

ИССЛЕДОВАНИЯ ПО ЭВОЛЮЦИОННОЙ ТЕОРИИ В СССР

Я. М. ГАЛЛ, Э. И. КОЛЧИНСКИЙ [Ленинград]

Отечественные биологи еще в дореволюционный период внесли выдающийся вклад в разработку эволюционной теории, а первые десятилетия Советской власти ознаменовались формированием крупных научных школ биологов-эволюционистов. Достаточно назвать школы А. А. Борисяка, Н. И. Вавилова, В. И. Вернадского, В. А. Догеля, Н. К. Кольцова, В. Л. Комарова, А. Н. Северцова, В. Н. Сукачева, Ю. А. Филипченко, С. С. Четверикова, И. И. Шмальгаузена. В эти же годы продолжалась научная деятельность выдающихся дарвинистов старшего поколения: М. А. Мензбира, А. М. Никольского, П. П. Сушкина, В. И. Талиева, Н. А. Холодковского, Н. В. Цингера, В. М. Шимкевича.

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

После Великой Октябрьской социалистической революции начала создаваться широкая сеть биологических институтов, в которых проводились фундаментальные исследования по эволюционно-биологической тематике. О масштабах этой деятельности говорят следующие цифры. В дореволюционной России в системе Академии наук было всего три небольшие лаборатории, два музея и одна морская биологическая станция, а весь научный персонал насчитывал менее 100 человек. Сейчас в Академии наук функционирует свыше 80 биологических институтов, лабораторий, станций, где трудятся десятки тысяч ученых.

Бурное развитие биологической науки в СССР, безусловно, создало исключительно благоприятные условия для успешной творческой работы в области эволюционной теории.

Основные направления эволюционно-биологических исследований в 20—30-е годы

В 20—30-е годы начали интенсивно развиваться исследования по генетике популяций, естественному и искусственному мутагенезу, гибридизации, геногеографии, по борьбе за существование и естественному отбору, структуре вида и начальных этапов видообразования; в области феногенетики, экспериментальной эмбриологии и морфологии были выполнены важные исследования, создавшие базу для изучения онтогенетических основ эволюционного процесса и углубившие знания о закономерностях макрофилогенеза. Продолжались и классические эволюционные исследования в палеонтологии, морфологии, сравнительной эмбриологии и биогеографии. Самое активное участие во всех этих ис-

следованиях приняли советские биологи, выступавшие зачастую их инициаторами. Так, С. С. Четвериков статьей «О некоторых моментах эволюционного процесса с точки зрения современной генетики» [1] положил в 1926 г. начало синтезу генетики и дарвинизма, их сближению и взаимному обогащению.

Эта работа Четверикова заложила теоретические основы генетики природных популяций и послужила программой для многих экспериментальных исследований в нашей стране и за рубежом. Четвериков в генетическом аспекте проанализировал проблемы вида, изоляции, взаимодействия мутагенеза и отбора, размах изменчивости природных популяций и предсказал, что природные популяции насыщены рецессивными мутациями, дающими неисчерпаемый материал для действия естественного отбора.

Вывод Четверикова уже в 20-х — первой половине 30-х годов был подтвержден на различных видах дрозофил многочисленными исследованиями его учеников и последователей (Б. Л. Астауров, Е. И. Балкашина, Н. К. Беляева, С. М. Гершензон, М. Гордон, Н. П. Дубинин, Ф. Добржанский, М. Квейл, И. Лернер, В. Спасский, А. Стертевант, П. Ф. Рокицкий, Д. Д. Ромашов, Е. А. и Н. В. Тимофеевы-Ресовские)¹. В итоге снималось одно из самых существенных возражений дарвинизму — об отсутствии, якобы, достаточного материала для действия естественного отбора.

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

Н. И. Вавилов в 20-х годах организовал планомерные исследования генетического потенциала и разнообразия культурных форм, закономерностей распространения генов в различных географических районах.

Для доказательства положения дарвинизма о том, что неопределенная изменчивость (мутации) может вызываться внешними причинами, важны были исследования искусственного мутагенеза. В 1925 г. Г. А. Надсон и Г. С. Филиппов показали на низших грибах многократное усиление интенсивности мутагенеза под воздействием рентгеновских лучей, а через два года классические исследования Г. Меллера доказали индуцированный мутагенез у дрозофилы. Позднее на различных объектах было выполнено множество исследований по индуцированному радиационному, химическому мутагенезу (Ш. Ауэрбах, Л. Н. Делоне, М. Демерец, М. Е. Лобашов, И. А. Рапопорт, А. А. Сапегин, В. В. Сахаров, Е. А. и Н. В. Тимофеевы-Ресовские).

Сформулированный в 1920 г. Н. И. Вавиловым закон гомологических рядов в наследственной изменчивости подкрепил дарвиновское положение о генетических основах параллельной эволюции [3] и дал возможность привести в стройную систему большое разнообразие органических форм, создать эволюционно-биологический фундамент систематики растений, а также некоторых групп животных (В. А. Догель, П. В. Терентьев, Ю. А. Шимкевич, Ю. А. Филипченко).

В познании генетических основ эволюции велика роль цитогенетических исследований Г. А. Левитского, М. С. Навашина, Г. Д. Карпеченко, выполненных в 20—30-е годы. Интенсивно изучалась кариотипическая дифференциация видов, роль полиплоидии и отдаленной гибридизации в видообразовании. Особое значение имели опыты по созданию диплоидных наборов хромосом различных видов, т. е. экспериментальное получение амфидиплоидов, среди которых были и новые видовые формы, и

¹ Анализируя развитие популяционной генетики, известный американский биолог Э. Майр пришел к выводу, что современные генетико-эволюционные представления намного ближе к генетической школе Четверикова, чем к математической теории популяций, развивавшейся в Западной Европе и Америке [2].

Выдвинутая в 1931—1932 гг. Н. П. Дубининым и Д. Д. Ромашовым независимо от американского ученого С. Райта идея генетико-автоматических процессов положила начало дискуссиям об эволюционном значении случайных изменений в концентрации генов в малых изолированных популяциях.

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

Большое значение имели также и экспериментальные работы М. М. Камшилова на дрозофиле, которые показали, что в ходе отбора меняются не отдельные признаки, а происходит перестройка всей системы корреляций онтогенеза.

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

О масштабе исследований в области причин эволюции свидетельствует тот факт, что на Всесоюзной конференции по дарвинизму, состоявшейся в феврале 1948 г., большинство докладов было посвящено проблемам борьбы за существование и естественного отбора [8].

Советскими биологами активно разрабатывалась проблема эволюционной роли фенотипической изменчивости в эволюции. В середине 30-х годов В. С. Кирпичников и Е. И. Лукин разработали гипотезы о возможных механизмах наследственного закрепления адаптивных модификаций под воздействием естественного отбора. В конце 30-х — начале 40-х годов И. И. Шмальгаузен сформулировал теорию стабилизирующего отбора. В рамках этой теории во всей широте обсуждались вопросы о роли ненаследственной изменчивости и онтогенетических перестроек эволюции, включая проблемы совершенствования организации и器官образования. Шмальгаузен показал, что прогрессивная эволюция происходит на основе совместного действия движущей и стабилизирующей форм отбора.

Были найдены оригинальные способы экспериментального изучения роли адаптивных модификаций в эволюции. Ю. И. Полянский и А. А. Стрелков на комменсальных инфузориях показали, что адаптивные модификации, так же как и мутации, могут служить материалом для действия естественного отбора. На простейших и насекомых Г. Ф. Гаузе и Н. П. Смараглова доказали возможность замены адаптивных модификаций мутациями (генокопиями) и начали изучение роли этих процессов в создании экологической и географической изменчивости.

Успехи эволюционной теории, генетики и экологии в 20—30-е годы породили принципиально новые взгляды на проблему вида. В центре исследования вида была поставлена популяция как основная структурная единица вида. Изучение эколого-географическими и генетическими методами внутривидовой и внутривидовой дифференциации привели

к созданию микросистематики, часто именуемой теперь биосистематикой, составившей одну из основ современной политепической концепции вида. В разработке этой концепции большая роль принадлежит советским ученым (В. В. Алпатову, Н. И. Вавилову, Д. Н. Кашкарову, М. А. Розановой, Е. Н. Синской, П. В. Терентьеву). Выдающийся английский эволюционист Дж. Хаксли отмечал, что разрабатываемые Вавиловым практические проблемы растениеводства привели к современным взглядам на эволюцию и систематику [9, с. 8]. В классической работе «Линнеевский вид как система» Вавилов уже в 1931 г. сделал попытку синтезировать генетические представления о виде и эколого-географические и морфофизиологические концепции.

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

В первой половине 30-х годов были завершены многолетние исследования А. Н. Северцова [10] по проблемам морфологических закономерностей эволюции, которые во многом предопределили все последующие исследования в этой области. Учение о филэмбриогенезах позволило соизмерить принципиально новые представления о взаимосвязи онто- и филогенеза, согласно которым разнообразные преобразования индивидуального развития (архаллаксии, девиации, анаболии) являются основой филогенетических перестроек. Столь же важным разделом учения о морфологических закономерностях эволюции стала разработка вопросов о модусах органогенеза, о роли координаций и корреляций в преобразованиях органов в филогенезе и онтогенезе.

Широкое признание получила концепция А. Н. Северцова о главных направлениях эволюционного процесса, о неравноценности разных типов адаптивных преобразований структур и функций. В ней впервые были разграничены морфофизиологический (ароморфозы) и биологический процессы, разработана система их критериев. Дальнейшее развитие учения о закономерностях прогрессивной эволюции всецело базировалось на идеях Северцова (И. И. Шмальгаузен, А. Л. Тахтаджян, К. М. Завадский).

В работах многочисленных учеников и последователей Северцова учение о филогенетических преобразованиях органов было дополнено следующими модусами: физиологическая субституция функций и ресубституция органов (Д. М. Федотов), соматическая субституция и неореституция органов (Д. М. Федотов, И. И. Ежиков, А. А. Машковцев), концентрация функций (А. А. Махотин), различные способы редукции органов (Д. М. Федотов, И. И. Ежиков, А. А. Машковцев). В 1936 г. А. А. Машковцев выдвинул плодотворную идею о совершенствовании в ходе прогрессивной эволюции аппарата авторегуляции онтогенеза. Эта идея вскоре получила обоснование в трудах И. И. Шмальгаузена по стабилизирующему отбору.

Общебиологическая значимость представлений Северцова о взаимоотношениях онто- и филогенеза и ароморфной эволюции стала очевидной после ряда морфологических и биохимических исследований, выполненных на растениях А. В. Благовещенским [11], Б. М. Козо-Полянским [12] и А. Л. Тахтаджяном [13]. В трудах В. А. Догеля [14] было разработано учение об особенностях ароморфной эволюции крупных таксонов животных. К таким особенностям относятся увеличение числа органов и простейших (полимеризация) и противоположная тенденция у многоклеточных (олигомеризация).

В работе Б. М. Козо-Полянского [15] впервые была предпринята попытка совместить идею о симбиогенезе как факторе прогрессивной эволюции с теорией естественного отбора. В 1922 г. П. П. Сушкин выдвинул интересную аргументацию о возможности частичной обратимости эволюции в случае сохранения первоначальных закладок органов в онтогенезе. На разнообразном фактическом материале было показано широкое распространение параллелизмов и конвергенций в филогенезе (А. А. Заварзин, Л. С. Берг, Д. Н. Соболев). Позднее, в трудах И. И. Шмальгаузена, А. А. Заварзина и Н. Г. Хлопина, эти материалы получили исчерпывающее объяснение с позиций современного дарвинизма. Для разработки вопроса о причинах вымирания крупных таксономических групп на отдельных этапах истории органического мира большое значение имели гипотезы, высказанные в 20-е годы П. П. Сушкиным, Н. Н. Яковлевым, Д. Н. Соболевым, А. П. Павловым, М. П. Павловой и М. И. Голениным.

Для познания закономерностей макроэволюции основополагающее значение имели работы А. И. Опарина и В. И. Вернадского. В книге Опарина «Происхождение жизни» [16] впервые была выдвинута научно обоснованная гипотеза об образовании и последовательной эволюции органических соединений, структур биоэнергетических и биохимических процессов, которые, вероятнее всего, протекали в период становления жизни на нашей планете. Эта работа положила начало систематической разработке проблемы происхождения жизни и по сей день стимулирует все возрастающее количество экспериментальных и теоретических исследований (Дж. Бернал, Дж. Б. С. Холдейн, Н. Пирс, С. Фокс и др.).

Если в работах Опарина изучались причины и закономерности предбиологической эволюции, приведшей к возникновению первичных организмов, то в трудах В. И. Вернадского [17] ставилась принципиально новая проблема о возникновении и эволюции всей биосферы. Вернадский показал, что эволюция органического мира создает и организует общепланетарную единую систему взаимодействия живого вещества с косной материей. В этой связи Вернадский поставил задачу изучения биогеохимических и энергетических закономерностей эволюции биосферы.

Благодаря работам Опарина и Вернадского к традиционным исследованиям эволюционного процесса на организменном и популяционно-видовом уровнях организации живого прибавились поиски закономерностей предбиологической эволюции и эволюции макросистем. Современной эволюционной теории еще предстоит всесторонне разработать эти новые области эволюционных исследований.

Дискуссии вокруг недарвиновских концепций эволюции

Первые шаги эволюционная теория в СССР делала в условиях продолжающегося кризиса теоретических основ эволюционизма, обусловленного первоначальным противопоставлением открытий в генетике учению об естественном отборе [18]. Многие советские генетики глубоко осознали необходимость синтеза генетики и дарвиновского учения о естественном отборе и настойчиво искали пути его осуществления. Важность такого синтеза для успешного развития эволюционной теории была ясна и биологам других специальностей (А. Н. Северцов, В. И. Талиев, Б. М. Козо-Полянский, Н. А. Иванцов).

Вместе с тем было немало ученых, которые усматривали выход из кризиса в создании и развитии принципиально иных концепций эволюции. В результате сложились такие концепции эволюции, как номогенез Л. С. Берга [19], историческая биогенетика Д. Н. Соболева [20], филогенетический преформизм А. А. Любищева [21]. В них, по существу, систематизированы все возражения дарвинизму, выдвинутые за предыду-

щую историю. Дальнейшее развитие эволюционной теории показало, что в рамках недарвиновских концепций содержались интересные положения — о направленности эволюции, о влиянии предшествующих состояний на последующее развитие, о широком распространении параллелизмов и конвергенций в филогенезе. Однако в целом в их основе лежали ошибочные и принципиально непроверяемые положения.

Сразу же после опубликования работ Л. С. Берга, А. А. Любищева и Д. Н. Соболева они были подвергнуты острой критике со стороны крупных биологов (В. М. Шимкевич, Б. М. Козо-Полянский, А. М. Никольский, В. И. Талиев) [18].

Довольно широкое распространение получил и механоламаркизм. Анализ причин широкого распространения механоламаркистских представлений и подробное рассмотрение дискуссий вокруг проблемы наследования приобретаемых признаков даны в работах Л. Я. Бляхера [22] и А. Е. Гайсиновича [23]. Особенно активными сторонниками механоламаркизма были Е. С. Смирнов, Ю. М. Вермель, Б. С. Кузин, издавшие книгу «Очерки по теории эволюции» (1924). П. В. Серебровский в 1928 г. выступил с утверждением о переходе длительных модификаций в наследственные изменения, о строго направленной эволюции, совершаемой под воздействием климатических и других абиотических факторов.

Механоламаркизм был подвергнут аргументированной критике в работах Н. А. Холодковского, А. С. Серебровского, Б. М. Козо-Полянского, И. И. Канаева, Ю. А. Филипченко, Ф. Г. Добржанского, И. М. Полякова, А. Н. Северцова, М. М. Завадовского. Примером критического анализа качества характеристики органической эволюции [24], в которой была вскрыта основная ошибка механоламаркизма — сведение эволюционного процесса к физиологии.

Несмотря на дальнейшие успехи генетики и дарвинизма, развивавшихся в тесном единстве, механоламаркизм оказался очень живучим. В конце 30-х годов механоламаркистские концепции были подхвачены и использованы для борьбы с дарвинизмом, а в конце 40-х годов объявлены «истинным» или «творческим» дарвинизмом.

Вклад советских биологов в формирование синтетической теории эволюции

В литературе [25] нередко можно встретить утверждения, что современная эволюционная теория возникла в 20-е годы на основе синтеза генетики и учения об естественном отборе, синтеза, осуществленного в классических трудах С. С. Четверикова, Р. Фишера, С. Райта и Дж. Б. С. Холдейна. По сути дела эта точка зрения отождествляла формирование современной эволюционной теории с возникновением популяционной генетики. Действительно, генетика популяций составила одну из важнейших основ современного дарвинизма. Однако синтез генетики и дарвинизма выходил далеко за рамки генетики популяций и включал работы по отдаленной гибридизации и цитогенетике, геносистематике и геногеографии, закономерностям географической изменчивости, индуцированному мутагенезу и др. В 20-х — первой половине 30-х годов генетические школы и направления, изучающие отдельные стороны эволюционного процесса, развивались изолированно. Позднее возникла необходимость объединить в единое целое многочисленные эволюционно-генетические исследования.

Еще больший разрыв существовал между генетикой в целом и другими науками, как традиционно связанными с эволюционной проблематикой (систематика, палеонтология, сравнительная морфология и эмбриология), так и вновь возникшими (популяционная экология и биогеоценология, экспериментальная морфология и эмбриология).

Не случайно, что уже с середины 20-х годов начали публиковаться работы, в которых делались попытки рассмотреть значение данных различных наук для понимания эволюционного процесса. Так, В. Н. Сукачев в 1925 г. выдвинул обширную программу исследований по экспериментальной фитоценологии. Программа была построена на тесном единстве ботанических наук и дарвинизма. В монографии Г. Ф. Гаузе «Борьба за существование» (1934) намечались пути сближения теории эволюции и экспериментальной экологии микроорганизмов и животных, предлагались принципиально новые методы исследования, основанные на комбинировании математического и экспериментального моделирования. С. А. Северцов в статье «Дарвинизм и экология» (1937), анализируя предмет и задачи экологии, показал наличие общих проблем в экологии и в дарвинизме. Симптоматично и название работы А. П. Шенникова «Дарвинизм и фитоценология» (1938). Все это свидетельствует о том, что в 20—30-е годы происходил глубокий и разнообразный синтез экологии и дарвинизма, позднее также положенный в основу учения о микроэволюции.

В русле нового синтеза были работы Ф. Г. Добржанского, И. М. Полякова «Генетика и происхождение видов», «Дарвинизм и проблема микроэволюции» (1939), Л. Ш. Давиташвили «Дарвинизм и проблема вымирания» (1940), Н. И. Вавилова «Новая систематика культурных растений» (1940), А. А. Борисяка «Палеонтология и дарвинизм» (1940), И. Н. Ежикова «Соотношение онто- и филогенеза» (1940), А. В. Благовещенского «Биохимическая эволюция растений» (1940).

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

Объективный ход развития эволюционно-биологических исследований выдвинул задачу нового широкого синтеза знаний о причинах и закономерностях эволюционного процесса. Обычно среди создателей наиболее широких эволюционных обобщений называют имена Ф. Г. Добржанского, Э. Майра, Дж. Хаксли, Дж. Симпсона и Дж. Стеббинса. Но новая задача реализовалась и в обобщающих трудах многих советских биологов.

Синтез данных биогеографии, экологии, микросистематики, генетики осуществлялся в монографиях Е. И. Лукина «Дарвинизм и географические закономерности в изменении организмов» (1940), Г. Ф. Гаузе «Экология и некоторые проблемы происхождения видов» (1940)², С. А. Северцова «Динамика населения и приспособительная эволюция животных» (1941). Эти книги внесли много нового в дарвинистское истолкование комплексных проблем адаптации, географической изменчивости, структуры вида. В отличие от обобщающих трудов генетиков-эволюционистов, в монографиях Лукина и Гаузе было подчеркнуто эволюционное значение фенотипической изменчивости. В книге Северцова нашли воплощение традиции советских экологов-эволюционистов в изучении борьбы за существование и динамики численностей популяций как основы для действия естественного отбора в природе. Это также было оригинальным элементом в формирующемся новом синтезе знаний об эволюционном процессе.

В монографиях М. А. Розановой «Экспериментальные основы систематики растений» (1946) и Е. Н. Синской «Динамика вида» (1948) были обобщены многочисленные исследования по структуре вида и видообразования у растений с учетом достижений генетики, экологии и микросистематики. Ясно, что советские ученые приняли самое активное участие

² Монография Г. Ф. Гаузе была подписана к печати в первые годы Великой Отечественной войны, но в условиях войны не могла быть напечатана (см. [26]).

в разработке учения о микроэволюции, современных представлений о виде и видообразовании.

Наиболее многогранный синтез знаний был выполнен в результате комплексного рассмотрения проблем микро- и макроэволюции. В нашей стране такие труды были созданы И. И. Шмальгаузен [27—29] и А. А. Парамоновым [30]. Благодаря их работам в эволюционный синтез были вовлечены данные таких наук, как фенотипика, экспериментальная морфология и эмбриология, палеонтология. В обобщающих трудах Шмальгаузена была охвачена практически вся проблематика эволюционной теории — от возникновения мутаций до происхождения высших таксонов и органообразования.

Труды Шмальгаузена и книга Дж. Хаксли «Эволюция. Современный синтез» [29] дают наиболее полное представление о синтезе в эволюционной теории, который был достигнут в 40-е годы. Вклад советских биологов в формирование синтетической теории эволюции был высоко оценен ведущими зарубежными учеными. Дж. Б. С. Холдейн [32], Э. Майр [2] и др. неоднократно отмечали лидирующее положение советских ученых в разработке важнейших проблем эволюционной теории в рассматриваемые годы.

Современный этап развития эволюционной теории

В 50—70-е годы были продолжены исследования по структуре вида, механизмам видообразования и закономерностям филогенеза. В эти годы зарождались новейшие направления в изучении органической эволюции, что было обусловлено фундаментальными открытиями в области молекулярной биологии, созданием эволюционной экологии, популяционной биологии и биогеоценологии, развитием кибернетического моделирования эволюционного процесса, разработкой концепции структурных уровней организации живого.

В экспериментальных исследованиях по борьбе за существование и естественному отбору были получены новые данные о роли в эволюции перенаселения, разных форм конкуренции и естественного отбора (В. Н. Сукачев, К. М. Завадский, А. Л. Зеликман, В. Г. Карпов, Г. А. Викторов).

В исследованиях Д. К. Беляева с сотрудниками по доместикации пушных зверей (норки, лисы) было показано, что отбор ведет к расшатыванию регуляторных систем онтогенеза, к проявлению рецессивных генов, что может вести к резкому ускорению эволюционного процесса. Работы Беляева служат примером того, как внедрение современных достижений эволюционной генетики в селекцию и доместикацию животных приводит одновременно к крупным практическим и теоретическим результатам.

Проблемы строения вида и форм видообразования продолжают занимать одно из центральных мест во многих работах биологов самых разных специальностей. Важные данные были получены при изучении возрастной структуры популяций высших растений и животных, на базе которых развивались представления о популяциях у высших растений (Т. А. Работнов, А. А. Уранов) и об экологических механизмах микроэволюционных преобразований животных (С. С. Шварц). Были получены данные, касающиеся морфофизиологических различий между подвидами и видами, обитающими в разных условиях. Следует вспомнить замечательные исследования Н. И. Калабухова, С. С. Шварца и его школы. Многие из этих исследований были выполнены в районах Крайнего Севера, в горных районах и хорошо показали пути адаптации популяций и видов к различным факторам среды. Роль внутривидовых отношений в жизни и эволюции вида исследовалась в работах К. М. Завадского и Н. П. Наумова. Трудом С. Шварца, К. Л. Паавера, А. В. Яблокова закладываются основы популяционной морфологии животных, что

расширяет возможности изучения микроэволюционного процесса у самых разных таксонов, включая и ряд ископаемых групп. Получила развитие концепция о виде как универсальной форме существования живого и его особенностях у организмов с бесполом размножением (В. И. и Ю. И. Полянские, А. Л. Тахтаджян, К. М. Завадский, Г. Х. Шапошников). Исследования И. С. Даревским в конце 50-х годов партеогенеза у скальных ящериц показало, что даже у таких высокоорганизованных животных, как рептилии, может отсутствовать половое размножение.

К настоящему времени число исследований по проблемам вида и видообразования, начиная от микроорганизмов и кончая антропоидами, достигло необозримой величины. Они ведутся самыми разнообразными методами: молекулярно-генетическим, включая гибридизацию ДНК и электрофорез белков, биохимическим, кариотипическим, морфофизиологическим, эколого-географическим и др. Следует упомянуть работы А. Н. Белозерского и его сотрудников по геносистематике, Ю. И. Полянского и его школы по изучению структуры вида в царстве Protozoa, Н. Н. Воронцова по эволюции кариотипа млекопитающих, Р. М. Викторовского по видообразованию у рыб. Роль поведения в эволюции также стала предметом разнообразных исследований: Д. К. Беляев, Л. В. Крушинский, Л. З. Кайданов, Е. Н. Панов, Л. Н. Трут.

Создание и дальнейшее развитие учения о микроэволюции позволило более обоснованно подойти к обсуждению проблем движущих сил и закономерностей макроэволюции. Был предложен ряд моделей, отражающих особенности движущих сил прогрессивной эволюции (И. И. Шмальгаузен, К. М. Завадский, Е. И. Лукин, А. С. Северцов, Л. П. Татаринов). А. В. Иванов детально исследовал становление многоклеточности как крупнейшего ароморфоза. Формулировка принципа гетеробатмии и выяснение роли неотении в эволюции покрытосемянных растений позволили А. Л. Тахтаджяну открыть новые явления в макроэволюции на материале эволюционной морфологии растений. В трудах А. Л. Тахтаджяна, Н. Н. Воронцова, Е. И. Лукина проблема филогенетических преобразований органов рассматривалась в тесной связи с проблемами темпов и направлений эволюционного процесса. Вновь поднят вопрос о возможности частичной обратимости эволюции (М. А. Шишкин). На обширном материале по изучению эволюции членистоногих М. С. Гиляровым была вскрыта направленность этого процесса и установлено, что она определяется морфофизиологической организацией и жестко векторизованным естественным отбором. В этой связи он дал рациональную трактовку понятия «ортогенез».

В 50—70-е годы происходило активное проникновение методов и идей математики, физики, кибернетики в эволюционную теорию. Например, в трудах И. И. Шмальгаузена и А. А. Ляпунова были разработаны кибернетические модели эволюционного процесса.

Развитие молекулярной биологии дало возможность углубить представление о механизмах возникновения мутаций и развить точные методы измерения величины генетической изменчивости природных популяций. Много было сделано в плане эволюционно-биологического осмысления молекулярно-генетических процессов (А. Н. Белозерский, А. С. Антонинов, Б. М. Медников, С. Е. Бреслер, В. С. Кирпичников, С. М. Гершензон, Ю. М. Оленов, В. А. Ратнер, С. Э. Шноль и др.).

В последние годы заметно возрос интерес к изучению проблем эволюции экосистем и биосферы в целом (М. М. Камшилов, С. С. Шварц, В. В. Мазинг, А. М. Гиляров и др.).

Как и в предыдущий период, продолжает осуществляться тенденция к синтезу знаний об эволюционном процессе. Существенный вклад в обобщение новейших данных внесли появившиеся в этот период монографии К. М. Завадского, Ю. М. Оленова, Н. В. Тимофеева-Ресовского

с соавт., С. С. Шварца, М. С. Гилярова, Л. П. Татарнинова, М. М. Камшилова и др.

Исследования советских ученых являются важнейшим компонентом мировой эволюционно-биологической мысли.

Литература

1. Четвериков С. С. О некоторых моментах эволюционного процесса с точки зрения современной генетики. — Журн. эксперим. биол. — Сер. А, 1926, вып. 1. То же в кн.: Классики советской генетики. Л., 1968.
2. Mayr E. The recent historiography of genetics. — J. Hist. Biol., 1973, v. 6, № 1.
3. Вавилов Н. И. Закон гомологических рядов в наследственной изменчивости. — В кн.: Тр. III Всероссийского съезда по селекции и семеноводству. Саратов, 1920.
4. Левитский Г. А. Цитологические основы эволюции. — Природа, 1939, № 5.
5. Сукачев В. Н. Опыт экспериментального изучения межбиотипной борьбы за существование у растений. — Тр. Петергоф. биол. ин-та, 1935, № 15.
6. Гаузе Г. Ф. Исследование о борьбе за существование в смешанных популяциях. — Зоол. журн., 1935, т. 14, вып. 2.
7. Северцов С. А. Динамика населений и приспособительная эволюция животных. М. — Л., 1941.
8. Юдинцев С. Д., Зеликман А. Л. Итоги конференции по проблемам дарвинизма в Московском университете. — Вестн. МГУ, 1948, № 4.
9. Huxley J. Towards the new systematics. — In: The New Systematics. L., 1940.
10. Северцов С. А. Главные направления эволюционного процесса. М., 1934.
11. Благовещенский А. В. К вопросу о направленности процесса эволюции. — Бюл. Среднеаз. гос. ун-та, 1925, вып. 10.
12. Козо-Полянский Б. М. Основной биогенетический закон с ботанической точки зрения. Воронеж, 1937.
13. Тахтаджян А. Л. Морфологическая эволюция покрытосемянных. М., 1948.
14. Догель В. А. Явления полимеризации и олигомеризации гомологичных органов в животном царстве и их эволюционное значение. — Изв. АН СССР. Сер. биол., 1947, № 4.
15. Козо-Полянский Б. М. Новый принцип биологии. Очерк теории симбиогенеза. Л. — М., 1924.
16. Опарин А. И. Происхождение жизни. М., 1924.
17. Вернадский В. И. Об условиях появления жизни на Земле. — Изв. АН СССР. Сер. 7, 1931, № 3, 5.
18. Завадский К. М. Развитие эволюционной теории после Дарвина. Л., 1973.
19. Берг Л. С. Номогенез, или эволюция на основе закономерностей. (1922). — В кн.: Берг Л. С. Труды по теории эволюции. Л., 1977.
20. Соболев Д. Н. Начало исторической биогенетики. Симферополь, 1924.
21. Любичев А. А. Понятие эволюции и кризис эволюционизма. — Изв. Биол. НИИ и Биол. станции при Пермском ун-те, 1925, т. 4, вып. 4.
22. Бляхер Л. Я. Проблема наследования приобретенных признаков. М., 1971.
23. Гайсинович А. Е. У истоков советской генетики: 1. Борьба с ламаркизмом (1922—1927). Генетика, 1968, т. 4, № 6.
24. Серебровский А. С. Опыт качественной характеристики процесса органической эволюции. — Естествознание и марксизм, 1929, № 2.
25. Provine W. The origin of theoretical population genetics. Chicago, 1971.
26. Галл Я. М. О неопубликованной книге Г. Ф. Гаузе «Экология и некоторые проблемы происхождения видов». — В кн.: Проблемы новейшей истории эволюционного учения. Л., 1981.
27. Шмальгаузен И. И. Организм как целое в индивидуальном и историческом развитии. М. — Л., 1938.
28. Шмальгаузен И. И. Пути и закономерности эволюционного процесса. М. — Л., 1939.
29. Шмальгаузен И. И. Проблемы дарвинизма. М., 1946.
30. Пармонов А. А. Курс дарвинизма. М., 1945.
31. Huxley J. Evolution. The Modern synthesis. L., 1942.
32. Холдейн Дж. Факторы эволюции. М. — Л., 1935.

STUDIES ON THE THEORY OF EVOLUTION IN THE USSR

Ya. M. GALL, E. I. KOLCHINSKY (Leningrad)

The main stages and trends in the development of theory of evolution in the USSR are analysed. The authors pay attention to the studies of the participation of Soviet scientists in formation of the modern synthesis in the theory of evolution (in the 30-s and 40-s). Some peculiarities in the development of the theory of evolution in the USSR are emphasized. Connection of Soviet research with international science is analysed. Non-darwinist conceptions of evolution (nomogenesis, historical biogenetics, mechanicolamaricism) are considered.