идею о достижении организмом своей внутренней цели путем «влечения»,¹ Энгельс писал: «Влечение должно, по Гегелю, привести отдельное живое существо более или менее в гармонию с его понятием. Отсюда, ясно, насколько вся эта *внутренняя цель* сама является идеологическим определением. И тем не менее в этом суть Ламарка».² Энгельс совершенно правильно усматривал главную сущность ламаркизма не в самой идее эволюции и прогрессивного усложнения организмов, а в телеологической трактовке эволюционных преобразований, согласно которой «потребность рождает орган».

Таким образом, хотя Ламарк и пытался объяснить причины эволюции адаптаций, его умозрительная, ошибочная в целом позиция давала основание заключить, что эту проблему он не только не решил, но даже не поставил (Тимиразев, 1939в, т. 6, с. 225). Высказывается к тому же мнение, что Ламарк вообще «прошел мимо проблемы органической целесообразности», так как «чисто интуитивно постулировал положение о ее изначальности и абсолютном характере» (Завадский, Колчинский, 1977, с. 82). Вторая часть этого вывода, конечно, не вызывает споров, а с первой нам трудно согласиться, учитывая приведенные выше материалы, прямым образом доказывающие причастность Ламарка к обсуждению ряда аспектов проблемы эволюции адаптаций.

Если исходить из принятого нами выше критерия, согласно которому говорить о действительной постановке проблемы можно лишь при условии одновременного принципиального ее решения данным автором, то Ламарк проблемы эволюции адаптаций не поставил. Более того, в силу методологической несостоятельности теоретических схем, надуманности выдвинутых «законов» рассуждения его по поводу эволюции приспособлений не привлекли к себе сколько-нибудь серьезного внимания в период до выступления Дарвина. Одной из главных причин этого была очевидная для биологов-практиков надуманность ламарковских принципов объяснения генезиса целесообразности, которые постулировались даже вопреки фактам. Методологическую слабость концепции Ламарка хорошо отметил И. И. Мечников: «С одной стороны, ей очень много повредила чисто дедуктивная метода ее построения, с другой же стороны, она потеряла от невозможности оживить ее, придать ей практическое значение в науке» (1943, с. 31). Да и сам Ламарк, видимо, чувствовал шаткость своей теоретической позиции по отношению к фактам. Здесь Ламарк противоречив. Во многих местах своих работ он апеллировал к фактам — и именно это считал наиболее сильной стороной своего выступления против идеи постоянства видов и объяснения целесообразности принципом конечных причин. Вместе с тем в заключении центральной (VII) главы «Философии зоологии» писал, что ни

¹ Эта идея широко признавалась и предшественниками Гегеля, в частности Кантом, а среди естествоиспытателей — В. Гёте.

² Маркс К., Энгельс Ф. Соч. 2-е изд. Т. 20. С. 524.

креационистскую, ни его собственную точку зрения доказать нельзя (Ламарк, 1955, т. 1, с. 360).

Время показало, что это действительно так: только креационизм через полвека был окончательно сокрушен Ч. Дарвином, а ламаркизм (в форме механоламаркизма) до сих пор остается недоказанным, хотя и составляет главное звено антидарвинизма.

Помимо констатации того, что эволюция есть реальный факт, Ламарк, без всякого сомнения, глубоко осознавал и то, что эволюционный процесс имеет адаптивное содержание. Если Бюффон при рассмотрении причин эволюции приспособлений указал на влияние материальных факторов, заключенных во внешней среде (пища и климат), и тем самым явился провозвестником концепции эктогенеза, Ламарк сделал больший упор на внутренних факторах (упражнения, привычки, воля) и в совокупности тех и других пытался объединить несовместимые логически принципы автогенеза и эктогенеза. Неудачи в попытке выяснить причины «естественной истории» в целом было достаточно, чтобы не признать за Ламарком права основоположника концепции эволюции адаптаций, и вместе с тем серьезным образом продолжить начатое им дело по утверждению и широкой пропаганде эволюционной идеи в додарвиновский период.

В период господства креационистских и телеологических воззрений в духе авторитетных догм Кювье слабыми голосами в защиту концепции эктогенеза звучали выступления тех, кто пытался продолжить линию Бюффона—Ламарка. К числу этих немногих относились Ч. Лайель (Leyell, 1830), Р. Чемберс (Chambers, 1844), К. Ф. Рулье (1852 и др.), Ю. Карус (Carus, 1853), И. Жоффруа Сент-Илер (1862). Они не смогли сказать ничего принципиально нового о причинах эволюции, а лишь повторяли уже известное положение о том, что адаптивная изменчивость отдельных особей под прямым влиянием внешней среды непосредственно приводит к эволюции видов. Иными словами, как и у Ламарка, индивидуальные изменения отождествлялись с историческими преобразованиями видов, приспособительные и организационные признаки вольно или неволью разделялись.

Положительным моментом в сочинениях перечисленных авторов было твердое убеждение в том, что историческая изменчивость видов неразрывно связана с актом приспособления к внешней среде. Тем самым была усилена идея Ламарка об адаптивном содержании эволюционного процесса.

Характерно на этот счет высказывание, например, Ч. Лайеля. Создание новых видов, писал он, — это процесс, который происходил в прошлом и должен продолжаться в будущем, «и все это — для приспособления» к изменениям условий жизни на Земле. Предполагалось, что резкие различия между разновидностями одного вида возникают вследствие приспособления к изменениям температуры, состава почвы и т. д. В результате такого приспособления разновидности могли и далее дивергировать от материн-

ского вида. Все это мы видели у Ламарка. Сам же Лайель позднее вспоминал, что идея о связи изменяемости видов с приспособлением поразила его как самое великое, что когда-либо возникло в его мыслях (Lyell, 1881, p. 468; цит. по: Равикович, 1976, с. 143). А случилось это не позднее 1830 г. — даты выхода его знаменитой книги «Основания геологии».

Этот момент был подчеркнут и Ф. Энгельсом, который по поводу геологической теории Лайеля писал, что она была еще более несоместима с допущением постоянства органических видов, чем все предшествовавшие ей теории. Мысль о постепенном преобразовании земной поверхности и всех условий жизни на ней приводила непосредственно к учению о постепенном преобразовании организмов и их приспособлении к изменяющейся среде, приводила к учению об изменчивости видов».¹

Последователем Лайеля в отстаивании принципа униформизма был его соотечественник Роберт Чемберс, опубликовавший анонимно в собственной типографии книгу «Следы естественной истории сотворения» (Chambers, 1844), выдержавшей несколько изданий. Примечательно название этого труда. Автор ссылается на палеонтологические данные как на реальные доказательства не только самого факта эволюции, но и подтверждающие прямое влияние изменений внешней среды на создание новых приспособительных форм. Естественный процесс «сотворения» таких форм имеет чисто эктогенетический характер, хотя наряду с ним признается и борьба за существование. По словам А. Уоллеса, сочинение Чемберса «оказало большое влияние на подготовку мнения публики к тому, что учение о независимом „отдельном“ творении каждого вида крайне невероятно, на натуралистов оно произвело только слабое впечатление», так как в нем не было найдено ключа к объяснению закона, по которому виды изменяются соответственно изменению условий существования (Уоллес, 1894, с. 5—6). Перевод книги Чемберса на ряд языков был вызван не только тем, что автором ее некоторые современники считали мужа королевы Виктории, а свидетельством объективного интереса к эволюционному принципу в биологии среди ученых других стран.

Нельзя сказать, что эктогенетические взгляды на эволюцию приспособлений и на эволюцию вообще значительно преобладали в какой-либо стране Европы. Господство телеологического принципа существенно сдерживало распространение эволюционной идеи как раз в тех странах, где она зародилась и была принята, а именно во Франции и Англии. Показательно в этом отношении печатное выступление Исидора Жоффруа Сент-Илера, который, следуя своему знаменитому отцу, в утверждении эволюционного принципа пытался преодолеть его трансформизм и придумал концепцию под названием «теория ограниченной изменяемости видов». Автор ее правильно отметил устойчивость видов в постоянных условиях среды и их приспособительную пластичность

¹ Маркс К., Энгельс Ф. Соч. 2-е изд. Т. 20. С. 352.

при изменении последних. Но подобного рода выступления во Франции были редкостью и в последарвиновское время, о чем И. И. Мечников писал в 1876 г.: «Вообще, пример И. С.-Илера имеет значение не столько как доказательство того, что идеи французских трансформистов нашли себе отголосок даже в самый разгар кювьеровского направления, сколько как ясное указание на силу этого направления во Франции. Таким образом, идея об изменяемости органических видов, зарожденная и вспоенная на французской почве, окончательно заглушается на ее родине и даже до сих пор встречается на ней наименьшее число приверженцев» (1943, с. 40). Специальное историческое исследование развития эволюционной теории во Франции (Назаров, 1974, с. 26) подтвердило приведенное выше заключение.

Отмечая некоторые национальные особенности в формировании и развитии эволюционной идеи в целом и в связи с обсуждением проблемы эволюции адаптаций, нельзя не остановиться на работах К. Ф. Рулье. По справедливому замечанию С. Р. Микулинского (1979, с. 172), эти работы «дали толчок развитию экологии животных в России задолго до того, как экология сформировалась как научное направление».¹

В основе экологических представлений Рулье лежал принцип «единства организма и среды», который им понимался чисто эктогенетически. Причина эволюции приспособлений заключается в прилаживании («приражении», по терминологии автора) организма к внешним условиям. Адекватность приспособительной реакции и ее наследственная передача потомству — вот двигатели эволюции. В этой части своего учения Рулье, несомненно, отразил взгляды Бюффона, Ламарка и Э. Жоффруа Сент-Илера, что он и не пытался скрывать (см.: Микулинский, 1979, с. 135). Конечно, в сравнении с предшественниками он значительно продвинулся вперед по части большего фактического обоснования адаптивной модификационной изменчивости, хотя и ошибочно принимал ее за движущую силу эволюции, аналогично тому, как это делали Ламарк и Э. Жоффруа Сент-Илер. Поэтому неоправданным преувеличением в оценке отношения Рулье к своим французским предшественникам представляется нам вывод Б. Е. Райкова: «Однако Рулье не был прямым последователем ни того, ни другого. Он был самостоятелен и оригинален в своих научных построениях» (1955, с. 355). Действительно, Рулье категорически отрицал принцип стремления к совершенствованию и идею крупных трансформаций, но эктогенетические построения составляют ядро его взглядов на эволюцию адаптаций. Даже при высоком чувстве патриотизма историку науки следует быть предельно объективным, в особенности когда речь идет об оценке высказываний тех или иных авторов по принципиально важной научной проблеме.

¹ Первое определение предмета экологии и само название этой науки были сформулированы и предложены Э. Геккелем (Haeckel, 1866, 1870) более десяти лет спустя.

Совсем другим должно быть отношение к тем моментам творчества ученого, которые заключали в себе рациональное содержание, но еще не были интерпретированы в новом положительном освещении, имеющем ценность для истории исследуемой проблемы и ее современного состояния.

В этой связи несомненный интерес имеет небольшая по объему статья Рулье «Дракон или летучая ящерица» (1856), в которой рассматривается возможный путь приспособления животных к полету. Рулье выделяет ряд форм организмов, в разной степени способных к летанию. Среди них — ископаемый птеродактиль, летучая рыба, летучая ящерица, белка-летяга, летучая мышь. Приспособление к полету не могло возникнуть сразу, и в организации исходного предка должны быть для этого соответствующие предпосылки. Так, считал Рулье, наиболее легко летающие формы могли возникнуть у рыб, и обсуждает это предположение сходными динамическими свойствами водной и воздушной сред. При этом он далек от фантастических представлений, например де Майе, согласно которым летающие рыбы дали начало птицам. Рулье подробно обсуждает морфологические изменения, которые совершенствовались разные части летательной конструкции (грудные мышцы и килевой скелет, воздушные полости в костях и т. д.).

Разумеется, Рулье далек от мысли проследить эволюцию всех этих приспособлений на примере какого-то конкретного филогенетического ряда, звенья которого связаны генетическим родством, аналогично тому, как это сделал позднее В. О. Ковалевский при построении филогении лошадиных. Однако Рулье поднял ряд важных вопросов, связанных с проблемой эволюции адаптаций, таких как направленность на прогрессивное совершенствование, значение предшествующих состояний на последующее развитие, комплексный характер выработки сложных адаптивных структур. Все эти стороны эволюционного развития настолько четко показаны в упомянутой статье о ящерице-драконе, что они могут быть отнесены к «классическим образцам эволюционного мышления» (Микулинский, 1979, с. 171).

Таким образом, попытки первых эволюционистов дать причинное объяснение механизмов адаптиогенеза ограничивались формулировкой гипотезы «прямого приспособления», которая в сущности своей означала признание в организмах таинственной имманентной силы, обеспечивающей адекватное реагирование на внешние воздействия. Методологически данная гипотеза сводилась к чистой тавтологии: адаптация объяснялась способностью к адаптации. Выступая против принципа «конечных причин» (примата формы над функцией), Ламарк, его ближайшие и последующие сторонники (механоламаркисты) по существу также оказывались в плену телеологических представлений. Признание прямой адаптивной изменчивости движущей силой эволюции роднило их с теми биологами и философами, которые утверждали изначальный и абсолютный характер органической целесообразности. Однако в плане исследуемой нами темы заслуга эволюцио-

нистов додарвиновского периода заключалась в выдвигании идеи, что эволюция организмов идет на основе приспособления их к среде обитания. После работ этих авторов становится ясно, что причиной видообразования является необходимость приспособления к внешней среде (абиотическим и частично биотическим факторам). Тем самым обсуждение проблемы целесообразности — далеко не монополия тех, кто находил в ней доказательство мудрости Творца или действия внутренних факторов (души и т. п.). Высказывалась также мысль о естественном происхождении целесообразных форм путем борьбы и отбора лучше приспособленных. Требовался синтетический ум, который бы объединил обе эти идеи и тем самым логически и фактически фундаментально обосновал сам принцип адаптивной эволюции живой природы.

Созерцательный материализм додарвиновских эволюционистов опирался на метод познания, основанный на чувственно-наглядном восприятии фактов приспособления отдельных организмов к среде. Организмоцентризм не позволил подняться на уровень обобщений, которые бы дали ответ на вопрос о причинах эволюции адаптаций. Такой ответ мог содержаться в концепции, опирающейся на принципиально иную познавательную методологию — статистическое понимание единицы и причин эволюции адаптаций.

ИССЛЕДОВАНИЕ ЭВОЛЮЦИИ АДАПТАЦИЙ В ТРУДАХ Ч. ДАРВИНА

В письме Дарвина своему другу ботанику Дж. Гукеру (20 ноября 1862 г.) имеется такая фраза: «В течение многих лет самым трудным для меня было понять адаптацию; именно поэтому, следует думать, я с такой настойчивостью защищал идею естественного отбора» (цит. по: Бляхер, 1971а, с. 39). Из этих слов видно, что проблема адаптации, во-первых, была далеко не из самых простых к моменту формирования теории естественного отбора, во-вторых, единственное ее объяснение Дарвин находил именно в теории отбора.

РЕШАЛ ЛИ ДАРВИН ПРОБЛЕМУ ОРГАНИЧЕСКОЙ ЦЕЛЕСООБРАЗНОСТИ?

Общеизвестно, что основной научный подвиг Дарвина заключался в открытии причин органической эволюции. Теорией естественного отбора была принципиально выяснена и проблема органической целесообразности, остававшаяся многовековой загадкой для естествоиспытателей и философов. Правда, сам Дарвин был далек от собственно философской интерпретации своих выводов по данной проблеме. В этой связи Г. Н. Хон (1984, с. 115) правильно пишет: «Ни в одном из сочинений Ч. Дарвина не формулируется ни в качестве задачи, ни в виде способа познания проблема целесообразности. И тем не менее в дарвинизме она считается ведущей, центральной». Все дело в том, что главной своей задачей Дарвин считал выяснение причин и способов видообразования. Не случайно свой труд он назвал «Происхождение видов». Известно, что принцип неизменности видов составлял основу креационистских взглядов, и если в систематике он был весьма полезным, поскольку воплощал в себе идею устойчивости вида, то в эволюционной теории оказывался камнем преткновения номер один. Тем не менее проблема целесообразности, действительно, была в дарвинистской концепции эволюции центральной, хотя самим Дарвином специально не обсуждалась. Н. Н. Воронцов (1987, с. 74) отмечает, что Дарвин не пользовался понятием целесообразности и что оно было приписано ему «не в меру усердными популяризаторами». Кроме того, некоторые биологи видят главное в теории Дарвина не в объяснении происхождения видов, а в открытии причин «органической целесообразности» (там же).

Как уже неоднократно отмечалось, основное содержание эволюционного процесса заключается в создании и усовершенствовании адаптаций. Дарвин прямо об этом не писал, но из его высказываний по поводу общей характеристики эволюции и ее движущих сил очевидно именно «адаптивное» толкование основного содержания эволюционного процесса. «Но если изменения, полезные для какого-нибудь организма, конечно, будут иметь всего более шансов на сохранение в борьбе за жизнь, а в силу строгого принципа наследственности они обнаружат склонность передать их потомству. Этот принцип сохранения, или переживания наиболее приспособленных, я назвал Естественным отбором. Он ведет к улучшению каждого существа по отношению к органическим и неорганическим условиям его жизни и, следовательно, в большинстве случаев и к тому, что можно считать восхождением на более высокую ступень организации» (Соч., 1939, т. 3, с. 364—365).

В приведенных словах изложено основное кредо эволюционной концепции Дарвина. Здесь подмечен, во-первых, вероятностный характер того, что отклонения в строении и функциях организмов становятся полезными; во-вторых, такие полезные изменения наследуются потомством (т. е. приобретают эволюционное значение); в-третьих, естественный отбор, в силу того что он есть выживание лучше приспособленных, объективно и закономерно ведет к повышению уровня организации (к прогрессивной эволюции).

Приведенной цитатой начинается у Дарвина краткий обзор центральной главы «Происхождения видов» (гл. IV), посвященной естественному отбору. И в следующих предложениях Дарвин отмечает, что многообразие форм жизни есть следствие приспособления организмов к разным условиям среды посредством естественного отбора. На основе этого процесса приспособления и дивергенции, заключает он, идет процесс видообразования.

Таким образом, хотя Дарвин и назвал свой главный труд «Происхождение видов путем естественного отбора, или сохранение благоприятствуемых пород в борьбе за жизнь», изложенную в нем концепцию эволюции он строил прежде всего на понимании эволюционного развития как процесса приспособления организмов к биотическим и абиотическим условиям на основе борьбы за существование и отбора, что и явствует из второй части названия его книги, соединенной с первой отождествляющим союзом «или».

Итак, Дарвин выделил три взаимосвязанных компонента в едином процессе эволюции: возникновение и совершенствование адаптаций, видообразование, прогрессивное развитие. Выражаясь современными терминами, он прозорливо указал на то, что эволюция есть адаптациогенез, что она протекает в форме микроэволюции на основе отбора мелких полезных изменений признаков и преобразования разновидностей в виды и что движущие силы возникновения видов и более крупных таксонов (макроэволюции) одни и те же — изменчивость, борьба за существование и отбор.

В заключение краткого анализа дарвиновской трактовки адаптивного содержания эволюции вернемся к вопросу о том, имела ли эта трактовка отношение к проблеме органической целесообразности, традиционно считавшейся философской проблемой. Как было упомянуто в предыдущем параграфе, телеологический «принцип условий существования» Кювье, составлявший один из устоев креационизма, прочно удерживался не только в религиозных кругах, но и в умах крупных естествоиспытателей.

В своем историческом введении к «Происхождению видов» Дарвин не называет никого из ученых, разделявших креационистскую точку зрения. Однако из процитированного им высказывания известного палеонтолога Р. Оуэна, далеко не сторонника эволюционной идеи, выделяются слова, в которых выражено сомнение последнего в правильности принципа «условий существования». Хотя Оуэн еще в 1858 г. утверждал о решающей роли Творца в создании высокосовершенных живых существ, вместе с тем факты географического распространения животных, по его словам, «заставляют нас усомниться в том, что новозеландский аптерикс и английский красный тетерев созданы исключительно для этих островов и на них» (цит. по: Дарвин, Соч., 1939, т. 3, с. 265). Для Оуэна было непонятно, в результате какого процесса эти животные появились на новозеландских островах. Хотя, замечает далее Дарвин в связи с вопросом о приоритете в создании теории естественного отбора, его и Л. Уоллеса статьи (1858 г.) были известны Оуэну, однако он не смог преодолеть в целом креационистской позиции и положительного отношения к принципу Кювье.

Одна из непреходящих заслуг Дарвина, по словам Ф. Энгельса, заключалась в том, что он разрушил телеологию в «одном из своих аспектов»,¹ т. е. в области биологических наук. Не только разрушил, но и, как отмечал позднее К. Маркс в письме к Ф. Лассалю, дарвинизмом эмпирически объяснен ее рациональный смысл.² Приведенные слова часто цитируются в философской и биологической литературе, однако мало кто задумывается над тем, какой же «рациональный смысл» усматривал Маркс в телеологии и как его эмпирически объяснил Дарвин.

Из высказывания Маркса можно сделать вывод, что телеология, как учение о целесообразности, существует в двух формах: и д е а л и с т и ч е с к о й, основанной на выдуманном принципе изначальной целесообразности и, следовательно, не нуждающейся в научном объяснении, и р а ц и о н а л ь н о й (объективной), пытающейся выяснить причины приспособленности организмов. Примером первой является антропоморфическая телеология Х. Вольфа. *Causa finalis* в смысле Аристотеля, принцип условий существования Ж. Кювье — это модификации объективной телеологии. Рациональный же ее смысл раскрывался Дарвином путем выяснения материальных причин адаптивной эволюции.

¹ Маркс К., Энгельс Ф. Соч. 2-е изд. Т. 29. С. 424.

² Маркс К., Энгельс Ф. Соч. 2-е изд. Т. 30. С. 75.

Если принять предположение, что главной своей задачей Дарвин считал объяснение проблемы происхождения видов и эту проблему рассматривал в качестве центральной в эволюционной теории, то последняя может быть признана удовлетворительной лишь в случае, если она объясняет, «почему бесчисленные виды, населяющие этот мир, изменялись таким именно образом, что они приобретали то совершенство строения и взаимоприспособления, которое справедливо вызывает наше изумление» (Соч., 1939, т. 3, с. 271).

Таким образом, в дарвинизме в единую форму слились объяснения эволюции адаптаций и видообразования, что и определило собой принципиальное решение проблемы органической целесообразности. Монистическое содержание теории Дарвина отчетливо выделяется при сравнении ее с эволюционной концепцией Ж. Ламарка, плюрализм которой в трактовке движущих сил адаптивной эволюции был показан выше. В то же время интересен вопрос о понимании самим Дарвином тех объяснений причин эволюции адаптаций, которые предлагал Ламарк.

ОТНОШЕНИЕ ДАРВИНА К ЭВОЛЮЦИОННОЙ КОНЦЕПЦИИ ЛАМАРКА

Отрицательное отношение Дарвина к идеалистической телеологии, хотя он сам прямо и не высказывался по этому поводу, не вызывает сомнения. Более сложным остается вопрос о его взглядах на «законы» Ламарка (упражнения органов, прямого приспособления и наследования благоприобретенных признаков).

Отношение Дарвина к этим «законам» было неоднозначным, и вопрос этот многократно и до сих пор дебатировался в литературе. К. М. Завадский (1973, с. 95—102) специально остановился на изменениях во взглядах Дарвина на ламарковские причины адаптивной эволюции, показал их противоречивость и пришел к выводу: «В заключение необходимо подчеркнуть, что и после 20 лет работы Дарвин все же счел необходимым сохранить в неприкосновенности основу основ своей теории — учение о ведущей роли естественного отбора в эволюции» (Завадский, 1973, с. 99). Без оговорок и колебаний отбрасывал Дарвин ламарковский принцип «стремления к совершенствованию» (закон градации) и сальтационистское учение о скачкообразном, путем одной трансформации возникновении сложных комплексных адаптаций (например, макротрансформизм Э. Жоффруа Сент-Илера).

Несколько двойственным было отношение Дарвина к принципам прямого приспособления, упражнения—неупражнения и наследования благоприобретенных признаков, как это видно из сравнения его широко известных высказываний в письме к М. Вагнеру (13 октября 1876 г.), где он называет своей «наибольшей» ошибкой недооценку прямого действия среды, наряду с отбором, и в письме к К. Земперу (19 июля 1881 г.), в котором влияние внешних условий рассматривается лишь как инициирующее изменчивость в качестве материала для отбора.

Несостоятельность гипотезы прямого приспособления Дарвин сам иллюстрировал многими и разнообразными фактами. Сюда относятся комплексные взаимные приспособления цветков к опылению насекомыми, покровительственные и другие защитные окраски, так называемые «пассивные» полезные структуры (шпы, колючки, панцири). Однако ко времени Дарвина накопился уже достаточный материал об адаптивной модификационной изменчивости, который свидетельствовал о способности организмов с широкой нормой реакции в течение индивидуальной жизни приспособляться к изменчивой среде обитания. При некотором стабильном сохранении изменившихся условий среды создавалось впечатление об унаследовании вновь приобретенных признаков (адаптивной модификации). В «Происхождении видов» Дарвин не затрагивал эту тему, но уделил фактам адаптивной пластичности организмов большое внимание в книге «Изменения домашних животных и культурных растений» (Соч., 1951, т. 4, гл. XXIII).

В своей богатой историческими фактами и глубоким их анализом книге, посвященной проблеме наследования приобретенных признаков, Л. Я. Бляхер (1971a) отводит специальную главу взглядам Дарвина на эту проблему. В итоге автор приходит к выводу, что уступки сторонникам идеи прямого приспособления Дарвин считал временными, «был вынужден прибегать к гипотезе прямого приспособления в тех случаях, когда полезность нового признака и тем самым его подвластность действию естественного отбора достоверно установить не удавалось» (Бляхер, 1971a, с. 58). Этот в целом правильный вывод подкрепляется и высказываниями самого Дарвина, правда, они приводились не в связи с гипотезой прямого приспособления, а в связи с попытками объяснить существование бесполезных признаков.

Более адекватной позиции Дарвина нам представляется точка зрения, что гипотезу прямого приспособления он привлекал для объяснения фактов адаптивной модификационной изменчивости и так называемых длительных модификаций, особенно наглядно проявляемых у растений.

Позиция Дарвина в объяснении адаптивной пластичности организмов была противоречивой, как об этом особенно можно судить по его письмам к разным авторам. Признание или, напротив, отрицание гипотезы прямого приспособления применительно к адаптивным модификациям не означало принципиальных изменений у Дарвина как автора теории естественного отбора. Он подчеркивал ненаследственный характер модификационной изменчивости и поэтому отрицал ее какое-либо значение как фактора эволюции. Возможно, эта точка зрения Дарвина сказалась и на резко негативном отношении к эволюционной роли адаптивных модификаций со стороны его последователей — неodarвинистов (А. Вейсмана, А. Уоллеса).

Уступка ламаркизму в признании гипотезы прямого приспособления, в какой бы форме это ни делалось, была исторически оправдана в условиях, когда полностью отсутствовали знания о соотно-

шении наследственной и ненаследственной изменчивости, о различии между генетическим и фенотипическим (модификационным) полиморфизмом, длительных модификациях, стабилизирующем отборе. В свете современного уровня развития эволюционной теории можно представить, насколько трудно было ученым 60—70-х годов прошлого века защищать ту или иную позицию, в том числе и дарвинистскую, по вопросу о движущих силах адаптивной эволюции.

Сложившаяся к тому времени дилемма: прямое приспособление или естественный отбор — разрешалась лишь на уровне эмпирических данных и априорных попыток их объяснения. И та, и другая гипотеза имели равновероятную доказательность. Еще не выступил А. Вейсман, сумевший выдвинуть серьезные аргументы против гипотезы прямого приспособления и наследования приобретенных признаков. Экспериментальный же эволюционизм во второй половине XIX в., как будет показано ниже, как раз пошел по пути исследования адаптивной модификационной изменчивости, а не доказательства концепции естественного отбора.

В целом же, если отбросить исторически обусловленную уступку ламаркизму по вопросу наследования адаптивных модификаций как возможного второстепенного фактора эволюции, Дарвин в теории естественного отбора преодолел ошибочность взглядов Кювье и Ламарка. Показав относительный характер онтогенетических адаптаций, он отвел на второй план идею о прямом формообразующем действии среды путем наследования адаптивных изменений организмов.

ОСНОВНОЕ СОДЕРЖАНИЕ И ТРУДНОСТИ ТЕОРИИ ДАРВИНА

Каким образом Дарвин разрешил проблему органической целесообразности, хорошо известно, поэтому рассмотрим лишь наиболее существенные моменты его теории и те положения, которые определили дальнейшие направления исследований эволюции адаптаций или оказались дискуссионными и до сих пор вызывают споры.

Из представлений Дарвина о том, что историческая изменчивость видов осуществляется на основе взаимодействия нескольких факторов (неопределенной изменчивости, наследственности, борьбы за существование) при ведущей роли отбора, логически вытекало положение об эволюции как процессе видообразования на основе выработки новых и совершенствовании ранее возникших адаптаций. Дарвин тем самым ввел в биологию «принцип полезности» (утилитарности), о котором он сам писал: «Только те изменения, которые так или иначе полезны, сохраняются или подвергаются естественному отбору. Здесь обнаружит свое важное значение принцип полезности, выведенный из расхождения признаков; в силу этого принципа изменения, наиболее различные, наиболее расходящиеся... сохраняются и будут накапливаться естественным

отбором» (Соч., 1939, т. 3, с. 354). Принцип утилитарности эволюционных изменений, как будет показано в главе V, вызывал и вызывает до сих пор критику со стороны наиболее ожесточенных антидарвинистов — и это вполне понятно, так как он составляет ядро и «душу» дарвиновской концепции.

Когда речь идет о главной движущей силе эволюции — естественном отборе, необходимо подчеркнуть, что в трактовке Дарвином эволюции, как процесса отбора лучших адаптаций, им обращалось внимание не только на выживание лучше приспособленных организмов, но и на их способность к размножению. Характеризуя борьбу за существование как непосредственную предпосылку отбора, Дарвин писал: «Я должен предупредить, что применяю этот термин в широком и метафорическом смысле, включая сюда зависимость одного существа от другого, а также включая (что еще важнее) не только жизнь одной особи, но и успех ее в оставлении после себя потомства» (там же, с. 316).

Замечание Дарвина о том, что в характеристике отбора надо включать как успех в выживании, так и в размножении, принципиально важно в связи с дискуссией о том, как понимать выражение «дарвиновская приспособленность». Создаваемая в 1920-х годах математическая теория приспособленности строилась в своей основе на выдвинутом генетиками определении отбора, согласно которому наиболее приспособленными являются особи, оставляющие наибольшее число потомков. Позднее такая трактовка механизма отбора была охарактеризована дифференциальным воспроизводством различных генотипов и в данной формулировке широко признана сторонниками синтетической теории эволюции (Dobzhansky, 1955b; Lerner, 1959; Майр, 1968). Дифференциальное репродуктивное преимущество Ф. Добжанский и трактовал в духе «дарвиновской приспособленности». Дж. Гексли обратил внимание на то, что Дарвин понимал содержание отбора шире, а именно его действие на выживаемость (survival) в единстве с действием на способность к воспроизведению (размножаемость) (Huxley, 1963, p. 19). Одним лишь успехом в воспроизведении невозможно объяснить прогресс морфофизиологических адаптаций и все направление арогенной эволюции, о чем уже упоминалось в I главе и приводилось остроумное замечание К. Уоддингтона по поводу рассуждений сторонников «чистого» дифференциального размножения.

Принципиально важным является также тезис Дарвина о том, что многие признаки, происхождение которых, казалось бы, очевидно отнести к действию условий абиотической среды, при более внимательном рассмотрении оказываются продуктами приспособления к биотическим факторам. Поистине глубоким по проницательности и наглядным является следующее замечание: «Но в прекрасной опушенной летучке одуванчика и в сплюснутой и покрытой волосками ножке водяного жука с первого взгляда усматривается только отношение к стихиям воздуха и воды. И, однако, преимущество семян с летучкой, очевидно, находится в тесном соотношении с густотой заселения страны другими растениями; благодаря

этому строению семена могут далеко разноситься и попадать на не занятую еще почву. У водяного жука строение ножек, так хорошо приспособленных к нырянию, позволяет ему состязаться с другими водяными насекомыми, охотиться за своей добычей и не становиться самому добычей других животных» (Соч., 1939, т. 3, с. 325). Тезис дарвинизма о ведущем значении в эволюции отношений между организмами, когда абиотическая среда выступает лишь фоном, необходимым условием выработки адаптаций к биотическим взаимозависимостям, составляют основу синэкологических исследований, в полной мере развернувшихся лишь в последнее время. Многим современным противникам дарвинизма, если бы они глубже вдумались в содержание этого тезиса, стала бы очевидной не только ошибочность организмоцентрической точки зрения на единицу эволюции, но и ограниченность лишь аутоэкологических представлений о механизме адаптивной эволюции. Насколько прозорлив был Дарвин по этим двум важнейшим пунктам современной теории эволюции, свидетельствует значительный прогресс в области синэкологических исследований (популяционной биологии), а также существенное сокращение числа сторонников чисто аутоэкологического объяснения проблемы эволюции адаптаций.

Исходя из того, что наследственная изменчивость является практически неисчерпаемым источником материала для отбора и что условия среды также могут изменяться неограниченно, Дарвин сделал вывод о принципиальной бесконечности эволюционных изменений в пределах всей живой природы. Вместе с тем он правильно подметил, что реальные, конкретные адаптации имеют предел своего развития. «Было бы также опрометчиво утверждать, — писал он, — что признаки, достигнувшие своего предельного развития, не могли бы после того, как они оставались постоянными в течение целых столетий, вновь изменяться при новых условиях жизни. Но, конечно, как очень верно заметил м-р Уоллес, предел, в конце концов, будет достигнут. Так, например, должен существовать предел для быстроты бега сухопутного животного, определяемый преодолеваемым трением, весом передвигаемого тела и сильного сокращения мышечных волокон» (там же, с. 298). Как видим, Дарвин не обошел вниманием и вопрос о пределах эволюции адаптаций, который стал серьезно обсуждаться лишь недавно, в связи с проблемой направленности и ограничений эволюционного развития, о чем подробнее пойдет речь в следующей главе.

Научная добросовестность Дарвина проявилась не только в том, что он обратил внимание на некоторые следствия своей теории, которые могли бы дать пищу для размышления идейным противникам. Например, то же замечание о предельном развитии адаптивных признаков могло быть интерпретировано и как направление развития к некоей цели и как доказывающее не относительный, а абсолютный характер целесообразности части адаптаций.

Изложив основы своего учения, Дарвин специально остановился на трудностях, которые стояли перед ним, а также на возра-

жениях оппонентов, число которых ко времени последнего прижизненного издания «Происхождения видов» (1876 г.) уже было довольно значительным. Характерно, что большая часть этих трудностей и возражений относилась к истолкованию Дарвином естественного отбора как движущей силы адаптивной эволюции. Объясняется это тем, что в любой новой теории, претендующей на революционизирующую роль в науке, главные проблемы как раз лежат в области основного ядра теории. А поскольку все эти проблемы не могут быть решены сразу, они и являются объектом критики со стороны инакомыслящих ученых. Некоторые противники новой теории выступают против предлагаемых ею решений отдельных проблем, другие — против теории в целом. Лагерь антидарвинистов широко включал тех и других. Что касается отдельных возражений, то самыми существенными для дарвиновской теории адаптивной эволюции были следующие:

1) самые начальные вариации при образовании новых признаков в силу их незначительного масштаба не имеют полезного значения, следовательно, не могут подвергаться отбору и тем самым служить исходным материалом для эволюции соответствующих адаптаций;

2) существует большое число бесполезных признаков, сам факт которых противоречит принципу отбора и требует для объяснения их происхождения постулирования других причин;

3) таксономические (систематические) различия между видами не имеют адаптивного характера, следовательно, не укладываются в рамки представлений о видообразовании путем дивергентного действия естественного отбора;

4) как низшие, так и высшие организмы одинаково хорошо приспособлены к среде, поэтому естественный отбор не является движущей силой прогрессивной эволюции.

Этот компендий основных возражений против теории Дарвина, выдвинутых еще при его жизни, по мнению антидарвинистов, не утратил критической силы и по сей день. В чем же заключались контраргументы самого создателя теории естественного отбора?

Существенным аргументом против первого возражения Дарвин считал возможность постепенного приобретения органом новой адаптивной функции, которая затем может вытеснить ранее главную функцию органа и стать на ее место. «В таких случаях, — писал Дарвин, — естественный отбор, если бы это было выгодно, мог бы специализировать целый орган или часть органа, выполнявшего раньше две функции, только на одной какой-нибудь функции и, таким образом, нечувствительными ступенями глубоко изменил бы его характер» (Соч., 1939, т. 3, с. 405).¹ Дарвин описывает и другие возможные способы адаптивного преобразования органов в фило-

¹ Описанный способ функциональных преобразований морфологических структур позднее был назван «принципом смены функций» А. Дорна, хотя точнее назвать его принципом Дарвина—Дорна, на что справедливо указывалось в литературе (Некрасов, 1939, с. 800).

генезе (сужения и расширения числа функций, их замещения и др.), которые позднее были названы А. Н. Северцовым модусами филогенетических изменений органов.

Самым большим недостатком первых изданий своего основного труда Дарвин считал то, что упустил из внимания существование селективно нейтральных, или бесполезных признаков (Завадский, 1973, с. 98). Обращение Дарвина к выяснению причин возникновения и сохранения этой категории признаков было вызвано, в частности, необходимостью опровергнуть один из серьезных доводов его противников, выдвинутый Г. Бронном и П. Брока. В общем виде, по словам Дарвина, он заключается в том, что «многие признаки, по-видимому, не приносят никакой пользы их обладателям и поэтому не могли испытать на себе влияния естественного отбора» (Соч., 1939, т. 3, с. 427). Подобное же мнение, только в более категоричной форме, высказал Дарвину П. Меттью в письме от 12 марта 1871 г.: «Я считаю установленным, что вы не можете объяснить бесполезные части законом конкуренции. . .» (цит. по: Соболев, 1962, с. 116).

Как полагал Дарвин, бесполезные признаки могли возникнуть по «закону роста», включающему такие явления онтогенеза, как корреляции, компенсации, взаимное давление частей развивающегося эмбриона и т. п. Возможную причину образования таких признаков он усматривал и в «самопроизвольной изменчивости» (Соч., 1939, т. 3, с. 427—428), т. е. независимой от воздействия внешней среды; наиболее же вероятной причиной их происхождения считал изменчивость коррелятивную.

Рассуждения Дарвина о селективно нейтральных признаках не ограничивались лишь констатацией самого факта их существования и поисками возможных причин их возникновения. Создатель эволюционной теории не мог пройти мимо явлений изменчивости, которые могли оказаться источником или фактором новых эволюционных событий. Разносторонне исследуя способы адаптивной эволюции, Дарвин действительно не обошел молчанием те случаи, когда организмы располагали как бы уже готовыми приспособлениями к будущему. Ряд собранных им фактов свидетельствовал, что некоторые особенности организма возникли еще до того, как они стали использоваться в качестве адаптивных. Подобного рода факты, казалось бы, противоречили принципу естественного отбора, поскольку при их анализе создавалось впечатление отсутствия прямой причинной связи между их образованием и полезным значением в будущем. Поэтому Дарвин и обсуждает этот вопрос в разделе «Происхождения видов», посвященном разбору затруднений и возражений против его учения (Соч., 1939, т. 3, главы VI и VII). Неоднократно возвращается он к рассмотрению эволюционной роли первоначально нейтральных признаков и в других местах основного труда, а также в книге «Изменения домашних животных и культурных растений» (Соч., 1951, т. 4). Интересные замечания и факты обнаруживаются в его статьях о вьющихся и лазящих растениях (Соч., 1941, т. 8).

Упомянем ряд приведенных Дарвином фактов, прямо подтверждающих закономерность, когда первоначально индифферентные признаки могут сразу оказаться полезными в случае благоприятного изменения условий внешней среды или перестройках внутренней (морфофизиологической) организации.

Подвижное сочленение костей черепа у рептилий и птиц, не играющее, по мнению Р. Оуэна, заметной полезной роли у них, впоследствии у млекопитающих оказалось выгодным, так как облегчает прохождение плода по узким родовым путям. Свиньи с черной окраской тела устойчивы к поеданию ядовитых растений в сравнении со светлоокрашенными породами. Белые сорта винограда также страдают от некоторых болезней, в то время как красные и синие сорта совершенно не подвержены этим же заболеваниям. Дарвин приводил и другие аналогичные факты (Соч., 1951, т. 4, с. 621—625) и заключал, что часто признаки, не приносящие организму заметной пользы, бывают скоррелированы с потенциально адаптивными свойствами, в частности с устойчивостью к токсическим веществам.

Ссылаясь на приведенные факты, он подчеркивал, что ошибочно было бы объяснять происхождение всех без исключения приспособлений только как выработанных отбором в данных условиях среды. Многие изменения «могут быть отнесены за счет законов роста и взаимодействия частей, независимо от естественного отбора» (Соч., 1939, т. 3, с. 431). И хотя такие изменения неподвластны отбору в момент их возникновения, в будущем они могут оказаться полезными: «Но мы можем быть уверены, что и подобного рода строения позднее, при новых жизненных условиях, могли быть обращены на пользу данного вида и подвергнуться дальнейшему изменению» (там же, с. 423).

Итак, Дарвин глубоко подметил тот факт, что не все признаки организмов должны рассматриваться как результат приспособления именно к данной среде, что часть уже существующих из них приобретает полезное значение в будущем. Объяснив существование бесполезных признаков коррелятивной изменчивостью и показав возможность перехода их в адаптивное состояние, он тем самым не только в значительной мере устранил одно из возражений его критиков, но и впервые на научной основе выдвинул проблему, получившую позднее название проблемы преадаптации (подробнее см.: Георгиевский, 1974). Скудость фактического материала и общая направленность исследований на доказательство основных положений теории естественного отбора ограничили его возможности специального анализа этой проблемы.

Третье возражение дарвинизму, касающееся объяснения якобы нейтрального характера видовых различий, которые признавались систематиками прошлого и сейчас признаются в качестве наиболее «чисто работающих» маркеров видовых таксонов, могло быть устранено только путем глубоких экспериментальных исследований процессов микроэволюции, на основе изучения адаптивного характера морфофизиологических, биохимических, этоло-

гических признаков, и комплексного эколого-генетико-эволюционного подхода к микросистематике. Все эти направления исследований стали целенаправленно развиваться только начиная с 20-х годов текущего столетия.

В связи с проблемой адаптивности видовых различий интересно упомянуть мысль Дарвина о возможности широкого варьирования их частоты у полиморфных видов и возможности их наследственного закрепления в популяции. «Действие естественного отбора не распространяется на изменения бесполезные и безвредные, они представляют либо колеблющийся элемент, вроде изменений, наблюдаемых нами у некоторых полиморфных видов, либо же, в конце концов, закрепляются в зависимости от природы организма и свойств окружающих условий» (Соч., 1939, т. 3, с. 329). В приведенном высказывании речь идет по существу о таком явлении, которое было названо «дрейфом генов» (С. Райт). По мысли Дарвина, колебания частоты бесполезных признаков являются процессом, не связанным с действием отбора, а это и есть основная идея гипотезы генетического дрейфа.

Последнее из отмеченных выше затруднений оказалось для Дарвина наиболее сложной задачей. Традиционно стоял вопрос, как объяснить факты повсеместного сосуществования разных по степени сложности организмов. Ответ Ламарка, построенный на идее постоянного самозарождения новых форм жизни, Дарвина не мог устроить. А как же принцип естественного отбора? «С точки зрения нашей теории, — писал Дарвин, — продолжительное существование жизни организмов не представляет никакого затруднения, так как естественный отбор, или переживание наиболее приспособленного, *не предполагает необходимо прогрессивного развития*, — он только подхватывает проявляющиеся изменения, благоприятные для обладающего ими существа в сложных условиях его жизни» (Соч., 1939, т. 3, с. 361) (курсив наш. — А. Г.). И далее в качестве яркой иллюстрации следуют известные слова о том, какую пользу из более высокой организации могли бы извлечь такие низкоорганизованные, но хорошо приспособленные существа, как инфузория, глист или даже земляной червь? И все же, заключал Дарвин, естественный отбор ведет к улучшению каждого существа по отношению к органическим и неорганическим условиям его жизни и, следовательно, в большинстве случаев и к тому, что можно считать восхождением на более высокую ступень организации.

Здесь рассмотрены лишь наиболее значимые положения, сформулированные Дарвином применительно к объяснению эволюции адаптаций. Сохраняя в центре своего внимания проблему происхождения видов, Дарвин логически пришел к ее решению через теорию естественного отбора или, что одно и то же, через теорию эволюции путем адаптивных преобразований организмов. Сформулированный им принцип утилитарности (полезности) эволюционных изменений был положен также в основу представлений о прогрессивной эволюции в целом. Этот же принцип позволил Дарвину правильно сориентировать направление работ своих последова-

телей и поставить ряд вопросов, значение которых было оценено лишь в недавнее время.

В заключение краткого очерка о взглядах Дарвина на проблему эволюции адаптаций отметим его отношение к другим концепциям. Мы знаем, что Дарвин не принадлежал к числу ученых, отличающихся способностью и желанием вступить в острую полемику со своими идейными противниками, подобно Т. Гексли, Э. Геккелю или А. Вейсману. Поэтому в его научных сочинениях не часто можно встретить такие высказывания, как приведенные ниже. «Натуралисты постоянно ссылаются на влияние внешних условий, каковы климат, пища и т. д., как на единственную возможную причину изменений. В известном, ограниченном смысле, как будет показано ниже, это, может быть, и верно; но было бы нелепо приписывать одному влиянию внешних условий организацию, например, дятла с его ногами, хвостом, клювом и языком, так поразительно приспособленными к ловле насекомых под корою деревьев» (там же, с. 271). В этом высказывании Дарвин отмечает ограниченность эктогенетической точки зрения на происхождение и эволюцию адаптаций, широко распространенной к времени его выступления. Свое критическое мнение высказывает он и по адресу автогенетических представлений. Так же нелепо, пишет он, объяснять, например, строение паразитического растения омелы и ее приспособления к растению-хозяину «действием внешних условий, привычкой или волевым актом самого растения» (там же). И далее у Дарвина четко выражена мысль, что подобные приспособления есть «взаимоприспособления» организмов разных групп друг к другу, как это хорошо демонстрируют нам семена, разносимые птицами, или насекомоопыляемые растения. Именно в этих и подобных высказываниях Дарвина были заключены истоки будущих синэкологических исследований происхождения особенно сложных адаптаций. Дарвин правильно усмотрел общую сущность экто- и автогенеза — признание принципа изначальной целесообразности. В созданной им концепции селектогенеза была преодолена ошибочность всех предшествующих учений.

ОЦЕНКА ТЕОРИИ ДАРВИНА В ИСТОРИЧЕСКОЙ РЕТРОСПЕКТИВЕ

Наконец, остается остановиться на оценках, которые давались воззрениям Дарвина по проблеме эволюции адаптаций в исторической связи со взглядами его предшественников.

Что касается оценок современников, эту задачу блестяще выполнил сам создатель теории естественного отбора в ответах своим оппонентам. Внимание каждого, кто открывал «Происхождение видов», не могли не привлечь главы VI и VII, в которых анализируются затруднения теории адаптивной эволюции и выдвинутые против нее возражения. Здесь же собраны и основные аргументы Дарвина в защиту принципа утилитарности эволюции на основе естественного отбора, о чем упоминалось выше.

Оценить воззрения Дарвина по проблеме эволюции адаптаций в исторической ретроспективе, т. е. в связи с предшествующими концепциями, мы можем в контексте либо с принципом изначальной целесообразности, либо с гипотезой прямого приспособления, поскольку предтечей теории естественного отбора по существу не было. Например, Дж. Джуд (1912, с. 116—117) отмечал, что произведение У. Пейли оставляли глубокий след в мышлении Дарвина. В частности, аргументы этого теолога долгое время мешали Дарвину окончательно признать за отбором принцип, объясняющий одновременно и возникновение приспособлений, и видовое разнообразие организмов.

Действительно, в «Автобиографии» Дарвин (1957, с. 75) упоминает о том, что в студенческие годы (университет в Кембридже) сочинения Пейли «Основания христианства» и «Натуральная теология» доставили ему «такое же удовольствие, как Эвклид», которым он увлекался еще в школе. Дарвин сам описывает, каким долгим и постепенным был его путь от человека, настроенного религиозно, к человеку неверующему. Этот путь во многом лежал и через преодоление аргументов, аналогичных тем, что приводились Пейли и другими теологами в пользу принципа изначальной целесообразности. «Старинное доказательство существования бога на основании наличия в Природе преднамеренного плана, как оно изложено у Пейли, доказательство, которое казалось мне столь убедительным в прежнее время, ныне, после того как был открыт закон естественного отбора, оказалось несостоятельным» (там же, с. 100). Из слов самого Дарвина видно, в какой форме воспринимались им телеологические комментарии к действительным фактам адаптации в молодости. Как только был сформулирован «закон естественного отбора», для него аргументы Пейли и других авторов богословия оказались несостоятельными. А как стало известно после обнаружения «Очерков» 1842 и 1844 гг., идея естественного отбора ясно представлялась Дарвину уже спустя всего несколько лет после того, как он вернулся из путешествия на «Бигле». ¹ Поэтому нельзя согласиться с мнением Джуда, что «память аргументов Палея (Пейли. — А. Г.) по поводу „целесообразности природы“ преследовала Дарвина долгие годы». Это, конечно, несущественный нюанс в исторической оценке Дарвина, и о нем можно было бы не упоминать.

Гораздо серьезнее в смысле извращения сущности дарвинизма были попытки усмотреть в нем якобы прямую или скрытую связь с принципом изначальной целесообразности. Совершенно произвольно заключал, например, Л. С. Берг, что дарвинизм «представляет собой сплошную телеологию, только вывернутую наизнанку» (1976, с. 71), что он построен на постулатах: изменчивость, наслед-

¹ Обнаружение в архивах Дарвина неизвестных ранее четырех записных книжек, заполненных им в 1837—1839 годах, а также «Красной записной книжки», датированной 1836—1837 годами, позволило установить, что идея естественного отбора как причины эволюции сформировалась у Дарвина к 1838 г. (Галл, 1987).

ственность, борьба за существование, принимаемых как изначально целесообразные свойства жизни.

По поводу подобных оценок мы еще будем иметь возможность высказаться ниже в связи с классификацией эволюционных концепций. Что же касается отношения Дарвина к гипотезе прямого приспособления Ламарка, об этом уже говорилось.

ОБЩИЕ ИТОГИ: ОТ ИДЕИ ОРГАНИЧЕСКОЙ ЦЕЛЕСООБРАЗНОСТИ К ГИПОТЕЗЕ АДАПТИВНОЙ ЭВОЛЮЦИИ

В итоговом разделе хотелось бы обратить внимание на оценку воззрений Дарвина с точки зрения их квалификации как полноценной теории или же научной гипотезы. До сих пор этот вопрос вызывает споры не только среди историков. Им интересуются эволюционисты-теоретики, причем как сторонники, так и противники дарвинизма, по-своему интерпретируют его методологи науки, занимающиеся проблемой теоретизации естественнонаучных знаний.

Выдвинутая материалистами XVIII в. идея о естественном происхождении органической целесообразности содержала в потенциальной возможности развитие ее до уровня научной гипотезы, а затем и всесторонне обоснованной теории. Для этого первоначально необходимо было провести анализ весьма общего понятия органической целесообразности: расчленив его на отдельные элементы (прообразы понятий адаптивной модификации, селективной ценности мутаций и рекомбинаций, коадаптации, видовых и синэкологических адаптаций), дать им более или менее четкое определение, с тем чтобы осуществить синтез знаний на более высоком научном уровне. При этом главная операциональная задача состояла не в описании с более широких позиций самого феномена органической целесообразности, а в объяснении естественных причин ее происхождения. Дело в том, что, как было показано выше, к середине XIX в. накопился достаточный материал, который убедительно свидетельствовал о самом факте целесообразности в строении и функциях организмов. Требовался переход от описания данного материала к его объяснению в соответствии с логикой развития научного познания вообще. Эту историческую задачу выполнил Ч. Дарвин в созданной им научной концепции эволюции на основе естественного отбора, которая является эквивалентом концепции эволюции адаптаций, как это неоднократно отмечалось выше.

Эволюционную концепцию Дарвина уже давно принято считать вполне оформленной научной теорией. Действительно, в отличие от предшественников эволюционные взгляды Дарвина выражены в системе, которая отвечала требованиям, предъявляемым к теории как форме научного познания. Во-первых, дарвинизм представлял собой стройную, внутренне непротиворечивую систему логических рассуждений и доказательств. Во-вторых, дарвинизм — это не простое описание совокупности, пусть и взаимосвязанных, фактов, а каузальное учение, т. е. объясняющее причины эволюционного развития. В-третьих, дарвинизм опирался на многочисленные фак-

ты из области селекции, что доказывало неразрывность этого учения с практической деятельностью человека.

Вместе с тем центральное положение концепции Дарвина — принцип естественного отбора — был выдвинут в форме гипотезы и требовал фактического, в первую очередь экспериментального обоснования, как это и диктуется требованиями любой науки, претендующей на точность своих доказательств. Наиболее обстоятельно вопрос о том, считать ли концепцию естественного отбора достаточно обоснованной теорией или только допустимой гипотезой, был рассмотрен К. М. Завадским, который ответил на него однозначно. Не только во времена Дарвина, но даже в 1920-е годы «учение об эволюции путем естественного отбора объективно еще оставалось на стадии вероятной гипотезы» (1973, с. 319). К такому выводу привел анализ объективного исторического материала, проведенный Завадским с глубоким пониманием внутренней логики развития эволюционной теории в последарвиновский период и блестящим мастерством исследования. К этому анализу нам трудно добавить что-либо существенное. Ограничимся лишь замечаниями, непосредственно относящимися к рассматриваемой нами проблеме.

Спустя более четверти века после выступления Дарвина наиболее выдающийся его последователь А. Вейсман вынужден был привести неутешительное признание: *«Именно на том, что никакое другое объяснение немислимо вообще, и основана для нас необходимость принять начало естественного отбора. Только естественный подбор может объяснить целесообразности организмов, не пользуясь, однако, целесообразным началом»* (1894, с. 13). Это высказывание многократно приводилось противниками дарвинизма как свидетельство того, что один из его лидеров во второй половине XIX в. распылся в своей беспомощности.

Конечно, если поверить в концепцию отбора заставляла лишь сила логики, то эту позицию разделяли далеко не все эволюционисты. У серьезных противников дарвинизма — механоламаркистов — была в руках сила фактов, которые выдвигались в контрверзу вовсе не потому, что не признавалась идея естественного отбора. Просто логика их рассуждений и демонстрация фактического материала в пользу идеи прямого приспособления казались более убедительными. Здесь нет необходимости приводить аргументацию самих антидарвинистов по этому пункту. Она изложена в массе критической литературы. Достаточно ограничиться лишь констатирующей частью, которая лаконично была сформулирована С. И. Коржинским в самом конце прошлого столетия: *«Замечательно, что, несмотря на большое число даровитых горячих приверженцев учения Дарвина, фактическая сторона собственно дарвинизма . . . осталась до сих пор в том же состоянии, как она была разработана самим автором»* (1899, с. 1). О слабом фактическом обосновании дарвинизма писали и позднее не только его противники. Как отголосок кризиса эволюционной теории в первой четверти XX в. можно воспринимать

слова Б. М. Козо-Полянского: «У нас нет прямого подтверждения тому, что эволюция осуществляется действительно посредством естественного отбора» (1925, с. 85). Подобных высказываний было много в период до 1930-х годов (Талиев, 1900, с. 271; Филипченко, 1915, с. 54; Мензбир, 1927, с. 111), до времени, когда дарвинистская концепция эволюции не получила надежного экспериментального обоснования.

Итак, мы вправе квалифицировать концепцию эволюции путем естественного отбора, а следовательно, и объяснение Дарвином проблемы эволюции адаптаций как гипотезу. Однако здесь необходимо отметить один принципиально существенный момент. Концепция Дарвина — это не нулевая гипотеза (в смысле «только гипотеза») и не гипотеза-догадка, а гипотеза, объединяющая совокупность научных данных в логически построенную систему знаний. Различие между такой систематизирующей гипотезой и теорией заключается «в степени обоснованности и развитости, а не в структуре и составе входящих в них утверждений» (Баженов, 1978, с. 201). По своей внутренней логической структуре концепция Дарвина, безусловно, претендовала на статус теории гипотетико-дедуктивной, которую, однако, требовалось интерпретировать еще солидными фактическими доказательствами.

Дарвиновскую концепцию естественного отбора некоторые авторы считают классическим примером описательной или эмпирической (в узком смысле) теорией. Такое заключение аргументируется тем, что в ней содержится огромная масса эмпирических данных, что основные ее положения представляют собой прямые обобщения этих данных, а используемые для формулировки обобщений понятия есть лишь «качественные», классификационные, в лучшем случае — сравнительные понятия (там же, с. 11—12). При этом следует ссылка на определения этих понятий Р. Карнапом.

С подобной характеристикой дарвиновской концепции отбора (и, соответственно, эволюции адаптаций) нельзя согласиться принципиально. Л. Б. Баженов исходит из самой распространенной трактовки дарвинизма как учения, доказавшего сам факт органической эволюции. При таком понимании сущность дарвинизма, действительно, можно достаточно полно описать в классификационных и сравнительных понятиях. Первые приложимы к характеристике эволюционной (таксономической) систематики, как об этом пишет и сам Карнап (1971, с. 97), правда не ссылаясь на Дарвина, вторые — к обозначению, например, разного уровня прогрессивного развития организмов.

Но дело все в том, что главное содержание дарвиновской концепции составляет систематизированное доказательство не самого факта эволюции, а причин, которыми она осуществляется. Открытие основных законов детерминации эволюционного процесса — борьбы за существование и отбора — определило триумфальное утверждение эволюционной идеи. Уже к 1859 г. Дарвину удалось собрать достаточное число косвенных доказательств идеи

эволюции путем отбора, чтобы сделать ее вполне убедительной для многих биологов (см.: Завадский, 1973, с. 54—55).

Движущие силы эволюции, согласно дарвинизму, заключаются во взаимодействии наследственной изменчивости, борьбы за существование и отбора. Изменчивость определяет неравноценность особей по их приспособленности, а в борьбе за существование и через отбор эта неравноценность фиксируется в новой адаптивной норме. При такой оценке становится очевидным, что основу дарвинизма составляла гипотетико-дедуктивная модель, построенная на логической связи понятий высокой степени научной абстракции. Именно эту особенность имел в виду Ф. Энгельс, когда писал, что Дарвин абстрагировался, отвлекся от анализа причин изменчивости и сосредоточил внимание на решении проблемы, каким образом индивидуальные отклонения становятся признаками вида.¹ Методологически правильное использование абстракции в представлении о движущих силах адаптивной эволюции обеспечило создание научной концепции и возможность развития ее в дальнейшем в теорию.

При этом следует отметить существенную неравноценность исходной категории дарвиновской концепции — понятия наследственной изменчивости и понятий борьбы за существование и естественного отбора. Понятие наследственной изменчивости было настолько эмпирически обосновано, что ни у кого не вызывала сомнения его истинность. Понятия же борьбы за существование и естественного отбора объективно долгое время не могли быть достаточно обоснованными с фактической стороны и в силу их значительного абстрактного содержания далеко не всеми оказались правильно понятыми.

Логика развития дарвинизма во второй половине XIX—начале XX в. (третий этап нашей периодизации исследований эволюции адаптаций) как раз и была продиктована необходимостью разработки концепции естественного отбора как основной причины эволюции адаптаций, видообразования и морфофизиологического прогресса. Эта задача составляла целую программу разносторонних исследований. О том, как своеобразно реализовывалась она в указанный период применительно к проблеме эволюции адаптаций и пойдет речь далее.

¹ Маркс К., Энгельс Ф. Соч. 2-е изд. Т. 20. С. 70.

НАКОПЛЕНИЕ ФАКТИЧЕСКИХ ДОКАЗАТЕЛЬСТВ АДАПТИВНОГО СОДЕРЖАНИЯ ЭВОЛЮЦИИ

ВВОДНЫЕ ЗАМЕЧАНИЯ

После того как Дарвином были сформулированы основные положения концепции адаптивной эволюции, требовалось фактически доказать их правильность. Необходимо было решить по крайней мере три главные проблемы. Во-первых, убедиться, что и в природных условиях возникают, пусть с небольшой частотой, полезные для организмов изменения признаков, аналогично тому, как их обнаруживает и использует человек в своих практических целях. Во-вторых, достоверно установить, что эти изменения могут накапливаться в определенном, усиливающем полезность признаков направлении. В-третьих, на конкретных объектах (популяциях) показать справедливость того, что именно взаимодействие наследственной изменчивости и разных форм борьбы за существование через отбор ведет к адаптивным преобразованиям внутривидовых единиц и формированию новых видов, т. е. продемонстрировать в действии, как мы сейчас выражаемся, модель микроэволюции. Но эти задачи в их полном объеме были практически неосуществимы для Дарвина и его ближайших последователей в силу ряда объективных причин: прежде всего незнания законов и динамики наследственной изменчивости популяций, экологических характеристик структуры биогеоценоза (как арены эволюционных преобразований), наконец, скудости фактических данных, которые могли бы поставить по проблеме эволюции адаптаций смежные с эволюционной теорией биологические дисциплины, которые во второй половине XIX в. еще только формировались. Существенным тормозом в изучении данной проблемы, как и в развитии дарвинизма в целом, была неразработанность конкретных методик микроэволюционных исследований. Из числа субъективных причин, сдерживающих развитие дарвинистской концепции эволюции адаптаций, был характерный для биологов рассматриваемого периода организмоцентрический способ мышления, согласно которому отдельный организм рассматривается в качестве единицы эволюционного процесса.

Многие современники усмотрели главную заслугу автора «Происхождения видов» в доказательстве самого факта эволюции и на протяжении по крайней мере еще двух десятилетий важнейшей и даже первостепенной задачей считали накопление все новых дополнительных данных в пользу эволюционного принципа.

Ведущим в решении этой задачи было «филогенетическое направление» (Завадский, 1973), которое включало в себя сбор как прямых доказательств эволюции из области палеонтологии, так и косвенных из сравнительной морфологии, эмбриологии, биогеографии.

На фоне больших успехов филогенетического направления, а главное в связи с внутренней логикой развития дарвинизма все яснее становилась актуальность другой, более важной задачи: необходимость сбора данных, подтверждающих положение об адаптивном содержании эволюционного процесса, о взаимосвязи приспособительных и организационных признаков, возникающих в едином процессе эволюции под действием естественного отбора. Исследования разнообразных адаптаций, происхождение которых можно было связать только с принципом историзма, составили экологическое направление в развитии дарвинизма. По существу именно на базе этих исследований начало во второй половине XIX в. формироваться большинство классических отраслей эволюционной биологии.

Положение об эволюции как адаптациогенезе побуждало сформулировать задачи особой науки, предметом которой было бы изучение результатов этого процесса. Что изучение адаптаций как результатов эволюции является прерогативой экологии, видно уже из определения предмета этой науки, данного Э. Геккелем, ему принадлежит и само название «экология». «Она (экология. — А. Г.) исследует общие отношения животных как с неорганической, так и с органической их средой, полезные и враждебные их отношения к другим животным и растениям, с которыми они связаны прямыми или опосредованными контактами, или, короче говоря, все те сложные взаимоотношения, которые Дарвин обозначил условно борьбой за существование» (Haeckel, 1870, S. 365).

Итак, уже в 70-х годах прошлого века была видна тесная связь между предметом экологии и эволюционно-теоретической проблемой борьбы за существование. Решающий вклад в развитие дарвинизма суждено было внести экологии полвека спустя, когда она в форме особой отрасли — эволюционной и популяционной экологии — вошла в состав синтетической теории эволюции. До этого же времени дифференциация экологии как науки, изучающей адаптации, шла по пути ее сближения с палеонтологией, физиологией, морфологией, частично также с биоценологией и биогеографией, т. е. по пути, если можно так выразиться, «экологизации» традиционных биологических наук. Еще К. А. Тимирязев правильно подметил «экологическую» направленность развития перечисленных отраслей биологии в связи с проникновением в них эволюционной идеи. В очерке «Естественный отбор» Тимирязев писал: «Это оживление почти всех отделов биологии и возникновение совершенно новых служит лучшей мерой значения этой „рабочей гипотезы“» (гипотеза естественного отбора. — А. Г.) (Соч., 1939б, т. 6, с. 214).

Следом за этой фразой Тимирязев высказал свое отношение

к тому, каким образом происходило превращение гипотезы естественного отбора в научную теорию. «Гипотеза, победно отразившая полувековые яростные нападки, гипотеза, исполнившая предъявленные ей самые придирчивые требования, гипотеза, открывавшая новое необъятное поле для исследования, гипотеза, изменившая коренным образом весь склад биологического знания, переместив его из области описательной в область объяснительную, из сферы наблюдения в сферу опыта, гипотеза, отразившаяся на самых отдаленных областях человеческой мысли, — такая гипотеза, конечно, прошла все искусства и вступила в окончательную фазу прочно установленной научной теории. Эта теория дает общий ключ к пониманию основной особенности всех организмов — их приспособленности к условиям существования, их гармонии с окружающим миром» (там же, с. 214—215). Мы привели этот длинный отрывок, чтобы обратить внимание на то, что Тимирязев, а также другие известные дарвинисты слишком оптимистично оценивали в конце прошлого века концепцию отбора в качестве «прочно установленной научной теории», ссылаясь лишь на влияние широкого распространения эволюционного принципа в биологические науки.

Следует также отметить, что при правильной оценке тенденции «экологизации» этих наук Тимирязев ошибочно представлял себе общую стратегию развития концепции естественного отбора. «Таким образом, изучение процесса „естественного отбора“, — писал он, — распадается на три последовательные задачи, которым соответствует целый ряд вновь возникших научных дисциплин: сначала устанавливается полезность . . . данного органа или отправления, чему соответствует *экология*. . . . Затем выслеживается ряд промежуточных форм, приведших к развитию *сравнительной анатомии и эмбриологии на физиологической основе*, и, наконец, раскрываются те физические процессы, которые определяют возникновение этих окончательных и связующих форм, — *экспериментальная морфология и физиологическая география растений и животных*» (там же). Как увидим ниже, организмоцентрическая позиция, и в основном аутоэкологические представления об адапциогенезе, были теми шорами, которые не позволяли увидеть объективные пути развития концепции естественного отбора как главной причины эволюции адаптаций, действующей на популяционном уровне. Тем не менее исследования данной проблемы на третьем этапе шли преимущественно таким путем, как это обрисовано Тимирязевым в приведенном его высказывании.

Таким образом, как ни важны были филогенетические исследования, они сводились в основном к доказательствам факта эволюции и не затрагивали основу дарвинизма — закон естественного отбора. Фундаментальное значение в этом отношении имели работы, давшие начало экологическим исследованиям, связанным с фактическими доказательствами идеи об адаптивном содержании эволюции. Уже вскоре после выступления Дарвина сложилось несколько направлений изучения адаптаций на основе применения

экологического подхода к анализу данных палеонтологии, морфологии, физиологии, эмбриологии. В соответствии с этим было предложено называть выделенные направления эколого-палеонтологическим, эколого-морфологическим, эколого-физиологическим и эколого-эмбриологическим (Георгиевский, 1980).

Первое из этих направлений лежало в области непосредственных доказательств факта эволюции, палеонтологический материал одновременно мог служить и для доказательства ее адаптивного содержания. Второе направление было связано с фактической иллюстрацией естественного отбора как реальной причины формирования и эволюции адаптаций, регистрируемых по ее результатам наблюдением в природе. Оба направления имели непреходящее значение в укреплении и развитии дарвинизма и существенно доминировали в сравнении с двумя другими направлениями в исследовании эволюции адаптаций. Поэтому на них мы остановимся подробнее.

ЭКОЛОГО-ПАЛЕОНТОЛОГИЧЕСКОЕ НАПРАВЛЕНИЕ

Палеонтология как наука, лежащая на стыке морфологии и исторической геологии, внесла существенный вклад в доказательство родственных отношений между таксонами, постепенность и последовательность эволюционных преобразований в пределах определенных групп организмов, в познание других общих закономерностей филогенетического развития. Благодаря палеонтологическим исследованиям именно по этим направлениям была прочно укреплена эволюционная идея уже в первые два десятилетия после выступления Дарвина (работы М. Неймайра, Л. Вюртембергера, О. Марша и др.).

Первая попытка связать данные палеонтологии с концепцией естественного отбора принадлежит В. О. Ковалевскому. Глубоко продуманная методология конкретных исследований, основанная на принципах дарвинизма, позволила Ковалевскому сформулировать ряд фундаментальных понятий общей филогенетики и дать право потомкам, по «изумительно единодушному признанию» (Давиташвили, 1948, с. 74), назвать его основоположником эволюционной палеонтологии. Анализ же трудов Ковалевского под углом зрения исследования им проблемы эволюции адаптаций позволяет нам приписать к этому титулу и заслугу его как основоположника эколого-палеонтологического направления.

Творчеству Ковалевского-эволюциониста посвящена огромная литература (Борисяк, 1928; Давиташвили, 1946; Бляхер, 1971а; Завадский, 1973, и др.). Сформулированные Ковалевским классические понятия адаптивной иррадиации, «адаптивного» и «ин-адаптивного» направлений эволюции давно вошли в учебную литературу. Поэтому нет необходимости подробно пересказывать их содержание. Отметим лишь, что эти понятия автор формулировал не просто исходя из «мертвого» палеонтологического материала, а на основе анализа взаимосвязи организмов со средой обитания.

В исследовании эволюции копытных В. О. Ковалевский (1873) исходил из признания отбора как закономерного процесса, переводящего неопределенные (адаптивно не направленные) изменения признаков в адаптивные особенности организации. При этом направление отбора определяется в основном биотическими факторами, в частности хищниками, как это было показано им на примере эволюции лошадиных при переходе их предков из лесных зон обитания в степные.

Синэкологическая направленность исследований Ковалевского по палеонтологии лошадиных очевидна. Вместе с тем большое значение придавалось и влиянию на адаптивную эволюцию абиотических факторов, особенно в зоне непосредственного контакта эктосоматических органов с внешней средой. В частности, он считал, что эволюция конечности лошади от исходной четырехпалой к однопалой была во многом обусловлена переходом от обитания на болотистой почве лесов к передвижению по сухому твердому грунту степей, где можно было развивать большую скорость бега, спасаясь от хищников. Таким образом, Ковалевский рассматривал эволюцию адаптаций под углом зрения комплексной ее детерминации — совместного действия синэкологических и аутоэкологических факторов. Это был шаг вперед в методологии познания эволюции, и он заключал в себе большие возможности, которые были на новых объектах реализованы в трудах его учеников и последователей. Ковалевского, без сомнения, можно назвать одним из основателей палеоэкологического метода исследований эволюции адаптаций.

Принцип дивергенции Ковалевский прямо выводил из адаптивного содержания эволюционного процесса. Под действием борьбы за существование и «связанной с ней утилизации всякого преимущества в организации» происходило отклонение от предковой формы, или адаптивная иррадиация (1875, с. 27). Введенное Ковалевским понятие адаптивной иррадиации¹ экологически несовместимых форм, следовательно, было основано на дарвиновских принципах отбора и дивергенции. На богатейшем по тому времени конкретном материале Ковалевский продемонстрировал, что дивергенция действительно является способом возникновения многообразия живых форм в единстве с процессом их приспособления к среде. На палеонтологическом материале была развита идея Дарвина о закономерной связи между таксономическим богатством группы и интенсивностью адаптивного видообразования: «Для каждой очень богатой группы животных является почти общим положение, что внутри них появляются виды, которые приспособляются к разнообразнейшим климатическим условиям» (Ковалевский, 1873—74, с. 272).

Разбирая вопрос о конкурентоспособности предковой формы, Ковалевский правильно отмечал, что такая форма очень редко

¹ Позднее Г. Осборн (Osborn, 1902) предложил другое название — «адаптивная радиация», которое вошло широко в литературу.

сохраняется в условиях интенсивного видообразования в данной группе. «Если мы имеем перед собой очень переходный тип, т. е. тип, представляющий очевидный переход от прежней менее выгодной организации к новой гораздо более выгодной, то организм никак не остановится на этой переходной ступени, но тотчас же перейдет через нее, достигая более выгодного устройства, и в этом случае вся борьба со старыми менее приспособленными организмами выпадает не на долю переходной формы, но на долю тех еще более совершенных организмов, которые развились из нее или при ее посредстве» (1875, с. 40—41). В данном высказывании выражена новая мысль о необходимости для успешной прогрессивной эволюции множества конкурирующих между собой переходных форм, из которых только незначительной части или даже одной удастся проникнуть в новую среду.

Через 80 лет это важное для эволюционной теории обобщение было всесторонне обосновано на примере филогенеза того же семейства лошадиных Д. Г. Симпсоном (Simpson, 1944, 1951). Оно получило образное название принципа «бутылочного горла», через которое в новую адаптивную зону проникают далеко не все популяции данной группы.

Для Ковалевского-дарвиниста ясно, что эволюция организмов находится в тесной зависимости от изменения условий среды. При этом особое внимание обращается им на целостное (коррелятивное) преобразование организации в ответ на эти изменения. В зависимости от того, насколько это преобразование было оптимальным для всей организации в смысле перспектив дальнейшей эволюции, Ковалевский и выделил два пути развития — адаптивный и неадаптивный.

Оба направления эволюции — адаптивная и инадаптивная — являются все же приспособительными, так как определяются действием естественного отбора. Чтобы избежать путаницы в терминологии, уже в наше время было предложено называть их соответственно «координированной» и «дискоординированной» эволюцией (Завадский, 1973, с. 144). Однако следует признать, что эти термины не нашли распространения в литературе, возможно потому, что были приняты другие обозначения, такие как адаптивная специализация (Э. Коп), идиоадаптация (А. Н. Северцов), теломорфоз (И. И. Шмальгаузен), аналогичные или близкие по содержанию с термином «инадаптивная эволюция». Здесь мы имеем пример терминологического многообразия для обозначения одного и того же понятия, которое может запутывать его содержание. И если нет оснований возвращаться к первоначальному термину, следовало бы уточнить более поздние его варианты и выбрать из них более удачный или придумать новое название.

Интересны приведенные Ковалевским материалы еще об одном пути эволюции адаптации — переходе первоначально нейтральных признаков в полезные для организма. Как уже отмечалось, этот способ адаптиогенеза был подмечен Дарвином, им же

приводились и соответствующие фактические иллюстрации. Ковалевский дополнил их палеонтологическими данными.

Изучая эволюцию конечностей у лошадиных, Ковалевский убедительно показал существование в филогенезе этой группы ряда особенностей в строении конечности, приобретающих адаптивное значение лишь впоследствии. Так, у палеотерия к одной из фасеток на дистальной ее стороне примыкает пястная кость третьего пальца. Эта особенность имеется также у носорога, тапира и является, по мнению Ковалевского, признаком, унаследованным от общего предка. Однако для такого сочленения пястной кости и фасетки характерно то, что последняя, будучи расположенной у палеотерия под большим углом к третьему пальцу, не дает возможности опираться на нее и остается до некоторого времени бесполезной. У всех названных животных «это сочленение есть типический, унаследованный признак, не приносящий никакой пользы организму» (Ковалевский, 1873, с. 42). Однако у анхитерия угол между третьим пальцем и фасеткой уменьшается настолько, что она уже начинает придавать конечности некоторую опору на палец. Таким образом, этот «первоначально бесполезный типический признак начинает утилизироваться» (там же). Дальнейшая его эволюция идет по пути интенсификации приобретенной полезной функции. У гиппариона фасетка уже довольно прочно упирается в палец, а у лошади полностью формируется в качестве опоры среднего метаподия.

На приведенном примере Ковалевский продемонстрировал, каким образом в процессе совершенствования отбором одного признака (стопы конечности) включается другой признак (сочленение пястной кости и фасетки), вначале бесполезный, но уже присутствующий в качестве унаследованной от общего предка особенности, без которой эволюция конечности лошадиных в сторону специализации была бы невозможна. Ковалевский не только подметил здесь интересный факт потенциальной полезности признака и переход ее в адаптивную функцию, но, исходя из концепции Дарвина, дал ему рациональное объяснение.

В конце XIX в. все яснее намечаются контуры особой отрасли палеонтологических исследований, названной несколько позднее О. Абелем (Abel, 1912) «палеобиологией». По определению автора, палеобиология занимается реконструкцией образа жизни ископаемых организмов. В это определение предмета и задач новой науки входило выяснение не только самих условий жизни в прошлом как таковых, но и закономерностей их влияния на эволюцию организмов. Проблема адаптации в палеобиологических исследованиях представлялась как бы в двух срезах: статическом, когда приспособленность организмов фиксировалась исследователем в данное историческое время, и динамическом, когда изучалась смена приспособлений к исторически изменяющимся условиям жизни.

Оба эти момента нашли блестящее развитие в трудах ученика В. О. Ковалевского, знаменитого бельгийского палеонтолога

Л. Долло. Исходной методологической посылкой исследований Долло было выяснение процесса приспособления животных к условиям их прошлой жизни. Он работал с ископаемыми позвоночными (костистые рыбы, земноводные, динозавры и т. д.), которые представляли собой хорошо сохранившийся материал для палеоэкологических реставраций. Свой метод Долло называл «этологическим».¹ Выяснение адаптивной ценности отдельных структур, писал Долло, есть ключ к познанию экологии организмов в целом.

Чтобы составить наиболее полное представление об отношении между организмами и средой, считал Долло, этологический анализ необходимо дополнить историческим методом. Только знание динамики жизненных условий той или иной группы организмов позволяет раскрыть особенности ее приспособительной эволюции, которые в свою очередь дают возможность более точно решить и чисто филогенетические вопросы. Например, используя этологический и исторический методы, Долло выяснил историю приспособлений у стегозавров и трицератопсов. Строение таза у этих форм свидетельствует, что они произошли от динозавров, ходивших на двух ногах. Однако предками всех динозавров были четвероногие пресмыкающиеся; отсюда ясно, что переход к хождению на четырех ногах у стегозавров и трицератопсов был вторичным.

При изучении прошлой адаптивной эволюции Долло широко применял метод актуализма путем проведения аналогий с адаптивными особенностями ныне живущих организмов. Так, он устанавливает «адаптивный» ряд современных скатов, исходя из анализа особенностей их строения и условий обитания в средах с различной степенью освещенности. Предки скатов были «светлюбивыми» (нектонными) животными, затем постепенно становились обитателями все более затемненных слоев воды. Современные формы сохранили в себе следы этой эволюции, а некоторые даже вторично приспособились к нектонному образу жизни.

Таким образом, на богатом конкретном материале Долло блестяще доказывал дарвинистскую концепцию адаптивного характера эволюционного процесса. «Своими работами Долло показал, что палеонтология обладает могучими средствами выяснения этологического значения адаптивных признаков, а также причин возникновения и развития этих последних» (Давиташвили, 1948, с. 230).

¹ В современном употреблении слово «этология» имеет много оттенков, но чаще всего обозначает поведение организма в смысле отношения его к окружающим условиям в процессе индивидуальной жизни. Долло трактовал это понятие не всегда однозначно. В одних случаях этологию он рассматривал в узком смысле, как учение о приспособительном значении отдельных частей организма. В работе «Этологическая палеонтология» (Dollo, 1909) в предмет этологии включал уже весь круг вопросов, связанных с отношениями организмов к их естественной среде обитания.

Одновременно с Долло в области палеоэкологических исследований работали другие известные ученые (И. Вальтер, О. Абель, Н. Н. Яковлев), творчество которых подробно проанализировано Л. Ш. Давиташвили (там же, с. 226—235). Работами этих авторов был не только значительно расширен круг самих объектов изучения, но и обнаруживались новые данные собственно экологического характера, связанные с изменением геологической обстановки.

Итак, эколого-палеонтологическое направление уже в период его формирования внесло существенный вклад в укрепление дарвиновской идеи об адаптивном содержании эволюции. Ценность полученных здесь данных заключалась также в том, что они, хотя и косвенным образом, свидетельствовали в пользу главного положения дарвинизма о борьбе за существование и отборе как движущих силах адаптивной эволюции.

ЭКОЛОГО-МОРФОЛОГИЧЕСКОЕ НАПРАВЛЕНИЕ

Принципиальное открытие Дарвином закона естественного отбора как причины эволюции адаптаций еще не означало, что это открытие так же легко будет принято, как, например, закон всемирного тяготения. О действии отбора в природе можно было судить лишь косвенно, т. е. по результатам его действия. А поскольку не было объективной возможности по существу исследовать сам селективный процесс, усилия Дарвина и последователей направляются в основном на изучение результатов отбора. Это и понятно, так как результаты процесса легче поддаются познанию, чем сам процесс во всей его сложной динамике.

Доступнее всего было проводить исследования адаптивной эволюции на примерах возникновения приспособлений морфологического характера, которые лежат, если можно так выразиться, на поверхности объекта наблюдения. В этом направлении исследований дарвинистами были выполнены классические работы по изучению покровительственных окрасок, мимикрии, органов механической защиты и других адаптаций морфологического характера. Они убедительно показали, что причиной возникновения и эволюции таких адаптаций может быть только естественный отбор. Работы первых экологов-дарвинистов в этой области имели непреходящее значение для укрепления дарвинизма с самой открытой для критики в то время стороны — положения о творческом характере действия естественного отбора.

Начало эколого-морфологическому направлению было положено оригинальными исследованиями английского натуралиста Г. Бейтса. Начиная с 1848 г. и в продолжение одиннадцати лет Бейтс исследовал тропическую фауну в районе р. Амазонки, обобщив свои наблюдения в виде дневниковых записей, опубликованных отдельной книгой в 1863 г. (русский перевод — 1958 г.).

По возвращении на родину Бейтс в ноябре 1861 г. сделал в Линнеевском обществе доклад, посвященный открытому им явлению мимикрии у тропических бабочек. Через год после доклада Бейтс публикует в трудах Линнеевского общества свою знаменитую статью «Сообщение о фауне насекомых Амазонской долины», в которой излагаются основы теории мимикрии (Bates, 1862).¹

Бейтс обнаружил факт удивительного сходства между разными видами бабочек. Представители семейства белянок (Pieridae) по размерам, форме, раскраске тела и крыльев очень сходны с другими видами бабочек, принадлежащих к отдаленному от них в систематическом отношении семейству геликонид (Heliconidae). Подражание доходит до мельчайших деталей. Крылья, усики и брюшко белянок удлинились до размеров, свойственных геликонидам. Между различными родами последних встречаются отличия в окраске. Особи рода *Mechanitis* имеют полупрозрачную коричневую окраску с желтыми и черными полосами. Род *Methona* отличается крупными размерами своих особей с более прозрачными крыльями, испещренными черными поперечными полосами. Представители рода *Ithomia* имеют еще более нежную окраску с каймами и поперечными линиями черного и оранжевого цвета. Замечательно, что все эти разнообразные формы окрасок у геликонид с удивительной точностью скопированы разными видами белянок. Последние подражают своей модели и в поведении: придерживаются мест обитания геликонид и даже усвоили их манеру спокойного и медленного полета.

Существенным условием эффективности мимикрии должна быть малая численность вида-подражателя (по расчетам Бейтса, она составляет не более 1 особи на 1000 экземпляров вида-модели). Тщательные наблюдения Бейтса и других натуралистов, в частности Г. Бельта и А. Уоллеса, обнаружили, что геликониды очень редко подвергаются нападению хищников, в то время как белянки поедаются ими охотно. Знакомство с концепцией естественного отбора Дарвина дало Бейтсу ключ к объяснению этого явления. Возникновение мимикрии на основе образования морфологических приспособлений у вида-подражателя (белянок) Бейтс объяснил отбором, агентом которого являются насекомоядные птицы. Геликонид птицы не трогают, так как они ядовиты; сходство же белянок с геликонидами и обеспечивает им защиту от хищников.

В такой же трактовке предстал налицо результат отбора, но требовалось объяснить сам процесс создания этой удивительной адаптации. Для данного объяснения было в конце концов неважно,

¹ Ф. Шеппард (1970, с. 163) ошибочно приписывает приоритет в открытии мимикрии А. Уоллесу на бабочках Юго-Восточной Азии и Р. Траймену на бабочках Африки. Сам Уоллес (1878, с. 202) отмечал, что Бейтс впервые обратил внимание на этот факт и предложил само слово «миметизм» (mimicry). Работа Траймена (Trimen, 1869) была опубликована в тех же «Трудах Линнеевского общества» на 7 лет позднее статьи Бейтса.

какие причины вызвали появление несъедобных геликонид, важно установить, каким образом возникли мимикрирующие формы белянок.

В полном соответствии с эволюционной схемой Дарвина Бейтс пришел к выводу, что возникновение мимикрии началось с наследственной вариации белянок, случайно оказавшейся в некоторой степени сходной с геликонидами (видом-моделью). Затем через серию переходных форм отбор привел постепенно к совершенствованию мимикрии вплоть до образования поразительного сходства подражателя с моделью.

Замечательным выводом классической статьи Бейтса было утверждение о том, что эволюция адаптаций и видообразование — это единый процесс, осуществляемый естественным отбором: «... процесс, благодаря которому миметические аналогии образуются в природе, является проблемой, включающей в себя вопрос о происхождении видов и приспособлений вообще» (цит. по: Карпентер, Форд, 1935, с. 15). Мимикрию Бейтс рассматривал как один из способов более широкой категории приспособления — защитной окраски (или маскировки), уже объясненной с позиции естественного отбора Дарвином и Уоллесом.

Исследования Бейтса по мимикрии представляли собой такого рода работу, которая на фактическом материале доказывала реальность естественного отбора как причины создания приспособлений наиболее наглядного — морфологического характера. Убедительная логика факта и комментирующей его теоретической концепции настолько слились здесь воедино, что оказались надолго одним из самых убедительных аргументов в пользу принципа селектогенеза. Первым, кто сразу понял и оценил работу Бейтса, был Дарвин, который «с жадностью искал единомышленников-натуралистов» (Соболь, 1958, с. 21). Он лично слушал доклад Бейтса, под впечатлением которого и после прочтения статьи 1862 г. писал автору: «По моему мнению, это одна из самых замечательных, самых изумительных статей, какие я когда-либо читал. Случаи мимикрии поистине чудесны, и Вы превосходно связали множество аналогичных фактов» (*Life and letters of Ch. Darwin, 1888, t. II, с. 391—392*; цит. по: Соболь, 1958, с. 22).

Таким образом, Бейтс был одним из первых биологов, который осознал ценность учения Дарвина сразу, поскольку был подготовлен к этому своими исследованиями. Для него было ясно, что одним влиянием климата не объяснить процесс видообразования: «Следовательно, при выделении (образовании. — А. Г.) расы действуют, очевидно, не столь простые факторы, как непосредственное влияние внешних условий. Принцип естественного отбора, провозглашенный недавно Дарвином, дает, по-видимому, связанное объяснение фактам» (1958, с. 406). И он превосходно показал справедливость этого принципа на примере эволюции мимикрирующих форм, заложив основы целого направления эколого-энтомологических исследований дарвинистского содержания.

Сходство между съедобными и несъедобными видами, охарактеризованное Бейтсом «фальшивой предупреждающей окраской», получило позднее в честь ее первооткрывателя название «бейтсовской мимикрии» (Шеппард, 1970, с. 163).

Г. Бейтс не занимался специально вопросами эволюционной теории, подобно Дарвину или Вейсману, он был, как и многие другие ученые прошлого века, эволюционистом типа «прикладного» исследователя и даже любителя. В своем основном труде «Натуралист на реке Амазонке» (1862) он совсем мало внимания уделил явлениям мимикрии, указав в основном на нее как на одну из многих форм защитной окраски, например имитации под цвет почвы, листвы, коры деревьев или уподобления сухому листу. К защитным приспособлениям относил он и отпугивающие запахи, характерные для ряда насекомых. Позднее Бейтс вообще мало интересовался проблемой защитных и других приспособлений, основные интересы его переместились в область систематики насекомых.

В обнаружении явления мимикрии мы видим пример научного открытия, которое для историка-методолога интересно в двух отношениях. С одной стороны, такое, казалось бы, незначительное с общебиологической точки зрения явление, как миметическое сходство разных видов, было опубликовано в почтенном и широко доступном журнале («Труды Линнеевского общества»), но могло остаться незамеченным или привлечь внимание лишь узкого круга специалистов. В действительности же открытие Бейтса сразу обратило на себя внимание научной общественности, так как в подобного рода исследованиях остро нуждалась эволюционная концепция, построенная на принципе естественного отбора. Для исторического сравнения вспомним, что сделанные в это же время открытия Г. Менделя (Mendel, 1866), намного превосходящие по своему значению для биологии факт обнаружения мимикрии, оказались не понятыми современниками. Во-вторых, значимость открытия мимикрии была велика и в том отношении, что его автору достаточно было опубликовать единственную статью на эту тему, чтобы внести свое имя в список известных ученых-эволюционистов. Немного таких исследователей, которые ограничились бы всего одной статьей, посвященной крупному открытию.

Вслед за Дарвином его сторонники сразу же оценили сильные стороны открытия Бейтса для доказательства концепции естественного отбора как причины эволюции адаптаций и видообразования. Явление мимикрии, необъяснимое никакими другими гипотезами, представляется им неопровержимым аргументом в пользу дарвинизма.

Из ранних дарвинистов наибольший вклад в развитие теории мимикрии сделал А. Уоллес. Сходство между различными видами насекомых, писал он, замечено уже давно, но «только в течение последних лет пришли к заключению, что это сходство имеет известное значение и приносит насекомым прямую пользу» (Уоллес, 1878, с. 204). Анализ имеющихся данных приводит Уоллеса

к трем общим выводам, или «законам». 1. В большинстве случаев мимикрирующий вид обитает в одной местности с видом-моделью. 2. Вид-модель является представителем группы, богатой видами, с большой численностью особей и специальными средствами защиты. 3. Виды-подражатели всегда имеют гораздо меньшую численность особей в сравнении с моделью.

Уоллес приводит много примеров подражания у бабочек, жуков, кузнечиков и у позвоночных (змей, птиц, млекопитающих). Здесь же Уоллес разбирает возражения, выдвинутые против теории миметизма Бейтса, и показывает их явную несостоятельность (1878, с. 241—244). Больше всего интересуется его вопрос о происхождении миметизма, поскольку правильный ответ на него есть одновременно и аргумент в защиту дарвинизма в целом. «Самым доказательным из числа этих фактов (факты мимикрии и защитных окрасок. — А. Г.) будет тот, что нам известны различные степени миметизма и покровительствующего изменения, а это служит неопровержимым доказательством существования естественного процесса, который управляет происхождением этих явлений» (там же, с. 242).

После Дарвина много внимания уделил Уоллес исследованиям покровительственных окрасок и других защитных приспособлений. Располагая богатейшим материалом по защитным адаптациям, собранным в разных частях света, Уоллес уверенно утверждал, что объяснить их происхождение и эволюцию можно только принципом естественного отбора. За это объяснение говорят факты постепенных переходов ко все более совершенным защитным окраскам и миметическому сходству, подражания не только неорганическим предметам, но и живым организмам (что исключает гипотезу прямого или функционального приспособления), низкой численности подражателя, как видовой адаптации, и условия мимикрии. Вместе с тем объяснение всех этих явлений принципом отбора не исключает, а предполагает необходимость исследования конкретных путей эволюции защитных приспособлений. «Разнообразные пути, благодаря которым окраска и форма животных делаются для них покровительственными, различные маскировки их. . . — все это представляет еще совершенно неразработанное поле для зоологов. . .», — писал Уоллес (там же, с. 264), подводя итоги исследованиям проблемы эволюции защитных адаптаций в книге «Естественный подбор».

Позднее в капитальной сводке «Дарвинизм» (Wallace, 1896а, русский перевод — 1898 г.) Уоллес три главы посвятил подробному изложению вопроса о защитных окрасках у животных, а также главу о полезных окрасках у растений. Эти материалы он рассматривает как лучшее фактическое доказательство творческого действия отбора по созданию и эволюции приспособлений морфологического характера. Уоллес убежден, что лишь дарвиновская концепция дает объяснение таким сложным явлениям сугубо синэкологической природы, как мимикрия: «Многие авторы отрицали возможность развития подобного удивительного

сходства путем накопления постепенных изменений; но если читатель вспомнит огромное количество изменений, которые, как доказано, существуют у всех организмов, исключительно быстрое размножение насекомых и постоянно происходящую ожесточенную борьбу за существование, затруднение потеряет свою силу. . .» (Уоллес, 1898, с. 365—366). Эта убежденность первого соратника Дарвина в логической безупречности их эволюционной концепции подтверждалась все новыми фактами, которые накопились за два десятилетия после издания книги «Естественный подбор». Главная мысль Уоллеса, без сомнения, заключалась в том, чтобы доказать реальность естественного отбора путем фактических иллюстраций адаптивного содержания эволюции, и наоборот — адаптивное содержание эволюции объяснить принципом естественного отбора. Это был диалектический подход к пониманию проблемы эволюции адаптаций, основанный к тому же на анализе массы разнообразного материала, собранного в природе и частично полученного путем эксперимента.

Пионерские исследования Бейтса и Уоллеса продолжили Ф. Мюллер и А. Вейсман по изучению эволюции так называемых «пассивных» адаптаций. Кроме покровительственных и предупреждающих окрасок к этому классу адаптаций относятся защитные структуры в виде костных, роговых, хитиновых покровов (панцыри, иглы, шипы, раковины и т. д.), разнообразные приспособления семян к воздействию неблагоприятных условий и к распространению (планируемые и переносимые водой с помощью парашютов, зонтиков, опушенности и т. п.).

Много примеров «пассивных» адаптаций, а также приспособлений у членов семей колониальных насекомых, которые не принимают участия в размножении (рабочие особи, «солдаты»), приводил Вейсман (Weismann, 1876) в доказательство того, что эти приспособления не могли возникнуть и эволюировать путем прямого приспособления с последующим наследованием, так как рабочие особи и «солдаты» не принимают участия в размножении. Это были поистине приспособления, которые мог создать только естественный отбор, в частности отбор особей-маток, продуцирующих полиморфную структуру семей со все более совершенной организацией разделения функций между ее членами. Приспособления у бесплодных особей в колонии муравьев, писал Вейсман, «могли возникнуть лишь путем подбора родителей муравьев, т. е. таким образом, что постоянно те родители имели наибольшие шансы на сохранение своей колонии, которые производили наилучших рабочих; никакое другое объяснение немыслимо» (1894, с. 13). Здесь Вейсман развивает мысль Дарвина¹ о происхождении сложных приспособлений к «общественной жизни» у насекомых только в результате отбора, по современной терминологии, —

¹ Л. Я. Бляхер (1971б, с. 40) отмечает, что за 20 лет до Вейсмана те же примеры против ламаркизма приводил Г. Зейдлиц. Известны они были и Дарвину.

группового отбора. Факты таких адаптаций не способны объяснить никакие другие концепции, в том числе и автогенетические, типа «филетической силы развития» (Weismann, 1876, S. 295). Вейсман обратил также внимание на адаптивное значение отпугивающих окрасок и показал возможность их создания селективным путем (Weismann, 1902).

Ф. Мюллер предположил существование другого пути эволюции миметических адаптаций в отличие от описанного Бейтсом (см.: Шеппард, 1970, с. 164—166). Согласно гипотезе Мюллера, оба вида подражают друг другу и оба являются несъедобными. Но мимикрия здесь обоюдно полезна, поскольку молодые птицы истребляют все же некоторый процент особей, но в пересчете на два вида он будет меньше, чем на один. Ф. Шеппард отмечает, что гипотеза Мюллера была подтверждена в 60-е годы в работе Л. Бровера с сотр. Описанный случай мимикрии получил название «мюллеровской» и имеет, по-видимому, гораздо меньшее распространение в природе в сравнении с «бейтсовской» мимикрией. Об этом можно судить хотя бы по значительному контрасту в количестве публикаций. Обсуждению «бейтсовской» мимикрии находилось обязательное место в дарвинистской литературе, что понятно по причинам, изложенным выше.

Кроме работ дарвинистов-классиков, часть которых нами была рассмотрена, можно было бы привести десятки и десятки исследований данного вопроса от Бейтса до наших дней (например, Poulton, 1898, 1902, 1908; Лысковский, 1906; Piepers, 1907; Wegner, 1908; Plate, 1913; Карпенгер, Форд, 1935; Шеппард, 1970, и мн. др.), которыми со всей убедительностью было показано, что покровительственные окраски и разные формы мимикрии — это доказательства не только адаптивного содержания эволюции, но и творческой роли естественного отбора.

По словам К. М. Завадского (1973, с. 59), Бейтса следует считать основоположником английской школы энтомологов-дарвинистов, уже более столетия разрабатывающей фундаментальные проблемы эволюционной теории. Эта оценка вполне справедлива. Школа сформировалась и развивалась не только потому, что начало исследованиям дал Бейтс. К основоположникам ее с не меньшим правом можно отнести и Уоллеса. Дело в том, что внимание английских энтомологов XIX в. и позднее к явлениям покровительственных окрасок и мимикрии было обусловлено особенностями этих признаков. В тот период, как уже отмечалось, эффективность естественного отбора можно было изучать лишь по его результатам, что методически гораздо доступнее, чем исследование самого процесса. Защитные же окраски были наиболее удобным объектом исследования, поскольку для обнаружения их адаптивной ценности требовалось лишь такое качество исследователя, как наблюдательность.

Викторианская эпоха в истории Англии характеризуется как «эпоха парусных кораблей», на которых предпринимали путешествия в разные части света многочисленные путешественники-

натуралисты. Они-то и положили начало широкому увлечению коллекционированием животных, среди которых насекомые занимают первое место как по числу видов, так и по разнообразию признаков. Интерес к сборам коллекций у более пытливых натуралистов сопровождался и крупными научными открытиями, как это хорошо видно на примере Бейтса и Уоллеса. В дальнейшем, конечно, интерес английских энтомологов (например, Е. Паультон, С. Сандерс, Г. Кэтлуэлл) все более концентрировался на исследовании проблем, уже прямо связанных с разработкой теории эволюции. На примере деятельности школы английских энтомологов, как на своеобразной исторической модели, далее мы увидим тот путь, которым шло развитие дарвиновской концепции эволюции: от сбора доказательств адаптивного характера эволюции до экспериментального подтверждения естественного отбора как причины эволюции адаптаций.

Проблема защитных адаптаций и их эволюции живо интересовала ученых и в других странах (например, Seidlitz, 1875 — в России; Todd, 1888 — в Германии). Для нас важно было обнаружить отношение ученых разных стран к проблеме эволюции защитных адаптаций, и в частности мимикрии, по двум соображениям. Во-первых, решение данной проблемы в позитивном плане свидетельствовало о признании дарвинизма и способствовало более широкому распространению этого признания среди научной общественности. Во-вторых, интерпретация фактов защитных приспособлений (покровительственных, предохраняющих, отпугивающих окрасок, мимикрии) в духе концепции естественного отбора служила убедительным свидетельством несостоятельности всех других эволюционных учений и критических выступлений против дарвинизма.

Характерна в этом отношении книга дарвиниста из г. Дерпта (Гарту) Георга Зейдлица (Seidlitz, 1875), которая состоит из двух частей, как бы противостоящих друг другу. В первой части «Окраска как естественное защитное средство» дается классификация защитных окрасок: 1. «Абсолютная (allgemeine) приспособленность» — покровительственная окраска, которая делает животное совершенно незаметным в состоянии покоя. 2. «Специализированная приспособленность» — окраска и форма тела соответствуют предметам неорганической природы. 3. Мимикрия. Далее автор кратко рассматривает историю изучения адаптивных окрасок у разных групп (моллюсков, ракообразных, рыб, амфибий, рептилий). Зейдлиц полагает, что объяснять происхождение таких приспособлений, кроме ссылок на всемогущество естественного отбора, следует и с помощью дополнительных принципов, уточняющих особенности процесса происхождения адаптаций. В объяснении защитных приспособлений, пишет он, «мы должны исходить из установленного Дарвином основного закона, согласно которому орган может возникнуть не путем новообразования, а через дифференциацию уже имеющейся структуры путем смены функции. . .» (1875, S. 26). По принципу разделения труда воз-

ники адаптивные клеточные структуры, ответственные за тактильные, термочувствительные и светочувствительные реакции.

Вторая часть книги «Бэр и теория Дарвина» посвящена целиком изложению основных возражений против дарвинизма, выдвинутых К. Бэром. Отношение автора книги к Бэру было сложным, продиктованным, с одной стороны, уважением к нему как известному ученому и личной симпатией, с другой — как к противнику дарвиновской концепции, на защиту которой открыто выступил Зейдлиц.¹ Он писал: «Мы придерживаемся единого мнения, что она (дарвиновская концепция. — А. Г.) может укрепиться среди естествоиспытателей только как теория естественного отбора» (цит. по: Бляхер, 1971б, с. 14).

Данные по эволюции защитных адаптаций широко использовались Дж. Роменсом для укрепления позиций дарвинизма. Несмотря на попытки чрезмерно преувеличить роль изоляции в эволюционном процессе, Роменс придерживался правильной общей позиции, утверждая, что теория Дарвина «является прежде всего теорией приспособления, а уже затем теорией обладающих ими видов» (1899, с. 216).

В цитированной книге Роменс отводит специальную главу (VIII), в которой собраны «доказательства в пользу теории естественного отбора». Они представлены автором в трех группах фактов. Во-первых, вытеснение менее приспособленных туземных видов более жизнеспособными пришельцами. Во-вторых, не обнаружено ни одного признака, который был бы полезен другому виду. В-третьих, убедительным свидетельством того, что естественный отбор является главной причиной эволюции, надо признать факты одомашнивания (имеется в виду аналогия с искусственным отбором).

Все эти факты и выводы, как известно, были приведены еще Дарвином. Повторение их в качестве главных доказательств справедливости дарвинизма одним из его видных представителей во второй половине XIX в. свидетельствовало еще и о том, что попытки развить и далее обосновать концепцию отбора ограничивались логическими рассуждениями либо сводились к сбору дополнительных подтверждений принципа «утилитарной» эволюции. Так, Роменс приводит пример удивительного сходства ядовитой (*Elaps*) и не ядовитой (*Erythrolampus*) змей, вошедший затем во многие учебники по дарвинизму (например, Шмальгаузен, 1969).

Дж. Роменс указывает на важность для учения о естественном отборе еще одного методологического положения, которое последователи Дарвина, по его словам, как правило, оставляют без внимания: «... естественный подбор может начать действовать

¹ Об этом эпизоде в биографии Зейдлица подробно рассказывается в статье Л. Я. Бляхера (1971б, с. 48—57), открывшей нам малоизвестного дарвиниста из Дерпта. В статье комментируется много высказываний Зейдлица по проблеме целесообразности и эволюции адаптаций.

лишь в том случае, когда степень приспособления уже достаточно высока, для того чтобы оно могло идти в счет в борьбе за существование» (Роменс, 1899, с. 215). Иными словами, признак уже должен обладать начальной «подборной ценностью», чтобы далее его мог совершенствовать отбор. Эта мысль в дальнейшем была зафиксирована в таких терминах, как «селективная ценность» (Fisher, 1930), или «адаптивная ценность», которые широко вошли в современную литературу. Ясно, что в интерпретации Роменса понятие селективной ценности было направлено против возражения дарвиновской концепции, согласно которому начальные, мелкие изменения признака не могут быть объектом отбора, так как не обладают ощутимой пользой.

Главные итоги развития эколого-морфологического направления кратко могут быть сведены к следующему. Существенным выводом из исследований первых экологов-дарвинистов было обнаружение постепенного характера выработки морфологических адаптаций. Предпринимались также попытки показать адаптивное (селективное) значение начальных шагов в образовании новых признаков. Несомненным достижением было и исследование формирования сложных комплексных адаптаций, в особенности синэкологической природы (например, мимикрия, инстинкты колониальных животных). Все эти данные не только демонстрировали адаптивный характер эволюционного процесса, но и свидетельствовали о том, что движущей силой эволюции самых разных приспособлений является естественный отбор.

ЭКОЛОГО-ФИЗИОЛОГИЧЕСКОЕ НАПРАВЛЕНИЕ

Это направление было представлено двумя сильно различающимися областями исследований проблемы адаптации. Одна из них целиком связана с изучением процессов морфогенеза, в основном у растений, в результате чего было получено много интересных сведений по онтогенетическим адаптациям. К изучению проблемы собственно эволюции адаптаций эти данные имели отношение в той мере, в какой они показывали значение адаптивной модификационной изменчивости как фактора эволюции. Вторая область исследований непосредственно связана с решением проблемы эволюции адаптаций. Здесь были выполнены классические исследования эволюции дыхательных функций у растений, эволюции фотосинтеза, выработки специфических адаптаций к засухе и др. Полученные данные убедительно показали, что и на уровне физиологических процессов результаты эволюции можно интерпретировать в качестве следствий адаптациогенеза, а причину их создания усматривать в действии естественного отбора.

Общая трактовка адаптации, как способности организма нормально существовать в определенной среде (Bell, 1833), во второй половине XIX в. была существенно конкретизирована в связи с изучением индивидуальной адаптивной изменчивости (онтогенетических адаптаций). Широкие исследования адаптивного формо-

образования были начаты ботаниками, и это неудивительно, так как растения в силу прикрепленности их к субстрату обладают наиболее выраженной индивидуальной изменчивостью по многим признакам. Данный факт отметил К. А. Тимирязев: «Изучение этой категории явлений (изменчивости. — А. Г.) касается и растительного, и животного мира, но в первом, благодаря, так сказать, прикованности растения к месту обитания, ранее обратило на себя внимание и дало наиболее обильные и точные результаты; они положили начало двум новым отраслям ботаники: физиологической географии растений и экспериментальной морфологии» (Соч., 1939в, т. VI, с. 160—161). Разделение этих отраслей Тимирязев проводил по методике исследований: физиологическая география растений основывалась на методе полевых наблюдений, экспериментальная морфология — на лабораторных опытах, что и явствует из самого ее названия. Существует и «промежуточная», объединяющая оба эти метода область исследования. Тимирязев ссылался здесь на знаменитые опыты Г. Бонье, который перенес, например, обыкновенную земляную грушу в условия Пиренейских гор и наблюдал там формирование типично горной модификации этого растения.

Первые работы по экспериментальной морфологии появились еще в конце XVIII—начале XIX в. (см.: Клебс, 1905). Среди них отмечаются прежде всего наблюдения английского физиолога растений Т. Э. Найта (Knight, 1841), известного также своими опытами по гибридизации и селекции. Найт обратил внимание на некоторые значительные отклонения в процессах нормального формообразования при необычных условиях произрастания. Например, у картофеля образовывались клубни на воздушных побегах, а подземные побеги превращались в воздушные. Подобные явления модифицированного роста позднее были названы «морфо-зами» и отмечен их нецелесообразный характер в нормальных условиях среды (Шмальгаузен, 1938). Найт, естественно, так не думал, но и подмеченные им факты влияния внешних условий на изменение морфогенеза растений, как писал Г. Клебс (1905, с. 19), до середины XIX в. оставались вне интереса физиологов. Этот интерес возник «в связи с победой теории Дарвина» (там же), которая стимулировала и постановку экспериментальных исследований.

Одним из первых, считает Клебс, признавшим всю важность данного направления, был В. Гофмейстер (Hofmeister, 1867, 1868), который показал значение внешних условий, прежде всего света и силы тяжести, на процессы образования и развития органов растений. Исследования по морфогенезу растений, его обусловленности факторами среды активно развернулись в последующее время и составили важный раздел ботанической науки, лежащий на стыке морфологии и общей физиологии растений (Frank, 1870; Vöchting, 1878; Goebel, 1898, 1900, и мн. др.). С момента появления работ В. Ру (Roux, 1881, 1895, 1912) изучение причинной обусловленности морфогенеза распространяется и

на животных. «Но не следует забывать, что главный толчок всему этому направлению исследования, — писал Клебс, — дал великий Дарвин. Только его глубокомысленная попытка найти для целесообразности организмов механическое объяснение освободило морфологию от тяготевшего над ней заклятия самой узкой односторонней телеологии. Только с этого момента освобождился путь для развития каузальной, исследующей причины явлений физиологической морфологии» (1905, с. 3). Клебс правильно подметил сковывающее влияние объективной телеологии (в духе Пейли) на развитие новой науки — «физиологической морфологии» в додарвиновский период.

Пионерами в области экспериментальных исследований адаптивной индивидуальной изменчивости у растений были отечественные ученые (см.: Рязанская, 1960). Важность работы в этом направлении представлялась не только для морфологии растений как таковой, но и связывалась с необходимостью развития дарвиновской концепции эволюции. Об этом можно судить по следующему высказыванию одного из основателей эколого-морфологического направления в ботанике А. Н. Бекетова: «То, что можно назвать экспериментальной морфологией, есть шаг вперед после Дарвина. На этом пути еще мало сделано, но это путь верный» (1860, с. 537).

Исходный принцип экспериментальных исследований Бекетова заключался в поисках причин адаптивного морфогенеза растений. Так, адаптивные изменения в строении, форме, размерах, расположении листьев, интенсивности их окраски он ставил в прямую зависимость от влияний внешней среды, в частности от силы и направления солнечного освещения (Бекетов, 1865). Констатируя сам факт приспособительной изменчивости в онтогенезе растений, Бекетов не смог дать ему причинное объяснение, кроме ссылок на влияние условий внешней среды. В его высказываниях присутствовало и допущение автогенетического толкования, а возможно, здесь проявилась и погрешность стиля. Характерно, например, такое заключение: «Итак, соображения, в которые я вошел по поводу отношений между направлением плоскостей освещения растения и лучами света, показывают, что в царстве семенных растений действительно существует стремление приспособиться к тем световым условиям, которыми окружено каждое растение на разных точках своего обитания. Соображения эти показывают, что наука может уже приступить к более точному исследованию указанного мною явления». (Бекетов, 1865, с. 298). Из этого высказывания, которое можно недвусмысленно расценить в духе Ламарка, видно, насколько неясным оставался вопрос о причинах и механизме адаптивной индивидуальной изменчивости в 60-х годах прошлого века.

Однако Бекетов совершенно правильно построил прогноз относительно необходимости экспериментальных исследований адаптивного морфогенеза у растений с применением точных методик. Его прогноз в скором времени оправдался, а призыв к развер-

тиванию исследований такого рода нашел сторонников среди как отечественных, так и зарубежных ученых.

В 60—70-х годах развернулась деятельность казанской школы ботаников, возглавляемой Н. Ф. Леваковским (Н. Б. Лазарев, С. М. Смирнов, Ю. К. Шелль). В большой серии экспериментов изучалось влияние различных факторов абиотической среды (свет, температура, влажность и др.) на модификации морфогенеза у гороха, фасоли, моркови, салата. Свои эксперименты Леваковский (1868) и его ученики ставили с вполне определенной целью, преследующей выяснение причин первоначальных отклонений в формообразовании растений. Как отмечалось, для дарвинизма 60—70-х годов эта проблема была далеко не второстепенной: ее решение давало ключ к пониманию исходного материала для естественного отбора и тем самым во многом определяло позитивное отношение к учению Дарвина. Именно в таком контексте характеризовал К. М. Завадский (1973, с. 90) эксперименты по образованию модификаций у растений; как попытки «моделировать самые первые шаги эволюции». В действительности, это были даже не «шаги эволюции», а лишь ее предпосылки в форме адаптивной модификационной изменчивости.

Интерес биологов-дарвинистов к явлениям индивидуальной изменчивости был продиктован вполне понятными причинами. Как известно, сам Дарвин в книге «Происхождение видов» сознательно обошел вопрос о причинах изменчивости. Тем не менее этот вопрос был далеко не безразличным для дарвинизма. Мы знаем, что Дарвин после 1859 г. стал придавать ему очень важное значение. Об этом свидетельствуют многие места в его труде «Изменения домашних животных и растений» (1868). Не удовлетворившись собранным фактическим материалом, Дарвин вынужден был высказать весьма сомнительную по своей научной ценности гипотезу пангенезиса.

Искания Дарвина в решении вопроса о причинах изменчивости вполне объяснимы, если учесть следующие обстоятельства. По его собственному признанию, естественный отбор не вызывает изменчивость, как считают некоторые авторы, «он предполагает только сохранение таких изменений, которые возникают и полезны организму при данных жизненных условиях» (Соч., 1939, т. 3, с. 328). Вставал закономерно вопрос: что же является исходным источником адаптивных новообразований? Получается, что в результате индивидуальной изменчивости сразу возникают адаптивные варианты, а отбор лишь выделяет их из массы неудачных вариаций. Именно такое толкование принципа отбора импонировало противникам дарвинизма, и именно на нем вырос весь механоламаркизм. Дарвин и его соратники прекрасно понимали, что нерешенность вопроса о причинах, механизме и закономерностях изменчивости будет оставаться предметом непреодолимой критики со стороны антиселекционистов и одновременно питательной почвой для многочисленных спекулятивных гипотез.

Вот почему все данные по изучению адаптивной индивидуальной изменчивости воспринимались дарвинистами как снимающие покров с «темного» вопроса об исходном материале для действия отбора и рассматривались как огромное достижение дарвинистской концепции эволюции. Значение этого факта Тимирязев с нескрываемым воодушевлением выразил в следующих словах: «Изучение зависимости форм и вообще всех особенностей растительных организмов от внешних факторов — новая глава физиологии растений, развившаяся за последнюю четверть столетия под названием *экспериментальной морфологии*, обогатилась многочисленными фактами, доказывающими, как безнадежно положение тех антидарвинистов, которые продолжают утверждать, будто явления изменчивости органических форм представляют нечто таинственное, необъяснимое. . . Таким образом, возражение, что дарвинизм, в конце концов, упирается в тайну явлений изменчивости, разбивается о самые несомненные факты, приобретенные за последние десятилетия, в особенности физиологией растений» (Соч., 1939в, т. 6, с. 161).

Однако уверенность в решении таинственной загадки природы изменчивости и факторов, ее обуславливающих, относилась лишь к фактам адаптивной модификационной изменчивости, которые, как уже отмечалось, давали основание и механоламаркистским концепциям прямого и функционального приспособления. Не случайно подавляющее большинство представителей дарвинизма второй половины XIX в. склонны были признавать концепции прямого приспособления и наследования приобретенных признаков в качестве дополнения к классической трактовке естественного отбора, сохраняющей за ним роль главного творческого фактора эволюции адаптаций. Это логическое противоречие могло быть устранено только после открытия причин и закономерностей наследственной изменчивости — основного исходного материала для действия естественного отбора. Не случайно также то, что в догенетический период более дальновидные сторонники дарвинизма выступили против концепций прямого приспособления и наследования приобретенных признаков и взамен предлагали не менее спекулятивные построения (например, гипотеза «зародышевого отбора» А. Вейсмана). И в этой связи, наконец, вполне объяснимо, почему представители неodarвинизма (А. Вейсман, А. Уоллес) отрицали какую бы то ни было роль модификационной изменчивости как фактора эволюции адаптаций. Со всей категоричностью об этом писал Л. Плате: «. . . Отбор сомаций (модификаций. — А. Г.) не может далее изменять расу, так как сомации не передаются потомству. Поэтому теория отбора принимает в расчет исключительно выживание мутаций» (Plate, 1913, S. 11). Лишь с открытием мутационной изменчивости в начале XX в. постепенно стала проясняться связь генетики с дарвинизмом, которая четко обозначилась к концу 20-х годов, к моменту формирования синтетической теории эволюции.

Вместе с тем исследования онтогенетических адаптаций под

углом зрения «прямого приспособления» способствовали усилению интереса дарвинистов к пониманию адаптивной модификационной изменчивости как одного из факторов эволюции. Исследования механоламаркистов (школы Г. Бонье и Р. Веттштейна, М. Штандфус, Фишер, Тоуэр и мн. др.) внесли много нового в познание причин индивидуальной изменчивости, в разработку аутоэкологических аспектов проблемы адаптации. Не исключено, что идеи механоламаркистов могли стимулировать появление на рубеже XIX—XX вв. первых гипотез (Д. Болдуин, Л. Морган, Г. Осборн), пытавшихся выяснить эволюционное значение модификационной изменчивости в связи с принципом естественного отбора. В 30-х годах резко возрастает интерес к этим гипотезам в связи с необходимостью решения исторически назревшей проблемы о соотношении ненаследственной и наследственной изменчивости. И до сих пор эта проблема не только не потеряла своей остроты, но остается весьма актуальной и, можно сказать, центральной проблемой всей теории адаптивной эволюции.

Если основу рассмотренных выше эколого-физиологических исследований составляло изучение адаптивного формообразования в онтогенезе, изучение процессов роста и развития в нормальных и измененных условиях среды, то другая область этих исследований заключалась в раскрытии филогенетических аспектов проблемы: предпосылок, причин и механизмов эволюции физиологических адаптаций.

Первым, кто отчетливо представлял себе всю важность конкретных исследований эволюционного процесса, был сам Дарвин. Хотя в своей знаменитой книге «Происхождение видов» Дарвин мастерски разработал теорию видообразования, он прекрасно понимал, что смоделировать в лаборатории или показать в природных условиях процесс формирования видов — для него и его современников дело нереальное. Нереальное потому, что никому еще не приходилось наблюдать этот процесс в силу его большой длительности, намного превышающей во времени человеческую жизнь. Совершенно неизвестны были и методики проведения наблюдений за видообразованием как в природе, так и в лаборатории.

По этой причине и в полном соответствии с главным положением своего учения об эволюции как адаптиациогенезе Дарвин обращается уже спустя несколько месяцев после опубликования «Происхождения видов» к изучению эволюции адаптаций. Направленность интереса Дарвина к этой проблеме во многом определялась и доступностью объектов исследования, из которых наиболее удобными были физиологические функции растений. Свой выбор Дарвин остановил на изучении раздражимости и двигательных функций.

Обращение Дарвина к разработке проблем фитофизиологии вызывало некоторое недоумение у ботаников, однако оно легко развеивается, если учесть стремление Дарвина собрать как можно больше аргументов в пользу эволюционной идеи (Манойленко,

1974, с. 53—54). Интерес Дарвина к функциям растений станет еще более понятен, если к этому заключению приложить сказанное нами выше об отношении его к принципу адаптивности эволюции. Возможно, определенную роль здесь сыграло и то обстоятельство, что его ближайшие коллеги (Уоллес, Бейтс, Гексли и др.) уже много сделали для доказательства новой концепции эволюции на исследованиях зоологического материала. О причинах повышенного интереса Дарвина к физиологии растений имеются свидетельства и его самого (Darwin, 1887—1888, vol. 2, p. 99).

Из проблем фитофизиологии первой по времени заинтересовала Дарвина проблема движения у лазящих и вьющихся растений. В работе «Движения и повадки лазящих растений» (1865 г.) кроме описания способности к лазанию у более сотни видов Дарвин пытается раскрыть и картину эволюции этой способности. С позиции учения о естественном отборе он четко поставил вопрос о том, что движения лазящих и вьющихся растений являются далеко не случайными, а представляют собой специализированные приспособления к строго определенным требованиям среды. Так, богатая разнообразными жизненными формами группа лазящих растений лиан объединяется одним общим признаком — способностью расти вверх, обвиваясь о другие деревья или предметы.

На большом фактическом материале Дарвин показал, что способность к лазанию является целесообразной реакцией, возникшей в результате борьбы за свет с другими видами растений и за экономию «строительного» материала. Сам Дарвин об этом писал так: «Растения становятся лазящими, как можно предполагать, для того чтобы добраться до света и выставить обширную поверхность своей листвы под его действие и под действие открытого воздуха. Это достигается лазящими растениями с удивительно малой затратой органического вещества по сравнению с деревьями, которым приходится поддерживать бремя тяжелых ветвей при помощи массивного ствола» (Соч., 1941, т. 8, с. 143). Из приведенных слов видно, что возникшую в процессе эволюции способность к лазанию можно рассматривать как своеобразное приспособление к паразитизму, позволяющее экономить органические вещества и не синтезировать излишнюю биомассу.

На примерах возникновения вьющихся и лазящих растений Дарвин показал не только эволюцию функции движения в результате модификаций исходной способности к круговой нутации, но и путь, которым эта эволюция осуществлялась на основе использования первоначально индифферентного признака. Историки данного вопроса справедливо отмечают, что исследованием лазящих растений Дарвин «обсудил важную эволюционную проблему — проблему адаптиогенеза» (Манойленко, 1974, с. 63). Мы не будем касаться вопроса о том, насколько во всем правильным были решения данной проблемы применительно к эволюции лазящих растений, однако мысли и выводы Дарвина несомненно будут учитываться при дальнейших исследованиях в этой области.

Разумеется, данной областью не ограничивался интерес Дарвина к проблемам эволюционной физиологии. Он занимается исследованием явлений раздражимости у растений и приходит к выводу, что это свойство возникло как приспособление каждого вида к определенным условиям среды. Раскрыть тонкий механизм данного явления Дарвин, естественно, не мог в силу исторической ограниченности знаний и отсутствия соответствующей техники эксперимента.

Анализ работ Дарвина по происхождению вьющихся и лазящих растений, а также раздражимости и «насекомоядности» у растений не оставляет сомнений в том, что этими работами закладывались основы новой науки — эволюционной физиологии. Выдающийся вклад Дарвина в формирование этой науки был обусловлен блестящим сочетанием в его творчестве теоретической подготовки и умения применить научную методологию к конкретным исследованиям.

Примеру Дарвина следовал один из основоположников эколого-физиологического направления в ботанике — К. А. Тимирязев. Дарвиновское учение он считал исходной методологической основой развития всех направлений биологической науки. Особенно четко видна необходимость применения здесь принципа адаптивности эволюции, который является интегрирующим началом всех биологических исследований. Коренной вопрос всей биологии, писал Тимирязев, заключается в объяснении соответствия между организацией и функциями живых существ, чем они принципиально отличаются от тел неорганической природы. «Отсюда понятно, что самой настоящей задачей науки стало разъяснение этой биологической гармонии, что лозунгом современной биологии стало это слово „приспособление“». Общим ключом для этого объяснения и явилось учение о естественном отборе» (Соч., 1939в, т. 6, с. 128).

Творчеству Тимирязева в области эволюционной физиологии растений посвящена огромная литература,¹ и здесь не место сколько-нибудь подробно останавливаться даже на отношении его к интересующей нас проблеме. Об этом можно прочитать в специальной литературе (Комаров, 1948а; Сенченкова, 1961; Манойленко, 1974).

Ограничимся утверждением, что правильная общеметодологическая позиция определила те успехи, которые были достигнуты Тимирязевым в конкретных исследованиях проблемы эволюции адаптаций и поставили его имя в число создателей эволюционной

¹ Правда, далеко не все работы о Тимирязеве правильно отражают многогранную деятельность этого ученого-энциклопедиста. В период господства так называемого «творческого дарвинизма» появилось много сочинений (например, Платонов, 1951; Колодяжный, 1965), в которых преднамеренно искажалась роль Тимирязева в развитии эволюционной теории в угоду «новой» методологии псевдодарвинизма. Творчество Тимирязева было противоречивым, им допускались ошибки в оценке новых направлений биологической науки и еще поэтому требует своего переисследования.

физиологии растений. Общий принцип в выборе серьезной научной проблемы, определении ее онтологической обоснованности и одновременно использование научной методологии исследования выражены Тимирязевым в следующих словах: «Распространенность какого-нибудь органа или свойства прямо наводит на мысль, что они имеют какое-нибудь полезное значение для обладающего ими организма» (Соч., 1937, т. 1, с. 237).

Дарвинистская позиция помогла Тимирязеву сориентироваться в исследовании биологического значения зеленого цвета растений. Распространенность данного признака настолько универсальна, характерна для мира растений, что никто и не задумывался над тем, какие собственно причины обуславливают эту универсальность. Широкое распространение признака необходимо связать с его полезностью — таков вывод Тимирязева, и он приступает к исследованию процессов усвоения углерода и образования органических веществ в зеленых частях растения. Экспериментальными работами по специально разработанной методике Тимирязев (1871, 1874 и др.) доказал функциональную связь между зеленым цветом растений (наличием хлорофилла) и процессом фотосинтеза.

Изучение энергетической стороны фотосинтеза обнаружило адаптивный эффект зеленого цвета — способность поглощать наиболее активные лучи солнечного спектра. «Таким образом, зеленый цвет, зависящий от своеобразного поглощения света зернами хлорофилла, является не случайным свойством растения, а тесно связан с самым существенным процессом его питания» (Соч., 1939в, т. 6, с. 162). Как эволюционист, Тимирязев, естественно, обсуждал вопрос о возникновении фотосинтеза, полагая, что впервые обладателями этого процесса стали морские водоросли.

Диалектический склад мышления Тимирязева наиболее ярко проявился при обсуждении проблемы транспирации у растений. Логически рассуждая, можно утверждать, что все большее увеличение фотосинтезирующей поверхности было бы полезно растению, поскольку обеспечивало бы большим количеством питательных веществ. В условиях влажных тропиков у многих видов наблюдаются очень крупные листья и вообще увеличенный объем биомассы. Однако в более умеренных широтах все острее вступает в действие противоречие между фотосинтезом и транспирацией: активность испарения влаги зелеными тканями растения становится сдерживающим фактором увеличения фотосинтезирующей поверхности. Природа находит здесь компромиссное решение: «Более совершенной мерой обороны против непродуманной траты воды должны считать такие листья, которые в течение всей жизни растения ограждают себя от излишнего испарения без ущерба для питания» (Соч., 1939а, т. 3, с. 156). С этой точки зрения становится понятной и эволюция специальных защитных приспособлений от чрезмерного испарения (восковая кутикула, регуляция устьиц, опушенность и т. п.).

Таким образом, анализ биологических явлений через призму единства формы и функции, с учетом принципа адаптивности эволюции был главным методологическим приемом в творчестве Тимирязева. Он твердо стоял на позиции утверждения концепции естественного отбора при объяснении эволюции адаптаций, хотя признавал отчасти реальность и гипотезы «прямого приспособления». В период господства организмоцентрического представления об единице адаптивной эволюции такой эклектизм был вполне закономерен. И реальный успех мог быть достигнут как раз не в выяснении конкретных причин и механизмов адаптиогенеза, а в изучении путей эволюции конкретных адаптаций, что Тимирязев и показал на примере эволюции фотосинтеза.

Если эволюционная физиология растений благодаря целеустремленной деятельности самого Дарвина и таких блестящих экспериментаторов и теоретиков-дарвинистов, как Тимирязев, быстро набирала силы, то иначе обстояло дело с формированием эволюционной физиологии животных. Трудности объединения дарвинизма и физиологии животных (зоофизиологии) были, на наш взгляд, как объективного, так и субъективного характера. Из числа первых наиболее существенной трудностью представляется слабый уровень развития интегративных процессов в биологии, разрыв общетеоретических и экспериментальных исследований в самой физиологии животных. Сюда же надо отнести и господство все того же организмоцентрического взгляда на единицу эволюционного процесса. Среди субъективных причин непонимания тех огромных перспектив, которые открывало бы проникновение исторического метода и принципа адаптивности эволюции в физиологию животных, следует назвать настороженность даже крупных ученых-физиологов к теории Дарвина, которая воспринималась большинством из них, по словам Э. Геккеля (Haeskel, 1874, S. 131), как «недоказанная и беспочвенная гипотеза». У одних физиологов «дарвинофобия» диктовалась влиянием на их умы уже входящей в моду позитивистской методологии, отрицающей эвристическую ценность теории как метода познания. Другие склонны были рассуждать в духе кантовского субъективного идеализма, как например К. Бернар, который писал: «Целесообразность не есть физиологический закон; она не есть и закон природы, это скорее рациональный закон ума» (Бернар, 1878, с. 278, цит. по: Бабский, Григорьян, 1972, с. 356).

Тем не менее прогрессивно мыслящие физиологи оценили значение эволюционной концепции Дарвина для развития физиологической науки. Правда, деятельность физиологов в этой области сводилась к тривиальным для 70—80-х годов утверждениям о том, что целесообразность функций животного есть результат эволюции (Гельмгольц, 1898). В плане изучения адаптивных модификаций рассматривали физиологи животных проблему поведения. На этой основе строил теорию рефлексов И. М. Сеченов (1861). Его ученик Н. Е. Введенский (1901) в учении о парабิโอзе раскрыл далее специфику процессов индивидуальной адаптации,

осуществляемых с участием коры головного мозга. Это направление исследований адаптивных сторон высшей нервной деятельности, определяющей обменные физиологические процессы в связи со средой животного, получило освещение в работах И. П. Павлова (1897).

Констатируя факт целесообразности функций животного организма и принимая положение о возникновении ее эволюционным путем, представители физиологии животных практически не интересовались проблемой самой эволюции физиологических функций и по существу не внесли ничего нового в разработку общей проблемы эволюции адаптаций.

Заканчивая настоящий раздел, подведем более общие итоги. Проблема изменчивости, как начального фактора эволюционного процесса, предстала во второй половине прошлого века в форме некоего «демона», которого не так легко было разгадать. Объективная сложность ее изучения заключалась в том, что еще неизвестны были генетические различия между наследственной и ненаследственной (эпигенетической) изменчивостью. Широкая адаптивная норма реакции, в особенности у растений, воспринималась как непосредственное эволюционное явление, и решение всей проблемы причин эволюции представлялось в довольно простой логической схеме, исключаящей необходимость отбора. Тем, кто верил в правильность дарвинизма, трудно было признать такую схему, но логика фактов, казалось бы, заставляла это делать. Отсюда и возникло неизбежное по тем временам дополнение дарвинизма гипотезами прямого приспособления и наследования приобретенных признаков, начиная с Дарвина и включая почти всех его соратников по XIX в. и даже позднее.

НАЧАЛО ЭКСПЕРИМЕНТАЛЬНЫХ ИССЛЕДОВАНИЙ ЭВОЛЮЦИИ АДАПТАЦИЙ

СОСТОЯНИЕ ЭВОЛЮЦИОННОЙ ТЕОРИИ НА РУБЕЖЕ XIX—XX ВЕКОВ

В предыдущей главе показаны основные направления, по которым шло накопление фактических доказательств дарвинистского положения о том, что эволюция является адаптивным процессом. Само по себе это положение не было исключительным для подтверждения дарвинизма, поскольку и другие эволюционные учения (например, механоламаркизм) не отрицали его. Поэтому самым существенным для развития дарвинизма было не столько показать адаптивное содержание эволюции, сколько доказать его причинную обусловленность, т. е. фактически продемонстрировать, что именно взаимодействие неопределенной наследственной изменчивости и конкуренции (или других форм борьбы за существование) является движущей силой эволюции адаптаций (естественным отбором).

Актуальность данной задачи обострялась еще в связи с возрождением вскоре после выступления Дарвина двух положений концепции Ламарка, ставших на длительное время главным оплотом антидарвинизма, особенно в области палеонтологии и экспериментальной аутоэкологии. В механоламаркизме — это попытки доказать известные «законы» прямого приспособления, упражнения органов,¹ наследования приобретенных признаков (концепция равновесия в системе «организм—среда» Г. Спенсера, механофизиологическая теория К. Негели, гипотеза кинето- и физиогенеза Э. Копа). В телеогенетических взглядах оживает основная идея Ламарка — «закон градации» (принцип стремления к совершенствованию К. Бэра, К. Негели). Если в механоламаркизме признавался принцип утилитарности эволюции и предлагался вариант решения вопроса о единстве адаптиогенеза и прогресса, то в концепциях телеогенеза причины этих двух процессов постулировались в действии совершенно различных сил.

Надо сказать, что сторонникам Дарвина пришлось затратить немало сил на борьбу с этими двумя течениями, борьбу, которая в истории эволюционной мысли второй половины XIX—начала XX вв. оставила след своего рода «позиционной войны» с попере-

¹ Чтобы отличать понятие «прямое приспособление», которое Ламарк применял к растениям и низшим животным, известный механоламаркист В. Ру предлагает термин «функциональное приспособление» для характеристики адаптивных изменений организмов путем упражнения органов (Roux, 1895).

менным успехом то одной, то другой стороны. Достаточно вспомнить о таком эпизоде, как дискуссия А. Вейсмана (1894) с Г. Спенсером по вопросу о наследовании приобретенных признаков. Полиморфной адаптивной структуре колоний общественных насекомых, как аргументу неодарвинистов, противопоставлялись новые данные о якобы наследственном характере адаптивных модификаций у горных растений, перенесенных из долины. Таких «фактических» контраргументов с обеих противопоставляющих сторон накапливалось все больше, и, казалось, дискуссия между ними не видно близкого конца. Ни механоламаркисты, руководимые в то время крупными авторитетами в самых разных областях биологии (ботаник К. Негели, палеонтолог Э. Коп, физиолог В. Ру), ни так называемые ортодоксальные дарвинисты и не менее известные ученые (А. Уоллес, А. Вейсман, Дж. Роменс, К. А. Тимирязев и др.) не собирались так легко сложить оружие.

В сложившейся обстановке среди биологов-эволюционистов все более нарастали примиренческие настроения, попытки найти путь к синтезу взглядов Дарвина и Ламарка (Bailey, 1894; Henslow, 1895; Ле-Дантек, 1899, Clements, 1909). Даже в 1913 г., когда для ряда эволюционистов уже была ясна необходимость объединения дарвинизма с генетикой, известный эволюционист Л. Плате писал, что только «объединение обоих принципов (ламаркизма и селекционизма. — А. Г.) приведет к цели» (Plate, 1913, S. 611). Таких высказываний можно было бы процитировать множество.

Сами историки эволюционной мысли того времени отмечали попытки найти компромисс между дарвинизмом и механоламаркизмом: «Основная идея Дарвина — естественный подбор — ни в чем не противоречит идеям ламаркизма; никто из современных ламаркистов и не отрицает ее: все признают за подбором важную, хотя и не исключительную роль» (Деляж, Гольдсмит, 1916, с. 199). При этом большинство механоламаркистов рассматривали механизм действия отбора как элиминацию неприспособленных особей на уровне целостного организма (отбор по фенотипам). Другие распространяли сферу действия отбора на суборганизменный уровень (уже упоминавшаяся гипотеза «функционального приспособления» В. Ру), солидаризируясь в этом со своим главным идейным противником А. Вейсманом, который пытался найти источник изменчивости в действии особой формы внутриорганизменного отбора (гипотеза «зародышевого отбора»). «Зачатковый отбор, — писал Вейсман в 1902 г., — работает рука об руку с дарвиновским отбором, без которого мы оказались бы совершенно беспомощными в попытке понять приспособление» (Вейсман, 1905, с. XII). Подобные общие рассуждения не подкреплялись никакими фактическими данными и, конечно, не могли служить убедительным аргументом для увеличения числа сторонников дарвинизма, даже если эти призывы принадлежали одному из его признанных лидеров. Выше упоминалось о том, что и в 20-е годы среди известных дарвинистов нередки были высказывания о слабой фактической обоснованности учения Дарвина. Они свидетельствовали

вместе с тем не только о незнании экспериментальных исследований естественного отбора, которые начались еще в конце прошлого века, но и являлись подтверждением слишком затянувшихся общих рассуждений о селективном механизме адаптивной эволюции.

Некоторые авторы пытались «адаптировать» поздние высказывания Дарвина о прямом приспособлении и наследовании приобретенных признаков под ламаркизм. Так, известный эколог Ф. Клементс писал, что Дарвин склонялся к признанию этих принципов в своих письмах, которые были малоизвестны широким кругам биологов. Новые же экологические методы точных исследований происхождения адаптивных форм дают возможность убедиться в необходимости синтеза взглядов Дарвина и Ламарка, хотя последний и был «пророком, а не исследователем» (Clements, 1909, p. 150—151).

Весьма характерной для отмеченного момента была работа известного французского микробиолога и эволюциониста Ф. Ле-Дантека, переведенная через год на русский язык (1899). Несколько ранее в капитальном обзорном издании под названием «Дарвинизм» его соотечественник Э. Ферьер¹ отмечал: «Наиболее убежденных и упорных противников встретила теория Дарвина между французскими учеными» (1894, с. 4). Ле-Дантек принадлежал к числу тех, кто пытался «смягчить» эту характеристику отношения французских эволюционистов к учению Дарвина. В своей книге специальную главу (IV) он посвящает вопросу о естественном отборе как причине эволюции адаптаций. В этой работе изложено много интересных мыслей, возникавших не столько в результате рефлексивных рассуждений автора, но скорее из данных экспериментального анализа. В многочисленных опытах на кроликах, овцах и других млекопитающих Ле-Дантек исследовал сопряженную эволюцию адаптаций в системе «патогенный микроорганизм—организм хозяина». Он многократно убеждается в том, что вакцинация, например, кроликов вызывает и усиление патогенности бактерий, что является следствием отбора все более и более болезнетворных штаммов.

Ле-Дантек прозорливо сформулировал идею репродуктивного отбора и указал на его отличие от отбора «на выживаемость», причем почти в такой же форме, как это было сделано полвека спустя. Приведем по этому поводу выдержку из рассуждений Ле-Дантека, весьма уместную для такого сравнения. «Следовательно, никогда не следует упускать из вида, что подбор всегда совершается между разновидностями, отличающимися друг от друга своей большей или меньшей способностью размножаться в рассматриваемых условиях и только в этих условиях. Более

¹ Э. Ферьер малоизвестен широкому читателю. Это был убежденный и неколебимый сторонник дарвинизма. В то же время его слова: «Какова бы ни была та участь, которую готовят теории эволюции будущие открытия, имя Дарвина будет жить вечно» — могли служить лозунгом эволюционистов разных направлений, насколько велико было значение Дарвина в истории науки.

способный не значит более сильный, как, по-видимому, поняли некоторые противники Дарвина. Бывают случаи, когда самый сильный меньше всего способен к устойчивости» (1899, с. 32—33).

Как не вспомнить здесь цитированные в начале книги слова Ф. Добжанского о том, что самый приспособленный — не значит самый сильный, как думали многие биологи во второй половине XIX в. В другом месте Ле-Дантек подчеркивает, что для «поддержания вида гораздо важнее новый полезный признак, чем обильное размножение» (там же, с. 281), т. е. обращает внимание на то, что позднее было названо «отбором на выживаемость».

Однако приведенные слова Ле-Дантек писал еще в догенетический период, когда вопрос о природе и источниках наследственной изменчивости оставался далек от решения. Не удивительно, что много места этот автор уделяет данному вопросу: в прямом воздействии условий среды он видит фактор, инициирующий индивидуальную адаптивную изменчивость. Отсюда отбору, естественно, отводится лишь роль механического сита, и именно в этом смысле «учение Ламарка в сущности представляет собой ограниченную отрасль дарвинизма» (там же, с. 117). Неоламаркисты и неодарвинисты, писал Ле-Дантек, согласны в том, что изменения вида «сохраняются в такой форме, в какой они оказались полезными в изменившейся среде путем естественного отбора» (там же, с. 174). Но как только речь заходит об источнике изменчивости и наследовании приобретенных признаков, «происходит яростная борьба двух школ — неоламаркистов и неодарвинистов» (там же, с. 282).

Борьба эта сама по себе имеет сейчас уже чисто исторический интерес, но нам необходимо подчеркнуть здесь общность взглядов сторонников того и другого лагеря на существование консервативной формы естественного отбора, получившей позднее название «поддерживающего» (нормализующего, по К. Уоддингтону) отбора. Это наиболее простая форма отбора, и с нее по существу началось экспериментальное изучение естественного отбора вообще. Прежде чем перейти к рассмотрению этих исследований, остановимся кратко на работе Дж. Гулика (Gulick, 1905), в которой была предпринята выдающаяся попытка вычленения конкретных форм естественного отбора и фактического их анализа.

Выделенные Гуликом формы отбора представлены нами в таблице с указанием некоторых их названий, данных позднее другими авторами. Эти формы можно объединить в три более или менее самостоятельные парные группы: небалансированный и балансируемый;¹ автономный и гетерономный; активный и пассивный. В основу выделения небалансированного и балансируемого от-

¹ Трактровка балансируемого отбора Гуликом существенно отличается от введенного позднее понятия «балансируемый отбор» (Dobzhansky, 1970) для обозначения процессов выживания внутривидовых форм, неравноценных по приспособленности, но сосуществующих на общей территории благодаря полезности их обитания для вида в целом.

Формы естественного отбора

Формы отбора (по Дж. Гулику)	Характеристика	Соответствующее название форм отбора по другим авторам
1. Сбалансированный (репродуктивный)	Отбор на изменение плодовитости	Частная форма ведущего (Fisher, 1930), движущего (Шмальгаузен, 1939), прямого (Huxley, 1942), центростремительного (Simpson, 1944)
2. Балансированный	Поддерживает установившийся уровень плодовитости	Нормализующий (Waddington, 1953), стандартизирующий (Берг, 1956)
3. Автономный:	Отбор, факторами которого выступают особенности строения и образа жизни самих организмов (морфофизиологические признаки, тип поведения, способности питания и т. д.)	
а. половой	Соответствует половому отбору в понимании Ч. Дарвина. Изменяет и поддерживает численное соотношение полов	Внутриполовой (Huxley, 1938)
б. органический	Отбор в трактовке Д. Болдуина, Л. Моргана и Г. Осборна	Стабилизирующий (Шмальгаузен, 1939), канализирующий (Waddington, 1953)
в. рефлексивный	Основан на противоречивых отношениях между родственными организмами. Внутривидовой отбор в понимании Ч. Дарвина	Внутривидовой (Haldane, 1932; Huxley, 1938), внутрипопуляционный (Тимофеев-Ресовский и др., 1969)
4. Доминантный	Отбор на повышение конкурентоспособности особей одной группы (семьи, колонии и т. п.)	
5. Объединяющий	Отбор на совершенствование групповых адаптаций на основе кооперации, координации инстинктов, привычек и т. п.	Альтруистический (Haldane, 1932) отбор — частная форма объединяющего отбора
6. Родительский	Отбор, совершенствующий способы размножения на основе взаимодействия полов, а также отношения родителей к потомству (конгруэнции, по С. А. Северцову, 1951; основные внутривидовые отношения, по К. М. Завадскому, 1961)	
7. Гаметный	Отбор на совершенствование адаптаций, обеспечивающих необходимую для размножения численность гамет	
8. Коррелятивный	Отбор на оптимальное соотношение органов по их размерам (например, длина пестиков и пыльцевых трубок)	
9. Гетерономный	Отбор, факторами которого являются условия абиотической и биотической среды	Катастрофический (Lewis, 1962) отбор — частная форма гетерономного отбора

Формы отбора (по Дж. Гулику)	Характеристика	Соответствующее название форм отбора по другим авторам
10. Активный	Отбор, основанный на активности самих организмов («активность фенотипа», по И. И. Шмальгаузену)	
11. Пассивный	Отбор факторами среды, независимо от активности самих организмов (тотальная элиминация, по И. И. Шмальгаузену)	Катастрофический отбор (Lewis, 1962)

бора положен четко выраженный принцип отбора на изменение и стабилизацию плодовитости. Автономный и гетерономный отбор различаются по селективным агентам: в первом случае ими выступают сами организмы, во втором — факторы окружающей среды. Активный и пассивный отбор характеризуются наличием или отсутствием активности фенотипа в селективных процессах.

Однако между выделенными группами все же нет четкой границы. Так, небалансированный отбор осуществляется различными типами автономного (например, рефлексивного) отбора. Как небалансированный, так и балансированный отбор идут на основе активной и пассивной форм элиминации. Понятие балансированного отбора Гулик отличал от «органического» отбора в интерпретации Дж. Болдуина и Г. Осборна. Понятие балансированного отбора в трактовке Гулика ближе к введенным позднее понятиям нормализующего (К. Уоддингтон), или поддерживающего, и не является в строгом смысле слова предшественником стабилизирующего отбора, как считал сам Шмальгаузен. Поддерживающий отбор только сохраняет норму реакции, т. е. является той формой консервативного отбора, о котором любили писать антидарвинисты, сравнивая отбор с решетом, только «просеивающим» в среду уже готовые, возникшие в результате изменчивости адаптивные формы.

Хотя в книге Гулика отсутствует логически выдержанная, построенная на едином принципе классификация форм отбора (которой, кстати говоря, не существует и до сих пор), проделанная им работа была существенным шагом в развитии теоретических основ селекционизма. Гулик впервые обратил внимание на естественный отбор как на сложный, внутренне дифференцированный процесс.

Недостатком исследований естественного отбора Гуликом является лишь то, что он не рассматривал формы отбора в их взаимодействии. Но это ему, пожалуй, не удалось бы сделать, так как предложенная классификация форм отбора не имела единого стержня деления. Это было, по-видимому, одной из при-

чин того, что классификация Гулика на долгое время осталась незамеченной.¹ Знаменательно и то, что исследования вопроса о формах отбора шли в основном по пути уточнения форм отбора, выделенных Гуликом, а нередко просто введения новых названий этих форм.

Труд Гулика представлял собой не просто теоретическое исследование естественного отбора как причины эволюции, оторванное от реальности. Он основывался на многочисленных материалах самого автора по изучению процессов разнообразия у наземных улиток (ахатинелл) Гавайских островов и данных других исследователей. И все же труды подобного рода, содержащие глубокий анализ центральной проблемы дарвинизма, были редким исключением из массы работ, в которых доминировали натуралистические представления и косвенные выводы из полевых наблюдений об отборе как принципе эволюции адаптаций.

На этом фоне ценнейшими должны были выглядеть работы, которые заключали в себе хотя бы элементы экспериментальных исследований естественного отбора.

НАГЛЯДНЫЕ ДОКАЗАТЕЛЬСТВА СЕЛЕКТИВНОЙ ПРИЧИНЫ СОХРАНЕНИЯ АДАПТАЦИЙ

Отличительной особенностью четвертого этапа разработки проблемы эволюции адаптаций было не только изучение результатов действия естественного отбора, но и предпринимались попытки проследить сам процесс отбора на модельных опытах и в природных условиях. Эта работа проводилась в экспериментах по исследованию той формы отбора, которая заключается в сохранении уже сформировавшихся адаптаций. Такая форма отбора была названа Гуликом «балансированным», а позднее поддерживающим отбором. Давались ей и другие названия (см. таблицу).

Действие поддерживающего отбора заключается в сохранении особей, обладающих комплексом адаптаций, выработанных движущим отбором к условиям занимаемого ими биотопа. Натуралисты давно наблюдали случаи, когда вследствие действия необычного фактора среды преимущественно сохранялись особи со средними значениями признаков (средняя норма) и элиминировались отклонения от средней нормы. В этой связи поддерживающий отбор и был назван К. Уоддингтоном «нормализующим». При этом необходимо подчеркнуть, что наследственная основа нормы реакции не изменяется, как это происходит при канализирующем (стабилизирующем, в понимании Шмальгаузена) отборе. Классические наблюдения поддерживающего отбора были проведены Г. Бампусом (Bamprus, 1898), который биометрически доказал на погибших во время снежной бури воробьях правомерность выделения формы отбора, сохраняющей среднюю норму.

¹ Впервые на нее обратил серьезное внимание И. И. Шмальгаузен (1946) и осуществил дальнейшую разработку форм естественного отбора (Завадский, 1973).

Поскольку поддерживающий отбор проявляет свое действие не в создании новых адаптаций, а только в сохранении уже приспособленных особей, за ним закрепилось название «консервативного» фактора (Берг, 1922). Эту форму отбора как раз и выдвигали антидарвинисты в качестве аргумента, якобы вообще опровергающего теорию естественного отбора, в которой он рассматривается как творческая сила эволюции.

Поддерживающая форма отбора, как уже отмечалось, является самой простой среди других его форм, поэтому с нее и началось изучение действия отбора, которое можно было наблюдать в экспериментах и в природе.

В центре внимания экологов-дарвинистов конца XIX—начала XX вв. продолжала оставаться проблема возникновения покровительственных окрасок у животных, о чем можно судить по большому числу публикаций (Poulton, 1890, 1896; Beddard, 1892; Piepers, 1903, 1907, и мн. др.). Существенное место занимает эта проблема и в крупных обзорах по достижениям дарвинизма в области изучения эволюции адаптаций и видообразования (Poulton, 1908; Seward, 1909; Plate, 1913). Так, в капитальной сводке А. Севарда (Seward, 1909) «Дарвин и современная наука», посвященной празднованию 100-летия со дня рождения Ч. Дарвина, приводится много материалов из работ А. Вейсмана, Э. Геккеля, Е. Паультона и других в пользу отбора, как причины формирования покровительственных окрасок у животных, особенно насекомых.

Начало экспериментальным исследованиям данной проблемы положил Е. Паультон (Poulton, 1890), ставший одним из лидеров знаменитой английской школы энтомологов-эволюционистов. Наиболее известны его эксперименты на бабочке-крапивнице (*Vanessa urticae*), проведенные совместно с С. Сандерсом (Poulton, Sanders, 1899). 600 куколок бабочки были прикреплены в разных географических точках (г. Оксфорд, о-в Святой Елены и др.) на крапиву, стволы деревьев, заборы, стены и почву. Приблизительно в течение месяца велись наблюдения над тем, какое количество куколок было уничтожено птицами и какое сохранилось на разных цветовых фонах среды. В районе Оксфорда численное соотношение элиминированных и сохранившихся составило 55 : 4, на о-ве Святой Елены — 259 : 119, или, иначе говоря, в Оксфорде уничтожено 93 % куколок, а на о-ве Святой Елены — 68 %. Для условий Англии отчетливо показано, что цветовой фон среды имеет большое значение для маскировки куколок. В Оксфорде избежали гибели только 4 куколки, которые были помещены в естественные условия обитания бабочки-крапивницы (на крапиву), все остальные, прикрепленные на других предметах, были уничтожены. На о-ве Святой Елены элиминация куколок на изгороди, где они легко замечаются хищником, составила 92 %, на коре деревьев — 61, на стенах — 54 и среди крапивы — 57 %. Как видим, здесь процент гибели куколок на крапиве намного выше, чем в Оксфорде.

Опыты по изучению адаптивного значения полиморфной окраски у богомолов (*Mantis religiosa*) провел итальянский биолог А. Чес-

нола (Cesnola, 1904). 45 зеленых и 65 бурых особей были привязаны к растениям соответствующего цветового фона, и в течение 17 дней шло наблюдение над уничтожением богомоллов птицами. При этом оказалось, что на растениях, к которым были прикреплены соответствующие по окраске особи, последние сохранились, в то время как 25 зеленых особей на бурой растительности на 11-й день были уничтожены; та же участь постигла и 45 бурых особей на зеленых частях растений.

Аналогичные наблюдения над элиминацией цыплят хищниками проделали Ч. Девенпорт (Davenport, 1908) и Р. Пирль (Pearl, 1911). 300 цыплят в возрасте от 5 до 8 нед в числовом соотношении 40 % белых, 40 % черных и 20 % с защитной окраской были выпущены Девенпортом на лугу. Спустя два часа 24 из них были уничтожены тремя воронами в пропорции: 10 белых, 13 черных и 1 с покровительственной окраской. По данным Пирля, защитная окраска оказывается пригодной не всегда. В массовом опыте из 3343 черных, темно- и светлоокрашенных цыплят за период с 1 апреля по 1 октября 1909 г. было уничтожено крысами и хищными птицами примерно одинаковое количество (около 10 %), хотя в траве и зарослях кустарника светлоокрашенные птенцы менее заметны. Несмотря на некоторое противоречие полученных данных, все же адаптивное значение покровительственной окраски не подлежало сомнению.

Опыты по изучению поддерживающего отбора, сохраняющего уже выработанные адаптации, проводились многими авторами на самых разных объектах (Crampton, 1905; McAtee, 1912; Swinerton, 1916). На шелкопряде (*Philosamia cynthia*) Н. Крэмpton установил зависимость элиминации от изменчивости по ряду жизненно важных признаков. В окрестностях г. Нью-Йорка он собрал 1090 коконов шелкопряда и затем установил следующее распределение: 93 кокона были уже пустыми, 55 содержали мертвых гусениц, в 623 находились внешне уже нормальные, но погибшие куколки, только 310 были живыми, над которыми и проводились дальнейшие наблюдения. Из них вывелась только 181 нормальная бабочка (16.6 % от общего числа), следовательно, 83.4 % погибло в борьбе за существование.

Процент элиминации в природных условиях будет значительно выше, поскольку в лаборатории отсутствуют естественные враги. Из остальных 129 живых куколок 75 развились в несовершенных имаго, 38 сильно измененных, 16 не вывелись вовсе. Сравнение 623 мертвых куколок и 310 живых отчетливо показало различие в деталях строения частей тела. У выживших самцов оказалась более четко выраженная грудь, антенны были длиннее, толще и шире, чем у элиминированных. У самок эта зависимость процента элиминации от строения тела проявлялась по тем же признакам еще более отчетливо.

Таким образом, приведенные данные по исследованиям поддерживающего отбора имели большую ценность, так как демонстрировали само действие отбора в природной обстановке или весьма

приближенной к ней. Было убедительно показано, каким образом за счет элиминации неприспособленных сохраняются адаптивные варианты. Косвенным образом полученные экспериментальные данные свидетельствовали, что эти варианты являются результатом отбора на формирование соответствующей покровительственной окраски. Особенно ценным было применение биометрических методов, которые позволяли регистрировать эффективность поддерживающего отбора с количественной стороны.

Наблюдения только сохраняющей адаптивную норму функции отбора не могли еще служить убедительным доказательством творческой роли естественного отбора в создании новых адаптаций. Не всех исследователей естественного отбора полученные данные приводили к выводам в пользу дарвинизма. Например, один из участников описываемых экспериментов В. Мак-Этти (McAtee, 1912), много труда потративший на сбор и статистическую обработку данных по мимикрии, пришел к заключению, что эта адаптация не могла возникнуть как результат отбора, поскольку дневные бабочки уничтожаются в очень небольшом количестве.¹ Много позднее он писал: «Я не могу выразить доверие естественному отбору, а тем более той его стороне, которая отражена в словах „переживание наиболее приспособленных“... Донкихотским выглядит утверждение, будто из огромного числа потомков, продуцируемых большинством животных, лишь наиболее приспособленные выживают... Это совершенно неправильно и не означает ничего, кроме того, что переживающие переживают» (McAtee, 1937, р. 47). Ясно, что речь здесь идет у автора о неизбирательной элиминации, из чего и делается вывод о тавтологичности выражения «выживание наиболее приспособленных».

Проведенные исследования давали возможность логически заключить, что если отбор сохраняет адаптивную норму, например полиморфную структуру популяций богомолов или средние размеры частей тела у воробьев, он может быть и причиной создания этих адаптивных признаков. Тем не менее данное направление изучения проблемы эволюции адаптаций имело свое существенное историческое значение. Пусть его доказательные возможности были невелики, но оно положило начало укреплению дарвинизма в решающей для любой науки сфере — в сфере экспериментальных исследований.

ПЕРВЫЕ ЭКСПЕРИМЕНТАЛЬНЫЕ И ПОЛЕВЫЕ ИССЛЕДОВАНИЯ ЭВОЛЮЦИИ АДАПТАЦИЙ

В начале главы упоминались попытки на рубеже XIX—XX веков объединить принципы механоламаркизма и дарвинизма в некую новую синтетическую науку, которая призвана была бы объяснить все наиболее трудные проблемы эволюционного развития. В их

¹ Проверочными опытами была установлена ошибка в методике экспериментов Мак-Этти и неправомерность его теоретических выводов (Завадский, 1973, с. 310—311).

числе на первом месте как раз и стояла проблема эволюции адаптаций, решение которой в рамках лишь одного механоламаркизма или только дарвинизма считалось недостаточным. Противники дарвинистской концепции усматривали основную ее слабость в отсутствии достаточно убедительных экспериментальных данных в пользу отбора как причины эволюции. Неодарвинисты априорно не допускали возможность прямого приспособления и наследования приобретенных признаков. В то же время их оптимизм соседствовал с признанием скудости экспериментальной базы дарвинизма. Еще в 1876 г. Е. Дюбуа-Реймон отмечал: «Лишь в отдельных случаях мы можем увидеть действие естественного отбора» (Du Bois-Reymond, 1876, S. 22). С годами таких признаний со стороны дарвинистов и биологов дарвинистской ориентации становилось все больше, о чем свидетельствуют, например, такие высказывания: «Естественный отбор является скорее логическим заключением, чем фактом непосредственного наблюдения» (Morgan Lloyd, 1890, p. 188); или: «Прямое доказательство действия естественного отбора в настоящее время отсутствует» (Wallace, 1896, p. 176). Неоднократно подобные замечания делал и А. Вейсман.

Лидеры неodarвинизма и примыкавшие к ним авторы (Platt, 1893; Johannsen, 1903; Morgan, 1903; Jensen, 1907, и др.) хорошо понимали, что доказать справедливость принципа отбора опытным путем — это прежде всего фактически показать селективную ценность мелких изменений признаков и кумулятивный характер отбора. «Мы можем только вместе с Дарвином сказать, что отбор работает посредством накопления „мельчайших вариаций“, и отсюда заключить, что эти „мельчайшие вариации“ должны обладать селективной ценностью. Но точно установить уровни этой селективной ценности для каждого конкретного случая мы пока еще не в состоянии» (Weismann, 1893, S. 35).

Упомянутые выше исследования лишь сохраняющей функции естественного отбора не могли сдвинуть с мертвой точки проблему эмпирического обоснования дарвинизма. Напротив, данные по поддерживающему отбору даже выдвигались в контрверзу принципу селектогенеза, как творческого процесса по созданию адаптаций. «Консервативный» отбор устраивал антидарвинистов разных направлений. В этих условиях историческое значение для исследования проблемы эволюции адаптаций и укрепления дарвинизма в целом имели работы по изучению движущей формы отбора с математической обработкой данных.

В исследовании эволюции адаптаций путем изучения движущего отбора особенно продвинулась вперед английская школа биометриков-эволюционистов, основанная К. Пирсоном. Среди его учеников выдающихся результатов достиг В. Уэлдон. Особенно впечатляющими были его работы по направленной (адаптивной) изменчивости размеров головогрудного щита у крабов (*Carcinus maenas*) Плимутской бухты. Путем тщательных измерений этой части тела в течение трех лет (Weldon, 1893, 1895, 1899) он установил последовательное уменьшение ее размеров. Биомет-

рическому исследованию подвергались особи с длиной щита от 10 до 15 мм, у которых замерялась и его ширина, причем длина условно принималась за 1000. С увеличением возраста оказалось, что длина растет больше, чем ширина; другими словами, молодые особи относительно шире, чем повзрослевшие. Уэлдон приводил следующие числовые данные по измерению размеров головогруди у самцов, подтверждающие установленную им закономерность:

Длина щита (мм)	1893 г. Ширина щита (в условных единицах)	1895 г.	1898 г.
11.9	791.45	786.53	780.09
13.1	776.63	771.61	760.13
14.5	762.60	754.45	744.44

Аналогичная закономерность, только в несколько меньших числовых значениях, наблюдалась и у самок крабов этого вида.

Уэлдон предположил, что причиной уменьшения размеров головогруди является постепенное загрязнение воды бухты илом, поднимаемым винтами кораблей. С целью подтвердить это предположение он ставит эксперимент в аквариуме с постоянно взмучиваемой водой. В итоге опыта из 248 мужских особей погибло 154, у которых оказались забитыми илом жаберные полости. У остальных 94 экземпляров были установлены меньшие размеры головогрудного щита, что находилось в соответствии с данными природного эксперимента (Weldon, 1899).

Г. Ф. Гаузе (1939, с. 558) отмечает, что первым обратил внимание на работы Уэлдона Г. Вернон в своей капитальной сводке «Изменчивость животных и растений» (Vernon, 1904). Исследования Уэлдона показали его современникам не просто изменчивость как таковую. По данной проблеме в период зарождения генетики уже имелось много специальных, в том числе биометрических материалов (см.: Попов, 1973). В начале века возникают острые столкновения между представителями биометрической школы и генетиками-менделистами, нанесшими сильный удар, казалось бы, начинавшему процветать биометрическому направлению в изучении эволюции (Завадский, 1973, с. 241). В. Иогансен и другие ранние генетики не поняли истинного содержания экспериментальных основ английской школы статистиков-эволюционистов. Объективно же работы Уэлдона (Weldon, 1899, 1901, 1902) одними из самых первых показали творческий характер отбора в создании адаптивных признаков у животных.

Среди механоламаркистов нашлись авторы, которые пытались истолковать данные Уэлдона в своем духе. Так, Ж. Каннингхэм (Cunningham, 1899) объяснял уменьшение размеров щита у крабов тем, что в 1893 г. вода в бухте Плимута была очень теплой, в 1895 г. несколько холоднее, а в 1898 г. еще более холодной. Вследствие этого понижения температуры воды приостановился и рост размеров головогруди. В таком случае, отмечал Л. Плате (Plate, 1913, S. 190), требовалось доказать, что изменение температуры воды вли-

яет больше на увеличение ширины щита, чем его длины. Однако таких данных Каннингхэм не представил.

Большую ценность имели исследования зависимости жизнеспособности организмов от скоррелированности признаков, так как в природных условиях отбор действует не по отдельным признакам, а по их комплексам и фенотипу в целом. В качестве примера наиболее ранних биометрических исследований такого рода можно привести уже упоминавшуюся работу Н. Крэмптона (Crampton, 1905). На шелкопряде автор отчетливо показал коррелятивную зависимость жизнеспособности имаго от строения груди и размеров антенн. Эти данные являются свидетельством действия не только поддерживающего отбора, но могут служить и косвенным доказательством действия движущего отбора на жизнеспособность разных стадий онтогенеза насекомых.

Уже в этот период расширяются представления о компонентах приспособленности. Помимо жизнеспособности в понятие адаптации все чаще начинает включаться плодовитость особей как один из критериев устойчивости вида. Именно в этой связи возникает понятие «репродуктивный» отбор (Pearson, 1897; Gulick, 1905), означающее выживание наиболее плодовитых вариаций. Сама по себе эта идея была не нова, как мы видели, о ней писал еще Дарвин. В период зарождения биометрических исследований отбора интерес приобретали работы, в которых сам принцип «выживания» более плодовитых связывался с оценкой минимального селективного преимущества по данному признаку. В этом отношении интересна работа Ч. Эренфельса (Ehrenfels, 1904), в которой вводится понятие «фекундативного» (fekundative) отбора как синонима репродуктивного.

В начале века открывалось совершенно новое направление в изучении отбора, связанное с исследованием эволюции адаптаций природных видов к антропогенным факторам. До того времени все проблемы эволюции рассматривались почти исключительно в рамках воздействия на организмы условий природной обстановки. Зарождение нового направления можно отнести уже к работам Уэлдона, в которых исследовалась эволюция адаптаций к загрязнению среды человеком. Однако под углом зрения антропогенной причины эволюцию адаптаций Уэлдон специально не интерпретировал.

Выдающееся значение в этом отношении имели работы отечественных ботаников во главе с Н. В. Цингером. Цингер (1909, 1913) продолжил начатые за рубежом Р. Веттштейном исследования по образованию сезонных рас, в частности у большого погремка (*Alectorolophus major*). Обнаружив у большого погремка несколько рас (а не две, как считал Веттштейн), Цингер указал на более широкое значение полиморфизма в качестве предпосылки для адаптивной радиации вида.

Таким образом, первые экспериментальные данные по эволюции адаптаций показали творческий характер естественного отбора в той его форме, которая позднее была названа движущей.

В начале века намечаются отдельные направления в разработке проблемы эволюции адаптаций, уже вскоре получившие широкий масштаб. В их числе четко выделяются исследования направленного отбора (Уэлдон) и адаптивного полиморфизма (Цингер). По поводу работ Уэлдона Г. Ф. Гаузе (1939, с. 560) писал: «Приведенные примеры представляют прямое и безупречное доказательство деятельности естественного отбора в популяциях животных, приводящей к появлению новых форм». Рассмотренные и другие авторы положили начало совершенно новому этапу в развитии теории естественного отбора, и эта важная для дарвинизма страница его истории получила должное отражение в историко-научной литературе (Завадский, 1973; Рубайлова, 1981), вошла в учебники и учебные пособия.

ИССЛЕДОВАНИЯ ЭВОЛЮЦИИ АДАПТАЦИЙ В НОВЕЙШЕЕ ВРЕМЯ

ВВОДНЫЕ ЗАМЕЧАНИЯ

Согласно дарвинистской концепции, естественный отбор является следствием разрешения противоречий (борьбы за существование) между неравноценными по приспособленности организмами. Поэтому главным условием успешного развития дарвинизма было решение проблем изменчивости и взаимоотношений между организмами. Отсюда логически вставала задача объединения дарвинизма с генетикой и экологией. Исторически же эта задача решалась следующим образом.

До начала XX в. было высказано немало спекулятивных гипотез о сущности наследственной изменчивости (А. Вейсман, К. Негели, Г. де Фриз и др.) и противоречивых суждений об эволюционной роли модификаций. Перелом в изучении наследственной изменчивости как фактора эволюции наступил после работ С. И. Коржинского (1899) и Г. де Фриза (de Vries, 1901—1903). Эти авторы акцентировали внимание на ряде свойств наследственной изменчивости, которые характеризуют ее в качестве исходного фактора эволюции. Во-первых, наблюдаемая ими изменчивость признаков у растений устойчиво наследовалась потомством; во-вторых, она имела выраженный дискретный и скачкообразный характер; в-третьих, изменения затрагивали самые различные признаки; в-четвертых, изменения признаков были адаптивно ненаправленны (вредные, нейтральные, полезные). Наконец, Коржинский писал, что наследственные отклонения от нормы «не ограничиваются каким-либо одним главным признаком, но выражаются еще целым рядом более мелких отличий как в морфологическом, так и физиологическом отношении» (1899, с. 53), т. е. проявляются в незначительном масштабе и имеют коррелятивный характер.¹ Все эти особенности изменчивости (наследование, прерывистость, охват различных признаков, адаптивная ненаправленность, разномасштабность проявления и коррелятивная связь с изменением других признаков) и были теми существенными чертами явления, которое де Фриз назвал общим термином «мутация».

¹ Критики Коржинского акцентировали внимание на макросальтационистском содержании его эволюционных воззрений (концепция гетерогенезиса) и умалчивали о том, что он отмечал и незначительный масштаб наследственных изменений признаков.

Несмотря на то что свои выводы о мутационной изменчивости ранние генетики (У. Бетсон, С. И. Коржинский, Г. де Фриз) направили против дарвинизма, описанием этого важнейшего фактора эволюции они объективно подводили генетическую базу под теорию естественного отбора.

Центральные проблемы дарвинизма — проблемы борьбы за существование и естественного отбора, имеющие выраженное экологическое содержание, до 1920-х годов рассматривались преимущественно на уровне теоретических рассуждений. Слабая экспериментальная база исследований экологических факторов эволюции допускала признание дарвинистами принципов прямого и функционального приспособления и его наследования. Вместе с тем все отчетливее начинает пробиваться мысль о статистическом характере механизма эволюционного процесса. Еще в 1875 г. Г. Зейдлиц писал, что элиминация менее приспособленных организмов «происходит по твердым законам, которые допускают математическое выражение посредством исчисления вероятностей» (Seidlitz, 1875, S. 66). В начале XX в., как отмечалось в предыдущей главе, статистическая сущность отбора рассматривалась дарвинистами в качестве важнейшей стороны исследований и в то же время неопровержимого аргумента в пользу дарвинизма. В ответ на традиционное выступление, что это учение якобы абсолютизирует случайность и игнорирует закономерность в эволюции, А. А. Остроумов справедливо писал: «Этот упрек основан на недоразумении. Процесс имеет случайный характер, потому что на него действует много факторов, поэтому вероятность появления события подчинена математическим законам» (1909, с. 7). Подобного рода замечания акцентировали внимание на объективной потребности разработки точных, математических приемов измерения сложного по своей структуре механизма эволюции. В высказываниях о вероятностной природе естественного отбора намечались контуры популяционного подхода к пониманию уровня эволюционного процесса.

В настоящей главе будут рассмотрены основные направления, по которым шло изучение адаптивной эволюции в рамках складывающегося в 20—40-х годах и развивающегося в дальнейшем синтеза дарвинизма с генетикой и экологией.

ГЕНЕТИКО-ЭКОЛОГИЧЕСКОЕ НАПРАВЛЕНИЕ

На примерах изучения микроэволюционных изменений у крабов, расообразования у большого погремка можно было видеть, каким образом прокладывались пути к объединению дарвинизма с экологией. Эти исследования представляли собой первые реальные шаги в создании учения о микроэволюции, составившего ядро будущей синтетической теории эволюции.

Намного сложнее в начале века обстояло дело с объединением дарвинизма и генетики, хотя необходимость такого союза, как только что отмечалось, диктовалась всей логикой теории естест-

венного отбора, исходным положением которой было признание изменчивости начальным фактором эволюции. Конфронтация между генетиками-экспериментаторами и представителями классического дарвинизма (Уоллес, Тимирязев, Ланкастер, Плате и др.) определялась дискуссией в основном по вопросу, что является творческой силой эволюции: только наследственная изменчивость или ее взаимодействие с направленным характером естественного отбора. Сторонники дарвинизма видели в наследственной изменчивости источник эволюционных новообразований, но только источник, а не конечный результат. Например, Р. Э. Регель писал: «...прогресс в общем ходе эволюции организмов мыслим только при условии возникновения именно новых, ранее не существовавших наследственных факторов и обусловленных ими новых признаков» (1912, с. 490).

Кризис эволюционной теории, вызванный выступлениями основоположников генетики против «устаревших», по словам Л. Кено (1914), концепций дарвинизма и ламаркизма, мог быть и ликвидирован обратным путем. Мысли о будущем синтезе дарвинизма с генетикой, хотя и выражались в общей форме, свидетельствовали в то же время о насущной необходимости такого синтеза. Так, Н. К. Кольцов писал: «Гены, менделирующие признаки, мутации, чистые линии и изогенные единицы — все эти понятия, являющиеся важными приобретениями последнего времени, ни в коем случае не противоречат основам теории Дарвина, а только пополняют и углубляют ее» (1915, с. 1264). Не будучи генетиком, в таком же духе высказывался А. Н. Северцов (1914) и многие другие эволюционисты дарвинистского направления.

Одними из первых, кто увидел и пытался реально понять выход из создавшейся коллизии между генетиками и дарвинистами, были селекционеры (см.: Аверьянова, 1975). По-видимому, дело здесь заключалось в том, что в своей практической деятельности селекционеры непосредственно работали с конкретным материалом по изменчивости и широко использовали метод отбора, т. е. имели прямой выход на проблемы эволюционной теории, в том числе и эволюции адаптаций.

Ярким примером дарвинистского подхода к изучению эволюционных проблем были исследования отечественных селекционеров (Регель, 1912, 1917; Стебут, 1912, и др.). На материалах селекции растений Регель описал процессы внутривидовых преобразований на основе объединения данных по изменчивости с положениями дарвинизма. Поскольку «прогрессивные мутации» (т. е. вызывающие появление новых признаков), по мнению Регеля, наблюдаются редко, особое значение приобретают комбинации мутаций с различной исходной приспособленностью к среде, названные им бионтами. Между совместно произрастающими бионтами происходит борьба за существование, в результате чего выявляется преимущество тех бионтов, «которые в силу своих биологических особенностей, свойственных данной комбинации наследственных факторов, определяющих приспособленность этих

форм, окажутся наиболее приспособленными к данным окружающим условиям» (1912, с. 494). При этом исход борьбы за существование может быть различным: при незначительных изменениях среды устанавливается относительное равновесие бионтов, при резких — вытеснение одних бионтов другими. Различия между выжившими бионтами могут оказаться столь значительными, что наступит репродуктивная изоляция и в итоге сформируются новые виды. Таким образом, мутации, скрещивания и отбор создают ту последовательность и постепенность в эволюции адаптаций и видообразовании, которые «так гениально обрисовал Дарвин» (там же, с. 495).

Итак, практическая деятельность селекционеров была настолько тесно связана с процессами отбора, эволюции адаптаций и формообразования, что они пришли к твердому убеждению в необходимости совместных генетико-экологических исследований эволюции. В частности, приведенные рассуждения Регеля представляли собой ту картину микроэволюции, которая стала четко вырисовываться спустя полтора десятилетия. Однако еще огромным белым пятном оставалось познание реальных процессов микроэволюции в природных популяциях, их моделирование в лабораторных условиях с целью получения наиболее достоверных сведений о механизмах и закономерностях протекания эволюционного процесса.

Во второй половине 20-х годов для ряда генетиков-эволюционистов (Haldane, 1924; Четвериков, 1926; Серебровский, 1926) становится ясным, какие огромные перспективы открывает для развития дарвиновской теории ее объединение с генетикой. Осознание необходимости такого синтеза явилось мощным толчком для постановки эволюционно-теоретических исследований на широкую экспериментальную базу. Изучение генетических основ эволюционного процесса на протяжении двух последующих десятилетий перевело решение проблемы эволюции адаптаций на принципиально новый уровень — популяционный, соответствующий статистической природе естественного отбора.

Исследованиями генетического состава лабораторных и природных популяций была обнаружена значительная насыщенность их генофонда отрицательными рецессивными мутациями, теоретически предсказанная С. С. Четвериковым в его классической работе 1926 г. (Тимофеев-Ресовский, 1927; Четвериков, 1928). Это открытие дало повод для весьма различных оценок эволюционного значения мутационной изменчивости. Интересно в данной связи привести высказывания авторов двух опубликованных в один год статей, в которых анализировалось соответственно состояние мутационной теории и теории естественного отбора. Автор первой статьи, известный американский генетик Г. Меллер, работавший в то время в Советском Союзе, сделал заключение о вредности всех мутаций (Меллер, 1936). Для исследователей, которые понимали отбор лишь в качестве негативного фактора («сита»), такой вывод служил основанием утверждений, что отсутствие полезных мутаций лишает отбор необходимого для него материала. Таким

выводом подвел итоги исследованиям естественного отбора Е. Мак-Брайд — автор другой статьи (McBride, 1936). Поэтому сторонникам теории отбора необходимо было доказать, что хотя бы незначительная часть мутаций повышает жизнеспособность организмов. Доказательства этого имелись уже в ранних работах сотрудников Т. Моргана (например, Sturtevant, 1921), а в начале 30-х годов ему была посвящена целая серия специальных исследований (Дубинин, 1934; Тимофеев-Ресовский, 1935, и др.). Так, Н. В. Тимофеев-Ресовский обнаружил у дрозофилы «плюс-мутацию» *eversae* (расставленные крылья), которая несколько превышала по жизнеспособности нормальную форму в условиях небольшой плотности лабораторной популяции. Напротив, мутация *bobbed* (короткощетинокость) оказалась более жизнеспособной в сравнении с нормой в уплотненных популяциях.

Исключительно важным для доказательства мутационной изменчивости как фактора эволюции адаптаций под контролем отбора было обнаружение обезвреживающего, а в ряде случаев повышающего жизнеспособность комбинирования мутаций (Тимофеев-Ресовский, 1937), эффект которого основан на взаимодействии неаллельных (комплементарность, эпистаз) и аллельных (компунд) генов. И. И. Шмальгаузен (1946) особо подчеркнул значение обезвреживающего эффекта комбинирования мутаций при формировании адаптивных норм реакций как под действием движущего, так и стабилизирующего отбора. Таким образом, фактически было показано, что часть мутантов являются более жизнеспособными в сравнении даже с нормой и могут стать исходным материалом для возникновения более адаптивной формы.

Другой аспект вопроса о полезности мутаций заключался в доказательстве относительной жизнеспособности мутантов в зависимости от изменения внешних условий. А. Бентой и Т. Вудом (Banta, Wood, 1928) на дафниях, У. Гарнером и Г. Аллардом (Garner, Allard, 1922) на табаке, Н. В. Тимофеевым-Ресовским (Тимофеев-Ресовский, 1933) на дрозофиле было установлено, что в одних условиях внешней среды мутанты обладали пониженной приспособленностью в сравнении с нормальной формой, в других превосходили ее. Данные исследований этих авторов вошли во все крупные сводки по эволюционной теории (Dobzhansky, 1937; Шмальгаузен, 1946, 1968; Дубинин, 1966).

Как уже отмечалось, особенностью пятого этапа был переход к исследованиям эволюции адаптаций на популяционном уровне не только в лабораторных, но и природных популяциях. Существенным для подтверждения дарвинизма было и сопоставление результатов, полученных в лабораторном эксперименте и полевых наблюдениях.

Изобретение Ф. Леритье и Ж. Тейссье «популяционного ящика» дало возможность исследовать изменение адаптивной структуры лабораторных микропопуляций в зависимости от смены направлений отбора (L'Heritier et al., 1937). С помощью этого метода можно было наблюдать изменение только количественного соотно-

шения мутантной и нормальной форм. Данное явление представляло собой наиболее простой тип адаптивного полиморфизма, получившего название «транзитивного» (Ford, 1940). Существование его в природе было доказано еще Дж. Гаррисоном (Harrison, 1920) на примере изменений популяций бабочек (*Oporabia autumnata*) в сторону осветлений при замене соснового леса березовым, а затем в 50-х годах классическими исследователями индустриального меланизма Г. Кэттлуэллом, Ф. Шеппардом и др. (см.: Шеппард, 1970). Изучение процесса микроэволюции на фактах переходного (транзитивного) полиморфизма явилось превосходным доказательством адаптивного характера эволюции и отбора как ее движущей силы. Это были простые и очень наглядные примеры справедливости дарвиновской концепции эволюции адаптаций.

В 30-х годах усиливается интерес к исследованию взаимосвязи между генетической и адаптивной фенотипической изменчивостью в связи с вопросом об эволюции доминантности, вокруг которого развернулась дискуссия и были предложены различные варианты его решения (Fischer, 1930; Wright, 1931; Холден, 1935). На примере плейотропии А. А. Малиновский (1941) показал, что эволюция ведет к усилению доминантности полезных проявлений комплексных мутаций и максимальному сужению их вредного эффекта. Большое значение в этом направлении имели исследования по отбору в различных условиях проявления признака, проведенные М. М. Камшиловым (1935, 1941) и подытоженные в его докторской диссертации (1946). Так, отбор на усиление фенотипического проявления мутаций безглазия у дрозофилы при культивировании на подсохшем корме изменял норму реакции в сторону увеличения числа фасеток глаза при культивировании на влажном корме. Отсюда был сделан вывод, что отбор открывает новые возможности для обнаружения наследственных изменений на фоне отбираемых признаков (норм реакций). Как подчеркнул И. И. Шмальгаузен (1946), выводы из опытов Камшилова можно перенести и на процессы изменения нормы реакции в природных условиях, когда отбор модификаторов изменяет неблагоприятное проявление признаков в сторону его погашения или преобразования в адаптивную форму морфогенетических реакций. Благоприятное же выражение мутаций может приобрести доминантный характер.

В связи с концепцией «совпадающего» отбора — замещения адаптивных фенокопий соответствующими генокопиями, разрабатываемой в 30—40-е годы рядом отечественных авторов (Кирпичников, 1935, 1940; Лукин, 1936, 1942; Шмальгаузен, 1938, 1939), возникает дискуссия по вопросу о роли адаптивных модификаций в эволюции. Этот вопрос требовал экспериментального решения. В серии работ по исследованию отбора у простейших Г. Ф. Гаузе показал, что процесс эволюции адаптаций является более сложным, чем простая замена фенокопий генокопиями, и характеризуется рядом закономерностей, связанных как с особенностями нормы реакции, так и со спецификой внешних факторов. При эволюции адаптаций у инфузорий к повышению солености среды

происходит отбор линий, обладающих наследственной способностью к образованию более выраженных адаптивных модификаций, при воздействии хином отбираются не наследственные изменения, усиливающие соответствующие модификации, а идет прямой отбор наследственных вариантов (Гаузе, 1939, 1984). Гипотеза замены адаптивных модификаций соответствующими им мутациями — этот, по выражению Гаузе, «ответственный вывод» — была критически проанализирована другими авторами и отвергнута ими как недоказанная (Dobzhansky, 1942; Камшилов, 1946; Дубинин, 1966).

Решение вопроса об эволюционной роли адаптивных модификаций в том варианте, какой был предложен этой гипотезой, до сих пор дискутируется (см.: Шишкин, 1984). В этой связи хотелось бы еще раз обратить внимание на то, что эксперименты Гаузе, поставленные на основе тонко разработанных методик, выявили конкретные закономерности сложной структуры селективного процесса и могут быть полезными для дальнейшего изучения этого вопроса.

Одним из ранних исследований особого класса адаптаций — видовых адаптаций (особенностей организации индивидов и популяций, полезных для вида в целом) — была оценка мутационной изменчивости не просто в качестве источника материала для отбора, а как процесса, контролируемого отбором. Генетики обратили внимание на то, что интенсивность мутационного процесса не является случайной. Так сформировалось представление о мутабельности как адаптивном свойстве вида (Дубинин, 1936; Шапиро, 1938).

Крупным достижением популяционно-генетических исследований рассматриваемого этапа было обнаружение того, что эволюция многих видов идет по пути формирования адаптаций с помощью гетерозиготной наследственности. После накопления данных о внутривидовом гетерозисе стала очевидной ошибочность точки зрения о вредности рецессивных мутаций (Dobzhansky, 1937). Обобщение этих данных позволило сделать вывод о существовании нескольких типов внутривидового полиморфизма, имеющего адаптивное значение (Ford, 1940; Huxley, 1942).

Фундаментальным открытием в генетике популяций было обнаружение особого типа видовых адаптаций, основанного на селективной неравноценности гомозигот и гетерозигот (сбалансированный полиморфизм). Е. Форд показал, что эффективность мимикрии у бабочек обеспечивается летальными мутациями, постоянно снижающими численность вида-подражателя как адаптивного свойства, и поэтому определенная их концентрация поддерживается в популяции (Ford, 1940). Сбалансированный полиморфизм был хорошо изучен на природных популяциях дрозофилы многими авторами, а затем промоделирован в популяционном ящике Ф. Добжанским. Им была показана также повышенная жизнеспособность гетерозигот не только по отдельным парам аллелей, но и по инвертированным участкам. Общий вывод из всех этих исследований

гласил: «Сбалансированный полиморфизм, образованный из превосходства гетерозигот над соответствующими гомозиготами, позволяет виду адаптивно реагировать на изменения его среды» (Dobzhansky, 1947, p. 8). Все случаи сбалансированного полиморфизма свидетельствовали, таким образом, о полезности для выживания популяции летальных и полублетальных мутаций. Полезность летальных мутаций для существования популяции служила особенно доказательным аргументом о значении мутационной изменчивости как фактора эволюции адаптаций.

Важно, однако, было не только зафиксировать факт существования видовых адаптаций, основанных на интегрированности генетических систем популяций, но и показать причины их эволюционного образования. Одним из общих решений этого вопроса была выдвинутая С. Райтом концепция «группового отбора», согласно которой адаптации формируются исходя из интересов группы, а не отдельных особей (Wright, 1931). Эта концепция не нашла широкого признания для объяснения эволюции видовых адаптаций и начинает серьезно обсуждаться лишь в последнее время. В качестве некоторого исключения можно сослаться на работы Е. Н. Синской, итоги которых она обобщила позднее (Синская, 1961). Изучая процессы видообразования у высших растений в 30-е годы, она выделила три его этапа: экоэлемент — экотип — вид и рассматривала первые два из них не просто как составляющие структуру вида элементы, а как усложняющиеся этапы группового приспособления. Понятие экоэлемента было предложено ею для обозначения «первого звена группового приспособления, первого шага адаптивной радиации, которая зарождается еще в недрах популяции» (там же, с. 61). Этот вывод может быть полезным для количественного измерения адаптивных шагов микроэволюции, о трудности практического осуществления которого пишет Р. Левонтин (1978, с. 168).

Большую роль в исследовании эволюции адаптаций сыграли в рассматриваемый период работы экологов. Тенденция к «экологизации» различных отраслей биологии во второй половине XIX в., связанная с доказательствами адаптивного характера эволюции, стала особенно очевидной в конце 30-х годов. Тесная связь экологии с эволюционной теорией со всей силой была подчеркнута С. А. Северцовым: «За последние полтора-два десятилетия вновь почувствовался интерес к общим теоретическим выводам и обобщениям. Одним из них является проблема приспособления организмов к условиям среды. . . Экология, таким образом, оказывается наукой, которая занимается не всякими отношениями организмов и среды, но лишь теми, которые вызывают приспособительные изменения, т. е. отношениями борьбы за существование. Понятия приспособления только в связи с ними получают свой настоящий смысл» (1941, с. 219—220). Особенностью этого периода была разработка экспериментального экологического подхода к исследованиям эволюции адаптаций, который продолжал направление, начатое классическими работами Р. Веттштейна и Н. А. Цингера

по изучению адаптивного расообразования у растений в природных условиях.

Одними из первых, заложивших экспериментальный фундамент синтеза экологии с дарвинизмом, были исследования В. Н. Сукачева (1927, 1935) и его учеников по изучению межбиотипной конкуренции, которые по существу своему продолжали работы, начатые Регелем по борьбе за существование между бионтами. В результате изучения различных форм борьбы за существование и на разных объектах был сделан ряд выводов, значительно расширяющих представления о закономерностях и следствиях этого фундаментального фактора эволюции адаптаций (см.: Галл, 1976). Во-первых, уровни приспособленности при внутрибиотипной и межбиотипной конкуренции могут быть резко различными и даже меняться местами. Во-вторых, плотность популяций оказывается не случайной, а выступает адаптивным признаком вида, своеобразно проявляющим себя у однолетников и многолетников и при смене условий среды. Общий вывод Сукачева сводился к утверждению, что главным показателем, позволяющим оценить приспособленность популяции, является способность оставить потомство. Это положение составляет основу концепции отбора как дифференциального выживания и размножения и, следовательно, дает возможность количественно измерить приспособленность индивидов и популяций в целом.

В связи с развитием экспериментальной экологии стало возможным более обстоятельно обсудить традиционно спорный вопрос об адаптивности видовых различий. Теоретический его анализ провел в специальной статье Д. Н. Кашкаров (1939). На многочисленных фактах он показал, что настоящие видовые признаки всегда адаптивны, так как видообразование на основе дивергенции — не случайный процесс, а осуществляется отбором. Индифферентные же признаки являются коррелятивно связанными с полезными, и их использование систематиками в качестве маркеров вида не может служить аргументом против дарвинизма.

Итак, генетико-экологические исследования, проведенные в 30—40-х годах, существенно продвинули разработку проблемы эволюции адаптаций. Главными итогами этих исследований были следующие. Экспериментально доказана правильность дарвиновской теории эволюции адаптаций в результате обнаружения полезных мутаций, обезвреживающего эффекта комбинирования и отбора на максимальное адаптивное выражение мутационной изменчивости. Переход на популяционный уровень позволил обнаружить особый тип адаптаций — групповые (видовые) адаптации и начать исследования генетических систем интеграции популяций. Экологическими работами была показана роль борьбы за существование как фактора адаптивной дивергенции, направляемой отбором. Все эти исследования заложили основу для развития экспериментального направления в изучении эволюции адаптаций, связанного с дальнейшим углублением и расширением синтеза дарвинизма с другими биологическими и небιологическими науками.

РАЗВИТИЕ ЭКСПЕРИМЕНТАЛЬНЫХ ИССЛЕДОВАНИЙ И ФОРМИРОВАНИЕ НОВЫХ НАПРАВЛЕНИЙ

С конца 40-х годов в связи с внедрением в практику антибиотиков, химиотерапевтических средств и ядохимикатов для борьбы с патогенными микроорганизмами и вредными насекомыми начинается интенсивное экспериментальное изучение эволюции адаптаций, осуществляемой направленным отбором. Многочисленными исследованиями было показано, что возрастающее в дозах воздействие на популяции микроорганизмов и насекомых вредных для них веществ вызывает нередко чрезвычайно быструю наследственную устойчивость.

Накопленный в течение нескольких лет большой фактический материал по эволюции резистентности у микроорганизмов вызвал значительное усиление теоретического интереса к проблеме причин и механизмов ее возникновения. Показательной в этом отношении была организация специального симпозиума при участии ведущих микробиологов (Адаптация у микроорганизмов, 1956).

Дискуссия вокруг, казалось бы, частного вопроса вылилась в принципиальное обсуждение главной проблемы эволюционной теории — механизмов и путей эволюции адаптаций вообще. Именно в области экспериментальной микробиологии, особенно в связи с открытием так называемых индуцибельных ферментов, значительно усилился интерес к механоламаркизму, в поддержку которого выступили известные специалисты (например, Dean, Hinshelwood, 1957). Однако большинство участников упомянутой дискуссии защитили мутационно-селекционистскую теорию возникновения резистентности. Эволюция адаптаций у микроорганизмов, по мнению Р. Станиера (1956), идет как по пути прямого отбора мутантов, так и отбора особей с потенциальной наследственно обусловленной способностью адаптивно реагировать на изменения внешней среды. Этот вывод известного микробиолога-эволюциониста в сущности совпадал с упоминавшимися выше результатами исследований Г. Ф. Гаузе по различной исходной устойчивости у инфузорий к природному фактору среды (соленость) и к искусственному воздействию (хинин).

В период со второй половины 40-х годов и по настоящее время обнаруживается много новых и разнообразных фактов, свидетельствующих о реальности преадаптивного пути эволюции адаптаций (Георгиевский, 1974). Их накопление было обусловлено развитием биохимии, эволюционной морфологии и физиологии, популяционной генетики и экологии, этологии и других отраслей эволюционной биологии, так или иначе связанных с изучением механизмов и закономерностей адаптиогенеза.

Доказательством селективной причины выработки устойчивости у микроорганизмов на основе отбора «предсуществующих» (преадаптированных) мутантов было совпадение теоретических расчетов с данными экспериментов. Если распределение мутантов в клонах будет происходить случайным образом, их число можно

предсказать, исходя из формулы Пуассона, согласно которой дисперсия (отклонение от среднего значения ожидаемого числа событий) равна средней величине. Эксперименты на бактериях показали: дисперсия чисел мутантов намного превосходила среднюю величину (2913.9 и 105.9 соответственно), т. е. распределение не было пуассоновским. Отсюда следовал вывод, что мутация устойчивости к антибиотику (стрептомицину) не была индуцирована им, а возникла раньше — во время роста культур в отсутствие антибиотика. Этот вывод был подтвержден также методом «отпечатков» (см.: Сэджер, Райн, 1964). Положение о том, что предпосылкой эволюции адаптаций у микроорганизмов является наследственная неоднородность клеток по их исходной резистентности, подтверждается дальнейшими исследованиями (Карасевич, 1975).

Эволюционно-генетические исследования показали, что приспособление через прохождение преадаптивной стадии имеет место не только у микроорганизмов, но и у многоклеточных. Так, скрытые гены резистентности были обнаружены при изучении устойчивости насекомых к инсектицидам (Merrell, Underhill, 1956; Crow, 1957; Bennett, 1960; Kosswig, 1960, и мн. др.). При воздействии инсектицидами эти гены приобретают положительную селективную ценность и популяция в короткое время обогащается ими. Данные этих исследований подтверждали положение о существовании мобилизационного резерва внутривидовой наследственной изменчивости, имеющего огромное приспособительное значение «при быстром изменении условий внешней среды» (Шмальгаузен, 1968, с. 188). Вместе с тем вопрос о преадаптивной фазе эволюции остается недостаточно разработанным, а поэтому вызывает споры и вообще сомнение в его научности.

Данные экспериментов по эволюции адаптаций у микроорганизмов следует оценить как очень важные не только со стороны доказательства правильности мутационно-селекционистской концепции. В последнее время отмечается необходимость выделять и разрабатывать в рамках общей теории эволюции частные теории (Dobzhansky, 1974). В этом плане интересно сопоставить закономерности эволюции адаптаций у прокариотов и эукариотов. В частности, гаплоидность у бактерий, хотя и ограничивает в генетическом отношении «буферные» свойства (отсутствие рецессивных мутаций), но создает возможность более быстро отвечать адаптивными реакциями на изменения внешней среды благодаря прямому фенотипическому проявлению мутаций при массовой численности популяций, создающей необходимое поле деятельности для отбора. У диплоидных же видов эволюция полезных свойств усложнена через включение мутаций и рекомбинаций в резерв наследственной изменчивости (генный пул) и последующую их мобилизацию. Возможно, по этой причине многие виды растений адаптировались к изменяющейся среде, используя вегетативное размножение.

Таким образом, адаптациогенез у прокариотов имеет специфические особенности, обусловленные гаплоидностью, а также своеобразием регулирующих механизмов клеточного метаболизма в связи

с малыми размерами организмов, способностью образовывать индуцибельные ферменты по мере надобности, а не «про запас» (Шлегель, 1972, с. 20—21). Не исключено, что эти особенности вызвали возникновение у прокариотов и весьма совершенных механизмов репарации генетических повреждений (см.: Сойфер, 1969).

В последние два десятилетия возрос интерес к проблемам эволюции адаптивного поведения и поведения как фактора эволюционного процесса, что связано, по словам известного специалиста в данной области Р. Хайнда (1975, с. 700), с теорией естественного отбора. Уместно сказать, что одним из основоположников эволюционной психофизиологии был отечественный ученый-дарвинист В. А. Вагнер. Однако имя его не упоминается даже в крупных сводках зарубежных авторов, на что было справедливо указано (Стрельченко, 1975). Если не считать отдельных эпизодических работ экологов (например, Промптов, 1956), проблема эволюции этологических адаптаций долгое время оставалась в области умозрительных построений (Кременцов, Георгиевский, 1987).

В изучении эволюции адаптивного поведения этого периода можно выделить два этапа. Первый этап был связан с выяснением адаптивных форм поведения и констатацией их в качестве неоспоримых адаптивных признаков вида. Показано также, что таксономические различия между видами по этологическим признакам являются в такой же мере адаптивными, как и по морфофизиологическим признакам. Второй этап — установление путей и закономерностей эволюции поведенческих адаптаций. Наиболее удобны для изучения различные формы адаптивных демонстрационных движений при защите и нападении, подаче сигналов, ритуалах ухаживания и т. п. Получен уже довольно богатый материал по исследованию эволюции адаптивного поведения животных (от насекомых до высших млекопитающих) (Детьер, Стеллар, 1967; Хайнд, 1975).

Эволюционная этология стоит еще в самом начале своего развития. Закономерности, которые будут установлены в этой области, могут составить основу для разработки еще одной разновидности частной теории эволюции, предмет которой — изучение особенностей эволюционного развития признаков у животных с поведенческой формой активности. Эта форма активности выступает условием для завоевания новых экологических ниш и важным фактором видообразования (Майр, 1968).

В заключение краткого обзора некоторых основных направлений в исследовании эволюции адаптаций, складывающихся в последние три десятилетия, остановимся на проблеме адаптаций надвидового уровня, получивших название биоценологических (Георгиевский, 1973) или «ценологических» (Шкорбатов, 1973) адаптаций.

С того момента, как сформировалось представление о биогеоценозе — «арене» протекания эволюционного процесса (Шмальгаузен, 1969), появилась возможность более глубоко изучать адаптивный характер взаимосвязей между видами. Как было отмечено выше, уже Дарвин подчеркивал значение такого рода исследова-

ний, положив тем самым начало синэкологическому направлению в изучении эволюции адаптаций. Первый шаг на этом пути заключался в установлении многообразия форм биотических взаимосвязей. В своей основе этот этап можно считать пройденным благодаря развитию синэкологии. За констатацией факта существования биоценотических адаптаций встает задача по выяснению закономерностей их эволюционного происхождения. Решение ее упирается прежде всего в неразработанность вопроса об эволюции биоценозов как особой формы организации живой природы (Мазинг, 1970).

ОТНОШЕНИЕ К ПРОБЛЕМЕ АДАПТАЦИИ КАК ОСНОВАНИЕ КЛАССИФИКАЦИИ ЭВОЛЮЦИОННЫХ КОНЦЕПЦИЙ

ВВОДНЫЕ ЗАМЕЧАНИЯ

Существует мнение, что эволюционная теория не может быть названа самостоятельной наукой по крайней мере по двум соображениям. Одни считают, что эволюционная теория — это просто мировоззрение, и потому каждый ученый, обращающийся в своих исследованиях за помощью к принципу историзма, волен трактовать причины эволюции, исходя из своих общих позиций. Из такого понимания «свободы» мышления рождались разного рода механистические и идеалистические учения. Другие утверждают, что эволюционная теория — это сборное понятие, включающее в себя множество различных представлений о причинах и закономерностях эволюции, и, следовательно, каждое из этих представлений может считаться эволюционной теорией.

Обе точки зрения так или иначе связаны с отношением к центральной проблеме всей биологии — проблеме адаптации, что дает нам возможность систематизировать и содержательно оценить существующие эволюционные концепции именно по этому критерию, а не просто описать по традиционному хронологическому принципу или исходя из деления на материалистические и идеалистические, метафизические и диалектические и т. п. Кроме того, такой подход к классификации эволюционных доктрин позволяет показать, что научная теория эволюции существует в единственном числе в лице дарвинизма.

Хорошо знакомым с историей эволюционной мысли известно, какое обилие концепций было выдвинуто на всем ее протяжении. И современный эволюционизм представляет собой пестрый конгломерат учений, претендующих на роль единственно правильных в объяснении как наиболее общих, так и частных проблем теории эволюции. Часть этих учений имеет ярко выраженный характер монофакториальных концепций (например, мутационизм, теории миграции и изоляции), другие построены на признании нескольких более или менее самостоятельных, отдельно действующих факторов эволюции (теории номогенеза, псевдодарвинизма), третьи — на постулатах о комплексном характере движущих сил эволюции (современный дарвинизм, или синтетическая теория эволюции).

Уже давно предпринимались попытки свести все многообразие разрозненных, зачастую противоположных эволюционных учений

в некоторую упорядоченную систему, и таких попыток насчитывается, пожалуй, не меньше, чем самих этих учений.

В специальном разделе книги по развитию эволюционной теории после Ч. Дарвина К. М. Завадский (1973) дал обстоятельный разбор большинства классификаций и показал, что главным их недостатком является отсутствие единого стержня деления, а если таковой и предлагается, то получаются предельно общие классификации. В качестве примера можно привести деление эволюционных учений по философскому критерию на материалистические и идеалистические, диалектические и метафизические. При таком подходе к классификации в одной и той же группе оказываются совершенно разные, зачастую противоположные по содержанию концепции. Например, в число материалистических попадают дарвинизм и механоламаркизм, но первый является диалектическим, а второй — метафизическим учением. Надо сказать, что эта методологическая трудность — выявление единого основания деления — является непреодолимой при любых попытках создать более или менее всеобъемлющую, логически выдержанную классификацию эволюционных концепций.

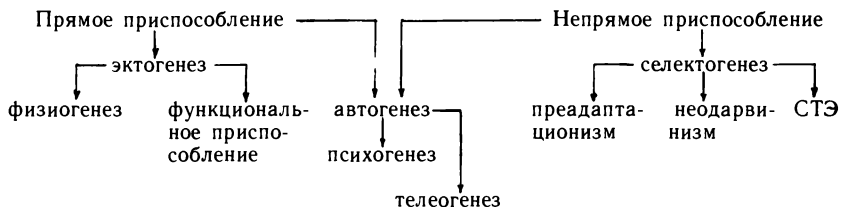
В основу существующих классификаций их авторами предлагается несколько, иногда совершенно разных критериев. Например, Э. Майр (1968) распределяет все концепции в четыре группы: целенаправленные (ортогенез), волевые (псиhoламаркизм), мутационистские, эпигенетические по отношению к эндогенным факторам (детерминации эволюции внутренними причинами) и две концепции — о случайных изменениях под действием среды (т. е. эктогенетический мутационизм) и учение о прямом приспособлении (жоффруизм) — по отношению к экзогенным факторам (детерминации эволюции внешней средой). Как видно, в разные группы попадают одни и те же мутационистские концепции в зависимости от того, какие факторы — внутренние или внешние — рассматриваются в качестве инициирующих мутационные изменения.

К. М. Завадский перечисляет десять критериев, по каждому из которых можно строить более или менее самостоятельную классификацию. Однако в большинстве своем предложенные им систематизации эволюционных концепций оказываются в одних случаях далеко не полными по составу, в других в зависимости от значимости критерия — второстепенными, не охватывающими основных концепций, в-третьих — перекрывающимися, т. е. включающими одни и те же концепции в разные группы классификации.

В числе десяти критериев Завадский выделяет четыре, которые имеют отношение к нашей теме, так как с ними связана трактовка авторами проблемы адаптации.

1. Отношение процесса наследственной изменчивости к адаптогенезу. Одни теории отождествляют эти процессы (все формы ламаркизма), другие разграничивают (все формы дарвинизма, мутационизма).

2. Причины адаптиогенеза. По этому показателю эволюционные учения подразделяются по схеме:



3. Трактовка органической целесообразности. В одних концепциях признается объективность и абсолютный характер органической целесообразности как изначального свойства живого (телеологические учения, финализм, номогенез). Другие также признают ее объективность, но рассматривают целесообразность как результат отбора (все формы дарвинизма).

4. Отношение между адаптиогенезом и прогрессивной эволюцией. Одними признается независимость движущих сил этих процессов (ортоламаркизм, сальтационизм), другие утверждают об эволюции приспособительных и организационных признаков как едином процессе (дарвинизм).

Несколько необычную классификацию научных направлений, связанных с решением проблемы целесообразности, предлагал А. А. Любищев (1982). По его мнению, неправильно делить ученых и направления в науке на телеологические и антiteleологические, а надо различать четыре основных направления.

Эвтелизм — признание существования в природе целеполагающих начал. Это направление ограничено целеполагающей деятельностью человека.

Псевдотелизм — объяснение целесообразного простым взаимодействием сил, не содержащих в себе ничего целеполагающего. Псевдотелизм считается обычно монополией биологии, хотя были попытки перенести принцип целесообразности на неорганическую природу. Наиболее полное выражение, полагал Любищев, псевдотелизм получил в «натурфилософии» Ч. Дарвина.

Эврителизм — телеологический подход — используется для отыскания законов природы, которые затем расцениваются в качестве ателических (отрицающих целесообразность) принципов. Например, принцип наименьшего действия есть телеологический принцип, однако приводимые для его иллюстрации физические факты могут быть истолкованы ателически.

Ателизм — отрицание телеологического подхода во всех его формах. Общим признаком всех направлений ателизма является отрицание конечных причин как реальных аспектов или как фикций.

Приведенная классификация относится ко всей науке, и встает вопрос: одинаковое ли право на существование имеют все четыре

направления или некоторые из них ограничены в этом праве? Отметим здесь, что эвтелическое, по терминологии Любищева, направление относится лишь к органической природе и деятельности человека. Что касается псевдотелизма «натурфилософии» Дарвина, то здесь Любищев имел в виду якобы скрытое допущение дарвинизмом телеологического принципа, например в признании наследственной изменчивости и отбора как изначально данных факторов эволюции. При таком подходе можно весь материальный мир объявить телеологическим началом и тем самым устранить от решения проблемы целесообразности. Несколько ниже мы покажем точку зрения самого Любищева на проблему целесообразности в связи с искаженным пониманием им сущности дарвинизма и отрицанием его как теории, объясняющей органическую целесообразность, и с попытками свести решение этой проблемы к чистому формализму.

Нами предлагается принципиально отличная от всех классификация эволюционных концепций, в основание которой положен только один критерий — отношений эволюционных концепций к проблеме адаптации вообще. Поскольку научная теория эволюции — дарвинизм — считает адаптиогенез основным содержанием эволюционного процесса, а естественный отбор — его главной движущей силой, следовательно, то или иное отношение к этим двум положениям определяет одновременно и место соответствующей эволюционной концепции в предлагаемой ниже классификации.

В зависимости от понимания основного содержания эволюции все эволюционные концепции можно объединить в четыре группы и расположить их в ряд, на крайних полюсах которого стоят концепции, абсолютизирующие адаптивный характер эволюционного процесса и полностью отрицающие его. Внутри каждой из групп отличаются, порой очень резко, трактовки причин адаптивной эволюции.

АБСОЛЮТИЗАЦИЯ АДАПТИВНОГО ХАРАКТЕРА ЭВОЛЮЦИОННОГО РАЗВИТИЯ

Такая позиция в понимании содержания эволюционного процесса поддерживалась в прошлом веке сторонниками механоламаркизма и неodarвинизма. Ее разделяли и продолжают отстаивать сейчас многие авторы.

Среди первых наиболее ярко, пожалуй, выразил эту позицию Э. Геккель, взгляды которого на причины эволюции в целом были эклектичны, поскольку объединяли в себе элементы дарвиновского учения об отборе с механоламаркистскими представлениями о прямом приспособлении и наследовании приобретенных признаков.

Придерживаясь принципа «прямого приспособления» (*direkte Anpassung*), исходя из положения о тождестве между индивидуальной изменчивостью и адаптивной наследственностью, Гек-

кель утверждал, что все без исключения признаки имеют полезное для организма значение (Haeckel, 1866, S. 192—195). В этом утверждении он зашел настолько далеко, что, по словам Л. Плате (Plate, 1913, S. 555), «всякое изменение, будь оно полезным, индифферентным или вредным, для него (Геккеля. — А. Г.) является приспособлением, и даже уроды и рудиментарные органы характеризуются им как приспособления. . .». Весьма произвольно трактуя сущность дарвиновского учения, Геккель пытался соединить его с механоламаркистским принципом адекватной (т. е. адаптивной) индивидуальной изменчивости как движущей силы эволюции. Так, используя философскую терминологию, он писал по этому поводу: «Главная мысль теории естественного отбора Дарвина состоит в утверждении о взаимодействии двух физиологических функций. . . наследования и приспособления, которые, согласно нашей точке зрения, соответствуют двум формообразующим элементам, противопоставляемым нами друг другу как внутренняя и внешняя формообразующие силы» (Haeckel, 1866, S. 192). В качестве движущей силы эволюции Геккель надуманно выдвигал противоречие между «консервативной» наследственностью и «адаптивной» индивидуальной изменчивостью.

Данное положение было взято позднее на вооружение сторонниками так называемого «псевдодарвинизма» (Т. Д. Лысенко и др.), которые ссылались, в частности, и на то, что его приводил Ф. Энгельс в качестве ведущего противоречия в эволюционном процессе в противовес дарвиновскому тезису о борьбе за существование, как заключающему в себе неоправданную дань мальтузианству. Несомненно, что на взгляды Энгельса по этому вопросу большое влияние оказали рассуждения Геккеля, который был в то время одним из крупнейших авторитетов в области биологии. Однако главное, как мы показали это в одной из работ, посвященных отношению Энгельса к эволюционным концепциям (Завадский и др., 1970), заключалось в почти всеобщем признании идеи наследования приобретенных признаков, хотя она была таким же заблуждением, как гипотеза мирового эфира. Придерживался этой идеи и Энгельс.

Среди сторонников неodarвинизма точку зрения о приспособительном значении абсолютно всех признаков, или о «господстве универсальной целесообразности» поддерживал лидер этого направления А. Вейсман. Такая позиция исходила из его утверждения о «всемогуществе» естественного отбора (например, Вейсман, 1894; Weismann, 1909), действие которого он распространял не только на формирование фенотипических признаков, но и на элементы зародышевых клеток («герминальный» отбор). Абсолютизация адаптивного характера эволюции была единственным пунктом, в котором неожиданно сходились взгляды основоположника неodarвинизма и его идейных противников — механоламаркистов.

Позднее позицию универсальности утилитарного принципа как по отношению к признакам уже взрослых организмов, так и

ко всем стадиям онтогенеза, отстаивали многие биологи (например, Кольцов, 1934; Крушинский, 1939). Ее отчетливо выразил известный эволюционист-морфолог В. В. Васнецов (1946, с. 194): «...всякий живой организм связан с внешней средой такими многообразными связями, что ни одна черта его строения не может быть ни на каком этапе развития безразлична для его существования, а следовательно, необходимо должна быть адаптивна». Хотя относительный характер целесообразности этими авторами признавался, однако утверждение о приспособленности всех признаков без исключения означало абсолютизацию и адаптивного характера эволюции.

Причина этой абсолютизации у авторов, разделявших одновременно дарвинистские и механоламаркистские взгляды, и у правых сторонников дарвинизма была принципиально одна и та же. В учении Дарвина было показано, что эволюционный процесс протекает на основе приспособления организмов к новым условиям среды и что этот процесс осуществляется естественным отбором. Пытаясь еще более убедить всех в справедливости положения об эволюции как адаптациогенезе и тем самым окончательно утвердить саму идею эволюции, Геккель, Вейсман, Уоллес и другие сходились на точке зрения крайнего преувеличения адаптивного характера эволюционного развития. При этом, если Геккель делал акцент в объяснении причин адаптациогенеза на механоламаркистских воззрениях, Вейсман и другие авторы абсолютизировали универсальность принципа селектогенеза. Эту последнюю точку зрения можно назвать ультраселекционизмом (Мозелов, Георгиевский, 1979; Мозелов, 1983).

Правильность общей позиции Вейсмана в понимании отбора как главной движущей силы эволюции не давала тем не менее оснований для столь категоричного заявления о полезности всех признаков без исключений. Не давала оснований для подобного заключения и точка зрения самого Дарвина, о чем уже говорилось выше. В этой связи уместно привести справедливое высказывание видного дарвиниста Дж. Роменса (1899, с. 288) о том, что некоторые, как он выразился, «прямолинейные» последователи Дарвина, отрицая вопреки всяким основаниям факт существования бесполезных признаков и возможность их перехода в полезные, тем самым лишь способствуют антидарвинистам. Несомненно, среди таких «прямолинейных» дарвинистов Роменс имел в виду прежде всего А. Вейсмана и А. Уоллеса.

ПРИЗНАНИЕ ОТНОСИТЕЛЬНОСТИ АДАПТАЦИЙ

На этой позиции стояли исследователи, которые наряду с утверждением об адаптивном в целом содержании эволюции признавали объективное существование нейтральных и даже относительно вредных признаков как у животных, так и растительных организмов. Одним из первых такую точку зрения высказал Ч. Дарвин, ссылаясь на факты наличия у организмов

особенностей, которые он назвал «бесполезными». Опираясь на теорию отбора, он впервые попытался дать этим признакам и рациональное объяснение, о чем уже говорилось выше.

Внимание последователей Дарвина во второй половине XIX в. также было приковано к изучению эволюции как исключительно адаптивного процесса, и поэтому проблема нейтральных признаков не становилась еще предметом специального исследования. Вместе с тем в работах многих дарвинистов (К. А. Тимирязев, Л. Плате, К. Детто и др.) встречаются примеры использования таких признаков в ходе эволюции. Дж. Роменсом был введен термин «потенциально полезные» признаки, в формировании которых может принимать участие и отбор путем усиления скоррелированных с ними обычных в данной среде приспособлений. Роменс писал: «...есть органы, которые при своем зарождении не служат совершенно ни для какой цели, но все-таки вполне допустимо, что они обязаны своим происхождением естественному подбору, — если не прямым, то косвенным путем. Эта возможность вытекает из широкого господства в природе так называемого „закона соотносительного роста“» (1899, с. 283—284). Существенно подчеркнуть мысль Роменса, что переход потенциально полезных вариаций в адаптивные признаки всецело зависит от благоприятных изменений в среде, «есть результат сочетания множества счастливых случайностей» (там же, с. 288), т. е. не детерминирован заранее.

Особое место в предлагаемой нами системе эволюционных концепций занимает концепция мутационистского преадапционизма, возникшая на рубеже XIX—XX вв. и до сих пор имеющая своих последователей. В отличие от представителей классического дарвинизма сторонники этой концепции по существу всю эволюцию сводили к переходу первоначально скрытых нейтральных признаков в полезные при благоприятных изменениях внешней среды.

Автором была опубликована монография, специально посвященная историко-критическому исследованию проблемы преадаптации (Георгиевский, 1974). В ней подробно излагаются формирование и эволюция взглядов на проблему преадаптации. Резюме этого исследования и заключалось в выводе, что необходимо строго разграничивать принципиально различные вопросы: преадапционизм как антидарвиновское течение в истории эволюционизма, имеющее прямое отношение к философской интерпретации проблемы адаптации, и преадаптацию как объективное явление. Отождествление этих вопросов является источником путаницы в оценке не только самой проблемы преадаптации, но и в понимании отношения преадапционизма к другим эволюционным концепциям. Мутационистский преадапционизм является одним из направлений генетического антидарвинизма, приуроченного к кризису эволюционной теории (первая четверть XX в.).

Синтез знаний в биологии, который в 1920-х годах заключался в объединении дарвинизма с генетикой и экологией на базе

экспериментального изучения роли отбора в микроэволюции, вывел эволюционизм из кризиса и в итоге завершился формированием синтетической теории эволюции. В связи с разработкой учения о микроэволюции после включения в синтетическую теорию эволюции рациональных моментов преадапционизма стали возможными постановка и исследование проблемы преадаптации с позиции дарвинизма.

ИГНОРИРОВАНИЕ ПРИНЦИПА АДАПТИВНОСТИ ЭВОЛЮЦИИ

Ясно, что такую позицию могли занимать авторы концепций, направленных своим острием против дарвинизма, поскольку ядро последнего, как уже неоднократно отмечалось, составляет положение об адаптивном характере эволюции на основе естественного отбора. Наиболее отчетливо скептическое отношение к проблеме адаптации и даже полное ее игнорирование проявилось в двух направлениях так называемого генетического антидарвинизма — теориях мутационизма и гибридогенеза, возникших в начале XX в. и сыгравших значительную роль в кризисе эволюционизма этого периода. На позиции отрицания принципа адаптивности эволюции стояла и концепция номогенеза.

Автор мутационизма Г. де Фриз считал, что центральной проблемой эволюционной теории является видообразование. Во втором томе своего главного труда, посвященного изложению концепции мутационного видообразования, он лишь на нескольких страницах коснулся проблемы происхождения адаптаций и прямо писал, что она выходит за рамки его книги (Vries de, 1901—1903, S. 665). Однако, продолжал он, при необходимости мутационной концепцией «можно, пожалуй, более удовлетворительно объяснить приспособления», чем учением Дарвина и Ламарка (там же). Хотя автором и был выделен в цитированной книге специальный параграф под названием «Объяснение приспособлений» (т. 2, § 2), в нем по существу таковое отсутствует. С этой стороны современники де Фриза совершенно точно оценивали его учение. «Новая теория, — писали И. Деляж и М. Гольдсмит (1916, с. 236), — кажется нам недостаточной в том отношении, что она не дает никакого объяснения такому общему и важному явлению, как приспособление; этот вопрос, по-видимому, совершенно не интересует де Фриза». Игнорирование в мутационизме проблемы адаптиациогенеза, но уже с акцентом на общую методологическую слабость этой концепции, подчеркивал М. А. Мензбир (1902, с. 197): «На первое место... я ставлю полное несогласование и невозможность согласовывать происхождение видов путем мутации с явлениями приспособления».

Эволюция мыслилась де Фризом и другими мутационистами только как формирование видов, т. е. сводилась к изменчивости. На самом деле изменение (мутация) еще не есть развитие в эволюционном смысле, а составляет лишь его предпосылку; изменение превращается в развитие (возникновение новой адап-

тации) только в случае апробации его естественным отбором.

Этот методологический недостаток был характерен и для концепции гибридогенеза. Автор ее Дж. Лотси (1914), поставив в центр своих воззрений утверждение о комбинаторике генов как единственном факторе видообразования, проблемному адаптиогенезу сводил к механическому отбору удачных гомозиготных вариаций. Все новые более совершенные признаки возникают только путем комбинирования генов, имевшихся уже у примитивных организмов. Механическое понимание отбора как «сита» (характерное для многих направлений эволюционизма) по существу исключало необходимость изучения условий, причин и механизмов адаптиогенеза. Именно в этой связи писал Н. К. Кольцов (1915, с. 1259): «Конечно, теория эволюции Лотси совершенно не касается вопроса о происхождении целесообразности в организации животных и растений».

Другим течением, по существу также оставившим без внимания проблему происхождения адаптаций, была выдвинутая Л. С. Бергом концепция «номогенеза». Ядром этой концепции было утверждение об изначальной запрограммированности филогенетического развития («закон автономического ортогенеза»). В связи с этим мы выделили основанное Бергом направление под названием «номогенетический преадаптионизм» (Георгиевский, 1969, 1974), что нашло поддержку в литературе (Завадский, 1973).

При постулировании принципа «автономического ортогенеза», как якобы главного закона эволюции, многочисленные факты приспособленности организмов создавали автору этой теории лишь дополнительные хлопоты по их объяснению. Поэтому в одних местах своих работ Берг прямо ссыался на изначальную целесообразность, в других — прибегал к помощи принципа «хоронимических причин» (прямого приспособления целой группы организмов к изменениям ландшафта), который излагался в механоламаркистском духе.

Желание Берга доказать принцип изначальной целесообразности было настолько велико, что он привлекал на свою сторону учения (даже прямо противоположные), пытаясь интерпретировать их как телеологические концепции. Так, по поводу неоламаркизма он писал, что это направление «ничего не объясняет, если в основу его не положить принимаемый нами принцип изначальной целесообразности всего живого», а *«скрытое признание принципа изначальной целесообразности живого заключается в основе теории естественного отбора»* (там же, с. 73). Берг правильно подметил методологическую несостоятельность всех направлений неоламаркизма (механо-психоламаркизм, телеогенез) именно в том, что каждый целесообразный акт жизнедеятельности организмов они принимают как таковой, но дело-то и заключается в необходимости объяснения целесообразности.

Однако и селекционизм, по мнению Берга, опирается на далее необъяснимые начала: изменчивость, наследственность, борьбу за

существование. Поскольку все эти процессы являются целесообразными, составляют сущность живого, мы вынуждены, заключал Берг, признать их как свойства, изначально приданные живому.

Оценку этого вывода Берга следует проводить в двух аспектах. Во-первых, перечисленные факторы эволюции сформировались одновременно с происхождением жизни и в ходе ее эволюции претерпели существенные изменения в сторону общего прогрессивного развития (Завадский, Колчинский, 1977), а не были приданы живому изначально. Во-вторых, научная теория строится на некоторых исходных аксиоматических началах, доказанных практикой. Все три основные понятия дарвинизма нашли подтверждение ко времени выступления Берга в наблюдениях и эксперименте. Поэтому точка зрения Берга о дарвиновских факторах эволюции как изначально целесообразных процессах есть выражение субъективистского подхода.

Таким образом, любые попытки как-то объяснить явление органической целесообразности Берг считал ненаучными и взамен этого выдвинул положение об изначальной целесообразности. Так одним росчерком пера реальная и важная биологическая и философская проблема была обойдена и заменена надуманным идеалистически-телеологическим принципом. Постулированием этого принципа, естественно, закрывался путь к научному решению проблемы. Этот методологический недостаток концепции Берга ясен был уже ранним ее критикам. Факты, писал И. И. Агол (1931, с. 38), безоговорочно опрокидывают такое философское кредо теории номогенеза, как принцип изначальной целесообразности. Познавательное же его значение равно нулю: «Да и методологически телеология Берга не выдерживает никакой критики. Стоило профессору Бергу сказать, что целесообразность есть основное свойство живого, как непонятное сразу стало „понятым“ и „простым“ и всякая проблема исчезла». Характерно, что против принципа изначальной целесообразности восстали даже единомышленники Берга Д. Н. Соболев (1924) и А. А. Любищев (1925), усмотрев в нем уступку идеалистической идеологии.

Какова же была философская почва, взрастившая постулаты теории номогенеза, и в частности принцип изначальной целесообразности? Этот вопрос интересен тем, что в ответе на него выявляется связь между ошибочной философской позицией автора и беспомощностью его перед объяснением реальных естественнонаучных проблем. Берг был ученым-естествоиспытателем и поэтому стремился придать своим аргументам форму строго эмпирических построений. Но на самом деле его эволюционные идеи находятся в теснейшей зависимости от философских взглядов и трактовки некоторых общих понятий. Автор «Номогенеза» широко цитировал известных философов прошлого и сам охотно пускался в рассуждения философского характера. Так, в брошюре «Наука, ее содержание, смысл и классификация» Берг (1922) проводит мысль, что функция науки сводится лишь к классификации вещей, но не к исследованию их сущности, т. е. не к познанию

глубоких законов природы. Он был склонен к рассуждениям о непознаваемости сущности явлений, в частности таких фундаментальных, как жизнь, причины ее эволюции, органическая целесообразность. Отсюда следует, что кантианский агностицизм был очень близок воззрениям Берга. Во многих местах он прямо ссылается на Канта, например на его утверждение, что целесообразное реагирование «ускользает от причинного объяснения». В то же время он писал: «Выяснить механизм образования приспособлений и есть задача теории эволюции» (Берг, 1976, с. 99), но сводил решение этой задачи к постулату об изначальной целесообразности, т. е. по существу игнорировал саму проблему адапциогенеза.

Концепция Берга — это пример исследования, в основу которого положен прием «раздувания» и обособленного рассмотрения отдельных сторон реальных закономерностей эволюционного развития, таких как влияние внутренних и внешних факторов на филогенетическое развитие, соотношение случайности и необходимости, направленности и др. Гносеологические корни теории номогенеза, как и вообще всех идеалистических построений, заключались в мысленном конструировании общих принципов (изначальной целесообразности, развития как развертывания заранее данных зачатков, автономического ортогенеза, хоронимических причин и пр.) и произвольном толковании их в качестве «законов» эволюционного развития. Ценность своей концепции Берг видел в ее фактическом обосновании. Но вопреки своему намерению он создал весьма абстрактную, далекую от реальности гипотезу. А действительно большой фактический материал, собранный Бергом, иллюстрировал лишь некоторые толкования следствий принятых автором принципов номогенеза. Сами же эти принципы не только не выводились из фактических данных, но и не подкреплялись ими, а просто постулировались. Они и не могли подкрепляться фактами именно в силу императивного и субъективного приема построения системы основных принципов теории номогенеза.¹

Мы не случайно подробно остановились на анализе этой теории. В последнее время концепция Берга о том, что эволюция осуществляется на основе строгой закономерности, была изъята из длительного забвения и легла в основу взглядов, получивших название «неономогенез» (Завадский, Ермоленко, 1966). Эти взгляды довольно широко распространились, в особенности среди биологов и философов молодого поколения. Активность современных номогенетиков проявляется в многочисленных выступлениях и публикациях, часто появляющихся в изданиях для массового читателя. Все это, естественно, придает популярность их взглядам,

¹ Содержание теории номогенеза и ее подробный критический анализ излагаются в одной из наших работ (К. М. Завадский, А. Б. Георгиевский. К оценке эволюционных взглядов Л. С. Берга // Берг Л. С. Труды по теории эволюции. [Вступительная статья]. Л., 1976, с. 7—42.

которые многими недостаточно компетентными людьми воспринимаются как новое слово в науке об органической эволюции, пришедшее на смену «отжившему» дарвинизму. К сожалению, в нашей литературе до сих пор нет достаточно глубокого естественнонаучного и философско-методологического разбора современных номогенетических представлений. Поэтому на данном вопросе мы остановимся несколько подробнее.

Основной чертой номогенеза является недооценка или вообще отрицание роли случайности в эволюции, характеристика дарвинизма как учения о тихогенезе (т. е. построенного только на случайности), а также признание старой идеи о предопределенности, внутренней запрограммированности филогенеза. По мнению одних, эволюция осуществляется номогенетическим принципом «авторегуляции» (А. Вандель), других — «путем самоорганизации» (Н. А. Бернштейн, К. С. Тринчер), но не в результате отбора. В подобных рассуждениях, не подкрепленных новым фактическим материалом, мы не находим ничего принципиально нового в сравнении с концепцией Л. С. Берга. Органическая целесообразность понимается по существу как изначально данная, несмотря на применение современной, в частности кибернетической, терминологии.

Наиболее видным представителем неономогенеза и его лидером в недавнее время был А. А. Любищев. В одной из последних изданных работ (Любищев, 1982), посвященных критике современного дарвинизма, он правильно назвал в качестве первого «постулата» учения о селектогенезе объяснение основной биологической проблемы — проблемы адаптации (целесообразности). По мнению Любищева, эту проблему дарвинизм решает путем частных постулатов, которых он насчитывает шесть.

Весьма произвольно трактовал Любищев точку зрения Дарвина о значении коррелятивной изменчивости в образовании нейтральных признаков. Например, он писал: «Здесь имеется вынужденная уступка номогенетическому фактору эволюции в той его модификации, что определенные законы руководят эволюцией независимо от полезности тех или иных признаков» (Любищев, 1973, с. 36—37). В приведенных словах ясно выражены, с одной стороны, искажения взглядов Дарвина и современных дарвинистов по вопросу о нейтральных признаках и их роли в эволюции, с другой — утверждение, что «определенные законы» движут эволюцию, но далее постулирования этих законов сам Любищев не идет.

Повторение много лет назад выдвинутых против дарвинизма возражений означает либо незнание истории постепенного преодоления объективных трудностей, стоящих перед классическим дарвинизмом, либо нежелание считаться с успехами, достигнутыми эволюционной теорией за последние полвека. Характерно, что критику дарвинизма Любищев проводил с позиции систематика и морфолога, игнорируя ядро современного дарвинизма — теорию микроэволюции, построенную в своей основе на синтезе данных

генетики и экологии с концепцией естественного отбора. Этот методологический недостаток отмечают и авторы вступительной статьи к последней книге Любищева (Мейен, Чайковский, 1982, с. 17), в которой собраны его статьи, изданные в разное время, и рукописи статей, объединенные общей антидарвинистской направленностью и попытками доказать справедливость теории номогенеза.

Еще в статье 1925 г., критикуя дарвинизм, Любищев произвольно приписывал ему трактовку органической целесообразности как абсолютной или, по его выражению, «тесной» приспособительности. Как известно, сам Дарвин всегда настаивал на относительности приспособлений, поскольку она с необходимостью вытекает из логики действия естественного отбора.

Приписав дарвинизму то, что им как раз и опровергалось, что было несовместимо с самой сущностью этого учения, Любищев далее отмечал, что относительность целесообразности проявляется как в пространстве, так и во времени. В том, что относительный характер целесообразности проявляется в пространстве, говорит он, нас убеждают факты адаптации на основе мультифункциональности органов, обеспечивающей выживание организмов в широком диапазоне внешних условий. Не существует и абсолютного совпадения во времени между возникновением потребности в адаптации и ее формированием. Для того чтобы организмы могли выжить в изменяющейся среде, они должны уже располагать соответствующими приспособлениями.

Важно обратить внимание на подмеченную Любищевым связь между явлением преадаптации и относительным характером целесообразности, чем в самой общей форме и оправдывается с позиции дарвинизма правомочность утверждения о преадаптации как о действительно существующем явлении. С точки зрения дарвинизма преадаптация как выражение реальной возможности приспособления в будущем в самом деле имеет относительный характер, так как переход ее в обычную адаптацию зависит от благоприятного изменения среды.

Однако сам Любищев совсем не так истолковывал соотношение между понятием преадаптации и принципом относительной целесообразности. Приводя примеры в пользу этого принципа, он пытался увязать его с «учением о предварительном приспособлении» (Л. Кено). Ошибочно восприняв это «учение» в качестве подлинного объяснения явлений преадаптации, Любищев усмотрел в нем новейшее для того времени опровержение дарвинизма.

Хотя Любищев и критически относился ко всем попыткам доказать существование изначальной целесообразности как ненаучным, сам он сочувственно высказывался в пользу идеи «филогенетического ускорения», трактуемой в номогенетическом духе. Принцип постепенной эволюции, включающей момент повторяемости, он объединил с положением о внезапном, скачкообразном формообразовании, усматривая в этом синтезе диалектический подход к решению проблемы развития. «Я склонен называть такое

понимание развития диалектическим пониманием и оправдываю такое применение диалектики двумя особенностями характера процесса: его революционностью и периодичностью; тем, что организмы последующих этапов развития в значительной мере возвращаются к уже пройденным этапам. . .», — писал Любищев (1925, с. 149). На самом деле основой его номогенетических рассуждений была не диалектика, а внешнее, чисто словесное сочетание эволюционизма и неокатастрофизма. Отрицание диалектики эволюционного процесса в той форме, в какой она понималась в дарвинизме, естественно, приводило к подобного рода эклектическим утверждениям.

В отличие от Берга, по существу отмахнувшегося от проблемы происхождения органической целесообразности, Любищев считал ее многоплановой, требующей решения. Однако он писал: «Процесс эволюции вовсе не связан тесно с проблемой приспособления. Это две проблемы» (1982, с. 193). Отрицая роль отбора в качестве ведущего фактора адаптиогенеза, сам Любищев ограничивался постулатом о независимости формы от функции, т. е. независимости строения организмов от функциональных отправления. Не находим мы в его многочисленных рассуждениях по поводу органической целесообразности какой-либо четко очерченной концепции этой проблемы.

Любищев часто ссылался на высказывания философов прошлого (Платона и Аристотеля, Декарта и Лейбница, Канта и Гегеля), пытаясь найти в них подтверждение своим мыслям. Прекрасно понимал он и то, что дарвинизм, по словам Н. Я. Данилевского, «не столько биологическое, сколько философское учение, купол на здании механистического материализма» (там же, с. 195). Однако Любищев не понимал сущности диалектики, а потому и не принимал дарвинизм как подлинно диалектическое учение. Он не считал невозможным объединение разных концепций в единую научную систему взглядов на эволюцию, но в создании такой комбинированной теории призывал к полному отграничению «от каких-либо обязательных философских постулатов» (там же, с. 198). В то же время он писал, что сейчас намечается теоретический синтез, в котором эволюция понимается не как борьба хаотически возникающих изменений, а как проявление имманентного закона и подобного человеческому сознанию творческого начала. Перечисление Любищевым авторов — сторонников идеалистически-телеологического взгляда на причины эволюционного развития (К. Бэр, С. Майварт, Э. Коп, А. Бергсон, Л. С. Берг, П. Тейяр де Шарден, О. Шиндевольф и др.) — говорит уже само за себя, достаточно ясно показывает естественнонаучное и философское кредо воззрений Любищева.

Современные последователи Берга и Любищева строят свою критику дарвинизма, исходя из понимания его как эктогенетического учения. Показательна в этом отношении, например, позиция С. В. Мейена. В одной из работ по палеоботанике (Мейен, 1971), в области которой этот автор специализировался, наглядно видна

ошибочная интерпретация сущности дарвинизма. В частности, против дарвинизма выдвигается аргумент, что это учение не объясняет замирание эволюции в периоды, когда происходили крупные геологические преобразования. Например, иссушение климата в пермский период не повлекло за собой сколько-нибудь заметной эволюции западноевропейской флоры, оледенения в неогеновый и четвертичный периоды не вызвали соответствующей эволюционной «вспышки» образования новых форм растений. Где же здесь влияние внешней среды? — задает вопрос Мейен дарвинистам.

Хорошо известно, что, согласно дарвиновской теории, определяющую роль в эволюции играют не изменения абиотической среды сами по себе, а противоречивые отношения между организмами, складывающиеся в борьбе за существование, и разрешение этих противоречий живого с живым путем отбора неравноценных по приспособленности особей. Важно здесь также подчеркнуть, что эта селективная неравноценность особей вызывается объективным процессом наследственной изменчивости (мутации и рекомбинации). Все эти факторы эволюции экспериментально доказаны. В цитированной же работе Мейена о них нет и упоминания, а вся сущность дарвинизма сводится лишь к тезису о влиянии абиотической среды, или «фона». Эту вольную интерпретацию, искажающую содержание дарвинизма, право, следовало бы отнести в адрес механоламаркизма.

Проводя весьма поверхностный анализ дарвинизма, Мейен делает это в разделе под обещающим названием «Фон или движущая сила?». Однако ответа на вторую часть этого вопроса сам он не дает, если не считать ссылки на необходимость принимать во внимание значение внутренних предпосылок в организации видов для их успешного переселения в новые географические зоны, что само по себе было известно уже Дарвину и никем из дарвинистов не отрицалось. Апеллирование же по этому вопросу к теории преадаптации опять-таки показывает незнание того, что современный дарвинизм не отбрасывает вовсе эту концепцию, а включает в свой состав ее рациональное содержание.

Попытку дать ответ на поставленный Мейеном вопрос «фон или движущая сила?» (применительно к эволюции растений) мы находим в другой его работе: «... морфологические законы у растений не могут быть изучены только путем исторического, функционального и адаптивного (экологического) анализа растительных форм и структур. Мы должны изучать законы как таковые (подобно тому как может быть хорошо изучено искусство римского гончарного дела вне его утилитарного назначения)» (Меуен, 1973, р. 253). Во-первых, частное замечание касается того, что вряд ли уместно проводить аналогию между исследованием законов в эволюции и человеческой деятельностью, поскольку это совершенно разные области. Во-вторых, и это главное, Мейен призывает изучать законы природы «как таковые», т. е. применительно к живому — какие-то особые законы Морфологии с большой буквы,

которые проявляются в изоморфизме биологических структур, в законах их общей композиции и т. п. Изучать эти законы, по Мейену, следует вне связи структур с их функциями и минуя принцип эволюционизма.

В подтверждение своей позиции автор не приводит достаточно убедительных фактических доказательств. Рассуждения его о том, что законы сегментации листа не могут быть сведены к законам его жилкования и наоборот, заслуживают внимания лишь с точки зрения определенных ограничений, которые действительно играют существенную роль в эволюции, а отнюдь не как доказательство несостоятельности дарвинизма. Таким частным приемом опровержения дарвинизма путем ссылок на отдельные примеры пользовались и ранее многие антидарвинисты, но их усилия не достигали цели. Хорошей иллюстрацией непригодности такого способа доказательства являются многочисленные попытки отстоять на отдельных примерах ламаркистский принцип наследования приобретенных признаков в качестве антипода дарвинизму. Построенные на вымышленных основаниях, все эти попытки в конце концов оказались несостоятельными, что превосходно показано в книге Л. Я. Бляхера (1971а).

Если теория, писал Мейен, имея в виду дарвинизм, не может объяснить хотя бы один факт, тем хуже для теории, она уже не имеет права называться научной. Однако хорошо известно, что процесс познания бесконечен, и если вскрываются новые факты, не укладывающиеся в рамки существующей теории, это еще вовсе не значит, что теория в целом прекращает свое существование. История естествознания насчитывает массу примеров реконструкции теоретических представлений под давлением новых фактов.

Справедливости ради надо отметить, что взгляды основоположника теории номогенеза и современных его последователей — это не одно и то же. При общем антидарвинистском настрое сторонники номогенеза не могут игнорировать достижения синтетической теории эволюции и в ряде случаев призывают к поискам путей, которые объединили бы эти направления в новом синтезе знаний об органической эволюции. Так, Мейен полагал, что прошло время резкого противопоставления теории номогенеза селекционизму (Мейен, 1979; Мейен, Чайковский, 1982), как это делали некоторые авторы (например, Любищев). Следует искать компромисс между этими учениями, в одинаковой степени нуждающимися во взаимодополнениях: теория номогенеза показала нам все значение статики в эволюции (структурный аспект), селекционизм же вскрыл ее динамику (исторический аспект). В то же время он писал: «Как мне представляется, это противопоставление номогенеза и селектогенеза (т. е. синтетической теории эволюции) связано, по крайней мере частично, с путаницей понятий, так как в обеих доктринах динамические и структурные законы и феномены недостаточно разделены (Меуен, 1973, р. 254).

Мейен не отрицал, что адаптации вырабатываются в конкретной исторической среде, но утверждал, что глубокое понимание

биологических явлений невозможно без некоторых высших универсальных принципов морфологии. «Но все эти исторические, функциональные и адаптивные потребности, — считал он, — не могут быть объединены в форму вне специфических, структурных законов живых существ. Чтобы открыть эти законы, мы должны изучить физическую структуру органических форм, их математическое описание, свойства биологического пространства (т. е. симметрию живых тел) и законы структурных преобразований, каждое из которых на основе универсальных принципов отвечает за полиморфизм и изоморфизм в мире как целом» (там же). Идея о том, что эволюция живых существ подчиняется универсальным структурным законам физической природы, принципам симметрии и изоморфизма, является одной из руководящих у современных последователей Берга (см., например, Урманцев, 1974, 1979).

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

Апелляция номогенетиков к распространенности явлений симметрии и структурного сходства в живой природе и в неорганическом мире (например, морозные узоры на стеклах как аналогия со строением и рисунком листьев растений) не может быть признана убедительной. Образование морозных узоров определяется сугубо физическими процессами кристаллизации воды, обусловленными рельефом поверхности стекла. Форма же листьев растений и вообще организмов определяется взаимодействием генотипа и среды, а генотип представляет собой результат длительной эволюции, в ходе которой он совершенствуется как целостная адаптивная система. Еще К. А. Тимирязев (1939в, т. 6, с. 128) писал: «Одна сложность формы еще не представляется нам вопросом, сложной может быть форма и неорганических тел, например каких-нибудь дендритов, металлических деревьев, вызываемых кристаллизацией... Вопрос, загадка возникает лишь с того момента, когда обнаруживается соответствие между формой и ее отправлением». Именно дарвинизм дал ответ на этот вопрос, доказав диалектическое единство органической формы и ее функции (адаптивного отправления), а не вымышленные представления о действии каких-то необъяснимых универсальных законов, которые призывают изучать номогенетики.

Необходимо еще отметить, что термин «номогенез» уже прочно занят и служит для обозначения определенного типа эволюцион-

ных концепций, основой которых является тезис о внутренней запрограммированности исторического развития живого. Употреблять же этот термин для обозначения общих законов морфологии или изоморфизма биологических структур, как использовали его Мейен и Урманцев, видимо, не следует из-за возникающей путаницы понятий.

Возврат к старым и ранее отвергнутым гипотезам закономерен, если к этому вынуждают новые факты. Однако в работах сторонников неоногогенеза каких-либо новых фактов, опровергающих теорию естественного отбора и говорящих в пользу концепции номогенеза, не приводится. Вместе с тем было бы неоправданно отрицать все положения и данные, приводимые номогенетиками.

С нашей точки зрения, главным из положительных моментов концепции Берга является концентрация внимания на проблеме значения внутренних факторов эволюции, с которой тесно связаны вопросы о направленности, ограничениях и потенциях развития отдельных филогенетических групп в эволюции как целостном процессе.

Среди выделяемых Любищевым антитез, которые он считает антиномиями дарвинизма и концепции номогенеза, большая их часть, безусловно, должна быть принята и принимается дарвинистами: 1) целесообразность в живой природе может носить не только утилитарный, но и эстетический характер (например, факты так называемого полового отбора); 2) целесообразность присуща не только отдельному организму, но и надорганизменным системам (например, полиморфная структура популяции и вообще все типы видовых адаптаций); 3) развитие целесообразности не ограничивается только биологическими потребностями, а может значительно превышать их границы (сверхполезность, или гипертелия); 4) возникновение целесообразности осуществляется отбором, т. е. в данной среде и на нужды «сегодняшнего дня», но может и предшествовать потребности в адаптации (факты преадаптации).

Никто из подлинных дарвинистов не будет возражать и Ю. А. Урманцеву в том, что ценными остаются выводы Берга о чертах сходства органических форм, о конвергенции как направлении эволюции, о структурном, внешнем сходстве как результате не только родства, но и известного единообразия законов природы, описываемого общей теорией систем (Урманцев, 1979, 1988).

Мы остановились подробно на взглядах современных номогенетиков не только с целью показать общую методологическую слабость их установок, бездоказательность выдвигаемых принципов. Важнее обратить внимание на вопрос, почему оживился интерес к теории номогенеза в последнее время, особенно среди специалистов в конкретных областях биологии.

Современный дарвинизм, разрешив ряд трудных проблем, в том числе и проблему движущих сил адаптациогенеза и эволюции адаптаций, поставил перед собой и новые задачи, связанные с

более углубленным познанием эволюционного процесса. Это закономерно для всякой научной теории. К чести тех исследователей, которые пытаются обойти трудности познания путем выдвижения концепций, не «принимаемых большинством», надо сказать, что они делают полезное дело, так как обостряют постановку еще не решенных вопросов. Так было с гипотезой прямого приспособления, необходимость фактического опровержения которой ускорила изучение адаптивной модификационной изменчивости как фактора эволюции; так было с теорией преадаптации, рационально пересмотренной современным дарвинизмом; с концепцией консервативной роли отбора, получившей признание в связи с открытием поддерживающей формы отбора. О положительных моментах современных номогенетических воззрений выше упоминалось. Аргументы же, выдвигаемые их авторами против синтетической теории эволюции, не имеют доказательной силы и не опровергают ее основ.

В отличие от Берга современные его последователи не отрицают с порога значимости проблемы адаптации для биологии. Мейен (1979, с. 114) даже писал: «Ясно, что теория адаптации должна лежать в основе эволюционного учения, будь то селекционизм или номогенез». Однако, отрицая дарвинистское объяснение этой проблемы, они не предлагают взамен ничего конструктивного, ничего принципиально нового, поэтому мы и рассмотрели критически взгляды неомогенетиков вместе с концепциями, по существу игнорирующими проблему адаптации как центральную в эволюционной теории.

КОНЦЕПЦИЯ «НЕЙТРАЛЬНОЙ ЭВОЛЮЦИИ»

В последние годы заметно оживилось обсуждение вопроса о существовании особого, «нейтрального» (т. е. неадаптивного) пути эволюции. Сам термин «нейтральная эволюция» употреблял еще Л. С. Берг. Он обозначил им процесс, понимаемый как выявление ранее скрытых особенностей организмов, а не образование новых признаков (1925, с. 26). Ошибочные представления Берга о «нейтральной эволюции», наряду с их явно преадапционистским содержанием, напоминают также известную гипотезу В. Бетсона о «распаковке генных комплексов» и взгляды на видообразование как процесс разложения сложного вида (линнеона) на его элементы (жорданоны), которые и считались истинными видами. Все эти концепции по существу отрицали принцип развития, так как сводили эволюцию не к образованию качественно нового, а к проявлению уже готовых признаков, неизвестно каким образом возникших и потому просто постулируемых авторами этих концепций. Бетсон (Bateson, 1914) даже открыто признавался в антиэволюционизме своих воззрений, что вполне согласовывалось с общей позитивистской ориентацией многих ранних генетиков. Высказываясь исключительно в пользу экспериментальных (эмпирических) методов научного исследования, они отрицали какое-либо значение теоретических форм по-

знания и на этой основе открыто выступили против учения Дарвина, а также и Ламарка. Поскольку в дарвинизме (и частично в ламаркизме) придавалось большое значение проблеме адаптации и предлагалось ее решение, выступления генетиков, естественно, были направлены своим острием против дарвинистского принципа адаптивности эволюции и по существу его отрицали.

Попытки утвердить положение о неадаптивности эволюционного процесса особенно культивировались систематиками антидарвинистской ориентации. Дарвин и его сподвижники считали различия между видами по морфологическим и физиологическим признакам адаптивными, возникшими исторически в ходе дивергенции под действием отбора. В конце прошлого века по вопросу об утилитарности видовых признаков развернулась широкая дискуссия, в которой приняли участие известные ученые (Lankester, 1890; Wallace, 1896в, 1898; Cunningham, 1896; Gulick, 1896; Pearson, 1896; Cockerell, 1897; Hutton, 1897). Дискуссия показала, что решение данного вопроса дарвинистами еще не означает признания окончательного его варианта. Противоположная точка зрения, отрицающая полезность видовых отличий, позднее нашла обобщение в сводке Дж. Робсона и О. Ричардса: «Анализ признаков, которыми отличаются виды (и в меньшей мере роды), показывает, что в подавляющем большинстве случаев признаки видов не имеют какого-либо адаптивного значения» (Robson, Richards, 1936, p. 314).

Подобного рода выступления послужили поводом для специальной статьи, опубликованной известным советским экологом Д. Н. Кашкаровым (1939), в которой автор показал несостоятельность попытки приложить принцип неадаптивности к систематике. Однако эти попытки оказались очень живучими, поэтому многие крупные биологи-эволюционисты постоянно обращались к их критике и к доказательствам правильности дарвиновской позиции (Майр, 1968, с. 62, 252—253; Завадский, 1968, с. 321). Спор в этой важнейшей области теоретической систематики продолжается и до сих пор. Одна из дискутирующих сторон опирается на отрыв организационных признаков от причины их эволюции — адаптациогенеза и в целом поддерживается авторами концепций, признающих действие каких-то особых структурных законов развития, не связанных с функциональными проявлениями живого (например, концепция номогенеза).

Мысль о том, что эволюционный процесс заключается не только исключительно в адаптивных преобразованиях живого, а может характеризоваться и возникновением безразличных признаков, не нова. Выше мы показали это на многочисленных высказываниях авторов, занимающих умеренную позицию в отношении к принципу адаптивности эволюции. Однако идея, что эволюция вообще протекает якобы на основе возникновения безразличных в адаптивном отношении признаков, еще не обсуждалась ранее так широко и конкретно, как это пытаются делать современные исследователи, начиная с работ А. Кэйна (Cain, 1951a, 1951b).

Если Кэйн утверждал о нейтральной эволюции применительно к морфофизиологическим признакам, т. е. в духе старой традиции нейтралистов-систематиков, то в последние два десятилетия дискуссия о нейтральных признаках переместилась в основном на толкование материалов по биохимической эволюции. Инициатором этого движения выступил М. Кимура (Kimura, 1961), к которому затем примкнула довольно большая группа исследователей (Дж. Кинг, Т. Джукс, Т. Ота, Дж. Кру, К. Дьюер, Е. Марголиаш, С. Оно и др). Их взгляды получили название «нейтралистской» (или «недарвиновской») теории эволюции. К этим авторам присоединились и некоторые отечественные биологи (например, Рыжков, 1974).

Выступления Кимуры и его последователей стимулировали проведение многочисленных исследований по белковому полиморфизму, которые, с одной стороны, опровергли основные положения «нейтралистской» концепции эволюции, с другой — обнаружили закономерности эволюции, специфические для ее макромолекулярного уровня. Дискуссия по данному вопросу приняла очень широкий характер и продолжает сохранять свою остроту, подобно спорам о том, является ли эукариотная клетка продуктом симбиогенеза. Дискуссия вокруг «нейтралистской» концепции захватила многих биологов-эволюционистов и привлекла внимание философов. В данном разделе эта концепция рассматривается лишь в той мере, в какой ею отрицается принцип адаптивности эволюции. В литературе уже имеются не только многочисленные отдельные фрагменты в статьях и книгах, но и специальные обзоры, посвященные критике «недарвиновской» теории (Richmond, 1970; Кирпичников, 1972; Ayala, 1975).

Основное содержание гипотезы «нейтральной эволюции» сводится к положению, что изменения на макромолекулярном уровне осуществляются не под контролем отбора фенотипов (т. е. дарвиновского отбора), а путем накопления индифферентных мутаций в результате доминирующей роли случайности (дрейфа генов). Эта точка зрения, по мнению ее авторов, подкрепляется большим числом прямых и косвенных аргументов: 1) постоянство темпа замены аминокислот в белковых молекулах организмов разных таксонов; 2) изменения в составе кодонов, не сопровождающиеся соответствующими изменениями в белках (факты «вырожденности» генетического кода); 3) огромная насыщенность генофонда рецессивными мутациями, что объясняется их нейтральностью, иначе популяция была бы дезорганизована под давлением значительного генетического «груза»; 4) более быстрые эволюционные изменения ДНК в сравнении с белковыми молекулами; 5) значительные расхождения в первичной структуре белков у представителей родственных видов.

Можно обсуждать степень фактической достоверности перечисленных доводов в пользу «нейтралистской» концепции. Эмпирические данные подтверждают или опровергают гипотезу, однако, как отмечал К. Поппер (Popper, 1959), если гипотеза не кор-

ректна, ее можно априорно обосновать фальсифицированными фактами. В ряде случаев, пишет Ф. Айяла (Ayala, 1975, p. 20), этим приемом пользуются авторы теории «недарвиновской» эволюции.

Однако накопленных данных уже достаточно, для того чтобы не просто отмахиваться от аргументов и огульно отрицать научное значение всех постулатов концепции, а выяснить их рациональное содержание. Например, фактически подтверждаются значительные отличия в структуре гомологичных белков у родственных видов. Так, у трех видов летучих мышей более 40 % изученных ферментов различаются по скорости электрофореза. И наоборот, согласно дарвиновскому принципу дивергенции, в ходе эволюции различие между организмами, в том числе и по строению нуклеиновых кислот, должны все более углубляться. Однако в ряде случаев наблюдаются парадоксальные исключения из этого правила, а именно увеличение генетического сходства по мере дивергенции морфофизиологической структуры. Так, различия по структурным генам между разными видами дрозофил более значительны, чем между разными родами рыб. Родовые различия у приматов сопоставимы с видовыми различиями у сусликов. Еще ближе уровень генетического сходства между родами приматов, чем между видами-двойниками дрозофил (Воронцов, 1980).

Подобные факты лишь внешним образом кажутся противоречащими принципу дивергенции. В действительности этот принцип «сработал» еще в далеком прошлом, когда произошло разделение на беспозвоночных и позвоночных, и обусловил формирование принципиально различных механизмов индивидуального развития. У дрозофил и других беспозвоночных дивергенция по морфофизиологическим признакам идет на основе мутаций и отбора структурных генов, а у позвоночных — регуляторных генов. У беспозвоночных онтогенез строго детерминирован, т. е. деление и дифференциация клеток в ходе эмбриогенеза жестко predeterminedены структурными генами, а для позвоночных характерен более сложный регуляторный тип развития, при котором мутации регуляторных генов определяют различия в функционировании относительно устойчивых в эволюции структурных генов.

Справедливо отмечается, что в настоящее время трудно установить правильность или ошибочность всех аргументов авторов «нейтралистской» концепции (Малиновский, 1974, с. 106; Яблоков, 1974, с. 143). Для этого потребуются годы кропотливых исследований по многим ее аспектам. На данном примере можно еще раз подчеркнуть необходимость осторожной философской оценки естественнонаучной концепции. Р. С. Карпинская и И. К. Лисеев (1976) правильно пишут, что обсуждение «недарвиновской» эволюции — это прежде всего компетенция самих биологов. Они разбирают некоторые методологические стороны проблемы нейтральной эволюции, касающиеся понимания сферы действия отбора, и в частности универсальности принципа селектогенеза.

Общая оценка «нейтралистской» концепции, на наш взгляд, должна быть такова. Если эта концепция отрицает действие отбора как причины эволюции на биохимическом уровне, т. е. отрицает принцип адаптивности макромолекулярной эволюции, она должна быть отвергнута, так как многочисленные факты ей противоречат. Серией специальных исследований Ф. Айялы и других авторов показана адаптивная в целом природа белкового полиморфизма по гемоглобинам, гаптоглобинам, альбуминам, липопротеинам и другим белкам (Ayala, 1972, 1975; Bruce, Ayala, 1979). Установлено, в частности, что иммунологические различия у млекопитающих и человека имеют адаптивный характер и связаны именно с белковым полиморфизмом (Рохлин, 1967; Румянцев, 1984). Если же оценивать концепцию «недарвиновской» эволюции с диалектической точки зрения, т. е. обсуждения содержащихся в ней рациональных моментов, последние должны быть включены в современный дарвинизм и обогатить его новым содержанием.

Исследования проблемы эволюции адаптаций представляли собой основу, на которой осуществлялось развитие всей эволюционной теории. С решением этой проблемы так или иначе было связано выяснение закономерностей видообразования, морфофизиологического прогресса и других направлений эволюции, общих ее закономерностей. Центральное место проблемы в научной отрасли определяет и уровень ее исторического изучения: широту поисков материала, полноту и глубину его анализа. Настоящая работа не претендует на выполнение всех этих требований. В ней выделены наиболее существенные этапы и направления в развитии проблемы и дана их характеристика в том масштабе, в каком позволяли это сделать объем книги и возможность охвата материала одним автором.

На протяжении многих веков проблема органической целесообразности вообще, а эволюционного развития адаптаций в особенности, были тем интеллектуальным «орешком», который пытались расколоть многие выдающиеся биологи и философы. При господстве теологической доктрины об изначальном характере целесообразности существовало направление объективной телеологии, представители которого задумывались над проблемой адаптивности онтогенетических процессов в связи в их эквифинальностью. Объяснение причин и механизмов эволюции адаптаций в теории естественного отбора выдвинуло на повестку дня задачи, которые составляли целую программу для последующего развития дарвинизма. Накопление фактических доказательств адаптивного содержания эволюции на основе наблюдения и описания сменилось на рубеже XIX—XX вв. экспериментальным подходом к исследованиям естественного отбора как движущей силы эволюции адаптаций. Это был наиболее ответственный этап в развитии эволюционной теории, сопряженный с пиком антидарвинистских выступлений.

На примере исследований истории проблемы эволюции адаптаций, имеющей общебиологическое и даже междисциплинарное значение, можно было выдвинуть на обсуждение и выяснить ряд вопросов историко-методологического характера. В их числе рассматривались вопросы о критериях периодизации истории проблемы, постановке научной проблемы и приоритете автора, закономерностях перехода гипотетического знания в теоретическое и

значение экспериментального метода в этом процессе, расширении числа конкретных направлений исследований и их синтез в более развитой концептуальной системе. Надеемся, что проведенный анализ перечисленных и других вопросов на «живом» материале развития конкретной проблемы будет полезен для дискуссий в области методологии историко-научных исследований и общей методологии науки.

Основная часть книги посвящена истории исследований эволюции адаптаций до 1920-х годов. С этого времени, в связи с новым синтезом широкого изучения проблемы на разных уровнях организации жизни. На сегодняшний день накопился столь огромный фактический материал, что квалифицированное их обобщение доступно лишь коллективу исследователей. Если книга в какой-то мере проложила исторический путь к выполнению этой грандиозной задачи, автор будет считать свою цель достигнутой.

- Аверьянова Т. М.* Популяционные исследования в прикладной ботанике. Л., 1975. 140 с.
- Агол И. И.* Диалектический материализм и эволюционная теория. М., 1931. 3-е изд. 150 с.
- Адаптация* // Большая Советская Энциклопедия. 3-е изд. М., 1970. Т. 1. С. 216.
- Адаптация* // Большая медицинская энциклопедия. М., 1974. Т. 1. С. 64—66.
- Адаптация у микроорганизмов.* М., 1956. 519 с.
- Амлинский И. Е.* Начальный этап сравнительно-морфологического обоснования единства животного мира // Сент-Илер Э. Ж. Избр. тр. М., 1970. С. 539—642.
- Антология мировой философии:* В 4-х т. М., 1969. 576 с.
- Аристотель.* Соч.: В 4-х т. М., 1981. Т. 3. 613 с.
- Арсеньев А. С., Библер В. С., Кедров Б. М.* Анализ развивающегося понятия. М., 1967. 439 с.
- Асмус В. Ф. и др.* Краткий очерк истории философии. М., 1975. 798 с.
- Бабский Е. Б., Григорьян Н. А.* Развитие физиологии животных и человека // История биологии: С древнейших времен до начала XX века. М., 1972. С. 354—400.
- Баженов Л. Б.* Строение и функции естественнонаучной теории. М., 1978. 232 с.
- Баженов Л. Б.* Принцип редукционизма и проблема взаимоотношений физики и биологии // Биология и современное научное познание. М., 1980. С. 176—187.
- Баркрофт Дж. К.* Основные черты архитектуры физиологических функций. М.; Л., 1937. 218 с.
- Бейтс Г.* Натуралист на реке Амазонке. М., 1958. 430 с.
- Бекетов А. Н.* Гармония в природе // Рус. вестн. 1860. Т. 30. С. 197—241, 534—558.
- Бекетов А. Н.* Есть ли причины предполагать, что формы растений приспособлены к свету? // Натуралист. 1865. № 14. С. 263—267; № 15. С. 286—290; № 16. С. 295—298.
- Бекетов А. М.* География растений. СПб., 1896.
- Беллман Р.* Процессы регулирования с адаптацией. М., 1964. 359 с.
- Берг Л. С.* Наука, ее содержание, смысл и классификация. Пг., 1922. 139 с.
- Берг Л. С.* Номогенез или эволюция на основе закономерностей. Пг., 1922. 306 с.
- Берг Л. С.* Закономерности в образовании органических форм // Тр. прикл. ботан., генетике и селекции. 1925. Вып. 14, № 5. С. 19—66.
- Берг Л. С.* Труды по теории эволюции. Л., 1976. 387 с.
- Берг Р. Л.* Стандартизирующий отбор в эволюции цветка // Ботан. журн. 1956. Т. 41, № 3. С. 318—331.
- Берг Р. Л.* Типы полиморфизма // Вестн. ЛГУ. 1957. № 21. С. 115—139.
- Бергер В. Я.* Адаптации морских моллюсков к изменениям солености среды. Л., 1987а. 213 с.

- Бергер В. Я.* Методологические аспекты изучения адаптивности явлений // Вопросы теории адаптации. Л., 1987б. С. 13—30.
- Берман З. И.* Накопление знаний и формирование представлений о живой природе от древности до середины XVIII в. // История эволюционных учений в биологии. Л., 1966. С. 11—50.
- Бернар К.* Жизненные явления, общие животным и растениям. СПб., 1878. 316 с.
- Бимент Дж.* Роль физиологии в адаптации и в конкуренции среди животных // Механизмы биологической конкуренции. М., 1964. С. 82—93.
- Блауберг И. В., Юдин Э. Г.* Становление и сущность системного подхода. М., 1973. 270 с.
- Бляхер Л. Я.* История эмбриологии в России. М., 1955. 376 с.
- Бляхер Л. Я.* Соотношение формы и функции // Тр. Ин-та истории естествознания и техники. 1962. Т. 40, вып. 9. С. 118—156.
- Бляхер Л. Я.* Проблема наследования приобретенных признаков. Л., 1971а. 274 с.
- Бляхер Л. Я.* Георг Зейдлиц и его курс дарвинизма в Дерптском университете // Из истории биологии. М., 1971б. Вып. 3. С. 5—58.
- Бонашевская Т. И. и др.* Структурно-функциональные основы приспособительных реакций легких к действию атмосферных загрязнений // Медицинские проблемы охраны окружающей среды. М., 1981. С. 82—88.
- Борисяк А. А. В. О.* Ковалевский, его жизнь и научные труды. Л., 1928. 135 с.
- Ботнариус Н.* Целостность биологических систем и некоторые основные биологические проблемы // Философские вопросы биологии и биокибернетики. М., 1970. Вып. 3. С. 51—67.
- Васнецов В. В.* Дивергенция и адаптация в онтогенезе // Зоол. журн. 1946. Т. 25, вып. 3. С. 185—200.
- Васнецов В. В.* Рост рыб как адаптация // Бюл. Моск. о-ва испыт. природы. Отд. биол. 1947. Т. 52, вып. 1. С. 23—34.
- Введенский Н. Е.* Возбуждение, торможение, наркоз. СПб., 1901. 111 с.
- Вейсман А.* Всемогущество естественного отбора. СПб., 1894. 28 с.
- Вейсман А.* Лекции по эволюционной теории. М., 1905. Ч. 1. 504 с.
- Верещагин В. Ю.* Философские проблемы теории адаптации человека. Владивосток, 1988. 164 с.
- Вишаренко В. С.* О применении понятия адаптации в теории арогенеза // Закономерности прогрессивной эволюции. Л., 1971. С. 60—65.
- Воложин А. И., Субботин Ю. К.* Адаптация и компенсация — универсальный биологический механизм приспособления. М., 1987. 177 с.
- Вольф Г.* К критике дарвинизма // Теория развития. СПб., 1904. С. 144—184.
- Вопросы теории адаптации.* Л., 1987. 148 с.
- Воронцов Н. Н.* Синтетическая теория эволюции: ее источники, основные постулаты и нерешенные проблемы // Журн. Всесоюз. хим. о-ва им. Д. И. Менделеева. 1980. Т. 25, № 3. С. 295—314.
- Воронцов Н. Н.* Адаптивность и нейтраллизм в эволюции // Экологическая генетика и эволюция / Отв. ред. А. А. Жученко. Кишинев, 1987. С. 74—102.
- Гайсинович А. Е.* Зарождение генетики. М., 1967. 196 с.
- Галл Я. М.* Борьба за существование как фактор эволюции. Л., 1976. 155 с.
- Галл Я. М.* Развитие теории естественного отбора: Автореф. дис. ... д-ра биол. наук. Л., 1987. 32 с.
- Галл Я. М., Георгиевский А. Б.* Синтетическая теория эволюции как современный этап развития дарвинизма // Биология в школе. 1973. № 3. С. 7—15; № 4. С. 4—14.
- Гаузе Г. Ф.* Естественный отбор у животных // Зоол. журн. 1939. Т. 18, № 4. С. 557—571.
- Гаузе Г. Ф.* Экология и некоторые проблемы происхождения видов // Экология и эволюционная теория. Л., 1984. С. 5—105.
- Гегель.* Философия природы // Энциклопедия философских наук. М., 1975. Т. 2. 695 с.
- Гельмгольц Г.* Популярные речи. СПб., 1898.

- Георгиевский А. Б.* Значение преадаптации для прогрессивной эволюции // Проблемы прогрессивного развития в живой природе и технике: Тез. докл. на симп. Л., 1969. С. 51—54.
- Георгиевский А. Б.* Лекции по современному дарвинизму. Новгород, 1973. 156 с.
- Георгиевский А. Б.* Проблема преадаптации: Историко-критическое исследование. Л., 1974. 148 с.
- Георгиевский А. Б.* Трудности и некоторые исходные положения прогнозирования адаптационного процесса // Эволюционная теория и проблема «человек—природа». Тарту, 1978. С. 144—148.
- Георгиевский А. Б.* Основные этапы и направления исследований эволюции адаптаций // Историко-биологические исследования. М., 1980. С. 81—105.
- (*Георгиевский А. Б.*) *Georgievsky A. B.* The problem of classification and the structure of evolutionary biology // General questions of evolution. Praha, 1983. P. 273—279. (Proc. Intern. Colloq.).
- Георгиевский А. Б.* Дарвинизм. М., 1985. 271 с.
- Георгиевский А. Б., Петленко В. П., Сахно А. В., Царегородцев Г. И.* Философские проблемы теории адаптации. М., 1975. 277 с.
- Глязер Г.* Основные черты современной медицины. М., 1962. 160 с.
- Годман А., Пейн Е.* Толковый словарь английской научной лексики. М., 1987. 728 с.
- Гольбах П.* Система природы. М., 1926. 456 с.
- Гомперц Т.* Греческие мыслители. СПб., 1911. Т. 1. 485 с.
- Готт В. С., Семенюк Э. П., Урсул А. Д.* Категории современной науки: (Становление и развитие). М., 1984. 268 с.
- Готт В. С., Семенюк Э. П., Урсул А. Д. и др.* Проблемы развития общенаучного знания. Томск, 1983. 217 с.
- Грант В.* Эволюция организмов. М., 1980. 407 с.
- Давиташвили Л. Ш. В. О. Ковалевский.* М.; Л., 1946. 419 с.
- Давиташвили Л. Ш.* История эволюционной палеонтологии от Дарвина до наших дней. М.; Л., 1948. 575 с.
- Давыдовский И. В.* Общая патология человека. М., 1961. 503 с.
- Дарвин Ч.* Происхождение видов // Соч. М., 1939. Т. 3. С. 253—678.
- Дарвин Ч.* Лазящие растения. Движение растений. М.; Л., 1941. Т. 8. 543 с.
- Дарвин Ч.* Письмо к К. Земперу. 19 июля 1881 г. // Дарвин Ч. Избранные письма. М., 1950а. С. 286—287.
- Дарвин Ч.* Письмо к М. Вагнеру. 13 окт. 1876 г. // Дарвин Ч. Избранные письма. М., 1950б. С. 250—252.
- Дарвин Ч.* Изменения домашних животных и культурных растений // Соч. М., 1951. Т. 4. 883 с.
- Дарвин Ч.* Автобиография. М., 1957. 251 с.
- Деляж И., Гольдсмит М. И.* Теория эволюции. Пг., 1916. 266 с.
- Демин Д. В., Матюхин В. А., Хаскин В. В.* К вопросу о моделировании физиологических адаптаций // Общие вопросы физиологии адаптаций: Реф. докл. к III Всесоюз. совещ. по эколог. физиологии, биохимии и морфологии. Новосибирск, 1967. С. 122—126.
- Детвер В., Стеллар Э.* Поведение животных: Его эволюционные и нейробиологические основы. Л., 1967. 140 с.
- Джуд Дж.* Революция в науке. М., 1912. 182 с.
- Лидро Д. (1749).* Письмо о слепых в назидание зрячим // Собр. соч. М.; Л., 1935. Т. 1. С. 221—278.
- Личев Т. Г., Тарасов К. Е.* Проблема адаптации и здоровье человека. М., 1976. 184 с.
- Добжанский Ф. Г.* Детерминизм и индетерминизм в биологической эволюции // Философские вопросы биологии и биокибернетики. М., 1970. Вып. 3. С. 5—19.
- Дубинин Н. П.* Экспериментальное изменение числа хромосом у *Drosophila* // Биол. журн. 1936. Т. 5, № 5. С. 833—851.
- Дубинин Н. П.* Эволюция популяций и радиация. М., 1966. 743 с.
- Дубинин Н. П. и др.* Экспериментальное изучение экотипов *Drosophila melanogaster* // Биол. журн. 1934. Т. 3, № 1. С. 166—216.

Ефимов Ю. И. Философские проблемы теории антропосоциогенеза. Л., 1982. 192 с.

Жердев Р. В. О возможности перехода от специализации к арогенезу // Закономерности прогрессивной эволюции. Л., 1973. С. 119—134.

Жоффруа Сент-Илер Э. О степени влияния окружающей среды на изменение форм животных. // Избр. тр. М., 1970. С. 477—495.

Завадский К. М. Учение о виде. Л., 1961. 254 с.

Завадский К. М. Вид и видообразование. Л., 1968. 404 с.

Завадский К. М. Развитие эволюционной теории после Дарвина (1859—1920-е годы). Л., 1973. 423 с.

Завадский К. М., Георгиевский А. Б., Мозелов А. П., Ф. Энгельс и дарвинизм // Вопр. философии. 1970. № 11. С. 74—82.

Завадский К. М., Георгиевский А. Б. К оценке эволюционных взглядов Л. С. Берга // Л. С. Берг. Труды по теории эволюции. Л., 1976. С. 7—42.

Завадский К. М., Ермоленко М. Т. К критике неонотогенеза // Философские проблемы современной биологии. Л., 1966. С. 227—233.

Завадский К. М., Колчинский Э. И. Эволюция эволюции. Л., 1977. 235 с.

Завадский К. М., Орлов С. А. Закономерности филогенеза и теория эволюции // Вопросы развития эволюционной теории в XX веке. Л., 1979. С. 68—73.

Зотов А. Ф. Структура научного мышления. М., 1973. 182 с.

Каган Ю. С. Процессы адаптации и кумуляции в организме при воздействии химических соединений // Профилактическая токсикология. М., 1984. С. 256—268.

Казначеев В. П. Биосистема и адаптация. Новосибирск, 1973. С. 76.

Казначеев В. П. Современные аспекты адаптации. Новосибирск, 1980. 191 с.

Калайков И. Цивилизация и адаптация. М., 1984. 240 с.

Калайков И. Д. Теория отражения и проблема приспособления. М., 1986. 144 с.

Камшилов М. М. Отбор в различных условиях проявления признака // Биол. журн. 1935. Т. 4, № 6. С. 1005—1116.

Камшилов М. М. Корреляции и отбор // Журн. общ. биологии. 1941. Т. 2, № 1. С. 109—128.

Камшилов М. М. Первичная дивергенция нормы реагирования в зависимости от условий развития (наследственное и ненаследственное в эволюции): Докт. дис. М., 1946.

Камшилов М. М. Роль фенотипа в эволюции // Генетика. 1967. № 12. С. 108—116; 1968. № 1. С. 135—144.

Канаев И. И. Жорж Кювье. Л., 1976. 212 с.

Кан-Ихи-Сакай. Конкуренцеспособность растений, ее наследуемость и некоторые связанные с ней проблемы // Механизмы биологической конкуренции. М., 1964. С. 309—337.

Карако П. С. Революция в современной биологии и ее социальные аспекты. Минск, 1982. 255 с.

Карасевич Ю. Н. Экспериментальная адаптация микроорганизмов. М., 1975. 179 с.

Карнап Р. Философские основания физики. М., 1971. 389 с.

Карпентер Г., Форд Э. Мимикрия. М.; Л., 1935. 112 с.

Карпинская Р. С. О философских проблемах молекулярной биологии // Вопр. философии. 1966. № 1. С. 65—74.

Карпинская Р. С. Философские проблемы молекулярной биологии. М., 1971. 232 с.

Карпинская Р. С. Методология биологического редукционизма // Вопр. философии. 1974. № 11. С. 120—130.

Карпинская Р. С. Биология и мировоззрение. М., 1980. 208 с.

Карпинская Р. С. Теория и эксперимент в биологии. М., 1984. 161 с.

Карпинская Р. С., Лисеев И. К. Методологическая роль эволюционной теории в современной биологии // Философия и теория эволюции. М., 1976. С. 254—294.

Кашкаров Д. Н. Адаптивна ли эволюция и что такое видовые признаки? // Зоол. журн. 1939. Т. 17, вып. 1. С. 31—43.

- Кедров Б. М.* Ленин и революция в естествознании XX века. М., 1969. 397 с.
- Кедров Б. М.* Ленин и научные революции. М., 1980. 463 с.
- Кено Л.* Теория предварительной приспособленности // Природа. 1914. Сентябрь. С. 1297—1304.
- Кирпичников В. С.* Роль ненаследственных изменений в процессе естественного отбора // Биол. журн. 1935. Т. 4, № 5. С. 774—801.
- Кирпичников В. С.* Значение приспособительных модификаций в эволюции // Журн. общ. биологии. 1940. Т. 1, № 1. С. 121—152.
- Кирпичников В. С.* Биохимический полиморфизм и проблема так называемой недарвиновской эволюции // Успехи соврем. биологии. 1972. Т. 74, вып. 2(5). С. 231—246.
- Клебс Г.* Произвольное изменение растительных форм. М., 1905. 151 с.
- Ковалевский В. О.* Osteologia Anchitherium aurelianense Cuv. как формы, выясняющей генеалогию лошади (Equus). Киев, 1873. 86 с.
- (Ковалевский В. О.) Kowalewsky W. O.* Monographie der Gattung Anthracotherium Cuv. und Versuch einer natürlichen Classification der fossilen Hufthiere // Paleontographica, 1873—74. Bd. 22, N 3—5. S. 131—346.
- Ковалевский В. О.* Osteология двух ископаемых видов из группы копытных // Изв. О-ва любителей естествознания, антропологии и этнографии. 1875. Т. 16, вып. 1. С. 1—59.
- Козо-Полянский Б. М.* Дарвинизм: Схема. Вологда; Москва, 1925. 133 с.
- Колодяжный В. И.* Вопросы методологии в трудах К. А. Тимирязева и проблемы современной биологии. Киев, 1965. 251 с.
- Кольцов Н. К.* Взгляды Лотси на эволюцию организмов // Природа. 1915. Окт. С. 1253—1264.
- Кольцов Н. К.* Проблема прогрессивной эволюции // Биол. журн. 1933. Т. 2, № 4—5. С. 475—500.
- Кольцов Н. К.* Генетика и физиология развития // Биол. журн. 1934. Т. 3, вып. 2. С. 420—456.
- Комаров В. Л.* Жизнь и творчество К. А. Тимирязева // К. А. Тимирязев. Избр. соч.: В 4-х т. М., 1948а. Т. 1. С. 11—73.
- Комаров В. Л.* Ламарк. Избр. соч. 1948б. Т. 11. С. 120—176.
- Константинов А. В.* Основы эволюционной теории. Минск, 1979. 399 с.
- Копнин П. В.* Гносеологические и логические основы науки. М., 1974. 568 с.
- Коржинский С. И.* Гетерозис и эволюция: К теории происхождения видов // Зап. имп. Акад. наук. Физ.-мат. отд-ние. СПб., 1899. Т. 9, № 2. С. 1—94.
- Корольков А. А., Петленко В. П.* Философские проблемы теории нормы в биологии и медицине. Л., 1977. 391 с.
- (Кременцов Н. Л., А. Б. Георгиевский) Kremencov N. L., Georgievskij A. B.* Behaviour and speciation (a historical analysis) // Behaviour as one of the main factors of evolution. Praha. 1987. P. 71—90.
- Крушинский П. В.* Зародышевое сходство в свете закономерностей индивидуального развития организма // Успехи соврем. биологии. 1939. Т. 11, вып. 2. С. 362—376.
- Кузнецова Н. И., Макашова О. В.* Проблемы методологии историко-научных исследований // Вопр. философии. 1974. № 7. С. 70—77.
- Кювье Ж.* Рассуждения о переворотах на поверхности земного шара. М.; Л., 1937. 368 с.
- Лабутин В. К.* Очерки адаптации в биологии и технике. Л., 1970. 160 с.
- Ламарк Ж. Б.* Философия зоологии // Избр. произведения. М., 1955. Т. 1. 968 с.
- Леваковский Н. Ф.* О влиянии некоторых внешних условий на форму корней // Учен. зап. Казан. ун-та. 1868. Т. 4. С. 395—460.
- Левонтин Р.* Генетические основы эволюции. М., 1978. 351 с.
- Ле-Дантек Ф.* Индивидуальная эволюция, наследственность и неodarвинисты. М., 1899. XVI + 303 с.
- Лекторский В. А., Швырев В. С.* Методологический анализ науки (типы и уровни) // Философия, методология, наука. М., 1972. С. 7—44.
- Лежвигус Э.* Элементы общей теории адаптации. Вильнюс, 1986. 274 с.
- Ли Ч.* Введение в популяционную генетику. М., 1978. 555 с.

Лотси Дж. Опыты с видовыми гибридами и соображения о возможности эволюции при постоянстве видов // Новые идеи в биологии. СПб., 1914. Вып. 4. С. 112—123.

Лукин Е. И. О причинах замены в процессе органической эволюции ненаследственных изменений наследственными с точки зрения теории естественного отбора // Учен. зап. Харьков. ун-та. 1936. № 6—7. С. 199—209. На укр. яз.

Лукин Е. И. Адаптивные ненаследственные изменения организмов и их судьба в эволюции // Журн. общ. биологии. 1942. Т. 3, вып. 4. С. 235—261.

Лукреций Кар. О природе вещей. М., 1946. 383 с.

Лункевич В. В. От Гераклита до Дарвина. М., 1960. Т. 1. 479 с.

Лурье С. Предшественники Дарвина в античности // Архив истории науки и техники. 1936. Сер. 1, вып. 9. С. 129—150.

Лысковский М. В. Миметизм. Новгород, 1906. 16 с.

Любищев А. А. Понятие эволюции и кризис эволюционизма // Изв. Биол. НИИ при Перм. ун-те. 1925. Т. 4, вып. 4. С. 137—153.

Любищев А. А. О постулатах современного селектогенеза // Проблемы эволюции. Новосибирск, 1973. Т. 3. С. 31—56.

Любищев А. А. Проблема целесообразности // Проблемы формы систематики и эволюции организмов. М., 1982. С. 149—196.

Мазинг В. В. Система биоценотипического уровня и усложнение ее организации в эволюции // Организация и эволюция живого. Л., 1970. С. 131—135.

Майр Э. Систематика и происхождение видов. М., 1947. 502 с.

Майр Э. Зоологический вид и эволюция. М., 1968. 597 с.

Макаров М. Г. Категория «цель» в домарксистской философии. Л., 1974. 186 с.

Малиновский А. А. Закономерности наследственности в свете учения об отборе // Успехи соврем. биологии. 1941. Т. 14, № 1. С. 171—176.

Малиновский А. А. Случайность в эволюционном процессе и «недарвинская эволюция» // Философия и теория эволюции. М., 1974. С. 103—113.

Манойленко К. В. Развитие эволюционного направления в физиологии растений. Л., 1974. 255 с.

Маркарян Э. С. Человеческое общество как особый тип организации // Вопр. философии. 1971. № 10. С. 64—75.

Маркарян Э. С. Вопросы системного исследования общества. М., 1972. 62 с.

Мауриць А. М., Тардов Б. Н. Биологическое прогнозирование. Рига, 1975. 280 с.

Мейен С. В. Из истории растительных династий. М., 1971. 223 с.

(Мейен С. В.) Meyen S. V. Plant morphology in its nomothetical aspects // Bot. Rev. 1973. Vol. 39, N 3. P. 205—260.

Мейен С. В. Может ли быть победитель в дискуссии о номогенезе // Природа. 1979. № 9. С. 114—116.

Мейен С. В., Чайковский Ю. В. О работах А. А. Любищева по общим проблемам биологии // Проблемы формы систематики и эволюции организмов. М., 1982. С. 5—23.

Мелешин С. В., Гольцова Т. В., Санаров В. М. «Адаптация» в структуре зарубежных исследований по экологии человека // Бюл. СО АМН СССР. 1981. № 6. С. 52—58.

Меллер Г. Г. Современное положение мутационной теории // Природа. 1936. № 6. С. 40—49.

Мензбир М. А. Мнимый кризис дарвинизма // Рус. мысль. 1902. Кн. II. Отд-ние II. С. 189—201.

Мензбир М. А. За Дарвина. М.; Л., 1927. 234 с.

Мечников И. И. О дарвинизме. М.; Л., 1943. 243 с.

Микулинский С. Р. Методологические вопросы историко-научного исследования // Проблемы истории и методологии научного познания. М., 1974. С. 20—34.

Микулинский С. Р. Современное состояние и теоретические проблемы истории естествознания как науки // Вопр. философии. 1976. № 6. С. 74—86.

Микулинский С. Р. Карл Францевич Рулье: Ученый, человек и учитель. М., 1979. 335 с.

Мирзоян Э. Н. Развитие учения о рекапитуляции. М., 1974. 338 с.

- Мозелов А. П.* Философские проблемы теории естественного отбора. Л., 1983. 196 с.
- Мозелов А. П., Георгиевский А. Б.* Философское содержание теории селективного генеза // Вестн. ЛГУ. 1979. № 13. Сер. экономики, философии, права. С. 39—46.
- Мончадский А. С.* О классификации факторов окружающей среды // Зоол. журн. 1958. Т. 37, № 5. С. 680—692.
- Мончадский А. С.* Экологические факторы и принципы их классификации // Журн. общ. биологии. 1962. Т. 23, № 5. С. 370—380.
- Назаров В. И.* Эволюционная теория во Франции после Дарвина. М., 1974. 280 с.
- Назаров В. И.* Финализм в современном эволюционном учении. М., 1984. 384 с.
- Науум Н. П.* Экология животных. М., 1963. 618 с.
- Нейфах А. А., Лозовская Е. Р.* Гены и развитие организма. М., 1984. 188 с.
- Некрасов А. Д.* Работа Чарльза Дарвина над «Происхождением видов» и рост его эволюционных идей // Дарвин Ч. Соч. М., 1939а. Т. 3. С. 19—70.
- Некрасов А. Д.* Примечания к «Происхождению видов» // Дарвин Ч. Соч. 1939б. Т. 3. С. 790—813.
- Остроумов А. А.* Происхождение видов и естественный подбор: К пятидесятилетию дарвинизма. Казань, 1909. 9 с.
- Паавер К. Л.* О системно-историческом подходе к проблеме адаптации и адаптациогенеза // Методологические проблемы эволюционной теории. Тарту, 1984. С. 142—144.
- Павлов И. П.* (1897). Лекции о работе главных пищеварительных желез // Полн. собр. соч. М.; Л., 1951. Т. 2, кн. 2. С. 11—215.
- Патури Ф.* Растения — гениальные инженеры природы. М., 1982. 271 с.
- Платонов Г. В.* Мироззрение К. А. Тимирязева. М., 1951. 292 с.
- Поляков И. М.* Курс дарвинизма. М., 1941. Ч. 1. 408 с.
- Поляков И. М.* Господство метафизического мироззрения в естествознании XVII—XVIII веков // История биологии. М., 1972. С. 100—103.
- Поляков И. М.* Возникновение и развитие представлений об изменемости живой природы // Развитие эволюционной теории в СССР. Л., 1983. С. 104—116.
- Попов Е. Б.* Развитие и применение математических методов корреляционного анализа в эволюционной теории // История и теория эволюционного учения. Л., 1973. С. 75—87.
- Поупа О.* Гомеостаз, развитие и адаптация // Журн. общ. биологии. 1961. Т. 22, № 1. С. 3—8.
- Промптов А. Н.* Очерки по проблеме биологической адаптации поведения воробьиных птиц. М.; Л., 1956. 311 с.
- Прохоров А.* Инженер учится у природы. М., 1967. 126 с.
- Равикович А. И.* Чарльз Лайель. М., 1976. 200 с.
- Райков Б. Е.* Русские биологи-эволюционисты до Дарвина. М.; Л., 1955. 644 с.
- Райков Б. Е.* Предшественники Дарвина в России. Л., 1956. 204 с.
- Растргин Л. А.* Адаптация сложных систем. Рига, 1981. 375 с.
- Регель Р. Э.* Селекция с научной точки зрения // Тр. Бюро по прикл. ботан. 1912. Т. 5, № 2. С. 425—623.
- Регель Р. Э.* К вопросу о видообразовании // Тр. Бюро по прикл. ботан. 1917. Т. 1. С. 157—181.
- Реймерс Н. Ф.* Азбука природы (микроэнциклопедия биосферы). М., 1980. 207 с.
- Романес Г. Д. (Роменс).* Теория Дарвина и важнейшие из ее применений. М., 1899. 364 с.
- Рохлин О. В.* Роль генотипа в образовании антител // Генетика. 1967. № 12. С. 117—126.
- Рубайлова Н. Г.* Формирование и развитие теории естественного отбора. М., 1981. 197 с.
- Рулье К. Ф.* О влиянии наружных условий на жизнь животных // Библиотека для воспитания. Ч. 2. М., 1845. С. 190—290. Ч. 3. С. 51—86.
- Рулье К. Ф.* Жизнь животных по отношению к внешним условиям. М., 1852. С. 1—121.

- Рудь К. Ф.* Дракон, или летучая ящерица // Вестн. естествен. наук. 1856. № 8. СПб. 225—234.
- Румянцев С. Н.* Микробы, эволюция, иммунитет. Л., 1984. 175 с.
- Рыюз М.* Философия биологии. М., 1977. 319 с.
- Рыжков В. Л.* Адаптация и эволюция (некоторые парадоксы неodarвинизма) // Философия и теория эволюции. М., 1974. С. 90—102.
- Рязанская (Манойленко) К. В.* Развитие экспериментальной морфологии растений в трудах русских ботаников 60—80-х годов XIX в. // Тр. Ин-та истории естествознания и техники. 1960. Т. 31. С. 102—134.
- Северцов А. Н.* Современные задачи эволюционной теории. М., 1914. 155 с.
- Северцов А. Н.* Главные направления эволюционного процесса. М., 1925. 236 с.
- Северцов С. А.* Динамика населения и приспособительная эволюция животных. М.; Л., 1941. 314 с.
- Северцов С. А.* Проблемы экологии животных. М., 1951. 171 с.
- Семенюк Э. П.* Общенаучные категории и подходы к познанию. Львов, 1978. 176 с.
- Сент-Илер И. Ж.* Общая естественная история органических тел (Общая биология). М., 1862. Т. 1—2.
- Сенченкова Е. М. К. А.* Тимирязев и учение о фотосинтезе. М., 1961. 180 с.
- Серебровский А. С.* Хромосомы и механизм эволюции // Журн. эксперим. биологии. 1926. Сер. Б. Т. 2. С. 49—75.
- Сеченов И. М.* (1861). Рефлексы головного мозга. М., 1961. 100 с.
- Симпсон Д. Т.* Темпы и формы эволюции. М., 1948. 358 с.
- Синская Е. Н.* Об уровнях группового приспособления в растительных популяциях // Проблема популяций у высших растений. Л., 1961. Вып. 1. С. 54—69.
- Сковрон С.* Развитие теории эволюции. Варшава. 1965. 315 с.
- Слоним А. Д.* Частная экологическая физиология млекопитающих. М., 1962. 498 с.
- Слоним А. Д.* Экологическая физиология животных. М., 1971. 448 с.
- Соболев Д. Н.* Начала исторической биогенетики. Симферополь, 1924. 203 с.
- Соболь С. Л.* Проблемы общей биологии в поэме Лукреция // Лукреций. О природе вещей. М., 1947. Т. 2. С. 39—86.
- Соболь С. Л.* Из истории борьбы за дарвинизм в России // Тр. Ин-та истории естествознания и техники. 1957. Т. 14, № 2. С. 195—226.
- Соболь С. Л.* Генри Уолтер Бейтс (1825—1892) и его книга «Натуралист на реке Амазонке» // Бейтс Генри. Натуралист на реке Амазонке. М., 1958. С. 5—28.
- Соболь С. Л.* Принцип естественного отбора в работах некоторых английских биологов 10—30-х годов 19 в. // Тр. Ин-та истории естествознания и техники АН СССР. 1962. Т. 40, вып. 9. С. 17—117.
- Сойфер В. Н.* Молекулярные механизмы мутагенеза. М., 1969. 511 с.
- Стациер Р.* Эволюционная и физиологическая адаптация или дарвинизм в микробиологии // Адаптация у микроорганизмов. М., 1956. С. 13—32.
- Стебут А. И.* Основные вопросы сортоведения и сортоиспытания // Тр. Обл. съезда по селекции и семеноводству. СПб., 1912. Вып. 2. С. 89—107.
- Степин В. С.* Становление научной теории. Минск, 1976. 319 с.
- Стрельченко В. И. В. А.* Вагнер как зоопсихолог-дарвинист // История и теория эволюционного учения. Л., 1975. Вып. 3. С. 101—109.
- Сукачев В. Н.* К вопросу о борьбе за существование между биотипами одного и того же вида // Юбилейный сборник, посвященный И. И. Бородину. Л., 1927. С. 195—219.
- Сукачев В. Н.* Опыт экспериментального изучения межбиотипной борьбы за существование у растений // Тр. Петергоф. биол. ин-та. 1935. Т. 15. С. 69—88.
- Сэджер Р., Райн Ф.* Цитологические и химические основы наследственности. М., 1964. 463 с.
- Талиев В. И.* Биологические идеи второй половины XIX века // Деятельный век. СПб., 1900. С. 270—278.
- Тахтаджян А. Л.* Прямое приспособление или естественный отбор? (о статистических законах в биологии) // Ботан. журн. 1957. Т. 42, № 4. С. 596—609.

- Терехин Э. С. К проблеме регрессивных изменений в связи с изучением эволюции паразитных растений // Закономерности прогрессивной эволюции. Л., 1973. С. 344—357.
- Тимирязев К. А. Спектральный анализ хлорофилла: Рассуждение, представленное в физико-математический факультет для получения степени магистра ботаники. СПб., 1871. 65 с.
- Тимирязев К. А. Сообщения о новой реакции хлорофилла // Тр. СПб. о-ва естествоиспытателей. 1874. Т. V, вып. 2. Протокол заседания Ботан. отд-ния СПб. о-ва естествоиспытателей от 19 апреля 1873 г. С. II—III.
- Тимирязев К. А. Почему и зачем растение зелено? // Соч. М., 1937. Т. 1. С. 235—259.
- Тимирязев К. А. Борьба растений с засухой // Соч. М., 1939а. Т. 3. С. 138—160.
- Тимирязев К. А. Факторы органической эволюции // Соч. М., 1939б. Т. 5. С. 107—142.
- Тимирязев К. А. Исторический метод в биологии // Соч. М., 1939в. Т. 6. С. 13—237.
- Тимирязев К. А. Чарлз Дарвин и полувековые итоги дарвинизма // Соч. М., 1939г. Т. 7. С. 211—240.
- Тимирязев К. А. Развитие естествознания в России в эпоху 60-х годов // Соч. М., 1939д. Т. 8. С. 138—177.
- Тимофеев И. С. Методологическое значение изменений в понимании предмета и целей историко-научных исследований // Методологические проблемы историко-научных исследований. М., 1982. С. 239—258.
- (Тимофеев-Ресовский Н. В.) *Timofeeff-Ressovsky N. W.* Studies on the phenotypic manifestation of hereditary factors // *Genetics*. 1927. Vol. 12. P. 128.
- (Тимофеев-Ресовский Н. В.) *Timofeeff-Ressovsky N. W.* Über die relative Vitalität von *Drosophila melanogaster* und *Drosophila funebris* unter verschieden Zuchtbedingungen in Zusammenhang mit den Verbreitungsarealen dieser Arten // *Arch. Naturgesch.* 1933. Bd 2. S. 285.
- (Тимофеев-Ресовский Н. В.) *Timofeeff-Ressovsky N. W.* Über geographische Temperaturreassen bei *Drosophila funebris* F. // *Arch. Naturgesch.* 1935. Bd. 4. S. 245—357.
- (Тимофеев-Ресовский Н. В.) *Timofeeff-Ressovsky N. W.* Experimentelle Mutationsforschung in der Vererbungslehre. Dresden; Leipzig, 1937. 184 S.
- Тимофеев-Ресовский Н. В., Воронцов Н. Н., Яблоков А. В. Краткий очерк теории эволюции. М., 1969. 407 с. 2-е изд. М., 1977. 301 с.
- Тимофеев-Ресовский Н. В., Свиричев Ю. М. Об адапционном полиморфизме в популяциях *Adalia bipunctata* L. // Проблемы кибернетики. 1966. Вып. 16. С. 137—146.
- Тюбе П. Эволюция теории эволюции // Курьер ЮНЕСКО. 1982. Июнь. С. 29—32.
- Уголев А. М. Пищеварение и его приспособительная эволюция. Л., 1961. 306 с.
- Уголев А. М. Эволюция пищеварения и принципы эволюции функций. Л., 1985. 544 с.
- Уоллес А. Естественный подбор. М., 1978. 372 с.
- Уоллес А. Р. Дарвинизм: Изложение теории естественного подбора и некоторых из ее приложений. М., 1898. 753 с.
- Урманцев Ю. А. Симметрия природы и природа симметрии. М., 1974. 229 с.
- Урманцев Ю. А. Номогенез о сходстве в живой природе // Природа. 1979. № 9. С. 116—121.
- Урманцев Ю. А. Эволюционика или общая теория развития систем природы, общества и мышления. Пушино, 1988. 79 с.
- Ушаков Б. П. О классификации приспособлений животных и растений и о роли цитологии в разработке проблемы адаптации // Проблемы цитозкологии животных. М.; Л., 1963. С. 5—20.
- Ферьер Э. Дарвинизм. СПб., 1894. 158 с.
- Филипченко Ю. А. Изменчивость и эволюция. Пг., 1915. 90 с.
- Филипченко Ю. А. Эволюционная идея в биологии: Исторический обзор эволюционных учений XIX века. М., 1926. 244 с.

- Филюков А. И. О поисковых процессах в эволюции живой природы // Волкова Э. В., Филюков А. И., Водопьянов П. А. Детерминация эволюционного процесса. Минск, 1971. С. 89—104.
- Флоркэн М. Биохимическая эволюция. М., 1947. 176 с.
- Фокс С., Дозе К. Молекулярная эволюция и возникновение жизни. М., 1975. 374 с.
- Фролов И. Г. Генетика и диалектика. М., 1968. 360 с.
- Хайнд Р. Поведение животных: Синтез этологии и сравнительной психологии. М., 1975. 855 с.
- Холден Дж. Б. С. Факторы эволюции. М.; Л., 1935. 122 с.
- Холодковский Н. А. Старый и новый ламаркизм // Сев. вестн. 1895. Т. 6. С. 249—276.
- Холодковский Н. А. Ламаркизм и жоффруизм // Природа. 1915. Апр. С. 534—542.
- Хон Г. Н. О роли проблемы целесообразности в формировании эволюционных концепций // Методологические проблемы эволюционной теории. Тарту, 1984. С. 115—116.
- Хочачка П., Сомеро Дж. Стратегия биохимической адаптации. М., 1977. 398 с.
- Цингер Н. В. О засоряющих посевах льна видах *Samelina* и *Spargula* и их происхождении // Тр. Ботан. музея АН. СПб., 1909. Т. 6. С. 1—303.
- Цингер Н. В. Подвиды *Alectorolophus major*, живущие в местах, подвергающихся влиянию сельскохозяйственной культуры, и их происхождение путем отбора // Тр. Тифл. ботан. сада. 1913. Т. 12, кн. 2. С. 179—190.
- Четверииков С. С. О некоторых моментах эволюционного процесса с точки зрения современной генетики // Журн. эксперим. биологии. 1926. Т. 2, № 1. С. 1—54.
- Четверииков С. С. Экспериментальное решение одной эволюционной проблемы // Тр. III съезда зоологов, анатомов, гистологов. Л., 1928. С. 52—54.
- Шапиро Н. И. Мутационный процесс как адаптивный признак вида // Зоол. журн. 1938. Т. 17, № 4. С. 592—601.
- Шенпарт Ф. Естественный отбор и наследственность. М., 1970. 216 с.
- Шишкин М. А. Фенотипические реакции и эволюционный процесс (Еще раз об эволюционной роли модификаций) // Экология и эволюционная теория. Л., 1984. С. 196—216.
- Шкорбатов Г. Л. Основные черты адаптации биологических систем // Журн. общ. биологии. 1971. Т. 32, № 2. С. 131—142.
- Шкорбатов Г. Л. Эколого-физиологические аспекты микроэволюции водных животных. Харьков, 1973. 200 с.
- Шкорбатов Г. Л. К построению общей теории адаптации // Журн. общ. биологии. 1982. Т. 43, № 6. С. 775—787.
- Шкорбатов Г. Л. Этюды общей теории адаптации // Эколого-физиологические и эколого-фаунистические аспекты адаптации животных. Иваново, 1986. С. 3—24.
- Шлегель Г. Г. Общая микробиология. М., 1972. 476 с.
- Шмальгаузен И. И. Организм как целое в индивидуальном и историческом развитии. М.; Л., 1938. 144 с.
- Шмальгаузен И. И. Пути и закономерности эволюционного процесса. М.; Л., 1939. 231 с.
- Шмальгаузен И. И. Изменчивость и смена адаптивных норм в процессе эволюции // Журн. общ. биологии. 1940. Т. 1, № 4. С. 509—528.
- Шмальгаузен И. И. Факторы эволюции (теория стабилизирующего отбора). М., 1946. 396 с.; 2-е изд. М., 1968. 451 с.
- Шмальгаузен И. И. Проблемы дарвинизма. Л., 1969. 493 с.
- Экологическая физиология животных. Ч. 1: Общая экологическая физиология и физиология адаптаций. Л., 1979. 439 с.
- Энгельгардт В. А. Интегратизм — путь от простого к сложному в познании явлений жизни // Вopr. философии. 1970. № 11. С. 103—115.
- Энгельгардт В. А. Познание явлений жизни. М., 1984. 303 с.
- Эрлих П., Холм Р. Процесс эволюции. М., 1966. 330 с.
- Эшби У. Р. Конструкция мозга: Происхождение адаптивного поведения. М., 1964. 411 с.

- Яблоков А. В.* Две старые эволюционные проблемы: соотношение онто- и филогенеза и принципы естественного отбора (методологические очерки) // *Философия и эволюционная теория*. М., 1974. С. 121—155.
- Яблоков А. В., Юсуфов А. Г.* Эволюционное учение. М., 1981. 343 с.
- Ярошенко М. Ф.* Адаптация — направляющий фактор эволюции. Кишинев, 1985. 184 с.
- Abel O.* Grundzüge der Paläobiologie der Wirbeltiere. Stuttgart, 1912. XVIII + 914 S.
- Ayala F.* Darwinian versus non-Darwinian evolution in natural population of *Drosophila* // *Proc. Sixth Berkeley Symp. Math. Stat. Probl.* 1972. N 5. P. 211—236.
- Ayala F.* Genetic differentiation during the speciation process // *Evolut. biol.* 1975. N 8. P. 1—78.
- Bailey L. H.* Neo-Lamarckism and Neo-Darwinism // *Amer. Natur.* 1894. Vol. 28. P. 661—678.
- Balls H.* Präformation und Epigenese in der griechischen Philosophie // *Arch. stor. sci.* 1923. Vol. 4. P. 319—325.
- Banta A. M., Wood T. R.* A thermal race of Cladocera originating by mutation // *Verh. V Intern. Kongr. Vererb.* (Berlin, 1927). Berlin, 1928. P. 1—297.
- Bates H. W.* Contributions to an insect fauna of the Amazon Valley. Lepidoptera, Heliconidae // *Trans. Linnean Soc., London.* 1862. Vol. 23, N 3. P. 495—566.
- Bateson W.* Mendelism and evolution // *Nature.* 1914. Vol. 93, N 2338. P. 635—642.
- Beddard F. E.* Animal coloration. London, 1892. VII + 288 p.
- Beer de G.* Adaptation // *Reedings in genetics and evolution.* Oxford, 1973. P. 1—16.
- Bell Ch.* The hand, its mechanism and vital endowments as evicing design. 2nd ed. London, 1833. 314 p.
- Bennett J.* A comparison of selective methods and a test of the pre-adaptation hypothesis // *Heredity.* 1960. Vol. 15, N 1. P. 65—77.
- Bishop J. A.* The Neo-Darwinian theory and pesticide resistance // *Pestic. Sci.* 1982. Vol. 13, N 1. P. 97—103.
- Bock W.* The role of adaptive mechanismus in the origin of higher levels of organization // *Syst. Zool.* 1965. Vol. 14, N 4. P. 172—287.
- Bruce E. J., Ayala F. J.* Phylogenetic relationships between man and the apes // *Evolution.* 1979. Vol. 33, N 4. P. 1040—1056.
- Bumpus H. C.* The elimination of the unfit as illustrated by the introduced sparrow // *Biol. Lect. Marine Biol. Laborat. Woods Hall.* Boston, 1898. P. 209—226.
- Buzzati-Traverso A. A.* Evolutionary changes in component of fitness and other polygenic traits in *Drosophila melanogaster* populations // *Heredity.* 1955. Vol. 9, N 2. P. 153—186.
- Cain A. J.* So-called non-adaptive or neutral characters in evolution // *Nature.* 1951a. Vol. 168. P. 424.
- Cain A. J.* Non-adaptive or neutral characters in evolution // *Nature.* 1951b. Vol. 168. P. 1049.
- Cannon H. G.* The evolution of living things. Manchester, 1958. 180 p.
- Carus J. V.* System der thierischen Morphologie. Leipzig, 1853. XII+506 S.
- Cesnola A. P.* Preliminary note on the protective value of colour in *Mantis religiosa* // *Biometrika.* 1904. Vol. 3, N 1. P. 58—59.
- Chambers R.* Vestiges of the natural history of creation. London, 1844. 390 p.
- Cizek F.* Evolution, adaptation, explanation // *Evolution and environment: Proc. Intern. Symp. Brno,* 1982. P. 453.
- Clements F. E.* Darwin's influence upon plant geography and ecology // *Amer. Natur.* 1909. Vol. 43. P. 143—151.
- Cloudsley-Thompson J. L.* Animal conflict and adaptation. Philadelphia, 1965. 172 p.
- Cockerell T. D.* The utility of specific characters // *Nature.* 1897. Vol. 56. P. 11—12.
- Conrad M.* Adaptability: The significance of variability from molecule to ecosystem. New York; London, 1983. 383 p.
- Cooper W. S., Kaplan R. H.* „Coin-flipping“ plasticity as a form of adaptive variation // *2nd Intern. Congr. Syst. and Evol. Biol. Vancouver,* 1980. P. 166.

- Crampton H. E.* On a general theory of adaptation and selection // J. Exp. Zool. 1905. Vol. 2. P. 425—430.
- Crow J. F.* Genetics insect resistance to chemicals // Amer. Rev. Entomol. 1957. Vol. 2. P. 227—246.
- Cuénot L.* L'évolution des théories transformistes // Rev. gén. sci. 1901. Vol. 12. P. 264—269.
- Cuénot L.* L'adaptation. Paris, 1925. 420 p.
- Cunningham J. T.* The utility of specific characters // Nature. 1896. Vol. 56. P. 522—523.
- Cunningham J. T.* Prof. Weldons evidence of the operation of natural selection // Natur. Sci. 1899. N 14. P. 38—45.
- Darwin Ch.* Life and letters of Charles Darwin // Ed. Fr. Darwin. London, 1887—1888. Vol. 1—2.
- Dean A. C., Hinshelwood C.* Aspects of the problem of drug resistance in Bacteria // Drug resistance in microorganisms: Mechanism of development. London, 1957. P. 4—24.
- De Maye B.* Telliamed ou Entretiens dun philosophe indien etc. Amsterdam, 1748.
- Detto C.* Die Theorie der directen Anpassung und ihre Bedeutung für das Anpassungs- und Deszendenzproblem. Jena, 1904. 214 S.
- Dinsley M., Thoday J. M.* Fitness and artificial selection // Heredity. 1961. Vol. 16, N 2. P. 113—121.
- Dobzhansky Th.* Genetics and the origin of species. New York, 1937. 364 P.
- Dobzhansky Th.* Biological adaptation // Sci. Monthly. 1942. Vol. 46. P. 445—449.
- Dobzhansky Th.* Adaptive changes induced by natural selection in wild populations of *Drosophila* // Evolution. 1947. Vol. 1. P. 1—16.
- Dobzhansky Th.* Natural selection and adaptation // Evolution, genetics and man. New York, 1955a. P. 109—133.
- Dobzhansky Th.* A review of some fundamental concepts and problems of population genetics // Cold Spring Harbor Symp. Quant. Biol. 1955b. Vol. 20. P. 1—15.
- Dobzhansky Th.* On some fundamental concepts of Darwinian biology // Ecol. Biol. 1968a. N 2. P. 1—34.
- Dobzhansky Th.* Adaptedness and fitness // Population biology and evolution. Syracuse, 1968b. P. 109—121.
- Dobzhansky Th.* Genetics of the evolution process. New York; London, 1970. 332 p.
- Dobzhansky Th.* Chance and creativity in evolution // Studies in the philosophy of biology. New York, 1974. P. 307—338.
- Dobzhansky Th., Boesiger E.* Essais sur l'évolution. Paris, 1968. 182 p.
- Dollo L.* La paléontologie étologique // Bull. Soc. belge géologie, paléontologie et d'hydrologie. 1909. T. 23. P. 377—421.
- Du Bois-Reymond E.* Darwin versus Galiani: Rede in der öffentliche Sitzung der preussischen Akademie der Wissenschaft am 6 Juli 1876. Berlin, 1876.
- Ehrenfels Ch.* Zur Frage des Selektionswertes kleiner Variationen // Rassbiol. 1904. S. 190—194.
- Eigenmann C.* Cave animals // Proc. Amer. Assoc. advanc. Sci. 1899. December. P. 1—255.
- Eimer G. H.* Die Entstehung der Arten auf Grund von Vererben erworbener Eigenschaften nach den Gesetzen organischen Wachsens. Jena, 1888. 461 S.
- Emerson A. E.* The evolution of adaptations in populations systems // Evolution after Darwin. Chicago, 1961. P. 221—238.
- Emary C.* Gedanken zur Deszendenz- und vererbungstheorie // Biol. Cbl. 1893. Bd 13. S. 397—420.
- Fabian J.* Recognition of morphological adaptations in animals: the hypothetico-deductive method // Bioscience. 1981. Vol. 31. P. 667—670.
- Fisher R. A.* The genetical theory of natural selection. Oxford, 1930. 268 p.
- Florkin M.* L'évolution biochimique. Paris, 1944. 216 p.
- Ford E.* Polymorphism and taxonomy // The new systematics. Oxford, 1940. P. 493—513.
- Ford E. B.* Polymorphism // Biol. rev. 1945. Vol. 20. P. 73—88.

- Frank A. B.* Die natürliche wegrechte Richtung von Pflanzenteilen und ihre Abhängigkeit vom Licht und von der Gravitation. Leipzig, 1870.
- Garner W. W., Allard H. A.* Effect of the relative length of day and night of flowering and fruiting of plants. Washington, 1922. P. 569—588.
- Geoffroy Saint-Hilaire E.* Sur le degré de l'influence du monde ambiant pour modifier les formes animales etc. // *Mém. Acad. Sci.* 1833. T. 12. P. 63—92.
- Ghiselin M. T.* On a semantic pitfalls of biological adaptation // *Philos. Sci.* 1966. Vol. 33, N 1—2. P. 147—153.
- Goebel K.* Organographic der Pflanzen. München. Bd 1. 1898. 385 S.; Bd 2. 1900. 385—838 S.
- Goldschmidt R.* The material basis of evolution. New Haven, 1940. 436 p.
- Gould S. J.* Punctuated equilibria — a different way of evolutionary theory // *Science.* 1982. Vol. 94, N 1301. P. 137—141.
- Gould S. J., Eldredge N.* Punctuated equilibria: the tempo and mode of evolution reconsidered // *Paleobiology.* 1977. Vol. 3. P. 115—151.
- Gould S. J., Lewontin R. C.* The spandrels of San Marco and the Panglossian paradigm: a critic of the adaptationists program // *Proc. Roy. Soc. London. B.* 1979. Vol. 205, N 7. P. 581—598.
- Grant V.* The origin of adaptations. New York, 1963. 606 p.
- Gulick J. T.* Divergent evolution through cumulative segregation // *J. Linn. Soc., London.* 1887. Vol. 11. P. 496—505.
- Gulick J. T.* Intensive segregation, or divergence through independent transformation // *J. Linn. Soc., London,* 1890. Vol. 23. P. 312—380.
- Gulick J. T.* The utility of specific characters // *Nature.* 1896/1897. Vol. 55. P. 508—509.
- Gulick J. T.* Evolution, racial and habitudinal. Washington, 1905. Vol. 25. 269 p.
- Haeckel E.* Generelle Morphologie der Organismen. Berlin, 1866. Bd 1. 574 S., Bd 2. 462 S.
- Haeckel E.* Ueber Entwicklungsgang und Ausgabe der Zoologie // *Ztschr. Naturwiss.* 1870. Bd. 8, H. 5. S. 353—370.
- Haeckel E.* Anthropogenie oder Entwicklungsgeschichte des Menschen. Leipzig. 1874. 732 S.
- Haldane J. B. S.* A mathematical theory of natural and artificial selection // *Proc. Cambridge Philos. Soc.* 1924—1934. Vol. 1—10.
- Haldane J. B. S.* The causes of evolution. New York, 1932. 235 p.
- Haldane J. B. S.* New paths in genetics (our final theory of evolution will see it largely as a biochemical process). London, 1941. 206 p.
- Haldane J. B. S.* Suggestions as to quantitative measurement of rates of evolution // *Evolution.* 1949. Vol. 3, N 1. P. 51—56.
- Harrison J.* Genetical studies in the moths of the genus *Oporabia* with a special consideration of melanism in the Lepidoptera // *J. Genet.* 1920. Vol. 9. P. 195—280.
- Henslow G.* The origin of plantstructures by selfadaptation to the environment. London, 1895.
- Heuts M. J.* On the mechanism and nature of adaptive evolution // *Ricerca Sci., Suppl.* 1949. Vol. 19. P. 1—12.
- Hofmeister W.* Handbuch der physiologischen Botanik. Leipzig, 1867. Bd 1. 404 S.; 1868. Bd 2. 405—664 S.
- Hovanitz W.* Polymorphism and evolution // *Symp. Soc. Exp. Biol.* 1953. N 7. P. 238—253.
- Hull D.* Philosophy of biological science. New Jersey, 1974. XII+148 p.
- Hutton F. W.* The problem of utility // *J. Linn. Soc., London.* 1897. Vol. 26. P. 330—334.
- Huxley J. S.* Species formation and geographical isolation // *Proc. Linn. Soc., London.* 1938. Vol. 150, N 4. P. 253—264.
- Huxley J. S.* Evolution: The modern synthesis. London, 1942. 645 p. 2nd ed. 1963. 652 p.
- Jensen P.* Organische Zweckmassigkeit, Entwicklung und Vererbung. Jena, 1907. 251 S.
- Johannsen W.* Über Erbllichkeit in Population und in reinen Linien. Ein Beitrag zur Beleuchtung schwebender Selektionsfragen. Jena, 1903. 68 S.
- Johnson D. A.* Enzyme polymorphism and adaptation // *Stadler symp. Columbia,* 1975. P. 1—29.

- Kant I.* (1790). Kritik der Urtheilskraft. Werke. Bd 7. Leipzig, 1839. 376 S.
- Kimura M.* Natural selection as the process of accumulating genetic information in adaptive evolution // *J. Genet. Res.* 1961. Vol. 2, N 1. P. 127—140.
- Kimura M.* The neutral theory of molecular evolution. Cambridge, 1983. 366 p.
- Knight Th. A.* A selection from the physiological and horticultural papers. London, 1841.
- Kosswig C.* Genetische Analyse stammesgeschichtlicher Einheiten // *Zool. Anz. Suppl.* 1960. Bd 23. S. 42—73.
- Lange E.* «Nicht-Darwinische Evolution». Wie gross ist der Einfluss der natürlichen Auslese auf die Evolution? // *Wiss. und Fortschr.* 1976. Bd 26, N 3. S. 109—112.
- Lankester E. Ray.* The utility of specific characters // *Nature.* 1890. P. 365—366.
- Lerner I. M.* The genetic basis of evolution. New York; London, 1958. XVIII+298 p.
- Leyell Ch.* Principles of geology. London, 1830, 1832. Vol. 1, 2.
- Lewin R.* Adaptation can be a problem for evolutionists // *Science.* 1982. Vol. 216. P. 1212—1213.
- Lewin R.* Punctuated equilibrium is now old hat // *Science.* 1986. Vol. 231. P. 672—673.
- Lewis H.* Catastrophic selection as a factor in speciation // *Evolution.* 1962. Vol. 16. P. 257—271.
- Lewontin R. C.* The adaptations of populations to varying environments // *Symp. Quant. Biol.* 1957. Vol. 22. P. 395—408.
- L'Heritier M. P., Neefs Y., Teissier M. G.* Apterisme des Insectes et sélection naturelle // *Comp. rend. Acad. Sci.* 1937. N 204. P. 907—909.
- Limoges C.* Darwinism et adaptation // *Rev. quest. sci.* 1970. Vol. 31, N 3. P. 353—374.
- Loeb J.* Der Heliotropismus der Pflanzen. Würzburg, 1890. 118 S.
- Mayr E.* Chairmans introduction to the symposium on adaptive evolution // XII Intern. Ornithol. Congr. Helsinki, 1960. P. 495—498.
- Mayr E.* Adaptation and selection // *Biol. Ztbl.* 1982. B. Bd. 101. S. 161—174.
- Mayr E.* How to carry out the adaptationist programm? // *Amer. Natur.* 1983. Vol. 121, N 3. P. 324—334.
- McAtee W. L.* The experimental method of testing the efficiency of warning and cryptic coloration in protecting animals from their enemies // *Proc. Acad. Natur. Sci. Phil.* 1912. Vol. 64. P. 281—364.
- McAtee W. L.* Survival of the ordinary // *Quart. Rev. Biol.* 1937. Vol. 12. P. 47—64.
- McBride E. W.* Discussion on the present state of the theory of natural selection // *Proc. Roy. Soc. Edinburgh (B).* 1936. Vol. 121. P. 43—73.
- Medawar P. B.* Problems of adaptation // *New biology.* 1951. Vol. 11. P. 10—26.
- Mendel J. G.* Versuche über Pflanzenhybriden // *Verh. naturforsch. Vereins zu Brunn.* 1866. Bd 4. S. 1—47.
- Merrell D. J., Underhill J. C.* Selection for DDT resistance in inbred laboratory, and wild stocks of *Drosophila melanogaster* // *J. Econ. Entomol.* 1956. Vol. 49. P. 300—306.
- Morgan Lloyd C.* Animal life and intelligence. London, 1890.
- Morgan Th. H.* Evolution and adaptation. New York, 1903. 437 p.
- Muller H. J.* The Darwinian and modern conceptions of natural selection // *Proc. Amer. Philos. Soc.* 1949. Vol. 93, N 6. P. 459—470.
- Nägeli C.* Mechanisch-physiologische Theorie der Abstammungslehre. München; Leipzig, 1884. 822 S.
- Osborn H. F.* The limits of organic selection // *Amer. Natur.* 1897. Vol. 31, N 371. P. 944—951.
- Osborn H. F.* The law of adaptive radiation // *Amer. Natur.* 1902. Vol. 34. P. 353—363.
- Paley W.* Natural theology. London, 1802. 2nd ed. 1836.
- Parr A. E.* Adaptatiogenese und Philogenese // *Abh. theor. organ. Entwickl.* 1926. Bd 1. S. 1—60.
- Pearl R.* Data on the relative conspicuousness of barred and self-coloured fowis // *Amer. Natur.* 1911. Vol. 45. P. 321—345.

- Pearson K.* The utility of specific characters // *Nature*. 1896. Vol. 54. P. 460—461.
- Pearson K.* On the scientific measure of variability // *Nat. Sci.* 1897. Vol. 11. P. 115—118.
- Piepers M. C.* Mimikry, Selektion, Darwinismus. Leiden, 1903. 452 S.
- Piepers M. C.* Noch einmal Mimiky, Selection, Darwinismus. Leiden, 1907. 481 S.
- Plate L.* Selektionsprinzip und Probleme der Artbildung. Leipzig; Berlin, 1913. 650 S.
- Platt B. W.* Natural selection and Lamarckism. // *Natur. Sci.* 1893. Vol. 2. P. 337—349.
- Popper K. R.* The logic of scientific discovery. New York, 1959. 480 p.
- Poulton E. B.* The colours of animals. London, 1890. XVI+360 p.
- Poulton E. B.* Charles Darwin and the theory of natural selection. London, 1896.
- Poulton E. B.* Natural selection the cause of mimetic resemblances and common warning colours // *J. Linn. Soc., London*. 1898. Vol. 26. P. 558—612.
- Poulton E. B.* Mimicry and natural selection // *Verh. intern. Kongress Berlin*. Jena, 1902. S. 171—179.
- Poulton E. B.* Essays on evolution. 1889—1907. Oxford, 1908. 479 p.
- Poulton E. B., Sanders C. B.* An experimental inquiry into the struggle for existence in certain common insects // *Brit. Ass. Rep.* London, 1899. P. 906—909.
- Prosser L.* The nature of physiological adaptation // *Physiological adaptation*. Washington, 1958. P. 167—180.
- Richmond R. C.* Non-darwinian evolution: a critique // *Nature*. 1970. Vol. 225, N 5237. P. 1025—1028.
- Ridly M.* How to explain organic diversity // *New Sci.* 1982. Vol. 94, N 1304. P. 359—361.
- Robson G. C., Richards O. W.* The variations of animals in nature. London, 1936. 314 p.
- Roux W.* Der Kampf der Theile im Organismus. Leipzig, 1881. 244 S.
- Roux W.* Beiträge zur Morphologie der funktionellen Anpassung // *Ges. Abhandl., Leipzig*. 1895. Bd 1. S. 458—722.
- Roux W.* Anpassungslehre, Histomechanik und Histochemie // *Virchows Arch.* 1912. Bd 209. S. 168—209.
- Rudwick M. J.* The inference of function from structure in fossils // *Brit. J. Phil. Sci.* 1964. Vol. 15, N 57. P. 27—40.
- Sachs J.* Vorlesungen über Pflanzenphysiologie. Leipzig, 1882. 991 S.
- Scriven M.* Explanation and prediction in evolutionary theory // *Science*. 1959. Vol. 130, N 3374. P. 477—482.
- Seidlitz G.* Die Darwinische Theorie. 2 Aufl. Leipzig, 1875. 346 S.
- Seward A. C.* Darwin and modern science. Cambridge, 1909. 595 p.
- Simpson G. G.* Tempo and mode evolution. New York, 1944. XVII+237 p.
- Simpson G. G.* Horses: the story of the Horse family in the modern world and through sixty million years of evolution. Oxford; New York, 1951. XXIV+247 p.
- Simpson G. G.* This view of life. New York, 1964. 308 p.
- Spengel J. W.* Zweckmässigkeit und Anpassung: Acad. Rede zur Feier des Jahrestages. Giessen, 1898. S. 3—20.
- Stanly S. M.* Macroevolution. San Francisco, 1979. 437 p.
- Stebbins G. L.* Relationships between adaptive radiation, speciation and major evolutionary trends // *Taxon*. 1971. Vol. 20, N 1. P. 3—167.
- Stern J. T.* The meaning of „Adaptation“ and its relation to the phenomenon of natural selection // *Evolutionary biology*. New York, 1970. Vol. 4. P. 39—66.
- Sturtevant A. H.* The North American species of *Drosophila* // *Proc. Nat. Acad. Sci. USA*. 1921. Vol. 7. P. 1—150.
- Swinerton C.* Experiments and observations bearing in the explanation of form and colouring // *J. Linn. Soc., London*. 1916. Vol. 33. P. 203—285.
- The evolution of adaptation by natural selection*. Cambridge, 1979. 170 p.
- Thoday J. M.* Components of fitness // *Symp. Soc. Exptl. Biol.* 1953. Vol. 7. P. 96—113.
- Thompson W. R.* Evolutionary theory and morphological concept of adaptation // *Bull. Nat. Inst. Sci., India*. 1955. Vol. 7. P. 35—45.

- Thomson J. A.* Synthetic summary of the influence of the environment upon the organism // Proc. Roy. Phisic. Soc. Edinburgh. 1887. Vol. 9. P. 446—499.
- Todd J. E.* Directive coloration in animals // Amer. Natur. 1888. Vol. 22. P. 201—207.
- Torrey H. B., Felin F.* Was Aristotle an evolutionist? // Quart. Rev. Biol. 1937. Vol. 12.
- Underwood G.* Categories of adaptation // Evolution. 1954. Vol. 8. P. 365—377.
- Vandel A.* L'Homme et l'évolution. Paris, 1949. 201 p.
- Vöchting H.* Ueber Organbildung im Pflanzenreich. Bonn, 1878. 188 S.
- Vries de H.* Die Mutationstheorie. Leipzig, 1901—1903. 402 S.
- Waddington C. H.* Selection of the genetic basis for an acquired characters // Evolution. 1953. Vol. 17, n 3. P. 386—387.
- Waddington C. H.* The strategy of the genes. London, 1957. 262 p.
- Wallace A. R.* Darwinism: An exposition of the theory of natural selection. London, 1896a. XVI+494 p.
- Wallace A. R.* The problem of utility: are specific characters always or generally useful // J. Linn. Soc., London. 1896b. Vol. 25. P. 481—496.
- Wallace A. R.* The utility of specific characters // Nature. 1898. Vol. 59. P. 246.
- Wallace B., Srb A. M.* Adaptation. New Jersey, 1961. 113 p.
- Weismann A.* Studien zur Deszendenztheorie. Leipzig, 1876. Bd 1. IV+94 S; Bd 2. XXII+336 S.
- Weismann A.* Die Allmacht der Naturzüchtung, eine Erwiderung an H. Spencer. Jena, 1893. 57 S.
- Weismann A.* Vorträge über Deszendenztheorie. Jena, 1902. Bd 1. XII+456 S.; Bd 2. VI+462 S.
- Weismann A.* Die Selektionstheorie. Jena, 1909. 70 S.
- Weldon W. F.* On certain correlated variations in *Carcinus moenas* // Proc. Roy. Soc., London. 1893. Vol. 54. P. 318—329.
- Weldon W. F.* Attempt to measure the death-rate due to the selective destruction of *Carcinus moenas* with respect to particular dimension // Proc. Roy. Soc., London. 1895. Vol. 57. P. 300—379.
- Weldon W. F.* Presidential adress: 1898 // Rep. 68 meet. British Ass. Adv. Sci., London. 1899. P. 887—902.
- Weldon W. F.* A first study of natural selection in *Clausilia laminata* (Montagu) // Biometrica. 1901. Vol. 1. P. 109—124.
- Weldon W. F.* Seasonal change in the characters of *Aster prenanthoides* Muhl. // Biometrica. 1902. Vol. 2. P. 113—114.
- Werner Fr.* Nochmals Mimikry und Schutzfärbung // Biol. Ztbl. 1908. Bd 28. S. 567—576, 588—601.
- Wettstein R.* Die Stellung der modernen Botanik zum Darwinismus // Wiss. Beilage 15. Jahres philosoph. Ges. Univ. Wien. Leipzig, 1902. S. 21—32.
- Williams G. C.* Adaptation and natural selection. Princeton, 1966. X+307 p.
- Wolffius Chr.* Philosophia rationalis sive logica. Francofurti; Lipsiae. 1740.
- Wollereck R.* Weitere experimentelle Untersuchungen über Artveränderung // Verh. Zool. Ges. 1909. Bd 59. S. 110—172.
- Wollereck R.* Bemerkungen über die Begriffe «Reaktions-Norm» und «Klon» // Biol. Ztrb. 1928. Bd 48, H. 3. S. 167—172.
- Wright S.* Evolution in Mendelian populations // Genetics. 1931. Vol. 16. P. 97—159.
- Wright S.* Adaptation and selection // Genetics, paleontology and evolution. Princeton, 1949. P. 365—389.
- Wright S.* Pleiotrophy in the evolution of structural reduction and dominance // Amer. Natur. 1964. Vol. 98. P. 65—69.

**Александр Борисович
Георгиевский**

ЭВОЛЮЦИЯ АДАПТАЦИЙ

**ИСТОРИКО-МЕТОДОЛОГИЧЕСКОЕ
ИССЛЕДОВАНИЕ**

*Утверждено к печати
Институтом истории естествознания и техники
Академии наук СССР*

Редактор издательства *Е. А. Чекулаева*
Художник *Е. В. Кудина*

Технический редактор *Л. И. Каряева*
Корректоры *А. З. Лакомская* и *Г. И. Суворова*

ИБ № 44085

Сдано в набор 10.04.89. Подписано к печати 9.08.89.
М-34203. Формат 60×90¹/₁₆. Бумага № 1 офсетная.
Гарнитура литературная. Печать офсетная. Фотонабор.
Усл. печ. л. 12.0. Усл. кр.-от. 12.36. Уч.-изд. л. 16.46.
Тираж 1550. Тип. зак. № 1478. Цена 2 р. 50 к.

Ордена Трудового Красного Знамени издательство «Наука»,
Ленинградское отделение.

199034, Ленинград, В-34, Менделеевская лин., I.

Ордена Трудового Красного Знамени Первая типография
издательства «Наука».

199034, Ленинград, В-34, 9 линия, 12.

2 р. 50 к.

Среди многочисленных загадок природы удивительный мир адаптаций организмов к среде их обитания является особенно впечатляющим. В течение веков ученые пытались объяснить проблему органической целесообразности, которая до сих пор остается дискуссионной у биологов и незаконченной темой для философской мысли. Об истории исследований эволюции адаптаций с позиции методологии современной науки рассказывается в этой книге.



«НАУКА»

Ленинградское отделение