А. Ш. ДАВИТАШВИЛИ

УЧЕНИЕ ОБ ЭВОЛЮЦИОННОМ ПРОГРЕССЕ

(ТЕОРИЯ АРОМОРФОЗА)

«МЕЦНИЕРЕБА»
1972

АКАДЕМИЯ НАУК ГРУЗИНСКОЙ ССР
საქართველოს სსრ მეცნიერებათა აკადემია

პალეობიოლოგიის ინსტიტუტი
ИНСТИТУТ ПАЛЕОБИОЛОГИИ

ლ. დავითაშვილი

მოძღვრება ევოლუციური პროგრესის შესახებ

(არომორფოზის თეორია)

„მეცნიერება"
თბილისი
1972

Л. Ш. ДАВИТАШВИЛИ

56;57

УЧЕНИЕ ОБ ЭВОЛЮЦИОННОМ ПРОГРЕССЕ

(ТЕОРИЯ АРОМОРФОЗА)

440

«МЕЦНИЕРЕБА»
ТБИЛИСИ
1972

57.024
576. 11
Д 133

Эволюция органического мира есть не беспорядочное и хаотическое изменение, а направленное развитие, в основном восходящее от низшего к высшему. Тем не менее учение об эволюционном прогрессе принадлежит к числу наиболее слабо разработанных разделов науки об эволюции живой придоды.

В начальной части книги автор рассматривает современное состояние этой проблемы. Некоторые крупнейшие представители теоретической биологии избегают освещения вопросов эволюционного прогресса или касаются их лишь вскользь, мимоходом. Другие оперируют почти исключительно абстрактными понятиями, едва касаясь фактов филогенетической истории, не прибегая к анализу конкретных данных современного состояния органического мира и исторического развития биоса.

Основное содержание книги представляет собой анализ современного состояния живой природы, с точки зрения высоты организации ее различных групп, и восходящего исторического развития растений и животных. На основе этих данных рассматриваются закономерности прогрессивной эволюции живой природы.

Книга рассчитана на биологов всех специальностей, палеобиологов, геологов и других научных работников, интересующихся общетеоретическими и философскими вопросами естествознания, философов, а также на студентов соответствующих учебных заведений.

2—10—1 местн.
56—73

Геологических Наук
Библиотека

Эту работу автор посвящает
Нине Михайловне Калевич-Давиташвили (1897—1967)

ПРЕДИСЛОВИЕ

Обозревая историческое развитие органического мира на всем протяжении доступной нам палеобиологической летописи, мы всегда замечаем явления эволюционного прогресса. Это — несомненный факт, особенно резко выступающий в историческом развитии очень крупных групп живой природы, как, например, сосудистые растения и позвоночные животные. На это явление обращали внимание многие исследователи не только после победы эволюционизма в биологической мысли, но и задолго до этого знаменательного события.

Пятнадцать лет назад мы попытались дать очерк исторического развития учения об эволюционном прогрессе (1956). Этот очерк был несомненно далек от совершенства уже в момент опубликования нашей книжки. Но все-таки наша книжка, по нашему мнению, может служить и в действительности служит небесполезным пособием по истории развития идеи эволюционного прогресса.

Предлагая теперь читателю книгу об эволюционном прогрессе, мы считаем возможным не останавливаться на истории изучения этого чрезвычайно характерного элемента в жизни органического мира. Мы, конечно, должны рассмотреть здесь многие работы по данному вопросу, особенно работы, вышедшие после опубликования упомянутой нашей книги, поскольку это необходимо для всестороннего освещения нашей темы. Но систематического анализа исторического процесса ее изучения в этой книге читатель не найдет.

Наше намерение дать специальное исследование, посвященное эволюционному прогрессу, определялось следующими соображениями. Подчеркнем, прежде всего, что освещение проблемы эволюционного прогресса имеет огромное значение для понимания развития живой природы, причин и закономерностей этого процесса. Без серьезного изучения эволюционного прогресса и его причин невозможно знание эволюции как общего великого филогенеза, — развития жизни на Земле. Между тем в подавляющем большинстве работ (статей, монографий, трактатов, руководств), посвященных эволюции, разбираются вопросы «микроэволюции» — эволюции внутри вида. Много реже рассматриваются вопросы «эволюции за пределы вида», так называемой «макроэволюции», или «трансспецифической эволюции». Но даже в тех трудах, которые затрагивают эти вопросы, за последние десятилетия почти никогда не предпринимались попытки систематического исследования этих процессов, их причин и закономерностей. Между тем эти вопросы безусловно заслуживают тщательного изучения на основе данных, накопленных необиологией и палеобиологией.

Уклоняясь от глубокого изучения причин происхождения крупных таксонов, биологи, справедливо принимающие идею Дарвина о естественном отборе, как основном двигателе эволюции, тем самым оставляют учение об эволюционном прогрессе, эту важнейшую область науки об эволюции, в полном неограниченном распоряжении противников этой идеи, сторонников идеи ортогенеза, — идеи, во всяком случае, мистической и виталистической.

Между тем именно в развитии высших таксонов выступают наиболее наглядно явления прогресса в органическом мире, составляющие наиболее характерный и особенно трудно поддающийся толкованию элемент такой «макроэволюции» (или, пользуясь устаревшим термином Дж. Г. Симпсона — «мегаэволюции»).

В нашей отечественной научной литературе после 1956 г. появилось множество работ о прогрессе в эволюции, или ароморфозе (иногда называемом в новейших работах иначе,—например, «арогенезом»), что может создать неправильное представление, будто бы проблеме восходящей эволюции уделяется у нас вполне достаточное внимание, и будто этот раздел науки об эволюции интенсивно и успешно развивается. Однако разбор многочисленных работ о прогрессе, появившихся у нас за последние пятнадцать лет, показывает, что они в подавляющем большинстве не связаны с изучением реального хода эволюционного развития органического мира и с анализом причин этого процесса. Авторы обычно ограничивались анализом понятий, не вдаваясь в детальное рассмотрение конкретных случаев ароморфоза, которые можно было бы взять из истории живой природы, из филогенетической систематики разных таксонов современного органического мира, и из морфологии, физиологии и этологии организмов. Эти авторы нередко усердно занимались поисками критерия прогрессивного развития, критерия, понимаемого как простая мерка, позволяющая легко и быстро отличать «прогресс» от других «направлений» эволюции. В результате этих стараний возникло большое количество нередко вызывающих сомнения теоретических построений, которые теперь нужно со всей объективностью тщательно разобрать, чтобы дать им надлежащую оценку. При этом, изучая литературу по прогрессу, мы считаем нужным не столько отмечать ошибки и курьезитеты, сколько тщательно искать, наоборот, положительное в общей массе накопившихся работ.

В наших предыдущих статьях и монографиях, мы попытались изложить основное содержание науки об эволюции, исходя из тех материалов, которые были накоплены до настоящего времени биологией в широком смысле слова. Хочется отметить, что мы ясно сознаем трудность этой задачи; наши суждения могут оказаться во многом недостаточно обоснованными или даже ошибочными. Они, надеемся, будут подвергнуты научной критике. Истина рождается через столкновение мнений.

Некоторые из наших книжек составляют серию монографий, которой мы стремились охватить все основные разделы науки об эволюции. Некоторые из этих монографий (не говоря уж об отдельных статьях) посвящены историческому развитию эволюционных идей, — преимущественно (но не исключительно) в палеонтологии (напр., 1948 и 1951). В одной из наших книг рассматривается современное состояние эволюционного учения (1966). Особая монография посвящена вопросам методологии в науке об эволюции организмов (1968).

В других наших работах обсуждаются вопросы естественного отбора и в особенности — его формы, носящей название полового отбо-

ра (1961). Наследственность и изменчивость — предмет особой экспериментальной науки, генетики, и потому мы ограничились рассмотрением, в одной из наших книг (1970), лишь того аспекта этой проблемы, который непосредственно связан с эволюцией организмов в геологическом времени. Отдельная книга была посвящена нами проблеме экогенеза и экогенетической экспансии (1971), то есть анализу изменения отношений организмов к среде в ходе филогенеза; этот раздел науки об эволюции, базирующийся преимущественно на палеобиологическом материале, подводит нас к пониманию основных закономерностей исторического развития живой природы, но в то же время его можно считать завершающей частью этой науки. Особая работа была посвящена нами вымиранию органических форм и его причинам (1969). Эта эволюционная серия привела нас, естественно, к задаче создания особой книги, где рассматриваются вопросы прогрессивной эволюции, восходящего развития органического мира. Нам кажется, что написанием предлагаемой книги в основном завершается наша серия по эволюционному учению, хотя, конечно, различные основные разделы этого учения освещены в наших работах далеко не равномерно, не в одинаковой степени. Более того, мы должны признать, что некоторые очень важные вопросы эволюционизма совсем не были затронуты в наших работах.

Вообще говоря, в науке об эволюции очень много спорных вопросов, много неясного. Перед нами много неразрешенных задач, к решению которых наука приближается, но приближается довольно медленно. Нужно приложить все усилия к тому, чтобы по возможности ускорить это приближение к истине в понимании эволюционного процесса и его темпов. Для этого одним из важнейших условий является дружная колективная работа.

Быть может, опыт «валовых» ссылок облегчает чтение, но он нередко приводит к извращению мысли каждого из авторов, на которых мы ссылаемся. Если мы приводим мнение того или иного автора, надо сформулировать это мнение точно, по возможности даже дословно и с ссылкой на страницу источника. Так пусть нас упрекнут в том, что наше изложение местами становится похожим на мозаику из рефератов разбираемых нами источников. Это просто необходимо при обсуждении спорных вопросов.

В нашей журнальной и книжной литературе широкое распространение получил обычай при каждом упоминании любого автора при фамилии ставить и инициалы. В целях экономии места и упрощения набора мы приводим инициалы, как правило, только при первом упоминании каждого автора. В дальнейшем мы называем его только по фамилии. Исключение представляют только те имена, которые носят два (или более) автора, работающие в данной области. Тогда инициалы постоянно повторяются. Примеры: Дж. Гексли, и Т. Гексли; А. Н. Северцов и С. А. Северцов.

Г. А. Квалиашвили, прочитавший всю рукопись, и Л. П. Татаринов, ознакомившийся с главами об ароморфозе позвоночных, дали нам ценные советы, которыми мы воспользовались. Т. Т. Мелик-Шахназарова, Э. Г. Вартпатрикова, Р. В. Ратиани и Ц. И. Экизашвили существенно помогли нам в отношении библиографии и подготовки рукописи к сдаче в печать. Всем этим лицам приносим сердечную благодарность.

ВВЕДЕНИЕ

Некоторые авторы, писавшие об эволюционном прогрессе, пространно обсуждали критерии прогресса. Зачастую обсуждение возможных критериев ароморфоза (мы употребляем этот термин как эквивалент термина «эволюционный прогресс») заполняло всю статью или занимало в таковой центральное место. Поисками критериев эволюционного прогресса особенно усиленно занимались К. М. Завадский и его ближайший сотрудник А. М. Миклин. Мы подойдем к этому делу несколько иначе. Здесь в начале книги, мы дадим лишь общее краткое определение эволюционного прогресса, или ароморфоза (которое было в общем обосновано в наших «Очерках по истории учения об эволюционном прогрессе»); а по возможности полную характеристику этого замечательного явления в историческом развитии живой природы дадим лишь после обзора прогрессивного развития в органическом мире.

Эволюционным прогрессом, или ароморфозом, мы будем называть такой тип эволюционного развития органических форм, который не только позволяет им существовать в занимаемой ими экологической обстановке, но и создает возможность непосредственного выхода этих форм или ближайших их потомков за пределы данной экологической обстановки. Следовательно, прогрессивное развитие выражается в том что организмы приобретают адаптации, не только полезные для жизни в данной экологической нише, но и открывающие перспективы распространения, экспансии за пределы этой ниши. Экогенетическая экспансия возможна и без ароморфоза, но ароморфоз всегда создает предпосылки для экогенетической экспансии. Прослеживание некоторых филогенетических линий покажет нам, что едва ли когда-либо существовали филогенетические линии, которые развивались всегда, на всех этапах своего исторического развития, только прогрессивно, в порядке ароморфоза: тезис, утверждающий, будто некоторые линии, например, линия, ведшая от самых низших форм жизни до человека, на всем своем протяжении представляли неуклонно восходящую линию, лишен всякого основания. В этом мы вполне убедимся по рассмотрении явления ароморфоза в истории некоторых групп органических форм. В то же время никак нельзя отрицать возможность ароморфоза у регрессивных форм, предки которых испытали глубокое упрощение организации.

По нашему мнению, нет и не может быть другого объективного критерия ароморфоза.

Термины «прогресс» и «прогрессивное развитие» употребляются в биологической и палеобиологической литературе не только в смысле общего повышения организации, развития от низшего к высшему. Очень часто под этими терминами подразумевается поступательное развитие, просто последовательность в филогенезе органических форм; нередко имеют в виду историческое усиление или усовершенствование

отдельных органов и отдельных частей тела безотносительно к усовершенствованию всего организма в целом. Например, говорят о прогрессивном развитии третьего, среднего пальца у непарнопалых копытных, отнюдь не имея в виду прогресса всего животного. Параллельно с этим нередко рассуждают о регрессивном развитии отдельных частей и органов, независимо от того, как развивались другие части и органы того же животного, как изменялся весь организм в целом. Ясно, что в подобных случаях нельзя говорить ни о прогрессивном, ни о регрессивном развитии видов. Ослабление, недоразвитие, редукция тех или иных, хотя бы и важных в определенных условиях жизни, органов и частей тела еще не означает регресса вида, и более того — такие «регрессивные» изменения должны сопровождать, и в действительности сопровождают, прогрессивное развитие животных и растительных форм. В то же время усиление, увеличение, «прогрессивное» развитие отдельных органов и систем органов еще вовсе не означает прогресса в развитии животных и растительных форм, достижения ими более высокого, по сравнению с предками, уровня организации; такое усиление отдельных органов и систем органов может сопровождать и в действительности в той или иной мере сопровождает даже значительные, коренные, регрессивные исторические изменения форм.

Говоря о развитии строения форм, их органов и частей, мы, конечно, всегда имеем в виду, что морфологические изменения указывают на изменения функций соответствующих органов и систем органов и что во взаимосвязанных изменениях органов и функций ведущая роль принадлежит функциям.

Палеобиологи, так же как и биологи других специальностей, нередко говорят о «прогрессивных» и «регрессивных» филогенетических рядах. Однако при этом они обычно не имеют в виду прогресса в основном смысле слова (в том смысле, в котором мы употребляем его в этой работе), а говорят о «прогрессе», отвлекаясь от перехода организации на более высокий уровень. О прогрессе толкуют и тогда, когда остается неизвестным биологическое значение исторически изменяющегося строения и когда исследователь не пытается уяснить себе основные черты условий жизни и развития соответствующих форм. Он просто констатирует исторические изменения морфологических особенностей, считающихся важными для таксономии, замечает направленность этих изменений, и если, как это обычно бывает, наблюдается поступательный ход таких изменений, говорит о «прогресивном» их характере. Формы у которых они выражены наиболее резко, исследователь объявляет «прогрессивными», а филогенетические ряды, ведущие к таким формам, — «прогрессивными» рядами. Ясно, однако, что нельзя употреблять термин «прогрессивное развитие» в его основном смысле, если остается неизвестным адаптивное значение соответствующих филогенетических изменений.

Аналогичным образом многие исследователи филогении считают возможным говорить о «регрессивных» рядах и «регрессивных» формах, не принимая во внимание биологического значения «регрессивных» изменений, которые вполне совместимы с прогрессивным — в основном значении этого слова — развитием животных и растительных форм.

Из всего сказанного видно, что расмотрение явлений прогрессивного развития и истории этого вопроса в немалой степени затрудняется вследствие неодинакового понимания термина «прогресс». А неудовлетворительность терминологии связана с недостаточностью разработки вопроса по существу.

В этой книге мы часто будем пользоваться, ради краткости, вместо выражения «воэлюционный прогресс» — термином «ароморфоз», который был предложен А. Н. Северцовым. Мы принимаем «ароморфоз» как термин, совершенно эквивалентный «эволюционному прогрессу».

Значительно позже А. Н. Северцова немецкий зоолог Ренш. (B. Rensch, 1947) предложил для обозначения того же понятия, термин «анагенез» («восходящее развитие»). Однако нет никаких оснований заменить достаточно широко известный термин А. Н. Северцова термином Ренша. В дальнейшем нам придется упоминать также и другие термины, которые были предложены различными авторами для полной или частичной замены северцовского термина «ароморфоз». При этом мы, надеемся, покажем, что все эти терминологические новшества не имеют никаких преимуществ против термина, введенного А. Н. Северцовым. Но уже здесь мы считаем нужным подчеркнуть, что в этой книге «ароморфоз» употребляется как точный синоним «эволюционного прогресса», которым пользуется, например, Дж. Гексли.

Термином «ароморфоз» пользуется в своих работах геолог-палеонтолог Ф. Цейнер, который определяет ароморфоз, следуя А. Н. Северцову, как эволюционное изменение, ведущее к «увеличению энергии», или «жизнедеятельности» форм (Zeuner, 1958, стр. 395). Такое определение, как это будет видно из дальнейшего, представляется нам не вполне удовлетворительным. Цейнер водит еще один термин — «ароморф», который он понимает как признак, возникший в результате ароморфоза (там же). Однако говоря об ароморфе, он иногда имеет в виду процесс ароморфоза. Так, он утверждает, что «теплокровность и многие другие признаки представляют собой по всей вероятности, следствие одного значительного ароморфа» (там же, стр. 398). В другой своей работе Цейнер употребляет местами термин «ароморф» как совершенно тождественный «ароморфозу», например, в выражении «ароморф человека» (1955, стр. 287). Таким образом, термин «ароморф» должен отпасть как ненужный и беспредметный; остается лишь северцовский термин «ароморфоз».

Вместо выражения «эволюционный прогресс» Дж. Гексли часто употреблял выражение «биологический прогресс». Применение этого последнего выражения мы считаем нежелательным потому, что его легко спутать с термином А. Н. Северцова, имеющим совершенно иное значение.

Нетрудно видеть, что «биологический прогресс», как он понимается А. Н. Северцовым, есть попросту процветание, преуспеяние видов, а употребляемое этим ученым выражение «биологически регрессивная эволюция» — означает не более как процесс вымирания. При этом ясно, что «биологически регрессивная эволюция» была привлечена этим автором из соображений «симметрии», — для того, чтобы «биологическому прогрессу» была бы противопоставлена какая-то альтернативная категория, не отвечающая никакому существующему в природе явлению (ибо едва ли можно говорить о вымирании, как некоей форме эволюции, хотя бы и «биологически регрессивной»).

Термин «биологический прогресс» в понимании А. Н. Северцова не удобен и в другом отношении. Прогресс в развитии человеческого общества нельзя отождествлять с прогрессом в историческом развитии органических форм. А поскольку для обоих понятий существует одно и то же слово «прогресс», было бы естественно во втором случае говорить о прогрессе биологическом. Здесь это выражение было бы вполне уместно. Однако применение этого термина в его правильном

смысле затрудняется тем, что был предложен излишний термин «биологический прогресс», означающий преуспеяние, процветание (так же как и выражение «биологически регрессивная эволюция», означающая просто-напросто вымирание). И. И. Шмальгаузен (1939а, стр. 209) тоже говорит о «биологическом прогрессе или расцветании».

А. Н. Северцов (1939, стр. 272) утверждает, что «существуют по меньшей мере четыре общих направления биологического прогресса». «Мы можем, — говорит он (там же), — следующим образом обозначить эти четыре направления эволюции:

1. Направление морфофизиологического прогресса, или направление ароморфоза. 2. Направление морфофизиологического приспособления (адаптации в узком смысле слова), или направление идиоадаптации. 3. Направление эмбрионального приспособления, или направление ценогенеза. 4. Направление морфофизиологической дегенерации. С биологической точки зрения все эти четыре направления равноценны, но с логической точки зрения, по сравнению с биологическим прогрессом, эти четыре способа имеют подчиненное значение. Таким образом, и морфофизиологический прогресс, понятие которого так часто смешивалось с понятием биологического прогресса, на самом деле представляет собой лишь частный случай биологического прогресса, лишь одни из способов, которыми этот последний достигается (подчеркнуто автором. — Л. Д.)».

В только что приведенном отрывке содержатся некоторые неточности. Прежде всего, различного рода изменения живого тела, почему-то без всяких объяснений фигурирующие под названием направлений эволюции, не могут быть «частными случаями» биологического прогресса», или процветания форм.

Понятие «биологического прогресса» не может быть признано родовым по отношению к прогрессу в основном смысле слова («ароморфозу», по А. Н. Северцову), как якобы видовому понятию.

Если первый из этих терминов и содержит слово «прогресс», то суть дела от этого, конечно, не изменяется. Автор мог бы, без нарушения законов логики, сказать, что «биологический прогресс» достигается «ароморфозом», но нельзя говорить, что ароморфоз есть «частный случай», или «вид» успеха в борьбе за существование. Далее, нет никакого сомнения в том, что ценогенез, в понимании А. Н. Северцова, может представлять собой повышение организации, или «ароморфоз». Затем непонятно, на чем основано различение дегенерации от идиоадаптации, или «морфофизиологического приспособления». Разве, например, приспособление к паразитическому образу жизни не есть самое настоящее приспособление? А переход к паразитическому образу жизни есть, по А. Н. Северцову, как раз случай «морфофизиологической дегенерации».

Автор этой книги — убежденный дарвинист. Дарвинизм понимается не как застывшее, навеки стабилизированное учение, а как учение о развитии живой природы, уточняющееся и совершенствующееся с течением времени по мере накопления данных об организмах и на основе анализа этих данных в свете диалектического материализма. Дарвину был присущ стихийный диалектический материализм; но, поскольку он не имел никакого понятия о принципах марксизма, он, несмотря на свою ярко выраженную гениальность, допускал некоторые ошибки, когда затрагивал общие вопросы философского значения. Его дело продолжали представители классического дарвинизма, которые тоже были убежденными материалистами — Т. Гексли, Э. Геккель, К. А. Тимиря-

зев, В. О. Ковалевский, М. Неймайр и другие. Но никому никогда не удастся запрятать тот факт, что примерно на рубеже двух столетий — XIX-го и XX-го, в мировом естествознании широко распространилась волна идеализма, которая охватила и область эволюционного учения. Это, конечно, не значит, что в упомянутую эпоху все ведущие биологи стран Запада были идеалистами: были среди эволюционистов того времени и стойкие материалисты, которые противоборствовали натиску витализма и финализма. Эти ученые с честью несли знамя дарвинизма несмотря на все трудности, на которые они наталкивались.

Исходя из только что сказанного, мы считаем нужным поставить здесь вопрос: Понимал ли Дарвин значение эволюционного прогресса, или, за скудостью фактических данных, он довольствовался лишь обоснованием главной эволюционной идеи — идеи эволюции организмов в силу естественного отбора?

На этом вопрос нужно ответить так: Дарвин вполне понимал значение эволюционного прогресса, задумывался над этим великим явлением в развитии органического мира и высказывал по этому вопросу соображения, которые, как это ни странно на первый взгляд, сохраняют до сих пор актуальное значение.

Существует, как мы увидим, мнение, будто бы Дарвин высказывал по вопросу об эволюционном прогрессе путанные и противоречивые мысли и будто последующие исследователи постнеодарвинистского направления навели порядок в учении об эволюционном прогрессе (см., например, А. В. Яблоков, 1968, стр. 99).

«Реабилитация Дарвина» в данном случае нужна не просто сама по себе, а потому, что он сделал для освещения проблемы эволюционного прогресса очень много. Внимательный читатель его произведений убеждается в том, что у него была вполне определенная, четкая концепция прогресса в развитии органического мира; мало того, он наметил основные пути, по которым должно идти изучение этой проблемы. Да и в самом деле, как мог Дарвин, основоположник учения об эволюции, пройти мимо такого важного, по сути центрального, вопроса эволюционизма, как вопрос о восходящем направлении развития органического мира!

Не так давно, в книге, посвященной причинам вымирания органических форм и их групп (1969), мы постарались доказать, что у Дарвина эта великая проблема (кстати, неразрывно связанная с проблемой эволюционного прогресса) поставлена гораздо правильнее, глубже и плодотворнее, чем в бесспорно ценных трудах крупных представителей постнеодарвинизма, или «синтетической теории эволюции». Исследователи, занимающиеся проблемой вымирания организмов, должны, по нашему мнению, уделять серьезное внимание тому, что об этом писал Дарвин. Мы полагаем, что изучение дарвиновской постановки проблемы эволюционного прогресса тоже является актуальным делом для биологов (необиологов и палеобиологов) нашего времени. Поэтому считаем нужным в этой вводной части нашей книги уделить место изложению и разбору того, что думал и писал Дарвин о восходящей эволюции.

Итак, рассмотрим по возможности тщательнее дарвиновское понимание проблемы прогресса.

Здесь мы должны предупредить читателя, что цитируя отрывки из работ Дарвина, мы не можем сохранять в неприкосновенности соответствующие места русского перевода, на который мы ссылаемся. Переводить Дарвина — очень трудное дело; и, быть может, редакторы переводов были правы, заметно отклоняясь от тонкостей английского под-

линика. Но при анализе мыслей и цитировании текстов этого классика науки мы считаем своей обязанностью по мере возможности восстанавливать смысл высказываемых Дарвином положений, сверяя места перевода с соответствующими местами английского издания трудов Дарвина.

Прежде всего, надо отметить, что, в противоположность ученым, которые относились к идее прогресса нигилистически, Дарвин придавал большое значение явлению восходящего развития всего органического мира. В этом смысле интересно противопоставить дарвиновское понимание значения прогресса в эволюции тому пониманию, которого придерживался его друг и верный, хотя и не вполне последовательный, ученик, крупнейший биолог-палеонтолог Т. Гексли. Исходя из анализа палеонтологических материалов, тогда еще очень скудных по сравнению с богатством, которым располагает нынешняя наука, Т. Гексли был склонен умалять «суммарный итог» изменений органического мира в течение его геологической истории. Он выдвинул идею «персистентных» форм, которая еще бытует в науке и которую нам предстоит подробно рассмотреть в нашей книге. Т. Гексли (1859 и 1862) решительно возражал против представления, согласно которому хронологическая последовательность фаун и флор показывает всегда прогресс, восхождение от относительно низко организованных форм к более высоко организованным, причем первые являются как бы «эмбриональными» по отношению ко вторым. Т. Гексли справедливо отказывался признать этот таинственный закон прогресса и «теорию неизбежного прогрессивного развития» (1862, стр. 28), резко антидарвинистский характер которой вполне очевиден. Основная мысль Т. Гексли была правильна: в живой природе нет имманентной тенденции к неизменно прогрессивному развитию, и палеобиология не дает никаких подтверждений такого закона. Т. Гексли показал несостоятельность идеи неизбежного, автогенетически обусловленного прогресса. Однако он умалял значение прогресса в эволюции органического мира. Дарвин заметил ошибку своего друга, который, увлекшись критикой антидарвинистской концепции прогресса в силу ортогенеза, занял скептическую позицию по отношению к идее эволюционного прогресса вообще (по этому поводу см. наши работы: 1947 и 1949). Об этом Дарвин писал Т. Гексли 10 мая 1862 г. со своей неизменной, дарвиновской деликатностью: «У меня нет ни достаточных знаний, ни самонадеянности, чтобы критиковать сказанное вами (...) Мне кажется, что на весь этот предмет можно смотреть с различных точек зрения. Я могу прибавить лишь один ничтожный, маленький специальный случай продвижения у усоногих раков. У меня появляется подозрение, что, если бы вы постарались как следует, вы сказали бы больше о противоположной стороне дела (т. е. относительно случаев прогрессивной эволюции. — Л. Д.)». В этом письме Дарвин выразил надежду, что Т. Гексли пересмотрит этот вопрос, как если бы он был «судьей в апелляционном суде». Далее Дарвин писал: «Это — **очень важный вопрос** (подчеркнуто нами. — Л. Д.). Я ничего не могу возразить против Вашей позиции, но у меня есть «внутреннее сознание» (вот философский стиль дискутирования!), что что-то можно было бы сказать против вас, так как я надеюсь, что вы не совсем так правы, как это кажется» (Дарвин, 1903).

Смысл этих слов совершенно ясен. Т. Гексли справедливо возражал против мистического закона совершенствования — в этом Дарвин был с ним вполне согласен. Т. Гексли не отрицал того, что многие группы организмов развивались более или менее прогрессивно. Но он существенно умалял «сферу действия» прогрессивной эволюции, нес-

колько произвольно истолковывая многие примеры из палеобиологической истории органического мира. Именно против этого умаления значения эволюционного прогресса Дарвин и возражал Т. Гексли. При этом Дарвин прямо признает, что не может в достаточной степени обосновать свои возражения, добродушно подтрунивая над самим собой: «вот философский стиль дискутирования».

Уже из только что сказанного явствует, что Дарвин считал эволюционный прогресс весьма широко распространенным и очень важным явлением в историческом развитии живой природы, возражал против умаления значения этого великого явления. В трудах Дарвина эта мысль выражена еще более четко и убедительно обосновывается.

Тем не менее Дарвин отлично понимал чрезвычайную сложность проблемы прогресса. Под прогрессом обычно понимается эволюционный процесс, ведущий к повышению организации. Но ведь такая фраза не раскрывает значения прогресса, потому что при этом определении остается без объяснения понятие высокой организации. И тут опять трудность, которую Дарвин сознавал вполне ясно.

В «Происхождении видов» есть места, имеющие огромное значение для понимания эволюционного прогресса, и можно только удивляться, что эти места знаменитой книги так редко привлекают внимание исследователей, пишущих об ароморфозе, или «арогенезе». Приведем эти отрывки, полные глубокого смысла и освещающие определенную, важную сторону учения об эволюционном прогрессе.

В заключительной главе своего «Происхождения видов», на последней странице этой книги, Дарвин писал: «Так как естественный отбор действует только через благо и для блага каждого существа, все телесные и психические способности будут стремиться прогрессировать в направлении совершенства» (1882, стр. 428, наш перевод).

«Обитатели мира, — писал Дарвин (1882, стр. 315; 1939, стр. 562), в каждый последовательный период его истории побеждали своих предшественников в борьбе за жизнь: и поскольку они выше последних, их строение обыкновенно становилось более специализированным; и этим, быть может, объясняется общее мнение, которого придерживаются столь многие палеонтологи, что организация в целом прогрессировала».

В разделе «О состоянии развития древних форм сравнительно с живущими» главы XI «О геологической последовательности органических существ» Дарвин говорит о том, что «естественный отбор стремится к тому, чтобы сделать организацию каждого существа более совершенной и в этом смысле более высокой» (1882, стр. 307; 1939, стр. 555). Далее говорится, что в силу естественного отбора у многих существ сохраняется простое строение, а в некоторых случаях организация даже может понижаться или упрощаться. «В других и более обыкновенных случаях, — продолжает Дарвин (там же), — новые виды становятся выше своих предшественников, потому что в борьбе за жизнь они одерживают верх над прежними формами, с которыми они вступают в жестокую конкуренцию. Отсюда мы можем заключить, что, если бы при почти одинаковых климатических условиях эоценовым обитателям земного шара пришлось войти в конкуренцию с нынешними обитателями, первые были бы побиты и истреблены вторыми, подобно тому, как вторичные (мезозойские, — Л. Д.) эоценовыми, а палеозойские вторичными (мезозойскими) формами. Таким образом и в силу этого основного испытания через победу в борьбе за жизнь, и согласно стандарту специализации органов, новые формы должны, по теории естественного отбора, быть выше древних форм. Так ли это на самом

деле? Огромное большинство палеонтологов ответило бы на это утвердительно; и кажется, что этот ответ должен быть признан правильным, хотя доказать это трудно» (там же).

Итак, органические существа, по Дарвину, в течение геологического времени совершенствовались, а потому, если геологически более древние встретились бы в борьбе за жизнь с более поздними, приспособленными к тем же климатическим (и другим абиотическим) условиям, то более древние были бы вытеснены более новыми. В этом смысле кайнозойские формы выше мезозойских, а мезозойские выше палеозойских форм, живших в приблизительно одинаковых абиотических условиях. Речь идет не только о возникновении совершенно новых классов и филумов (типов) но и о всеобщем подъеме организации целых фаун (и флор) в силу действия естественного отбора. Следовательно, Дарвин понимал прогресс не как некое исключительное явление, а как широко распространенный процесс совершенствования членов соответствующих групп организмов на протяжении геологического времени.

Высота организации, по Дарвину, связана с существенным общим преимуществом более высоко организованных форм перед менее высоко организованными, — преимуществом, в силу которого первые способны вытеснить и вытесняют вторых.

О том же значении высоты организации говорит Дарвин в связи с вопросом о необыкновенной быстроте, с какой европейские формы распространялись недавно в Новой Зеландии, захватив места, которые прежде принадлежали туземным формам. « Если бы все животные и растения Великобритании были водворены в Новой Зеландии, множество британских форм с течением времени вполне натурализовалось бы там и искоренило бы многие туземные формы» (1882, стр. 309; 1939, стр. 557). Поскольку, однако, едва ли хоть один обитатель южного полушария одичал где-нибудь в Европе, Дарвин считает очень сомнительным, чтобы новозеландские формы могли широко распространиться в Великобритании в сколько-нибудь значительном числе и «захватить там места, ныне занимаемые нашими отечественными растениями и животными» (там же). Отсюда Дарвин делает вывод, что «организмы, населяющие Великобританию, стоят гораздо выше новозеладских». Здесь перед нами, так сказать, биологический критерий прогресса. Дарвиновское понимание причины этого эффекта не подлежит сомнению. Это — опять-таки результат естественного отбора. С точки зрения теории Дарвина, естественный отбор, действующий на популяции, которые занимают относительно небольшие участки, не может привести к столь значительным результатам в смысле эволюционого прогресса, как отбор в тех же группах организмов, распространенных на обширных пространствах. Поэтому формы, возникшие на очень небольших территориях Новой Зеландии, никак не могут выдержать конкуренции организмов, живущих в аналогичных физио-географических условиях, но развивавшихся на необъятных просторах суши, в состав которой водили Евразия, Северная Америка и Африка. Именно на таких колоссальных пространствах появлялись высокоразвитые формы, обладавшие, согласно выражению Дарвина. (1903, т. 1, стр. 114), значительной «конкуренционной высотой» («the competitive highness»), — способностью вытеснять менее развитых конкурентов, сформировавшихся на относительно ограниченных территориях. Так, по Дарвину, прогрессивное развитие приводило к организмам, обладавшим значительными биологическими преимуществами общего значения, обеспечивавшими быстрое распространение таких форм и вытеснение ими относительно слабых конкурентов.

В свете дарвиновского понимания «конкуренционной высоты» вполне понятна судьба тех групп южноамериканских млекопитающих, которые не выдержали конкуренции со стороны форм, проникших с севера в Южную Америку, когда установилась достаточная для этого связь между Северной и Южной Америкой. Эти южноамериканские формы, благоденствовавшие и образовавшие характерную, пышно развитую фауну зверей этого южного материка, не выдержали конкуренции со стороны пришельцев с севера, которые эволюировали на огромном материковом массиве, состоявшем из Северной Америки, Азии, Европы и Африки и потому достигли в своем развитии наибольшего совершенства, — самой значительной «конкуренционной высоты».

Дарвин, естественно, задумывался о признаках, характеризующих высокую организацию. При этом он упоминал «степень специализации или дифференцировки» (1939, стр. 432) но слово «специализация» он употреблял в широком смысле, совсем не противопоставляя специализацию эволюционному прогрессу и скорее понимая под этим термином совершенствование отдельных органов, имеющих важное биологическое значение. Ему было чуждо представление о том, что на специализацию надо смотреть как на абсолютное препятствие к дальнейшему развитию, — это представление, которое, по нашему мнению, нельзя считать полностью правильным, появилось на палеонтологической почве и позже создания теории естественного отбора. Между тем совершенствование органов, по крайней мере некоторых, биологически особенно важных, например — головного мозга, оказывается неотъемлемой часть эволюционного прогресса. «Лучшим определением высоты организации, какое только было дано, служит, — писал Дарвин (1939, стр. 432; 1882, стр. 178), — степень дифференциации или дифференцировки частей, а естественный отбор приводит именно к такому результату в силу того, что при этом отдельные части получают возможность более успешно выполнять свои функции».

Дарвин вполне отдавал себе отчет в том, что «едва ли возможно ясно определить, что́ подразумевается под большей или меньшей высотой организации» (1882, стр. 389; 1939, стр. 629). Иногда он даже предпочитал не пользоваться таким выражением, как «более высоко организованные существа». «Я намерен старательно избегать этого выражения, — писал он Гукеру (30 декабря 1858 г.), — так как не думаю, чтобы у кого-либо было определенное представление о том, что означает более высокая организация, если оставить в стороне классы, которые поддаются грубому сравнению с человеком» (Дарвин, 1903, стр. 114).

В главе IV «Происхождения видов», озаглавленной «Естественный отбор, или переживание наиболее приспособленых», есть такой раздел: «О степени, к которой продвигается вперед организация» („On the degree to which organisation tends to advance"). Там мы читаем следующее: «Естественный отбор действует исключительно путем сохранения и накопления изменений, благоприятных при тех органических и неорганических условиях, которым каждое существо подвергается во все периоды своей жизни. Окончательный результат выражается в том, что каждое существо обнаруживает тенденцию делаться более совершенным по отношению к окружающим его условиям. **Это усовершенствование неизбежно ведет к постепенному повышению организации большей части живых существ во всем мире»** (1882, стр. 97; 1939, стр. 359. Подчеркнуто нами. — Л. Д.).

Нам остается сказать несколько слов о том, как понимал Дарвин значение приближения организации животных к организации человека. Говоря о явлении повышения организации, Дарвин (1882, стр. 97; 1939, стр. 359) отмечает: «Но здесь мы вступаем в область очень запутанного вопроса, так как натуралисты не предложили приемлемого для каждого определения того, что понимается под более высокой организацией. У позвоночных явно учитываются степень умственных способностей и приближение к строению человека». Уже из этих слов видно осторожное отношение Дарвина к этому признаку высоты организации, хотя в то же время он не отвергает его нацело. Еще в 1854 г. Дарвин писал, что «неизбежное желание сравнивать всех животных с человеком, как с высшим существом, вызывает некоторую путаницу» (1903, стр. 76). Таким образом, Дарвин отнюдь не отбрасывает возможность сравнения животных с человеком при изучении явлений прогрессивной эволюции, как это делают многие механисты (об этом будет речь в следующем разделе книги), но не считает степень приближения к человеку надежным критерием эволюционного прогресса для всех групп животных (этим занимаются побочники «магистральной линии» прогресса от архейского «эобионта» до современного человека», что тоже будет рассмотрено в ближайшем разделе нашей книги).

Мы сравнительно подробно, но в сущности очень кратко и несовершенно, изложили ту часть учения Дарвина, которая посвящена эволюционному прогрессу. Для того, чтобы дать полное представление о том, что сделал Дарвин для познания этого явления в развитии живой природы, надо было бы изложить соответствующий материал во много раз детальнее. Мы, однако, надеемся, что немногое, сказанное по этому вопросу в предыдущих строках, дает достаточное представление о том, как Дарвин понимал значение прогресса в эволюции органического мира.

Высказанные Дарвином соображения по этому вопросу заслуживают того, чтобы мы имели их в виду при изучении ароморфоза живой природы.

По нашему мнению, основная черта эволюционного прогресса — возникновение особенностей, открывающих возможность дальнейшей экогенетической экспансии данного вида или непосредственно от него происходящих форм. Усложнение организации — важный признак прогрессивного развития. Существуют и другие признаки восходящей эволюции, в частности, у некоторых высших животных — признаки близкого сходства с человеком и развитие головного мозга. Но эти признаки не имеют абсолютного значения, это — не столько критерии прогресса, сколько его симптомы. Для познания сущности и закономерностей прогресса в органическом мире необходимо исходить из фактов морфологии, физиологии, этологии, а главное — исторического развития животных, растений и протистов.

440

Академия Наук Армянской ССР

РАЗДЕЛ ПЕРВЫЙ

СОВРЕМЕННОЕ СОСТОЯНИЕ ПРОБЛЕМЫ ЭВОЛЮЦИОННОГО ПРОГРЕССА

ГЛАВА ПЕРВАЯ

О НЫНЕШНЕМ СОСТОЯНИИ ПРОБЛЕМЫ ЭВОЛЮЦИОННОГО ПРОГРЕССА В ТРУДАХ ЗАПАДНЫХ БИОЛОГОВ-ПОСТНЕОДАРВИНИСТОВ

Иногда нам приходится выслушивать упреки в том, что мы якобы несправедливо низко оцениваем теоретическую биологию стран Запада, ставя ее ниже теоретической биологии социалистических стран. Категорически подчеркнем, что такое противопоставление возникает не из нашей предубежденности против наших западных коллег и не на почве недооценки их научных заслуг. Это противопоставление вытекает из объективного анализа биологической мысли за рубежом. Такой анализ приводит нас к выводу, что некоторые фундаментальные концепции теоретической биологии находятся на Западе в явно неудовлетворительном состоянии. Это — концепции, имеющие особенно близкое отношение к философских основам биологии, особенно эволюционного учения. Да этому и не приходится удивляться: ведь до конца 30-х гг. дарвинистическое понимание эволюции было на Западе в загоне, и там безраздельно господствовали откровенно идеалистические теории.

По этому вопросу мужественный борец за правду в науке и крупнейший советский биолог Шмальгаузен в своей статье «Дарвинизм и неодарвинизм» (1939, стр. 212) писал: «Предполагалось, что один приспособительный признак может сразу, в результате одной мутации, преобразоваться в другой приспособительный признак. Таким образом создавалась теория преадаптации (Кено), как логическое завершение неодарвинизма и мутационизма (...). В теории преадаптации неодарвинизм уже полностью превратился в антидарвинизм (...). Э. Норденшельд писал в своей известной истории биологии (1926): «Историю биологии можно было бы закончить описанием уничтожения дарвинизма». Антидарвинистический финал неодарвинизма есть лишь общий показатель похода современного капитализма против всякой материалистической концепции» (подчеркнуто нами. — Л. Д.) Только на рубеже 30-х и 40-х гг. довольно широкое распространение получила на Западе теория эволюции, которую часто называют «синтетической теорией эволюции», а иногда — постнеодарвинизмом , — теория материалистическая, ищущая строго научных ре-

шений важнейших вопросов теоретической биологии. Нет ничего удивительного в том, что эта молодая еще эволюционная теория, возникшая в условиях господства буржуазной идеологии, не могла сразу найти диалектико-материалистический подход к изучению фундаментальных теоретических вопросов. Нечего закрывать глаза на то, что марксизм пока еще недостаточно доступен естествоиспытателям многих капиталистических стран, где читателям предлагаются ложно-научные книги, якобы излагающие сущность трудов Маркса, Энгельса и Ленина, а в действительности представляющие собой клевету на марксизм-ленинизм. Это, конечно, не значит, что поборники диалектического материализма должны отказаться от борьбы за марксистско-ленинское воспитание и перевоспитание ученых капиталистических стран — как молодых, так и вполне опытных исследователей. Это не значит, что среди естествоиспытателей тех стран нет марксистски подготовленных ученых, потому что таковые там существуют, и число их неуклонно растет. Но научная литература и особенно журналы, выходящие там, показывают, что некоторые видные ученые, в частности биологи, теперь оказываются на распутье, и им-то мы должны помочь разобраться в основных философских вопросах биологической науки. Многие из самых видных биологов держатся предубеждений относительно марксистской философии, внушенных им школой, литературой и пропагандой. Убежденные сторонники диалектического материализма, конечно, не должны отталкивать своих западных коллег, особенно же тех из них, которые колеблются между буржуазной и марксистской идеологией. Не будем называть крупнейших зарубежных биологов, пока еще предубежденных против диалектического материализма, хотя нам было бы нетрудно сослаться на их статьи, помещаемые, например, в почтенном широко распространенном американском журнале «Science» и в не менее солидном американском журнале «Evolution». Но мы считаем явной ошибкой некоторых наших товарищей, которые уверяют своих читателей в верности диалектическому материализму всех ведущих биологов-теоретиков стран Запада и потому некритически огулом воспринимают все воззрения этих ученых.

Очень многие из наших зарубежных коллег, убедившихся в несостоятельности финалистских и виталистических воззрений корифеев науки, которые были лидерами в биологии США, Англии, Франции, Германии и других стран, выступили в конце 30-х гг. против этих воззрений, за материалистическое понимание развития жизни. Но нет ничего удивительного в том, что эти наши коллеги, так сказать новички в материалистической биологии, да к тому же очень мало знакомые с философией диалектического материализма, делали крупные ошибки механистического порядка!

Мы постараемся по возможности воздержаться от изложения и анализа взглядов, которые высказывались по вопросу о прогрессе зарубежными исследователями, поскольку эти воззрения были рассмотрены нами в опубликованных ранее книгах (1956 и 1968). Но нам придется довольно подробно рассмотреть воззрения тех западных ученых, которые оказали сильное влияние на многих советских авторов, писаших о прогрессивной эволюции. Известно, например, что Завадский заимствовал идею «неограниченного прогресса» у Дж. Гексли и довел ее до крайнего состояния идеи «магистрального прогресса».

Серьезные исследователи-постнеодарвинисты понимали всю трудность проблемы эволюционного прогресса. Только при поверхностном знании материалов, относящихся к идее эволюции вообще, вопрос о прогрессе может казаться простым и не представляющим никаких голо-

воломных загадок. Такие мастера биологии как Дж. Гексли, Симпсон и некоторые другие понимали, что эта проблема чрезвычайно сложна. Нам кажется, что всякий, приступающий к ознакомлению с ее нынешним состоянием, должен сразу увидеть два основных источника затруднений.

Во-первых, отнюдь нелегко сказать, в чем собственно состоит эволюционный прогресс. Простая ссылка на высоту организации как признак и результат прогрессивного развития, не может удовлетворить пытливого исследователя. Сопоставление по высоте организации форм, принадлежащих к разным, более или менее далеким одна от другой, группам организмов, представляет трудности, которые в многих случаях оказываются, при нынешнем состоянии знаний, просто непреодолимыми. В самом деле, к какому выводу может привести нас, например, сравнение лошади с коровой, кошки с лисицей, даже ланцетника с осьминогом? Если мы возьмем такой критерий, как широкое распространение, то нас не может не смутить то, что многие самые примитивные формы имеют гораздо более обширный ареал, чем самые высокоорганизованные, кроме человека. Ученые искали какого-то всеобщего и бесспорного критерия прогресса — и не могли найти. И все же почти все они чувствовали, что прогресс — вполне реальное явление в эволюции организмов. Таким образом, механистический образ мышления не давал возможности понять, в чем же состоит суть эволюционного прогресса. Во-вторых, вставал вопрос, каковы были причины прогресивной эволюции. Идеалисты отвечали и отмечают на этот вопрос легко и просто: прогресс совершался в силу «интерентной», внутренней тенденции к совершенствованию, к высшим формам жизни. Но такое «объяснение», конечно лишено познавательного значения, и мы не будем здесь на нем останавливаться. Материалистически мыслящие естествоиспытатели, не знакомые с диалектико-материалистическим методом, иногда пытались найти реальные причины прогрессивной эволюции. Однако результаты этих попыток не получили сколько-нибудь широкого признания даже среди постнеодарвинистов. Здесь мы затронем некоторые из этих попыток, представляющиеся нам не лишенными интереса. Сразу же, однако, заметим, что эти искания «ощупью» порой приближались к диалектико-материалистическому пониманию факторов прогрессивного развития, хотя и оставались в общем слабыми.

Наибольший интерес с этой точки зрения представляют воззрения Дж. Гексли. Он писал по этому вопросу довольно много — пожалуй, больше, чем любой другой из ученых стран запада. Многие его мысли представляются нам ценными, как мы отмечали это уже в работе по истории учения об эволюционном прогрессе (1956, стр. 121). Его работы оказали решающее влияние на советских постнеодарвинистов: они некритически восприняли некоторые его идеи (как раз наиболее слабые и ошибочные). Его понимание прогресса в эволюции испытывало ощутительные изменения с течением времени, что вольно или невольно замалчивалось советскими поклонниками этого выдающегося ученого. Вот почему для внесения ясности в характеристику воззрений Дж. Гексли на эволюционный прогресс мы считаем здесь нужным вкратце рассмотреть ход развития его понимания этого явления.

В одной из своих более ранних работ Дж. Гексли (1929, стр. 9) писал, что «идея прогресса ожила благодаря эволюционной теории». Однако в последние годы, по словам Дж. Гексли, «имела место заметная реакция, которая вела не только к отрицанию такого строгого закона, но даже к сомнению в самом существовании прогресса в любом виде или любой форме». «Дело философа и биолога, — продолжает он (там же),

— выяснить, оправдан ли этот скептицизм, и найти более научный подход к вопросу, насколько правильна идея эволюционного прогресса. Неспециалисту покажется неизбежным, поскольку несомненна обоснованность теории эволюции, признать факт прогресса в той или иной форме». Далее (там же, стр. 10), для обычного мышления представляется бесспорным, что «человек выше червя или полипа, насекомое выше простейшего, если даже нельзя точно определить, в чем заключается высота или низкое положение органических типов». Довольно любопытно, по словам Дж. Гексли, что возражения против понятия биологического (эволюционного. — Л. Д.) прогресса и различения между низшими и высшими формами исходят, главным образом, от специалистов—биологов. Это он сравнивает с неспособностью некоторых людей видеть лес потому, что лес состоит из деревьев. Знаменательно, что этот зоолог, не занимавшийся палеобиологическими исследованиями, утверждал, что прогрессивную эволюцию «из всех существующих доказательств лучше всего демонстрируют доказательства палеонтологические» (там же, стр. 14).

Свой капитальный труд «Эволюция — новейший синтез (1942) Дж. Гексли заканчивает главой, специально посвященной эволюционному прогрессу. Первый раздел этой главы озаглавлен так: «Существует ли научная проблема эволюционного прогресса?»

Тут он опять подчеркивает, что по этому вопросу в среде ученых специалистов царит неразбериха, выдвигаются возражения против постановки вопроса о прогрессивной эволюции. Некоторые ученые думают, что прогресс, если он существует, должен быть универсальным, всеобщим и обязательным. Затем, вполне правильно установив, что такого всеобщего и обязательного прогресса нет, они объявляют доказанным, что прогрес не существует. Однако, как говорит Дж. Гексли, это—элементарная ошибка. «Стоящая перед биологом задача состоит не в том, чтобы a priori определить прогресс, а в том, чтобы индуктивным путем выяснить, может ли он найти доказательства процесса, который он мог бы законно назвать прогрессивным» (там же, стр. 558). Прогресс, по Дж. Гексли, может оказаться явлением частичным, но может оказаться и явлением всеобщим. «Эволюция, — заканчивает Дж. Гексли (там же), — вполне может включать в себя прогресс, не будучи прогрессивной в целом». По нашему мнению, Дж. Гексли безусловно прав, настаивая на том, что биолог должен изучать факты эволюции, чтобы выяснить, имеются ли в ней явления, которые могут быть отнесены к прогрессу, и изучить характер этих прогрессивных явлений, когда они будут найдены. «Непредубежденный наблюдатель, — говорит автор (там же, стр. 559),—начнет, следовательно, с рассмотрения различных типов так называемых «высших» организмов и с попытки обнаружить общие им признаки, которыми они отличаются от «низших» организмов. Затем он перейдет к рассмотрению хода эволюции, засвидетельствованного ископаемыми остатками и устанавливаемого косвенными доказательствами, чтобы выяснить, каковы были главные типы эволюционного изменения; вели ли некоторые из этих типов изменений определенно к формированию признаков, характерных для «высших» форм; какие типы изменения были наиболее удачными в продуцировании новых групп, доминантных форм и т. д. Если эволюционный прогресс существует, этот ученый таким путем обнаружит его фактическую основу, и это позволит ему дать объективную дефиницию».

Мы привели этот большой отрывок из труда Дж. Гексли потому, что, если бы его советские последователи приняли такой рецепт от своего английского лидера, это помогло бы им повести исследования по

более правильному и более плодотворному пути. Однако для полноценного изучения эволюционного прогресса необходимо, параллельно с рассмотрением фактов, разрабатывать вопросы применения диалектико-материалистического метода к данной области науки об эволюции. Наиболее успешный путь изучения явлений прогресса — анализ фактов на основе диалектико-материалистического метода. Голое философствование при полном или почти полном игнорировании биологических фактов, особенно фактов филогенеза в геологическом времени, может вести лишь к нагромождению бездоказательных измышлений, бесполезных теоретических построений и явных ошибок.

Более высоко организованные формы, по словам Дж. Гексли, построены сложнее, чем низко организованные. Прогресс ведет к развитию господствующих, доминантных, групп. Отличительные признаки этих групп либо способствуют более широкому использованию среды, либо усиливают относительную независимость организмов от изменений среды. Продвижение в только что указанных направлениях можно, по мнению автора, считать критерием эволюционного прогресса. Прогресс не тождествен специализации. В то время как специализация есть усовершенствование в эффективности приспособления к конкретному особенному образу жизни, прогресс есть усовершенствование эффективности жизнедеятельности вообще (Дж. Гексли, 1942, стр. 562). Все новые типы, способные к адаптивной радиации, происходили, по-видимому, от сравнительно неспециализированных предковых линий (там же, стр. 562). Птица и ленточный червь, хотя они и завоевали новую секцию среды, тем самым, по словам автора,фактически были отрезаны от дальнейшего прогресса. Это, по его словам, было лишь специализацией, хотя и крупной и значительной.

Эволюционный прогресс зависит, однако, от экологической области, в которой живут организмы. Терморегуляция не могла возникнуть путем естественного отбора иначе, как в среде с быстро изменяющимися температурами. В менее изменчивых условиях морских вод отбор, по мнению Дж. Гексли, не мог бы привести к таким результатам. То же можно сказать и об эвритермии.

Дж. Гексли думал, что прогрессивное развитие может иногда зайти в тупик. Так было с насекомыми, когда были использованы все биологические возможности, присущие этому типу организации.

Нам представляется весьма примечательным, что Дж. Гексли, в противоположность авторам, перечисляющим многие равноценные критерии прогресса, пришел к определению эволюционного прогресса как «поднятия верхнего уровня биологической эффективности, которая выражается в повышенном контроле над средой или в независимости от нее» (1942, стр. 564).

Интересны возражения Дж. Гексли против мнения о том, что идея прогресса антропоморфична (стр. 565). Сторонники этого взгляда утверждают, что мы судим о высоте организации животных в соответствии со степенью их сходства с человеком. Это мнение автор отвергает прежде всего потому, что человек обладает «большей силой контроля над природой и живет в большей независимости от среды, чем любая обезьяна» (стр. 565).

Этот вдумчивый исследователь, однако, отличает биологический, или эволюционный прогресс, от «человеческого прогресса» (стр. 566).

Итак, эволюционный прогресс есть, по Дж. Гексли, всестороннее биологическое усовершенствование, а специализация — одностороннее биологическое усовершенствование: она всегда включает в себя отказ от некоторых органов или функций для большей эффективности дру-

тих. Дегенерация же есть особая форма специализации, при которой соматические органы приносятся в жертву для большей эффективности приспособления к сидячему или паразитическому образу жизни. Кроме того этот автор различает стабильность, — персистентность типов, либо чрезвычайно хорошо приспособленных к постоянной биологической нише, либо, в рамках возможного, достигших лимита специализации или прогресса. Наконец, существует, по мнению автора, еще один тип эволюционной направленности: возрастающее усложнение, за которым следует упрощение. Такая классификация типов направлений эволюционного процесса не лишена известной стройности (за исключением последнего типа), но, как это будет видно из дальнейшего, она, нуждается в существенных поправках.

Дж. Гексли ставит вопрос относительно механизма эволюционного прогресса. «Бесспорно ясно, — пишет он (стр. 568), — что, если естественный отбор может быть ответственным за адаптацию и длительную направленность специализации, он может быть ответственным также и за прогресс». Прогрессивные изменения давали испытывавшим их организмам преимущества, которые позволяли этим формам стать доминантными. Однако это правильное решение вопроса дается автором лишь в самой общей форме. Оно не может удовлетворить тех, кто хотел бы знать более интимные подробности действия закона прогрессивного развития органического мира: как именно естественный отбор, ведший эволюцию организмов по пути приспособления к дискретным условиям существования, мог направлять филогенез ко все более высоко организованным формам жизни?

Возможности эволюционного прогресса в значительной мере предопределяются достигнутым в процессе эволюции состоянием организма — его морфологическими, физиологическими и поведенческими особенностями. Чрезвычайно высокие достижения прогрессивной эволюции позвоночных были осуществлены на основе исключительно благоприятной для этого организации непосредственных предков этого подтипа. Это дает Дж. Гексли повод различать прогресс ограниченный и прогресс неограниченный. В других типах животного мира прогрессивное развитие имело место, но оно заходило в тупик и прекращалось. Эволюционное развитие членистоногих лимитировалось не только линькой, но и трахейным дыханием, которое препятствовало увеличению тела,а следовательно и развитию гомеотермии. Моллюски могли сколько-нибудь заметно совершенствоваться и испытывать прогресс только в водной среде. Лишь позвоночные могли эволюировать в направлении неограниченного прогресса: в их организации, как говорил Дж. Гексли, сочетались необходимые для этого черты — активная жизнедеятельность, достаточная для этого величина тела и способность перехода к наземной жизни, от которой зависели дальнейшие стадии прогресса. Легочное дыхание, по выражению Дж. Гексли, было необходимым предшественником интеллекта. Важным условием «неограниченного прогресса» была теплокровность, без которой не могли развиться тончайшие функции головного мозга. Поэтому, говорит он, только млекопитающие и птицы могли быть носителями «факела прогресса». Однако птицы отпали, потому что их передние конечности превратились в крылья и потому что у летающих животных величина тела должна была оставаться сравнительно небольшой. Затем, однако, многие группы млекопитающих, испытав специализацию, тем самым утратили способность к дальнейшему прогрессу. В конце концов способность к неограниченному прогрессу сохраняется только у одной линии, — линии, ведущей к человеку.

Как ни стройна такая картина постепенной утраты способности испытывать «неограниченный прогресс», тут же могут быть сделаны некоторые возражения против этого изящного построения. Так, многие членистоногие достигали довольно внушительных размеров — они были крупнее очень многих млекопитающих. Таковы, например, некоторые трилобиты, многие эвриптериды, многие высшие ракообразные, даже некоторые позднепалеозойские насекомые. Такие китообразные, как дельфины, живя в водной среде, достигли значительного уровня в совершенствовании нервной деятельности. Некоторые внутреннераковинные головоногие обладают высокоразвитой нервной системой, хотя и не вышли на сушу. Но прежде всего, едва ли правильно различать две категории прогресса: ограниченный и неограниченный. Возможно и даже необходимо различать типы прогрессивных филогенетических изменений соответственно их значению в истории соответствующих групп и в истории органического мира в целом. Одни прогрессивные изменения имели сравнительно небольшое значение, другие — большее, третьи еще большее и т. д. и т. д. Но нельзя все случаи эволюционного прогресса распределить между двумя категориями.

Развитие животных, приведшее к появлению человека, имело, конечно, значение **единственного** в свое роде процесса: оно обусловило возникновение существа, способного подчинять себе мир и определять дальнейшие судьбы природы. Однако, когда исследователь прослеживает, с древнейших времен, историческое развитие органического мира и отдельных его ветвей с точки зрения возможности возникновения человека, когда он утверждает, что «факел прогресса» всегда несет только одна филогенетическая ветвь, — та, которая идет к человеку, когда он на этом основании обрекает на «ограниченный прогресс» не только насекомых, но и более близких родичей человека — птиц (потому что они были лишены «потенциальных рук»), а затем и всех млекопитающих, кроме приматов, ведших древесный образ жизни, а затем и всех приматов, за исключением одной ветви, то такое понимание эволюционного прогресса представляется нам в значительной мере «антропоцентрическим», как мы отметили это в нашей книжке по истории учения об эволюционном прогрессе. Нельзя думать, что приматы, перешедшие к древесному образу жизни, — вероятно, за много миллионов лет до появления первых людей, были уже по тому самому выше всех других млекопитающих, ископаемых и нынеживущих.

Проблема эволюционного прогресса затрагивается и в более поздней работе Дж. Гексли (1953), где он уже ссылается на то толкование прогресса, которое дает Б. Ренш. Этот известный западно-германский зоолог писал, что биологическое развитие есть движение в разных направлениях: вперед и в стороны. Ренш различает кладогенез, или ветвящуюся эволюцию, и анагенез, или восходящую эволюцию. Анагенез Ренша будет более подробно рассмотрен нами несколько дальше, а теперь ограничимся замечанием, что, это в сущности, — ароморфоз А. Н. Северцова. Позже, как мы увидим, Дж. Гексли уделял большое внимание этому разграничению направлений эволюции и соответствующим терминам Ренша. Большинство усовершенствований, по автору, — специализации. Это — усовершенствование приспособленности к какому-то определенному, дискретному образу жизни. Но некоторые усовершенствования заслуживают названия «продвижения вперед» (там же, стр. 86). При этом возрастает какая-то основная функция, и достигается более высокая и более интегрированная организация, эволюирует какая-то радикально новая часть биологического механизма. Большинство специализаций и большинство «продвижений вперед» (очевидно,

речь идет об ароморфозах) в конце концов приводят к тупику. Но иногда усовершествование продолжается. Дж. Гексли подчеркивает наличие тупиков эволюции в филогенезе, развивающемся как по типу специализации, так и (в большинстве случаев) по типу эволюционного прогресса.

В следующем году вышла статья Дж. Гексли, где он опять-таки утверждает, что не только специализации, но и «усовершенствования в общем механизме живого» неизбежно достигают своего предела, далее которого отбор не может их вести (1954, стр. 9). Лучшим определением прогресса Дж. Гексли считает следующее: «Биологический (эволюционный. — Л. Д.) прогресс заключается в биологических усовершенствованиях, которые оставляют возможность дальнейшего усовершенствования или способствуют ему» (там же, стр. 11). Он категорически утверждал, что эволюционный прогресс — редкое явление, и в процессе эволюции оно становилось все более и более редким. С течением геологического времени последовательно закрывались дороги к неограниченному прогрессу и, наконец, в плиоцене осталась открытой лишь одна дорога прогресса, — дорога, которая вела к человеку. Заметим, что тут Дж. Гексли говорит уже о «биологическом» (эволюционном) прогрессе **вообще** и несколько дальше, на стр. 13, резко подчеркивает эту мысль в следующих словах: «Биологический прогресс становится с течением времени все менее частым, и наконец, в недавнее время, остался только один возможный путь дальнейшего прогресса — а именно тот путь, который вел через низшие обезьянообразные и антропоидные формы к человеку» .

Позже в воззрениях этого выдающегося биолога-эволюциониста произошли некоторые довольно существенные изменения. В этом отношении особенно показательна его статья о трех типах эволюционного процесса (1957). Эти изменения связаны с идеями, которые развивал Ренш. В только что упомянутой статье Дж. Гексли утверждает, что надо различать **три главных типа эволюционного развития:** кладогенез, анагенез и стазигенез. Кладогенез означает всякое расщепление, от видообразования через адаптивную радиацию до дивергенции типов (филумов — самых крупных таксонов животного мира). Анагенезом, о котором мы уже говорили, Ренш назвал продвижение общей организации вперед (или совершенствование какой-либо **основной** функции). Нельзя сказать, что такое понятие отличалось бы особенной четкостью, но нетрудно видеть, что тут имеется в виду, главным образом, ароморфоз, — эволюционные изменения в направлении прогресса. Однако Гексли решил изменить значение этого термина. «Я предлагаю, — пишет он (1957, стр. 545), — расширить это понятие на столько, чтобы оно охватывало все типы или степени биологического усовершенствования от чистой адаптации до общего организационного продвижения вперед». Иначе говоря, анагенез в понимании Дж. Гексли, должен включать в себя и идиоадаптацию (специализацию в широком смысле), и то, что называется эволюционным прогрессом. По словам Дж. Гексли, то, что он называл «продвижением вперед» или «прогрессом», может быть измеряемо или, по меньшей мере, оцениваемо по увеличению контроля над средой или независимости от изменения среды (там же, стр. 455). Следовательно, Дж. Гексли не отбрасывает понятия прогресса, но отводит ему подчиненное место в системе «анагенеза», что́ едва-ли вносит ясность в понимание прогрессивной эволюции. Мы должны признаться, что различение трех типов эволюционного развития, предлагаемое Дж. Гексли, представляется нам неудачным. Никакую диверсификацию, развитие, ведущее к разнообразию органических

форм, нельзя, по нашему мнению, противополагать «анагенезу» (вместе с эволюционным прогрессом, как понятием, подчиненным этому последнему). Дж. Гексли усматривает «кладогенез» даже в «дивергенции типов», то есть обособлении основных стволов органического мира, а также и подчиненных типам крупных таксонов. Между тем формирование таких таксонов не может совершаться без общего усовершенствования приспособленности организмов к условиям среды. Да и сам Дж. Гексли говорит (там же, стр. 455), что «кладогенез всегда сопряжен с некоторой степенью усовершенствования (анагенеза)». Вызываемое и усиливаемое кладогенезом разнообразие, по автору, «само по себе есть в некотором смысле анагенетическое усовершенствование, ибо оно (как ясно указывал Дарвин) обусловливает возможность более полного использования среды» (там же). Да и вообще трудно представить себе, как эволюция могла идти в порядке «кладогенеза», без участия усовершенствования даже частного характера! Вот поэтому Дж.Гексли и приходится сказать, что «кладогенез действует первым делом через комбинацию изоляции и естественного отбора с участием, время от времени, дрейфа (генетического. — Л. Д.) и подобных генетических явлений» (там же, стр. 455). Иными словами, при этом типе эволюционного развития мыслится лишь какое-то ограниченное участие естественного отбора. А ведь естественный отбор всегда является ведущим фактором эволюции: так, по крайней мере думают и постнеодарвинисты, и дарвинисты. Еще больше сомнений вызывает у нас такой «тип эволюционного развития», как «стазигенез», якобы охватывающий, все процессы, ведущие к стабилизации и персистентности модусов организации от видов до самых высоких таксономических единиц органического мира. По Дж. Гексли, стазигенез приводит к образованию четко очерченных и персистентных анагенетических единиц или ступеней.

Мы сочли нужным уделить место рассмотрению выделяемых Дж. Гексли трех основных типов эволюционного развития лишь для того, чтобы показать, насколько он отошел от первоначально более рациональной концепции эволюционного прогресса Различение этих трех основных типов внесло дополнительный элемент путаницы в эволюционистские воззрения Дж. Гексли, причем пострадало и его представление об эволюционном прогрессе.

Те же идеи в несколько ином виде предлагаются в другой статье Дж. Гексли (1958), где говорится, что в эволюции действуют три главных типа процессов, ведущих соответственно к «биологическому совершенствованию», к диверсификации и к персистенции. Ясно, что речь идет о тех типах, которые в предыдущей статье именовались анагенезом, кладогенезом и стазигенезом. «Совершенствование» (очевидно соответствующее анагенезу, о котором говорилось в статье 1957 года) охватывает частную адаптацию к ограниченной нише, специализацию к дискретному образу жизни, возросшую эффективность данной структуры или данной функции, усовершенствование (улучшение) структурного и физиологического плана и более высокую общую организацию. Таким образом, и в данной статье автор не считает возможным признать общее повышение организации особым типом эволюционного развития. О том, почему он как-то охладел к прогрессивной эволюции, можно только догадываться.

В этой статье Дж. Гексли возвращается к идее стазигенеза, которая фигурирует как «персистенция». Он упоминает при этом своего деда, выдающегося последователя Дарвина Т. Гексли, который писал о персистентных типах. Дж. Гексли отмечает эту концепцию своего де-

да как большое достижение. Нам думается, что такая оценка идеи «персистентных типов» в настоящее время, в свете данных, накопленных после Дарвина и Т. Гексли, требует серьезного пересмотра. Поскольку эта идея связана с представлением об эволюционном прогрессе, в этой книге мы рассмотрим ее довольно подробно.

Дж. Гексли затрагивает идею эволюционного прогресса также в более поздней статье, посвященной появлению дарвинизма (1960). В этой работе автор подтверждает то, что он писал ранее о «ступени» как единице эволюционного прогресса (об этом речь будет в последующих главах нашей книги). Каждая крупная доминантная группа воплощает в себе некоторое важное усовершенствование и составляет новую организационную ступень. В дальнейшем мы постараемся показать, что эта мысль плодотворна и заслуживает внимания исследователей.

Раньше или позже каждая группа, по словам автора, реализует вложенные в нее возможности и становится стабилизированной и неспособной, за редкими исключениями, к фундаментальному прогрессу (там же, стр. 18).

Таков ход эволюции понимания эволюционного прогресса у выдающегося биолога Дж. Гексли. Он высказывал интересные и глубокие мысли, заслуживающие самого пристального внимания и дальнейшей разработки. Но он неудачно разделил эволюционный прогресс на неограниченный и ограниченный и выдвинул не соответствующую действительности концепцию последовательного убывания способности органического мира к прогрессивному развитию.

Мы сочли нужным подробно остановиться на воззрениях Дж. Гексли и их изменениях потому, что этот биолог, как уже было сказано, имел большое, даже решающее влияние на умы советских постнеодарвинистов, изучающих проблему эволюционного прогресса.

Посмотрим теперь, как понимал и понимает эволюционный прогресс другой крупный ученый, который изучал эту проблему — Ренш. Мы уже сказали, что Дж. Гексли заимствовал у него термин «анагенез», расширив смысл этого термина. Не будем разбирать вопрос о том, что это слово было введено еще в прошлом веке американским палеонтологом А. Гайэттом (см. об этом Давиташвили, 1948), чего Ренш, очевидно, не знал. Этой проблеме Ренш посвящает отдельную главу в своей интересной книге о новых проблемах эволюционного учения (1954, стр. 302—331). Ренш считает «анагенез» эквивалентом выражения «восходящее развитие» («развитие вверх»). «Усовершенствование, — говорит он (1954, стр. 305), — нельзя отождествлять с развитием в направлении к высшему в узком смысле». Можно лишь недоумевать, зачем Реншу понадобился новый термин, раз существует предложенный А. Н. Северцовым термин «ароморфоз», удовлетворяющий всем научным и этимологическим требованиям и соответствующий термину «анагенез» в понимании Ренша. Тут нельзя даже оправдываться тем, что — ароморфоз» был введен в работе на малодоступном западно-германскому автору русском языке, так как об «ароморфозе» А. Н. Северцов (1931) писал в книге, опубликованной известным издательством «Густав Фишер» в Иене на немецком языке. Эволюция животных, по словам Ренша, происходила не только путем «боковой дивергенции» (кладогенеза), но и путем «восходящего прогресса» (анагенеза). Так, последовательность уровней центральной нервной функции особенно характерна для общего продвижения вперед. Анагенетический ход вперед характеризуется четырьмя типами изменения, причем все они оказываются выгодными в борьбе за существование:

(1) Возрастание сложности; (2) совершенствование в области рационализации и централизации функций; (3) более автономное и потому более пластичное поведение: (4) приближение к типу организации, достигнутому человеком, как самым поздним доминантным типом.

В общем, как нам кажется, Ренш довольно близко подошел к правильному пониманию эволюционного прогресса. В своих более новых работах он, по-видимому, стал избегать употребления своего термина «анагенез». О причинах этого можно лишь строить догадки. Возможно, что он, так сказать, уступил это слово Дж. Гекели, который, как мы уже отметили, изменил значение термина. Может быть, он учел, что этот термин был «преоккупирован»: его ввел А. Гайэтт еще в семидесятых годах прошлого века. Так или иначе, Ренш образовал термин «бельтиогенез», от греческого слова βελτίων что значит «лучше». Бельтиогенез, по Реншу (1959, стр. 292 и 1960, стр. 103), есть общее усовершенствование, общее улучшение организации, способствующее дальнейшему развитию всей филогенетической линии.

Идея анагенеза оказалась, так сказать, злополучной. Она как-то претерпевала «регрессивную эволюцию» и постепенно утрачивала смысл. Об этом свидетельствует следующее место из «Очерков по эволюционному учению» Т. Добжанского и Э. Бэзижэ (1968, стр. 132): «Анагенез есть трансформация вида с течением времени. Он замещает один вид другим после более или менее длительного периода. Анагенез производит изменения во времени. Он не увеличивает органического разнообразия в данной момент эволюции». При этом авторы ссылаются на работы самого Ренша, а не Дж. Гекели. Сопоставление только что приведенного отрывка с тем, что было сказано по этому вопросу в предыдущих строках, показывает, что Добжанский и Бэзижэ не усмотрели в этом понятии ничего похожего на эволюционный прогресс. Впрочем в своей интересной и содержательной книге по вопросам эволюции авторы не затрагивают проблемы эволюционного прогресса.

Весьма любопытно, что авторы, из которых старший является одним из признанных основоположников «синтетической теории эволюции», с нескрываемым одобрением цитируют следующую фразу из работы П. Грассе (1959); «На всем протяжении эволюции не переставали обнаруживаться органическое усложнение и восхождение психизма. Утверждать, что они развивались случайно и в силу случая, — означает акт веры». Сам Грассе, как известно, понимает это в том смысле, что в процессе эволюционного восхождения не участвовали ни случайные изменения, ни естественный отбор. Это вполне явствует из его статьи, откуда взята приведенняя авторами цитата. Желательно было бы знать, как сами Добжанский и Бэзижэ объясняют этот процесс эволюции и восхождения психизма.

Ренш — постнеодарвинист, и он не прибегает к постулированию сверхъестественных факторов эволюции. Он высказывает немало ценных соображений относительно закономерностей эволюционного прогресса, которые мы затронем в дальнейших разделах книги. Здесь мы считаем нелишним отметить, что он стремится объяснить причину «бельтиогенеза» (или «анагенеза» в его первоначальном понимании) с позиций теории естественного отбора. Однако причины ароморфоза — один из камней преткновения для всех постнеодарвинистов: на основе совершенно беспорядочных наследственных изменений (мутаций и рекомбинаций) объяснить ароморфоз еще труднее, чем видообразование в порядке идиоадаптации. Этот вопрос Ренш осторожно затрагивает в своей статье о филогенетическом возрастании величины тела (1955, стр. 157). Там он пишет: «Теперь мы можем довольно хорошо

судить о том, каким образом действуют совместно давление мутации и давление отбора, ибо мы знаем, какое значение имеют изменения численности популяции и различные типы изоляции, вследствие чего расы предохраняются от смешения. Но может ли этот процесс видообразования дать достаточное объяснение тотальному процессу эволюции? Ведь эволюционные тенденции, иногда ведущие даже к «сверхадаптации» (бивни мамонта как Elephas columbi, ветвистые рога Megaceros и др.) и эволюционный прогресс, как кажется, указывают на то, что в мутировании и отборе может действовать какая-то неизвестная движущая сила (Подчеркнуто нами. — Л. Д.). Кроме того, гармония во всей конструкции организмов на всех стадиях их филогенеза представляется несовместимой с происхождением от ненаправленной мутации и отбора». В этих словах нельзя не заметить некоторое сомнение в достаточности постнеодарвинистского объяснения происхождения эволюционного прогресса от ненаправленного мутирования и естественного отбора.

В статье, посвященной законам эволюции, Ренш (1960) рассматривает вопросы прогрессивного развития среди позвоночных, но эти интересные соображения касаются не столько общей постановки проблемы эволюционного прогресса, сколько отдельных конкретных случаев, а потому будут затронуты нами в последующих главах нашей книги.

Надо подчеркнуть, что вопрос о факторах развития в направлении прогресса мало затрагивается Реншом, который в сущности ограничивается замечанием, что прогрессивная эволюция, как и филогенез вообще, зависит от естественного отбора, и намеком на какую-то «неизвестную движущую силу». Но биологи не могут не интересоваться вопросом, как именно происходила эволюция в восходящем направлении и как конкретно действовал при этом естественный отбор.

Проблемы эволюционного прогресса касался в своих трудах крупнейший биолог-теоретик, один из основателей «синтетической теории эволюции» Дж. Г. Симпсон. В некоторых своих произведениях он затрагивал вопросы эволюционного прогресса, особенно в книге, где в относительно популярной форме излагаются основы эволюционного учения. Там он посвящает целую главу понятию эволюционного прогресса (1949а, стр. 240—262), рассматривает вопрос о возможных критериях прогресса, но в конце заявляет, что ему не известен ни один вполне объективный критерий. Эта глава заканчивается следующим абзацем: «Среди многих возможных определений прогресса и многих соответствующих форм прогресса в эволюции то определение, которое исходит из понимания прогресса как изменения, направленного к конкретной органической форме, столь же действительно, как и всякое другое определение, поскольку мы ясно представляем себе, что оно специфично по отношению к избранной точке и в этом смысле субъективно. Для человека эволюционное изменение в направлении человека **есть** прогресс этой определенной категории (...). Существуют и более общие и более объективные критерии прогресса (...). Большинство их тоже показывает, что человек принадлежит к высшим произведениям эволюции, и в итоге они приводят к заключению, что в целом человек есть кульминационная точка эволюционного прогресса, но только не во всех отношениях» (1949а стр. 262). На предыдущих же страницах Симпсон перебирает все возможные критерии прогресса и находит, что **ни один из них и никакое их сочетание** не может иметь общего значения. В одной из своих работ, вышедших в том же году, что и книга «Значение эволюции», Симпсон отказывается от обсуждения

понятия эволюционного прогресса и подобных ему теоретических построений на том основании, что «эти более отдаленные и скорее философские проблемы слишком сложны» (1949б, стр. 224).

Итак, уже в этой книге автор говорит о том, что нельзя найти объективный критерий эволюционного прогресса. В своем капитальном труде об основных чертах эволюции Симпсон (1953) высказывается по этому вопросу совершенно определенно. Подробно многим другим постнеодарвинистам, Симпсон в общем мало останавливается на проблеме направленности исторического развития органического мира. Прогрессивная направленность определенно смущает этих ученых, прежде всего потому, что она, как им кажется, «тянет» к финализму, ложность которого им ясна. Кроме того постнеодарвинисты не находят подлинно научного, материалистического, объяснения эволюционного прогресса. Поэтому Симпсон, как это ни странно, готов попросту обойти эту капитальную проблему исторического развития органического мира. Так, в своей большой книге об эволюции он писал по поводу слова «прогрессивный» следующее: «Здесь и в других местах этой книги я употребляю слово «прогрессивный» как дескриптивное выражение о любой последовательности, в какой каждый шаг систематически развивается из предыдущего, то есть поступательно. Это исследование не касается более философского вопроса о возможном прогрессе, эволюционного изменения в направлении лучшего» (Симпсон, 1953, стр. 213). В другом месте той же книги он говорит: «Нелишне будет напомнить читателю, что в этой книге «прогрессивный» означает «в последовательности», «с кумулятивным изменением» и отнюдь не понимается в смысле прогресса» (там же, стр. 385).

Нам представляется весьма примечательным, что крупнейший теоретик-эволюционист в своем обобщающем труде об эволюции не только обходит проблему прогресса, но и считает возможным употреблять слово «прогрессивный» просто в смысле последовательности любых эволюционных изменений, больших и малых, тем самым совершенно снимая вопрос о восходящем эволюционном развитии живой природы.

Французский философ Франсуа Мейер (1954), по-видимому, положительно относящийся к идее эволюционного прогресса, разбирает возражения, которые выдвигались против этой идеи многими исследователями. Ему, например, кажется, что Симпсон явно колеблется между достаточно очевидным фактом прогресса и желанием не допустить открытия малейшей бреши в «синтетической» теории (там же, стр. 103).

Изучение постнеодарвинистской литературы убедит всякого беспристрастного читателя в том, что ученые этого направления уделяли крайне недостаточное внимание эволюционному прогрессу. Этот вопрос представлял для них, по-видимому, непреодолимые трудности. Некоторые из них (Дж. Гексли, Симпсон) пытались в нем разобраться, но после они как-то отвлеклись от него.

Любопытна та позиция, которую заняли по отношению к этому вопросу авторы обобщающего труда «Процесс эволюции» П. Эрлих и Р. Холм (1963). Эта книга издана в русском переводе (1966), и теперь почти ни одно постнеодарвинистское произведение не обходится у нас без ее цитирования. Там авторы высказываются о прогрессе вполне определенно и четко, но редакторы русского перевода почли за благо опустить главу 13, «Теория эволюции», где рассматривается эта проблема. Эта глава начинается разделом, несущим знаменательное заглавие: «Антропоцентризм». Дадим краткое изложение этого раздела. Мы — люди, и это, быть может, является, как говорят авторы, причи-

ной того, что мы почти всюду и везде пользуемся видом Homo sapiens как стандартом. «Этот видовой шовинизм, — утверждают авторы (1963, стр. 295), — проявляется во многих отношениях. Он легко распознается в своей наиболее наивной форме, когда делается допущение, что эволюция шла в направлении человека, как к своей окончательной цели». Далее авторы ссылаются на известного финалиста-виталиста Леконта дю Ноюи, воззрения которого мы рассмотрели в одной из наших работ (1966). В более тонких формах такие идеи продолжают существовать, как утверждают авторы, в новейшей эволюционистской литературе. Часто «высшими» животными называются те, которые более похожи на Homo sapiens, чем «низшие». Когда мерилом избирается «успех» в эволюционном развитии, то по странному совпадению победительницей оказывается обычно характеристика, наиболее совершенно представленная у человека: способность контроля над средой, интеллект, культура, сохранение «обобщенных» черт и т. д. Замалчиваются другие, довольно очевидные критерии, как длительность существования в геологическом времени, общая численность особей, репродуктивный потенциал (обилие потомства при размножении). Люди просто исходят из того, что человек должен быть наиболее преуспевающим организмом и соответственно этому определяют успех. По словам авторов, нет ни малейшего доказательства того, что человек есть окончательная цель эволюции.

Нетрудно видеть, что авторы снимают, вместе с антропоцентризмом, всю проблему эволюционного прогресса в целом. Это можно считать характерным для постнеодарвинизма, связанного с довольно близоруким механистическим материализмом. С немалым успехом изучая изменения внутри популяций и внутри вида, постнеодарвинисты оказываются не в состоянии прослеживать пути эволюции основных стволов и ветвей органического мира. Они не дают ясного представления об эволюционном прогрессе, а иногда просто отрицают его.

Если даже некоторые из постнеодарвинистов и принимают общее положение об эволюционном прогрессе, то они наталкиваются на еще одно, непреодолимое для их методологии, затруднение — они не могут дать причинное объяснение этого явления.

Правда, они иногда заявляют, что в восходящей эволюции фактором, обусловливающим направленность, является тот же естественный отбор, который действует во всех других случаях эволюции. Но сказать, что прогрессивное развитие осуществляется через естественный отбор, значит не сказать ничего нового. Это далеко не новая мысль — ее высказывал и обосновывал еще Дарвин. Дарвин, конечно, отнюдь не ограничивался этим высказыванием: он затрагивал вопрос об условиях прогрессивной эволюции. Его мысли по этому вопросу долгие сохраняют методологическое значение.

Естественный отбор «шальных» наследственных изменений — недостаточное объяснение эволюции вообще, сугубо недостаточен для объяснения прогрессивной эволюции. Это сознают многие выдающиеся исследователи-постнеодарвинисты, и потому они не любят заниматься проблемой ароморфоза.

Не столь давно были опубликованы материалы интересного и содержательного симпозиума по проблеме происхождения высших уровней организации, состоявшегося в связи с XVI Международным зоологическим конгрессом в Вашингтоне в августе 1963 г. (Symposium: The origin of higher levels of organisation, Washington, S. D., 22 Aug, 1963. „System. zool.“, 1965, 14 N 4, стр. 245—342). Симпозиум, по нашему мнению, отражает некоторую растерянность биологов, принимающих

«синтетическую теорию», как раз по вопросам восходящей эволюции и генезиса высших таксонов. Это достаточно явствует из введения Б. Шеффера и М. К. Гехта (там же, стр. 245—248) и из заключительного слова Э. Олсона (там же, стр. 337—342). Во всяком случае по поводу эволюционного прогресса там не было сказано почти ничего, кроме немногих неясных и смущенных замечаний об анагенезе в понимании Ренша и в понимании Дж. Гексли (см. особенно стр. 246 и 247). А между тем такой симпозиум, казалось бы, не мог пройти мимо проблемы органического прогресса.

Недавно Дж. Л. Стеббинс (1969 и 1971) уделил внимание прогрессу в развитии органического мира. Он поставил такой вопрос (1971, стр. 11): «Если эволюция состоит из сукцессий адаптивных радиаций в ответ на различные обстановки, то как можем мы объяснить эволюционный прогресс или движение вперед, которое, как все мы интуитивно признаем, несомненно имело место?» Ответить на такой вопрос, по словам Стеббинса, трудно, потому что эволюционисты не могут договориться о том, в чем же именно состоит прогресс. Стеббинс приводит некоторые толкования этого примечательного явления в развитии живой природы. Некоторые генетики, говорит он, думают, что наиболее прогрессивными являются те группы, которые на протяжении геологических веков произвели наибольшее число подобных себе особей. Но тогда, справедливо замечает Стеббинс, наиболее прогрессивными надо признать некоторые роды синезеленых водорослей, которые теперь широко распространены по всей земле, а существуют они не менее, чем два миллиарда лет. Другие биологи, как Дж. Гексли, утверждают, что эволюционный прогресс зависит от возрастающего доминирования организмов над их средой, как неживой, так и живой. Этот взгляд Стеббинс считает «явно антропоморфическим» (1971, стр. 12), потому что в настоящее время единственным вполне доминантным видом является человечество. Третья точка зрения заключается в том, что наиболее прогрессивными эволюционными линиями являются те, которые продуцировали наибольшее число видов. Но в таком случае, по словам Стеббинса, наиболее прогрессивными среди животных надо было бы признать насекомых, а среди растений — такие гигантские семейства как Leguminosae, Compositae, Orchidaceae.

Возможно, как говорит Стеббинс, еще одна концепция, основанная на «фундаментальном различии между живой и неживой материей». В неживой природе, как он говорит, господствует принцип энтропии или постепенного распада упорядоченности в направлении беспорядка. Организмы же, эволюируя ко все более высоким степеням упорядоченности и организованности, по-видимому, не подчиняются «закону» энтропии. Впрочем, многие биологи указывали на то, что это «неподчинение» скорее кажущееся, чем реальное, ибо «закон» энтропии распространяется только на те системы, в которых количество наличной энергии постоянно; организмы же поддерживают свою упорядоченность лишь через постоянное освоение энергии.

Отвергнув все известные ему толкования понятия «эволюционный прогресс», Стеббинс принимает концепцию, которая кажется ему удовлетворительной. Эволюционный прогресс, понимаемый им как увеличение количества и разнообразия информации, закодированной в ДНК, зависит, по его мнению, от мутаций, которые скорее увеличивают, чем сокращают количество уже имеющейся генетической информации. Итак, эволюционный прогресс есть, по Стеббинсу, увеличение этой генетической информации. Он сам сознает, что это увеличение при нынешнем состоянии наших знаний, никак не может быть измерено. Но

он, по нашему мнению, не замечает, что употребление магического выражения «Генетическая информация» ни на волос не приближает нас к раскрытию сути «эволюционного прогресса». Едва ли можно понимать «генетическую информацию» как определенное число генов, находящихся в хромосомах ядра. Любое филогенетическое изменение означает приобретение новых наследственных свойств и утрату других наследственных свойств. Попытки определить сальдо, баланс при таких изменениях — дело, действительно, деликатно выражаясь, слишком трудное. Но кроме того и чисто алломорфические изменения по крайней мере иногда оказываются связанными с приобретением очень значительного количества новых признаков, за которыми можно мыслить многочисленные новые гены. Таким образом, генетическая информация может значительно возрастать и без ароморфоза. Не надо также забывать ,что ароморфоз всегда сопряжен не только с приобретением новых наследственных признаков, но и с утратой некоторых старых. Наконец, наследственные изменения в том числе и ароморфические, согласно существующим представлениям, могут происходить без возникновения каких-либо новых генов — путем рекомбинации уже существующих.

Стеббинс (1971, стр. 13) сам ставит вопрос: если адаптивная радиация не требует увеличения генетической информации, то почему же оно все-таки происходит? Почему все организмы не организованы столь же просто, как древнейшая, первая живая клетка? И он пытается ответить на этот вопрос (1969 и 1971). Он исходит из того сомнительного, на наш взгляд, положения, что многие специфически высокоорганизованные структуры существовали без заметных изменений с тех пор, как они возникли миллионы или миллиарды лет назад. Они удерживались как единицы, принадлежащие к организмальным «паттернам» (характеристикам), входящие в состав организмальных типов все возрастающей сложности. Из лучших примеров этого он называет клеточные органеллы, как реснички и жгутики, митохондрии, хлоропласты, ядрышки и хромосомы. Равным образом многие черты клеточной организации, как гаструляция при развитии яиц многоклеточных животных, деятельность камбия у сосудистых растений, удерживались неопределенно долго, неизменно и точно. Несмотря на многочисленные адаптации к почти всем мыслимым способам существования, насекомые сохранили неизменным план, «паттерн», строения тела из трех основных сегментов, трех пар ног и одной пары антенн; науки и все их родичи удержали два основных сегмента и четыре пары ног; позвоночные же удержали внутреннюю сегментацию и две пары конечностей. У цветковых растений равная степень консерватизма выражается такими признаками, как число семядоль, и последовательностью, в которой появляются органы цветка: околоцветник, тычинки и пинецей.

Отсюда Стеббинс делает весьма ответственное заключение: если однажды сложился комплекс генов, кодирующий высоко адаптивную структуру, то эти гены будут, по-видимому, неизменно сохраняться неограниченно долгое время в существенно неизменной, постоянной форме. Мутации, способные их изменить, должны возникать, но обычно они сметаются естественным отбором, потому что они снижают адаптивное значение организмов. С генетической точки зрения это можно назвать консервацией, или сохранением информации. Это явление консервации информаций, по Стеббинсу, способствует генетическим изменениям, увеличивающим количество информации, которым обладает данный организм. Сокращение жизненной информации является летальным или ограничивает эволюционные возможности данной органичес-

кой формы; адаптивное же увеличение информации может вызывать экспансию эволюционных возможностей.

Нам, однако, думается, что объяснение прогресса на основе идеи консервации, постоянства, основных черт организмов, не может быть признано удовлетворительным. Для объяснения причин ароморфоза Стеббинс прибегает к идее прочного основания, фундамента, ниже которого эволюция, по его мнению, не может опуститься, причем в то же время якобы сохраняются возможности восходящей эволюции. Но, во-первых, если даже эволюция не может, как без достаточного основания думает этот автор, пойти в нисходящем направлении (что нельзя признать правильным), то этим далеко еще не объясняется, какие же причины могут вызывать восходящую эволюцию. Во-вторых, едва ли современный биолог-эволюционист может исходить из идеи полного постоянства основной, важнейшей группы генов на всем протяжении геологического времени в течение миллионов и миллиардов лет. Такой подход слишком близок к представлениям ранних генетиков, как Бэтсон и Лотси, об эволюции при полной неизменяемости генов.

Стеббинс считает нужным поставить еще один вопрос в связи с проблемой эволюционного процесса: допуская, что некий генетический фактор делает возможным увеличение генетической информации, почему этот процесс не охватил в равной степени все эволюционные линии? Почему на земле существуют многочисленные преуспевающие популяции бактерий, синезеленых водорослей, Protozoa, а также многоклеточных организмов, характеризующихся различными степенями сложности? На такой вопрос автор тоже не дает ответа, который мог бы удовлетворить пытливого читателя. Он признает, что мы не знаем и не можем знать, каким количеством закодированной в ДНК информации обладали кистеперые рыбы, давшие начало древнейшим амфибиям, или сами эти древнейшие наземные позвоночные. Но он считает возможным сослаться тут на то, что у современных амфибий ДНК в несколько раз больше, чем у большинства нынеживущих рыб. В самой общей форме он высказывает мысль, что развитие от кистеперых рыб к земноводным могло совершаться лишь при особенных, необыкновенных условиях среды. Нет оснований отвергать эту мысль, но спрашивается, какое же место надо при этом уделить воображаемому эволюционному процессу увеличения информации, закодированной в ДНК?

Стеббинс уделил немало места рассмотрению вопроса об эволюционном прогрессе органической природы и его причинах, но его основной вывод, будто такое развитие зависело от возрастания количества генетической информации, нельзя признать решением этого вопроса.

Иногда биологи-теоретики, сознавая несостоятельность чисто постнеодарвинистского толкования восходящей эволюции, ищут каких-то других направляющих факторов развития живой природы. Такую попытку, попытку материалистически объяснить направленность и прогресс в эволюции предпринимает Дж. Броновский (1970). Он (1970, стр. 241) утверждает, что «в природе существуют эволюционные процессы, не требующие вмешательства селекционных сил (то есть естественного отбора)». При этом он прибегает к идее аналогии между эволюцией химических элементов и эволюцией органических форм. В различных звездах элементы строятся ступень за ступенью (водород — гелий — углерод и т. д.). В их последовательности наблюдается построение «стратифицированной стабильности» (стр. 242), — одного стабильного «стратума» (слоя) за другим. Стратификация стабильности,

по словам Броновского, является фундаментальной в живых системах, и она объясняет, почему эволюция имеет выдерживающееся во времени направление. Более сложный «стратум» строится на непосредственно предшествующем, более низком. Раз стабильность стратифицирована, то эволюция по необходимости создает все более и более сложные формы (стр. 243). Примечательно, что Броновский признает и мутирование, и естественный отбор, но возникновение «стратумов», как мы видим, объясняет по-иному. Однако это — лишь призрак, видимость научного материалистического объяснения прогрессивной направленности общего эволюционного процесса. И это нисколько не ново. Вспомним, что Л. С. Берг и Д. Н. Соболев развивали аналогичные идеи, и оба они отнюдь не были поклонниками витализма в эволюционном учении. Они стремились дать чисто материалистическое объяснение развития живой природы, но в действительности могли удовлетворить лишь мистически настроенных естествоиспытателей. В настоящее время толкования в духе Броновского и некоторых других теоретиков не имеют успеха ни среди постнеодарвинистов, ни, тем более, среди дарвинистов.

Ознакомление с нынешним состоянием проблемы эволюционного прогресса в современной биологии стран Запада приводит нас к выводу, что постнеодарвинисты сделали очень мало в изучении этой важнейшей проблемы развития органического мира.

Следовательно был прав приверженец ортогенетической теории эволюции Р. Маттей (1954, стр. 200—202), который, имея в виду «синтетическую теорию эволюции» писал, что отбором мелких мутаций можно объяснить только дифференциацию видов, а не явление повышения организации и не возникновение новых типов.

Выдающийся мыслитель-идеалист и крупный палеонтолог П. Тейар де Шарден (1956, стр. 110) справедливо писал, что ученые, увлеченные генетикой (особенно в США), «желают видеть в истории органических форм лишь одно громадное явление, охватывающее всю планету, — явление диверсификации, доведенное до крайности» (подчеркнуто нами. — Л. Д.).

Таким образом, нынешнее состояние постнеодарвинизма («синтетической теории эволюции») характеризуется явно неудовлетворительным состоянием изученности эволюционного прогресса и проблемы возрастания сложности в ходе исторического развития живой природы. Это было с предельной четкостью выражено одним из активных участников недавнего симпозиума JUBS Марджори Грин (1969, стр. 98): «Дарвинизм или неодарвинизм (речь идет, конечно, о постнеодарвинизме, или «синтетической теории эволюции». Л. Д.) не имеет никакой теории возрастающей сложности. Но возрастающая сложность — существенная черта эволюции».

Несмотря на такую пессимистическую оценку достижений постнеодарвинизма в области изучения эволюционного прогресса, надо признать, что сторонники «синтетической теории эволюции», так же как, впрочем и биологи других направлений, живущие и работающие на Западе, собрали огромный фактический материал, анализ которого дал этим ученым возможность осветить те или иные стороны восходящего развития органического мира. Многими из этих данных мы воспользуемся в последующих главах.

ГЛАВА ВТОРАЯ

НЫНЕШНЕЕ СОСТОЯНИЕ УЧЕНИЯ ОБ ЭВОЛЮЦИОННОМ ПРОГРЕССЕ В ОТЕЧЕСТВЕННОЙ НАУЧНОЙ ЛИТЕРАТУРЕ

В течение последних десятилетий проблема эволюционного прогресса изучалась в нашей стране несравненно интенсивнее, чем за рубежом. Мы постараемся обосновать это положение обзором и анализом научной литературы. Е. Ф. Молевич (1965, стр. 67), как впрочем и многие другие авторы, отмечал что «на протяжении ряда лет имела место недооценка методологического анализа данной проблемы», а далее он писал: «Существенную роль в преодолении этого недостатка сыграли опубликованные в последние годы работы Л. Ш. Давиташвили и К. М. Завадского (Л. Ш. Давиташвили. Очерки по истории учения об эволюционном прогрессе, М., 1956; К. М. Завадский. К пониманию прогресса в органической природе, в сб. «Пробвлемы развития в природе и обществе», М.-Л., 1958)».

Это замечание в значительно мере справедливо. Именно после выхода в свет двух названных работ сильно повысился интерес к проблеме эволюционного прогресса у советских философов и естествоиспытателей. Число работ, посвященных этой проблеме, начало возрастать необычайно быстро, и в настоящее время существует огромная литература, где рассматриваются те или иные вопросы восходящего развития органического мира. Ничего похожего на это нет в научной литературе стран Запада. Мы, однако, не думаем, что та роль, которую, по выражению Молевича, сыграла наша книжка, была только положительной.

Упоминаемая Молевичем наша книжка по истории проблемы эволюционного прогресса вышла в свет в 1956 г., около пятнадцати лет назад. Мысль о написании такой работы была, на наш взгляд, несовсем обычной. Она оправдывалась тем, что мы были намерены заняться углубленным изучением этой проблемы. Исторический очерк представлялся нам естественным и нужным шагом в этом направлении. Но такая инициатива была сопряжена и с положительными, и с отрицательными моментами. Положительным фактом было привлечение внимания широкой научной общественности к этому, как выражались Завадский и Молевич (Молевич, 1965, стр. 67), «своеобразному «заповеднику» идеализма и метафизики в теоретической биологии». Мы изложили и рассмотрели воззрения А. Н. Северцова, высокоталантливого и вдумчивого мыслителя-биолога, от внимания которого не ускользала ни одна из основных проблем эволюционизма. Нам и Завадскому удалось мобилизовать внимание очень многих биологов и философов к учению об эволюционном прогрессе. Здесь же, однако, считаем нужным отметить и отрицательные последствия нашего выступления. Мы собрали в книжке многие материалы, относящиеся к идее вос-

ходящего развития живой природы, но другие такие материалы оказались там незатронутыми. Далее, мы поставили ударение на **истории** проблемы, не уделив достаточного места изложению и обоснованию нашего понимания этого важнейшего явления в развитии органического мира. Вследствие такого подхода неискушенному читателю могло показаться, что он знакомится с очень простой проблемой, которую можно, а пожалуй и должно, рассматривать не так, как предлагает автор книжки, а несколько иначе. Исторический подход к проблеме соблазнял научных работников, до того мало думавших о прогрессе в живой природе, испробовать на этом поприще свои силы. Это некоторым товарищам показалось не очень трудным; и начали появляться статьи об ароморфозе. Во многих из них, наиболее ранних, фигурировал фактический материал, заимствованный преимущественно из нашей книги, с критикой нашего понимания прогресса. Этому способствовало и то, что в появившейся через два года после нашей книги статье Завадского якобы разоблачались наши грубейшие ошибки идеалистического порядка. Так начался поток работ по данной проблеме. Вполне естественно, что в дальнейшем к материалам, извлекаемым из нашей книжки, все больше и больше присоединялись самостоятельно подобранные материалы, но материалы преимущественно общетеоретического характера, и лишь в ничтожном количестве фактические данные из биологии и палеобиологии. Отрицание наших взглядов или их «исправление» представлялось авторам таких статей достаточно солидным элементом самостоятельного подхода и некоторым, более или менее ценным, вкладом в теорию эволюции. Начали появляться также вполне серьезные исследования по вопросам эволюционного прогресса. Однако наметилась основная группа исследователей вдохновляемых Завадским и разделяющих его воззрения; другие же заинтересованные проблемой ученые имели более ограниченные возможности ее разработки и публикации результатов.

Предложенное Завадским слово «магистраль» в эволюции организмов, как это ни странно на первый взгляд, имело большой успех. В своем обзоре статей сборника о проблемах развития в природе и обществе, опубликованного Ленинградской кафедрой философии Академии наук СССР, В. М. Букановский, В. А. Васильев, Г. С. Григорьев и Л. Н. Любинская (1959, стр. 116) писали о статье Завадского: «Автор совершенно правильно, на наш взгляд, выделяет общую прогрессивную тенденцию в развитии органического мира, ее **магистраль,** которая привела в конце концов к становлению человека. В таком выделении **главной магистральной линии** развития живой природы нет антропоморфизации, как считают некоторые авторы» (подчеркнуто нами. **Л. Д.**).

Дань увлечения этой незамысловатой идеей отдал М. Н. Руткевич (1965, стр. 31) в статье о развитии, прогрессе и законах диалектики. Он писал (там же): «Исходные формы живого дали начало растениям, животным, микроорганизмам. Эволюция обоих основных видов живого — растительного и животного мира — шла вперед, к более сложным формам. Растительный мир, в общем, оказался **тупиковым** направлением. Животный — также развивался в различных направлениях, причем многие из них также ушли в сторону от основной **магистрали**, как, например, насекомые с характерными для них нервными узлами» (подчеркнуто нами. — Л. Д.). Как мы видим, и тут фигурирует знаменитая «основная магистраль». Да и ниже, через несколько строк автор снова говорит об «основной магистрали развития животного мира», идущей через хордовых к человеку, хотя он все же признает, что

на этой же магистрали «побочные ветви, соответствующие каждой из основных ступеней прогресса, продолжают сосуществовать с более высокоразвитыми формами» (там же).

В одной из своих первых работ, посвященных эволюционному прогрессу, Завадский (1958) уделяет много места защита материалистического и дарвинистского, как он думает, понимания прогресса в трудах Дж. Гексли против критики, которой подверг эти воззрения «релятивист» Л. Давиташвили. Мы уже знаем, что Дж. Гексли писал об эволюционном прогрессе больше, чем другие постнеодарвинисты, высказывал по этому вопросу интересные и ценные мысли.

Усвоив идею Дж. Гексли, что прогресс должен вести эволюционное развитие к человеку, Завадский назвал этот путь развития «главной магистралью прогрессивного развития живой природы» (там же, стр. 102). Все остальные формы и процессы прогрессивного развития Завадский третирует как «дошлифовки отдельных деталей» (там же, стр. 100).

Для более наглядного показа ошибочности наших воззрений на прогресс он утверждает, что мы зачисляем в категорию «эволюционного прогресса» «изменения окраски тела от более светлой к более темной или исчезновение некоторых деталей в орнаменте раковины аммонита» (там же, стр. 99). Эти примеры звучат как будто убедительно и доказывают, что мы просто отождествляем «прогресс» с любым эволюционным изменением. Дело, однако, в том, что таких примеров в нашей книге нет. Нет в нашей книжке также утверждения, будто «развитие сверлящих моллюсков от палеозойских до современных, почти не отличимых от древних форм», надо признать эволюционным прогрессом (Завадский, там же, стр. 99). Как же и откуда взял Завадский эти примеры? Вся беда, очевидно, в том, что даже самые значительные факты из зоологии и палеобилогии беспозвоночных, а может быть и позвоночных, запоминались им как «орнаменты аммонитов». Завадский думает, что главное в прогрессивной эволюции — «магистраль», а остальное—только «дошлифовки», «орнаменты» и т. д. В действительности же дело обстоит гораздо сложнее, чем полагает Завадский.

Нельзя представлять себе прогресс, как неуклонное развитие строения в направлении какого-то определенного типа. Каждый этап прогрессивного развития имел некоторое определенное биологическое, и в частности экологическое значение. Обычно признается, что прогрессивное развитие ведет к расширению приспособительных возможностей: такое развитие изменяло организмы в направлении биологически выгодном не только при данных экологических условиях, но также и в иной обстановке. Между тем, можно ли утверждать, что решительно все звенья филогенетической линии, ведшей, на протяжении многих сотен миллионов лет к человеку по воображаемой «магистрали», всегда испытывали прогрессивную эволюцию с характерными для этой эволюции признаками? Можно ли быть уверенным в том, что в эволюционном процессе, приведшем, в конце концов, к человеку, не было этапов, которые не характеризовались расширением приспособительных возможностей? Этого никак нельзя утверждать, тем более, что мы знаем, как извилисты пути филогенеза.

Мы должны не только декларировать наличие прогрессивного развития, но и, по возможности, выяснять, **как** именно оно совершалось, каковы были условия, закономерности и факторы этого развития. Кто может утверждать, что развитие по «магистральной линии» в направлении человека существенно отличалось, по факторам, условиям и за-

кономерностям, от развития разных других ветвей позвоночных? Думаем, что нет оснований считать, например, всех непосредственных предков отряда приматов — прямых предков, следовательно, и человека, — выше высших представителей всех других отрядов плацентарных млекопитающих. Кстати сказать, дальнейшее развитие в направлении гоминид зависело не только от внутренних причин, но и от обстановки, в которой развивались филогенетические линии. И как ни ужаснутся любители «магистрали», ведшей к человеку, обстановка в какой-то момент, например, юрского периода могла сложиться так, что вымерли бы наши прямые предки, со всеми отсюда вытекающими последствиями.

Все это заставляет нас признать, что прогрессивную эволюцию надо изучать совершенно независимо от «магистральной линии», по объективным данным природы организмов и обстановки их развития, раз мы не верим в «цель» развития.

В последующих главах этой книги нам придется довольно подробно рассмотреть пути филогенеза некоторых крупнейших групп животных и в частности тех групп, которые вели, на протяжении сотен миллионов лет, к высшему существу — человеку. Тогда «теория магистрального прогресса» встанет перед нами во всей ее наивности. Однако уже те общие соображения, которые мы привели в предыдущих строках, надеемся достаточны для того, чтобы показать несостоятельность этого теоретического построения, занимающего одно из наиболее видных мест в нашей постнеодарвинистской литературе.

Завадскому кажется, что сравнивать представителей разных крупных таксонов по высоте организации — дело простое и легкое. Заметив, что мы иногда затрудняемся проводить такие сопоставления, он спрашивает: «Значит, «невозможно» сравнивать высоту организации амебы и ястреба, голотурии и карася, осьминога и шимпанзе?» (Завадский, 1958, стр. 103). Мы дадим разъяснение по этому поводу несколько дальше, при рассмотрении высказываний Е. Ф. Молевича.

Статьи Молевича (1963, 1965 гг.) показывают его живой интерес к этой проблеме и представляются нам ценными, несмотря на существенные недостатки, зависящие опять-таки от того, что автор не уделил должного внимания фактам биологии, важным для понимания прогрессивного развития. Молевич держится упрощенного понимания прогресса. Он утверждает (1963, стр. 72), что прогрессивная эволюция первична, а другие признаваемые им основные направления эволюции («одноплоскостная» эволюция и регрессивная эволюция) — вторичны. Это есть в сущности перефразировка тезиса А. Н. Северцова о соотношении между ароморфозом и идиоадаптацией с существенной, однако, примитивизацией этого тезиса. В самом деле, в каком смысле прогрессивное развитие есть базис всякого иного развития? (там же, стр. 73). Что значит утверждение Молевича, будто «прогрессивная эволюция, выступает, таким образом, как качественно особая первичная, **базисная** (подчеркнуто нами. — Л. Д.) форма органического развития» (там же)? Это, по-нашему мнению, значит, что Молевич слишком резко противопоставляет прогрессивное развитие всем другим процессам эволюции, относя прогресс к начальному моменту эволюции крупнейших ветвей органического мира и придавая чрезмерную обособленность развитию каждой такой ветви: история одной ветви резко противопоставляется истории всех прочих ветвей.

По Молевичу, первичный прогресс позволил предку крупного таксона подняться на большую высоту организации, а дальше группа развивается уже лишь в рамках «одноплоскостной» или регрессивной эво-

люции. Следовательно, фазы прогрессивного развития понимаются Молевичем как нечто, резко противоположное «одноплоскостному» и регрессивному развитию, т. е. от более обычных и распространенных в эволюции. Такое понимание должно навести доверчивого читателя на мысль, что «прогресс» вызывался какими-то особыми, чрезвычайными, необыкновенными силами эволюции. Став на такой путь люди, мыслящие по Молевичу, должны обратить свои взоры либо к явно финалистским построениям, которых придерживаются многие крупные исследователи Запада, например, О. Шиндевольф или А. Вандель, либо к катастрофистским идеям сторонников макромутаций, онтомутаций, сальтаций и макросальтаций (Р. Гольдшмидт, А. Дальк и многие другие), либо, в лучшем случае, к «квантовой эволюции» Дж. Г. Симпсона, которая по существу мало отличается от неокатастрофистских концепций явных финалистов (см., напр., Л. Давиташвили, 1966). О таком понимании прогресса в эволюции прежде всего приходится сказать, что оно не соответствует фактам. Согласно невполне удачному определению, которое принимает Молевич, «органический прогресс можно охарактеризовать как филогенетический процесс накопления таких морфофизиологических механизмов, которые способствуют возрастанию относительной независимости организмов от отдельных элементов среды, расширяют среду их обитания и повышают уровень эволюционной пластичности» (1963, стр. 73). Эту фразу Молевич повторяет в своей более новой статье об эволюционном прогрессе (1969, стр. 87). Правильно тут то, что эволюционный прогресс ведет к расширению среды, непосредственно доступной представителям данной филогенетической линии. Факты показывают, что такие филогенетические изменения происходили не только при возникновении крупнейших таксонов, но и в процессе дальнейшего развития этих последних. При счастливом неведении таких фактов, можно придерживаться упрощенной схемы: но люди, знакомые с ними, вынуждены отвергнуть ее, хотя за это Молевич и его единомышленники объявят их релятивистами. Такие существенные усовершенствования, имеющие значение не только в данной экологической обстановке, но и за ее пределами, известны, например, в эволюции аммоноидей, внутреннераковинных головоногих, морских ежей, граптолитов, лучеперых рыб, отдельных групп рептилий — почти всех отрядов млекопитающих и т. д.

Эволюционный прогресс мог быть различным по масштабу (по размаху или по амплитуде): в одних случаях происходило небольшое расширение приспособительных возможностей, в других — гораздо более значительное и более перспективное. Антропогенез связан действительно с уникально крупным прогрессом, для которого целесообразно иметь особый термин, чтобы отличать это событие от всех других явлений прогрессивной эволюции.

По мнению Молевича, тот, кто не решается утверждать, что самое низко организованное хордовое выше самого высоко организованного беспозвоночного, — без сомнения релятивист. Да, мы не можем отважиться заявить, что безголовый ланцетник, а тем более какой-либо иной еще ниже организованный представитель низших хордовых, хотя в их спинной струне «заложен зачаток позвоночника», организованы выше, чем, скажем, высшие внутреннераковинные головоногие, как осьминог, у которого существует некоторое подобие «головного мозга» и который обнаруживает способности научения, различения геометрических фигур и т. д. Ставить балланоглоссуса выше самого высокоорганизованного головоногого, по-нашему мнению, никак нельзя.

Молевич, очевидно, склонен верить в возможность расположить ре-

шительно все органические формы, ныне живущие и вымершие, в один единственный восходящий ряд по высоте организации. Но эта идея, не может быть признана плодотворной.

Считаем нужным остановиться на одном компоненте дефиниции «органического» прогресса, даваемой Молевичем. Мы имеем в виду его слова, что прогресс выражается в повышении «уровня эволюционной пластичности» (Молевич, 1963, стр. 71). Этой «пластичности» автор придает, видимо, очень большое значение, потому что в более поздней статье о прогрессе он говорит о ней, как о чрезвычайно важной закономерности (1965, стр. 72). Что же представляет собой это открытие огромной важности? «Пластичность» в данном случае есть не более, как образное выражение. Но какое реальное явление имеет в виду Молевич (так же, как и другие авторы, увлекающиеся «эволюционной пластичностью»), употребляя этот образ? Если «эволюционная пластичность» мыслится не как пустой звук, то она должна заключаться либо в усиленной изменчивости, либо в интенсивном действии отбора. Ничего иного не может понимать под «эволюционной пластичностью» естествоиспытатель, отвергающий идеалистическое толкование эволюции. Но повышенная изменчивость вовсе не означает эволюционного прогресса — она наблюдается обычно вследствие воздействия так называемых мутагенных факторов, в естественных условиях — при изменении условий среды. Общеизвестно, что повышение изменчивости — не обязательно прогресс. Естественный отбор, как бы интенсивен он ни был, тоже не обязательно означает повышение уровня организации. Известно, что в течение всего неогена, на протяжении многих миллионов лет во впадине, занимавшей юг СССР, и значительную полосу к западу от нее (территории Австрии, Венгрии, Чехословакии, Балканского полуострова), располагалось море, где моллюски испытывали исключительно высокую изменчивость и необычайно быстрое формообразование: за короткое время возникали виды, роды, подсемейства, семейства (Давиташвили, 1970). И ни один из всех этих таксонов не обнаруживает существенных признаков повышения организации.

В дальнейших своих работах по эволюционному прогрессу Завадский, по нашему мнению, не вносит ничего нового, кроме новых элементов путаницы. Так, в статье, опубликованной в 1967 г., он сильно запутал вопрос о биологическом прогрессе. Он говорит, что «биологический прогресс» это — процветание группы (1967, стр. 125). Мы хорошо знаем, что А. Н. Северцов понимал под «биологическим прогрессом» именно состояние процветания, а не эволюцию, не эволюционные изменения в каком бы то ни было направлении. Завадский же утверждает, что «процветание группы» выражается «в экологической экспансии, то есть в захвате новых территорий». Это уже отклонение от концепции Северцова («биологический прогресс», по А. Н. Северцову, или «процветание», может иметь место и без захвата новых территорий). Экологическая экспансия, захват новых биотопов — это явления, связанные именно с эволюционным прогрессом, ароморфозом, и нельзя их отождествлять с «биологическим прогрессом» в смысле А. Н. Северцова. Таким образом, Завадский как будто подошел к правильной мысли о неудобности термина «биологический прогресс», но, вместо наведения порядка и внесения ясности, хуже запутал дело. На этом, однако, Завадский не останавливается. Он пишет, что словосочетание «биологический прогресс» по своему прямому смыслу должно означать «прогресс органической природы», и что «именно в этом последнем, а не северцовском, смысле этот термин и употребляется рядом зарубежных авторов». Тут Завадский близок к истине и в сущности повторяет то, что мы писали

в книге по истории учения об эволюционном прогрессе. Но крайне трудно понять, как Завадский мог прийти к выводу, что «понятие же, вложенное А. Н. Северцовым в этот термин, точнее было бы обозначить как полимеризация таксона» (там же, стр. 126). Слово полимеризация может нравиться этому автору, но зачем же привлекать его для обозначения понятия процветания, преуспеяния популяции и вида? А Завадский упорно настаивает на применении в данном случае термина «полимеризация», хотя сам говорит, что «к процессам полимеризации относится увеличение числа члеников (метамеров) и в связи с этим — числа одноименных органов, расположенных в каждой метамере» (там же, стр. 124). Мы уже сказали, какой смысл вкладывал А. Н. Северцов в термин «биологический прогресс» и не будем здесь повторяться. Но при чем же тут полимеризация?

В этой же статье Завадский (стр. 129) различает в восходящем (прогрессивном) развитии несколько «подклассов», в том числе «сверхмагистраль» («от примитивных систем атомного уровня к высшим системам антропозоя»), «главные магистрали» («например, филогенетическое развитие жизни от эобионтов и протобиосферы до предков человека и биосферы конца третичного периода»), а также «восходящее развитие в пределах отдельных больших частей каждой из форм развития материи, например, развитие от примитивных до высших форм в пределах типа или класса».

Предоставляем читателю судить о познавательном значении этих высказываний совершенно абстрактного характера.

Завадский одобряет введение термина «арогенез», но находит, что «стоило бы сохранить и термин «ароморфоз» для описания отдельных шагов (фаз или актов) арогенеза» (стр. 134). Тут же делается довольно любопытное замечание, что «оба эти термина применимы как к эволюции целой филогенетической группы, так и к развитию отдельного органа». До сих пор все думали, что эволюционный прогресс, ароморфоз есть общий подъем всей организации живого существа... Вообще в рассуждениях Завадского резко преобладают абстракции, не опирающиеся на фактический материал. Этим они резко отличаются от четкого и ясного изложения мыслей, например, в трудах А. Н. Северцова.

В дальнейшем Завадский еще больше увлекся идеей изучения явлений и закономерностей эволюционного прогресса живой природы без исследования органического мира и хода его развития.

В статье «К проблеме прогресса живых и технических систем» (1970) Завадский говорит, что «высота организации этих систем определяется степенью их соответствия назначению, цели или функциональной роли для системы высшего уровня, степенью приближения реальной системы к теоретически возможной «идеальной» модели или к уже достигнутому уровню в другой серии систем... Прогресс систем, как правило, включает полимеризацию и усложнение, но не сводится к ним. В ходе эволюции от эобионта до высших форм степень сложности особи (организма) возросла на 18—20 порядков величин. Стремительно возрастает и сложность технических устройств. Таким образом, полимеризация и усложнение живых и технических систем — это характерные, но не самые фундаментальные свойства их усовершенствования» (Завадский, 1970, стр. 5). Итак, Завадский думает, что «прогресс» — родовое понятие, а «прогресс живых систем», или эволюционный прогресс (который для полной ясности лучше называть филогенетическим) и прогресс технических систем (или прогресс техники) — видовые понятия. Оставляя в стороне вопрос о логической состоятельности такого объединения явлений в живой природе (от первого появления живого до самых

высокоорганизованных организмов) и в технике, в развитии технической мысли, в технических науках, мы решаемся утверждать, что совместное рассмотрение этих двух категорий явлений не может привести к правильному пониманию эволюционных процессов в органическом мире. Эволюционный прогресс — существенная черта эволюции живой природы, и его надо рассматривать совместно с другими закономерностями исторического развития органического мира; сравнения эволюционного прогресса с развитием технической мысли и технических наук могут служить для понимания эволюционных явлений, но не для сведения их в одну категорию с изобретением различных машин и приборов. Сожалеем, что нам приходится тратить время (свое и читателей этой книги) на разъяснение таких простых истин, но что же делать, если современная литература по проблеме ароморфоза буквально наводнена такими произведениями, где техника, с одной стороны, и развитие организмов, с другой, рассматриваются как однородные понятия, во славу «общей теории систем», процветающей в США и насаждаемой ныне в нашей стране слишком усердными ревнителями «единства философии и науки» во всем мире.

Следует различать, по Завадскому (стр. 5), частный и общий прогресс — одинаково и в живой природе, и в технике, одинаково в хвостовом плавнике осетра и в двигателях внутреннего сгорания. «В эволюционной теории понятию «частный прогресс», соответствует путь эволюции в сторону специализации, а «общему прогрессу» — в сторону ароморфоза» (Завадский, 1970, стр. 6). Затем он почти дословно повторяет то, что писали его предшественники в области теории эволюции: «В результате специализации приспособительные возможности группы ограничиваются, а в результате ароморфоза расширяются». Далее, путь алломорфоза (идиоадаптации) занимает промежуточное положение. Завадский дает даже графическую схему «экологической характеристики главных путей эволюции», которую мы воспроизводим (рис. 1). Она вполне

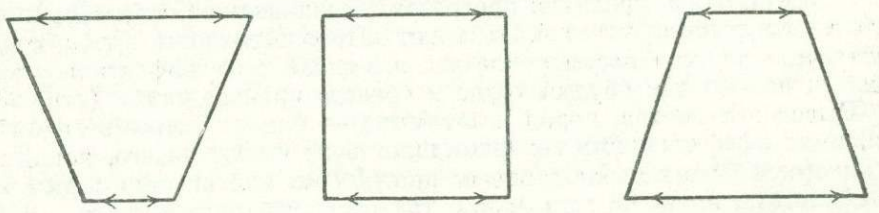


Рис. 1. Схемы ароморфоза, алломорфоза и теломорфоза (слева направо). Ароморфоз — приобретение адаптаций широкого значения; алломорфоз — смена адаптаций на новые, экологически равноценные; теломорфоз (специализация) — интенсификация адаптаций на основе суждения экологических возможностей. По Завадскому.

понятна и, как это будет видно из дальнейшего, крайне примитивна. Но позволительно спросить: при чем же тут двигатели внутреннего сгорания и электроаккумуляторные батареи? Какую пользу приносит исследователю отождествление эволюционного процесса растений и животных с развитием технической мысли, — технических наук? Сравнение явлений в живой природе с изобретениями в технике — законный прием, оно может облегчить понимание разнородных и все же до какой-то степени сходных процессов; это — метафоры, упрощающие объяснение более или менее сложных процессов; но только метафоры — не более. Когда же в развитии технической мысли и технических наук усматривается коренная тождественность с историческим развитием

органического мира и когда такой прием усиленно предлагается как научный метод исследования, когда такого рода исследованиями за полняются сборники симпозиумов, нас охватывает тревога за дальнейший ход научных исследований, беспокойство за рвение, время и силы, какие тратятся на это способными исследователями, которые могли бы делать полезное дело. Ведь и в работах Завадского встречаются интересные мысли, которые при надлежащей их разработке, привели бы к ценным выводам о ходе прогрессивного развития и его месте в эволюции организмов. И даже в рассматриваемой статье, автор, как бы забывая о взятой им на себя обязанности настаивать на полном сходстве между развитием технической мысли и технических наук, с одной стороны, и эволюцией органического мира, с другой, — рассуждает об ароморфозе, связанном с усовершенствованием центральной нервной системы, внутреннего скелета позвоночных, органов дыхания, органов зрения, онтогенеза и т. д.

Завадский ставит вопрос: «Каковы же причины столь большого сходства характеристик прогрессивной эволюции живого и прогрессивного развития технических систем?» И отвечает. Первая причина — генетическая: «орудия труда первобытного человека были продолжением, усилением и подобием естественных органов». Вторая причина: живые и техинческие системы подчиняются фундаментальным законам физики, химии и кибернетики, строительной механики, теории сопротивления материалов, теории автоматов и сервосистем, теории организации функционирования сверхсложных дискретных и жесткосвязанных систем и т. п. (стр. 19). Оставляя в стороне вопрос о правильности этого положения, позволим себе заметить, что отсюда нельзя сделать вывод о тождественности законов развития живой природы и технических наук. Мы считаем возможным уклониться здесь от рассмотрения принципов бионики, которые, по нашему мнению, не имеют прямого отношения к учению о прогрессе в историческом развитии живой природы.

Одной из менее значительных ошибок Завадского считаем его попытку усматривать признаки прогресса в создаваемых человеком пород животных и сортов растений. Он пишет: «Прогрессивность пород, сортов и штаммов должна рассматриваться и в связи с их эффективностью и экономичностью как орудий труда и средств производства» (стр. 23).

Выведение сортов, пород и штаммов — задача огромного значения, но их эфефктивность и экономичность не имеют ничего, решительно ничего общего с эволюционным прогрессом, как он понимается всеми биологами и как он понимается также в этой нашей книге.

Мы с большим интересом обратились к изучению статьи Завадского «К исследованию движущих сил прогресса», которой открывается № 5 «Журнала общей биологии» за 1971 г. (стр. 515—529). Нам казалось возможным рассчитывать на то, что этот автор, широко знакомый с научной литературой, приступит, наконец, к рассмотрению проблемы по существу. Прежде всего хотелось найти в статье ценные мысли относительно эволюционного прогресса. Наши ожидания в общем не оправдались. У беспристрастного читателя может возникнуть вопрос, не зависит ли это от того, что мы пользуемся различными методами изучения эволюционного прогресса, а потому не понимаем друг друга. Нам прежде всего хотелось найти положительные моменты в исследовании Завадского. Таких моментов оказалось мало, и все они многократно освещались в научной печати. Так, Завадский (1971, стр. 521) вполне прав, утверждая, что «прогрессивную эволюцию нередко отрывают от адаптивной и противопоставляют ей», при этом «в качестве модели эволюционного процесса неудачно избирается процесс онтогенеза». Надо

согласиться с Завадским в том, что «эти ошибки создают благоприятную почву для формирования ошибочных гипотез, объясняющих движущие силы прогрессивной эволюции с идеалистических позиций или тавтологически». Завадский справедливо отметает такие «объяснения» эволюционного прогресса, которые исходят из сальтационистских допущений или покоятся на признании таинственных «внутренних сил». Он правильно отвергает механоламарксистское объяснение эволюции и в частности эволюционного прогресса (там же, стр. 522). Относительно гипотез, ставящих темпы мутагенеза и восходящего филогенеза в зависимость от различных абиотических явлений Завадский пишет: «Общий недостаток таких предположений сводится к их спекулятивному характеру» (там же, стр. 522). Однако все эти правильные положения подвергались обстоятельному разбору в отечественной и зарубежной научной литературе, и их повторение не продвигает вперед познание движущих сил прогрессивной эволюции организмов. Но эти справедливые мысли, свидетельствующие о том, что Завадский ищет научного, материалистического объяснения направленности в историческом развитии организмов, утопают в его неудачных и ошибочных рассуждениях.

Завадский согласен восстановить в правах термин «ароморфоз» введенный А. Н. Северцовым (а не А. Н. Северцовым и И. И. Шмальгаузеном, как это утверждает Завадский на стр. 515 своей статьи), но с тем, чтобы «за термином ароморфоз сохранить только одно значение — приобретение более совершенной организации каким-либо о р г а н о м» (подчеркнуто нами. — Л. Д.)... или развитие «какой-либо одной определенной, более совершенной системной адаптации». Арогенез же, по Завадскому, — это направление «в сторону более высокой, т. е. более совершенной организации». Арогенез, как он утверждает (там же), «осуществляется не только путем суммирования ароморфозов. Арогенез включает и приобретение неароморфных приспособлений типа идиоадаптаций (алломорфозов) и специализаций (теломорфозов), а также всевозможные редукции и рудиментации». Мы считаем недопустимым заменять термин ароморфоз термином арогенез и низводить ароморфоз до обозначения изменений одного органа. Приобретение более совершенной организации каким-либо о д н и м органом никак нельзя считать ароморфозом в том смысле этого термина, какой имели в виду А. Н. Северцов и Шмальгаузен: это было бы бесцеремонным и недопустимым искажением первоначального смысла слова «ароморфоз».

Нас смущает то, что можно назвать терминологической вакханалией. Известна история таких ненужных терминов, как арогенез, архимоз и других «заменителей» тех терминов, которые употребляли А. Н. Северцов, Шмальгаузен и другие ученые, изучавшие явления прогресса в развитии живой природы.

Завадский (1971, стр.519 и 520) упорствует в употреблении таких терминов, как «мегаарогенез», «макроарогенез», «микроарогенез» и множество других, изобретенных единомышленниками этого ученого.

Однако фатальная ошибка Завадского заключается в преимущественно спекулятивном характере его рассуждений при почти полном отсутствии попытки пояснить и обосновать выдвигаемые им положения не только голыми перечнями фамилий предыдущих исследователей, но и научными ф а к т а м и. Получается впечатление, что Завадский против доказательства своих идей конкретными данными великой биологической науки. А между тем он опубликовал множество статей об эволюционном прогрессе и имел полную возможность хотя бы иллюстрировать свои идеи фактами. «В о з м о ж н о, — пишет он (1971, стр. 515), — что арогенная эволюция более зигзагообразна и извилиста

(Шмидт, 1946), чем другие направления эволюции». Оставляя в стороне то, что в этой фразе для нас неприемлемо («арогенная эволюция», «другие направления эволюции»), позволим себе спросить: почему тут стоит слово «возможно»? Если бы автор пожелал привлечь фактический материал из области филогенетического развития органических форм, он мог бы убедиться, что «зигзагообразность и извилистость» эволюции бесспорно доказывается фактами. В этой книге мы приводим много таких фактов.

Всякому ясно, что эволюционный прогресс наиболее заметен при изучении не отдельных форм, а целых филогенетических ветвей. Но Завадский (1971, стр. 524) утверждает, что «единственно возможный научный подход» (подчеркнуто нами. — Л. Д.) к исследованию движущих сил арогенеза заключается «в экспериментальном изучении отдельных механизмов микроэволюции и в использовании этих данных для построения моделей отдельных сторон и звеньев арогенеза, моделей арогенного действия отдельных факторов эволюции и, наконец, для построения обобщающей модели движущих сил арогенеза». Пусть так; но надо же привести какие-то факты, которые свидетельствовали бы о возможности выяснения причин эволюционного прогресса («арогенеза», по Завадскому) на основе экспериментальных данных. А Завадский ограничивается попыткой доказать, что такие исследования возможным, причем он не дает ни единого примера, который иллюстрировал бы такую возможность; он и тут ограничивается умозрительными абстракциями. Так, он ссылается на возможность и необходимость использовать эксперимeтально изученные популяции и виды, обладающие хотя бы отдельными, порознь взятыми чертами «арогенности». Автор и его единомышленники то и дело говорят об «арогенных» популяциях; известно, что некоторые агробиологи, причислявшие себя к школе мичуринцев, говорили о «прогрессивных» стадах коров, — даже о «прогрессивных» («арогенных», по терминологии Завадского) отдельных коровах. Но кто решится утверждать, что изучением таких популяций, стад и особей возможно раскрытие причин и закономерностей прогрессивной эволюции? Далее Завадский толкует о таких «признаках арогенности популяций», как высокая активность фенотипа, широкая приспособляемость организма в онтогенезе, высокая лабильность поведения у животных, способность к формированию разнообразных адаптивных модификаций у растений, оптимальная мутабильность, высокая и сбалансированная гетерозиготность, сбалансированный генетический полиморфизм, оптимальный размер мобилизованного резерва наследственной изменчивости популяций, повышение надежности хранения, передачи и реализации генетической информации, расчленение прогресивной большой популяции на множество микропопуляций и т. д. и т. п. Пусть все или многие из таких признаков могут иметь значение для эволюции вообще и для «арогенной» (прогрессивной) эволюции в частности: но может ли экспериментальное исследование таких признаков выяснить причины ароморфоза? Ведь такие данные, очень важные для генетики и селекции, а следовательно и для познания эволюции, не помогут ученым установить, что в том или ином случае происходит именно «арогенез» (эволюционный прогресс). Следовательно, едва ли можно думать, что таким путем можно идти к познанию «арогенеза» и его причин. Так или иначе, Завадский говорит лишь о возможности изучения ароморфоза на экспериментальном материале генетики и селекции, не указывая ни одного случая действительно проведенного такого исследования (которое, к тому же, попросту невозможно на основе того,

что он считает «единственно возможным научным подходом к исследованию движущих сил арогенеза»), без привлечения других — по Завадскому, «ненаучных» — подходов.

«Надо признать, — говорит Завадский (1971, стр. 522), — что попытки объяснить движущие силы арогенеза на основании одного палеонтологического материала или признания слишком большого его значения окончились неудачно. Даже самые полные серии ископаемых остатков, позволяющие вести исследования по палеоэкологии и эволюции популяций, сами по себе остаются «немыми» (! Л. Д.) и начинают приобретать исключительный интерес только тогда, когда анализ причин их эволюции проводится в соответствии с имеющимися знаниями в области факторов и движущих сил микроэволюции. Суждения о движущих силах макроэволюции, основанные на описательном материале, всегда остаются принципиально гипотетическими и интерпретивными (! — Л. Д.) в своей основе». Кто же может спорить: изучать эволюционный прогресс, развивать учение об эволюционном прогрессе исключительно на палеобиологическом материале невозможно. Должны быть использованы в полной мере материалы всех необиологических наук (не только генетики). Однако только что приведенный отрывок из статьи Завадского, в сочетании с ранее приведенными его словами о том, что «единственно возможный научный подход к исследованию движущих сил арогенеза заключается в экспериментальном изучении механизмов микроэволюции», означает, конечно, призыв к возможно полному игнорированию всей палеобиологии и всех необиологических наук, кроме генетики. В этом мы видим одну из грубейших ошибок автора. Не спасает положения ни снисходительное признание того, что отдельные признаки «макроарогенеза» можно с успехом изучать по моделям, получаемым при изучении бурых и особенно белых медведей (стр. 525), ни фантастические сведения о якобы обнаруженных в протерозое псилофитообразных и плаунообразных растениях, а также иглокожих (стр. 520—521). Нет надобности здесь возражать против такого игнорирования палеобиологии в разработке учения об ароморфозе: все содержание этой книги, надеемся, опровергает это странное отрицание важного значения палеобиологий и всех биологических наук, помимо экспериментальных, для совещания вопросов учения об ароморфозе.

Работа А. М. Миклина (1969б) «Информационный критерий высоты организации и прогрессивного развития живого» — яркий пример такой трактовки проблемы эволюционного прогресса, которая совершенно не касается сути этого биологического явления и представляет собой нагромождение импонирующих выражений, как «информация», «теория систем», «поток шумов», «поток возмущений», «помехи» и т. д. Считаем нелишним ознакомить читателя с содержанием статьи только потому, что Миклин — один из наиболее активных представителей школы ленинградских ученых-«синтетистов», автор обильной литературной продукции.

Статья начинается с того, что «в последнее время для объяснения прогрессивного развития живого широко применяются основные понятия теории информации». Автор утверждает, что «информационный анализ организации живых систем дает количественную меру организации (негэнтропия), с помощью которой можно учесть изменения уровня организации живой материи, происходящие в ходе исторического развития» (Миклин, 1969б, стр. 82). Эта декларация не подтверждается никакими фактами. С ссылкой на Эшби, автор (Миклин, 1969б, стр. 83) говорит, что «более совершенными являются те организмы, в кото-

рых происходит увеличение количества информации для активного и широкого противодействия потоку возмущений из внешней среды» (Эшби, 1959), или «увеличение объема регуляции в результате непрямого действия генотипа (Эшби, 1964), и, следовательно, ограничение разнообразия (неопределенности) в системе». Считая, очевидно, что этими словами он раскрывает самую сущность эволюционного прогресса, автор (там же, стр. 83) поясняет нам, что «от способности блокировать поток шумов зависит выживание системы» (там же). Тут, видимо, подразумевается, что идея выживания «систем» (а не организмов!) представляет собой значительный шаг в познании законов эволюционного развития. Не можем воздержаться от дословного цитирования еще одного места этой работы: «Избыточность регулятора дает возможность системе отвечать на вредящие воздействия среды разными способами защиты и иметь на вооружении не одну, а множество самых различных стратегий. Прогрессивной оказывается та система, которая ограничивает разнообразие в виде накопления ценной информации и обладает широким набором стратегий для нейтрализации шума и помех и поддержания устойчивости» (там же, стр. 84).

Подобно Завадскому, Миклин считает плодотворным изучать эволюционный прогресс и прогресс технических знаний как единое явление. Об этом свидетельствует его выступление на одном из недавних симпозиумов (1969 г.).

Самое название симпозиума («Проблемы прогрессивного развития в живой природе и технике») говорит о том, что руководители симпозиума считали полезным совместное рассмотрение развития органического мира и развития техники. Первое и второе в их представлении — виды одного родового понятия. Такая позиция поясняется в статье Миклина «Критерии прогрессивного развития в живой природе и технике» (1969а, стр. 27), Считая здесь неуместным оспаривать такой принцип, подчеркнем, что мы не видим возможности плодотворного изучения прогресса в эволюции живой природы и прогресса техники, если даже мы согласились бы с Миклиным в том, что существуют общие критерии «прогресса живых и технических систем». При таком подходе к изучению эволюционного прогресса можно, в лучшем случае, говорить о самых общих принципах движения материи, а это едва ли существенно приблизит нас к пониманию закономерностей эволюции. Между тем Миклин, как и некоторые другие участники симпозиума, по сути дела не только признают полезным рассматривать «прогресс вообще», но и ограничиваются таким анализом самого общего порядка, не вдаваясь в суть явлений прогресса, как они существуют и существовали в развитии органического мира.

Статья Миклина (1970) о критериях прогресса живой природы и техники характеризуется категоричностью суждений весьма сомнительного свойства. Тут изрекаются сентенции, которые должны быть приняты как истины, не подлежащие дискуссии.

Такие статьи читать тяжело прежде всего потому, что они изобилуют абстракциями. Когда даются лишь самые общие формулировки, за которыми нет конкретного фактического содержания, трудно понять значение этого «холостого» хода мыслей, нельзя говорить о правильности или даже о неправильности таких суждений. Возьмем такой пример. Автор утверждает, что «существенным свойством надежности и критерием высшей организации является помехоустойчивость систем» (стр. 112). Против такой мысли, казалось бы, не может быть возражений. Но у каких организмов и как именно в ходе филогенеза осу-

ществлялось такое повышение организации? Иначе говоря, какие именно конкретные случаи филогенетического развития каких-то определенных животных, растений или протистов имеет в виду автор? Мы взяли пример, случайно выхваченный из текста статьи, — она полна такими решительными, абстрактными формулировками, которые были бы понятны, если бы они хотя бы иллюстрировались отдельными случаями филогенетического развития какой-то группы организмов. Мало что говорит и такая фраза: «В процессе прогрессивной эволюции осуществляется такая экономичность структуры и функций, которая связана с целесообразной избыточностью системы» (стр. 113). Нам могут сказать, что подобные обобщенные формулировки неизбежны и нужны. Но на это мы возразим, что необходимо хотя бы изредка пояснять их фактами или ссылками на таковые.

По нашему мнению, Завадский и Миклин (Завадский и Миклин, 1968; Миклин, 1970) внесли дополнительно путаницу в проблему прогресса разграничением понятий «высоты организации» и «арогенности». «Для более глубокого понимания проблемы прогресса, — пишет Миклин (1970, стр. 102), — необходимо разграничить понятия высоты организации и арогенности (Завадский, Миклин, 1968). Обычно в работах о прогрессе такое разграничение не проводится, хотя высота организации и степень арогенности — это разные понятия. Понятие высоты организации отражает определенные результаты прогрессивного развития, а арогенность — это способность к дальнейшему развитию. Арогенными (или перспективными в эволюционном отношении) выступают лишь те системы, которые сохраняют возможность для крупных преобразований организации в направлении прогресса».

Прежде всего — о термине «арогенность». А. Л. Тахтаджян (1951, 1954 и 1966) предложил термин «арогенез», которым он счел возможным заменить северцовский термин «ароморфоз», носящий, по его мнению, «односторонне-морфологический характер» (1954, стр. 53). Приняв это нововведение, работники школы Завадского стали часто употреблять слова «арогенный» и «арогенность», которым могли бы соответствовать слова «ароморфный» и «ароморфность», если бы они решились сохранить термин А. Н. Северцова. Так или иначе «ароморфоз» (арогенез, по Тахтаджяну) соответствует, как и простое слово «прогресс», определенному ходу эволюционного развития. Едва ли можно считать нужным термин «арогенность» в смысле «систем», сохраняющих возможность крупных преобразований организации в направлении прогресса, потому что в органическом мире трудно назвать формы, которые ни при каких внешних обстоятельствах не способны к прогрессивному развитию, — ароморфозу или, по Тахтаджяну, арогенезу. Таких заведомо обреченных форм, по-видимому, нет, хотя вполне можно строить предположения о том, насколько вероятны шансы прогресса тех или иных форм и групп форм. С полной же уверенностью можно говорить о будущем прогрессе только человечества, поскольку его перспективы зависят от самого человечества.

В статье о некоторых философских аспектах теории арогенеза Миклин (1971, стр. 163) отмечает якобы наблюдаемое в настоящее время «значительное отставание разработки философских и общетеоретических аспектов проблемы арогенеза от конкретных эволюционных дисциплин, накопивших значительный материал о критериях и движущих силах прогрессивной эволюции живой природы, но слабо синтезирующих его». По нашему мнению, это заявление не совсем правильно. Мы сказали бы, что наиболее слабая сторона нынешнего положения проблемы прогресса в живой природе заключается в том, что, в то время

как зарубежные биологи-постнеодарвинисты обычно избегают изучения вопросов восходящей эволюции, в нашей стране ее изучают преимущественно ученые, не привлекающие в достаточной мере конкретный биологический и палеобиологический материал. Миклин вполне прав, что проблема прогрессивной эволюции «остается одной из труднейших и далеко не решенных проблем эволюционного учения» (стр. 163). Думается, что Миклин несправедливо приписывает нам «ошибки релятивистского характера» (стр. 163). «Относительность, и в этом смысле односторонность отдельных критериев прогресса, — пишет Миклин (стр. 164), — не должна заслонять объективный характер поступательного развития в живой природе».

Далее он приписывает нам ошибочное «мнение, отрицающее качественное своеобразие ароморфных и специальных приспособлений у живых организмов» (стр. 164). По первому обвинению заметим, что мы посвятили книгу истории учения об эволюционном прогрессе, чего мы, конечно, не сделали бы, если бы отрицали поступательное развитие живой природы. Мы всегда решительно подчеркивали важное значение эволюционного прогресса в развитии органического мира, а потому, не можем понять, откуда сначала Завадский, а после Миклин взяли, что мы отрицаем реальность эволюционного прогресса. По второму же обвинению заметим, что мы, действительно, находим, что между ароморфозом и идиоадаптацией нет р е з к о й разграничительной линии и что между этими типами филогенетических изменений существуют незаметные переходы. Это, однако, нисколько не означает отрицания качественной разницы между ароморфозом и идиоадаптацией. Завадский и Миклин могут с этим не соглашаться — истина рождается через столкновение мнений. Но думаем, что разбор наших воззрений не дает им основания делать вывод: «можно считать **полностью** (подчеркнуто нами. — Л. Д.) несостоятельной разбираемую точку зрения Л. Ш. Давиташвили» (Миклин, 1971, стр. 169).

В статье повторяются положения, которые мы встречали и в других работах Миклина, в частности признание «главной магистрали прогресса» (стр. 164), общей для техники и живой природы закономерности прогресса (стр. 165), «эволюционной пластичности», которую, по мнению автора, никак нельзя рассматривать как образное выражение и т. д. Эти представления рассматриваются нами в другом месте.

Миклин составил большой список критериев прогресса — около сорока штук. Он считает принципиально невозможным существование одного основного критерия. «Сама постановка вопроса о возможности существования единого, универсального критерия прогрессивного развития живой природы, — пишет он (стр. 165), — представляется искусственной». Далее, однако, он говорит: «Прогресс живого должен определяться не одним критерием, и не отдельными обособленными друг от друга критериями, а **системой критериев** (подчеркнуто нами. — Л. Д.), — выражающих его наиболее общие и существенные черты». Это место кажется нам несовсем понятным. Идет ли здесь речь о единой и всеобщей системе критериев? Если так, то это и было бы, в сущности, единым, универсальным, критерием прогресса. Но может быть, мыслимо существование многочисленных систем критериев, многочисленных сочетаний критериев? Такая альтернатива представляется довольно загадочной. Кто изучает прогресс, должен иметь представление о том, что такое прогресс и соответственно различать это явление в ходе исторического развития организмов. Без этого всегда будет получаться путаница. Трудность, особенно для философствующих биологов-теоретиков и для философов, будет всегда зависеть от недоста-

точного знакомства с фактами биологии и особенно — палеобиологической истории органического мира.

Безусловно заслуживает пристального внимания статья К. М. Завадского и М. Т. Ермоленко (1969) «Движущие силы арогенеза», потому что она претендует на ведущее значение и написана лидером группы постнеодарвинистов совместно с одни из его последователей. Прежде всего отметим нагромождение ненужных терминов, изобретенных авторами статьи или их единомышленниками. Не довольствуясь терминами «макроэволюция» и «микроэволюция», авторы говорят о «макроарогенезе», мегаарогенезе», употребляют термины «микроаккумулятивный», «неоморфогенный», рассуждают об «арогенной популяции», генетическом дрейфе, как об «арогенном факторе» и т. д. Некоторые формулировки свидетельствуют о том, что они не выражают никакой чёткой мысли о реальных процессах в развития органических форм. Возьмём, например, такую фразу (стр. 65): «Отбор действует либо через накопление мелких наследственных адаптивных сдвигов (микроаккумулятивно), либо шлифуя более крупные изменения (неоморфогенно)», Как, однако, понять метафорическое выражение о шлифовке более крупных изменений и чем этот воображаемый процесс существенно отличается от мелких наследственных адаптивных сдвигов? Надо полагать, что такие «шлифовки» тоже являются «мелкими наследственными адаптивными сдвигами». В данном случае невозможно понять авторов потому, что их рассуждения несостоятельны методологически. С нашей точки зрения они здесь должны были обязательно привести конкретные факты, иллюстрирующие выдвигаемые ими положения.

«Особенности движущих сил арогенеза, — пишут авторы (1969), стр. 65), — состоят лишь в специфической интенсивности и длительности действия каждого из факторов микроэволюции, а также в своеобразных их соотношениях друг с другом, реализующихся в особых скоростях, формах и направлениях естественного отбора». Мы отказываемся уловить в этих словах, как и в дальнейших строках статьи хотя бы тень конкретного (пусть даже сомнительного или ложного) представления о ходе «арогенеза» и его причинах.

Но попытаемся проследить дальнейший ход этой словесной эквилибристики. «Вероятность отбора на специализацию на много порядков (- — Л. Д.) выше, чем возможность отбора на арогенез. Это вытекает из статистической природы естественного отбора, действующего только на «нужды сегодняшнего дня». Большая редкость крупных арогенозов обусловлена малой вероятностью совпадения приспособленности к данному условиям с приспособленностью к дальнейшей эволюции (сохранение эволюционной перспективности группы)». Тут в чрезвычайно вычурной форме можно усмотреть мысль, что «арогенная» приспособленность осуществляется гораздо реже, чем «специализация». Но кто этого не знает? И что тут нового?

Необходимым условием отбора в направлении «арогенеза» авторы считают высокую активность фенотипа, широкую приспособляемость организма в онтогенезе, высокую лабильность поведения у животных или способность к формированию разнообразных адаптивных модификаций у растений. Но почему это «необходимое условие» (точнее — ряд условий) считается характерным для «арогенной эволюции»? Разве с таким же успехом эти «условия» не могут благоприятствовать «обычной» не-«арогенной» эволюции? Авторы и не пытаются это показать на фактическом материале, а их общие рассуждения нисколько не доказывают того, что они «поймали» специфику «арогенной» эволюции.

«К необходимым условиям арогенеза, — по словам авторов (стр. 66), — относятся также повышение надежности хранения, передачи и реализации генетической информации, достигаемое избыточностью, путем повторения сигнала (полигения, полиплоидия), повышение защитных сил фенотипических структур и реакций (гомеостазис и гомеорезис) и т. п.».

Авторы, далее, утверждают (стр. 67), что «благоприятным для прогрессивной эволюции является расчленение большой популяции на множество микропопуляций» и при этом ссылаются на Сьюэлла Райта. Но ведь этот «генетический дрифт» нельзя считать специфической чертой прогрессивной эволюции — им пытались (и до сих пор иногда пытаются) объяснить эволюционный процесс **вообще.** Следовательно, незачем было привлекать это теоретическое построение для объяснения «арогенной» эволюции. То же самое надо сказать и о «межпопуляционной и отдаленной гибридизации» — авторы даже не попытались объяснить, почему это явление должно вести к «арогенезу».

Авторы безапелляционно заявляют, что «к отбору на арогенез приводят не все формы борьбы за существование и элиминации, а только прямая межвидовая и конституционная борьба, относительно невысокого напряжения, ведущая к прямой индивидуальной, возрастной элиминации, а также внутривидовое индивидуальное или групповое соревнование средней интенсивности, не зависящее от плотности популяции или основанное на оптимальных степенях перенаселенности» (стр. 68). Любопытно при этом, что тут авторы ссылаются на работы Шмальгаузена (1939 а и 1946), а также Гексли (1942), хотя ни тот, ни другой не высказывал тех скользких положений, которые столь категорически преподносят читателю Завадский и Еромоленко.

Главный недостаток работ Завадского и большинства его последователей заключается в том, что они развивают свои идеи чисто умозрительно, не подтверждая их фактами. Правильная разработка вопросов эволюционого прогресса, по нашему мнению, немыслима без анализа фактических материалов, которыми располагают различные отрасли биологии и палеобиология.

Но луч философской мысли должен на всех этапах исследования освещать путь биолога, изучающего эволюционный прогресс. Шмальгаузен (1936), на которого столь охотно ссылаются наши постнеодарвинисты, пищущие об эволюционном прогрессе, так именно и поступал в своих теоретических работах, где освещаются вопросы прогрессивной эволюции (1939 а и 1946). А теоретики школы Завадского обычно начинают с общетеоретических рассуждений и ими же ограничиваются, не переходя к рассмотрению фактических данных и вовсе не касаясь палеобиологической истории соответствующих групп.

Продолжая развивать идеи прогрессивной эволюции и напрягая свои силы в разработке учения о прогрессе органического мира по возможности без анализа фактов необиологии и палеобиологии, Завадский и Миклин решили тщательно разобраться в вопросе о критериях «арогенности» и высоты организации. Располагая возможностью быстро писать статьи и немедленно их публиковать, не утруждая себя изучением палеобиологических и необиологических материалов, эти авторы (1968) сделали, по их мнению, важное открытие, состоящее в том, что надо различать «с одной стороны, реальную возможность популяции или более крупного таксона к дальнейшей эволюции в направлении арогенеза, а с другой — уже достигнутые в процессе арогенной эволюции результаты, иначе говоря, ту или иную высоту организации» (Завадский и Миклин, 1968, стр. 70). Коротко говоря, речь идет, по-

видимому, о ходе прогрессивного развития и о результатах такого развития. Авторы глубоко встревожены тем, что «до самого последнего времени (...) важнейший вопрос о прогнозировании эволюции оставался неразработанным». Под «арогенностью» местной популяции или более крупных (! — Л. Д.) таксонов авторы подразумевают « комплекс признаков, выступающих в качестве внутренних возможностей эволюции по пути арогенеза» (там же). Таксоны, как утверждают авторы, можно различать по степени «арогенности». Они, по-видимому, уже решили вопрос о прогнозировании «арогенной» эволюции.

Таким образом, Завадский и Миклин пустили в обращение, среди своих учеников и последователей, мысль, что даже в пределах одного вида можно различать «арогенные» и «не-арогенные» м е с т н ы е популяции. Вот до чего тонко разработан у них метод изучения прогрессивной эволюции. Представьте себе, что на определенном участке имеется несколько местных (!) популяций одного и того же вида. Завадский и Миклин могут с точностью определить, какие из этих местных популяций являются арогенными, а какие неарогенными. Авторы пока не договорились только до того, нельзя ли выяснять, какие из «арогенных» местных популяций содержат в себе возможности «магистрального прогресса», а какие пойдут по пути лишь «ограниченного» прогресса.

Но так или иначе данное Завадским и Миклиным указание не прошло бесследно — их единомышленники и последователи начали искать симптомы ароморфоза не только у видов и более высоких таксонов, но и среди местных популяций отдельных видов. Об этом свидетельствуют, как мы видим, некоторые, уже появившиеся в печати работы.

Миклин — один из ближайших учеников и последователей Завадского. Неудивительно, что он энергично отстаивает все то, что Завадский писал об эволюционном прогрессе. На первом месте у него, как и у Завадского, идея «магистрального прогресса», представляющая собой, как мы знаем, ухудшенное издание «неограниченного» прогресса, о котором писал Гексли в некоторых из своих работ. Ухудшенное потому, что Гексли не преувеличивал значения этой несостоятельной идеи в такой степени, как Завадский.

Миклин разъясняет выражения «неограниченный прогресс» и «ограниченный прогресс», причем он вынужден более или менее правильно изложить мысли Дж. Гексли, хотя суть понятий он окутывает малозначущими фразами.

Приведем соображения Миклина, по возможности в его собственном изложении, несколько освобожденном их смягчающих выражений.

Дж. Гексли отличает «неограниченный прогресс» от «ограниченного». Последний, как правило, обусловлен особенностями организации, препятствующими дальнейшему развитию группы (заметим, что любой случай прогрессивной эволюции обязательно связан с некоторыми, более или менее существенными ограничениями возможности адаптивного развития в некоторых направлениях). «Известно, что прогрессивное развитие птиц **остановилось** еще в миоцене. У большинства групп млекопитающих еще в плиоцене **прекратилось** дальнейшее прогрессивное развитие, **так как они встали на путь специализации»** (Миклин, 1967а, стр. 138). Далее Миклин, следуя Дж. Гексли, утверждает, что копытные и хищные «лишились возможности прогрессивной эволюции из-за специализации зубов и развития органов обоняния» (стр. 139). С течением времени лишь немногие группы сохраняют высокую эволюционную пластичность и возможность для дальнейшего прогресса их ор-

ганизации. Среди них особое место занимает группа, которой удалось избежать опасности специализации и сохранить высокие эволюционные потенции и которая, как утверждает Дж. Гексли, в конечном счете привела к возникновению гоминид... Гоминиды и прежде всего род Homo, «являются подлинными носителями «факела» неограниченного прогресса» (там же, стр. 139). Завадский разделяет эту точку зрения Дж. Гексли и считает, что неограниченный прогресс — «это основная магистраль, по которой шло развитие живого». Именно на этой магистральной линии осуществлялись, — по словам Миклина (там же), — коренные преобразования (приобретение и аккумуляция адаптаций наиболее общего значения), а также смена одного типа организации другим, приведшая живое к образованию новой надбиологической формы движения. «Неограниченный прогресс, — утверждает Миклин, развивая идеи Завадского (стр. 139), — понимаемый как цепь крупнейших ароморфозов **от эобионтов к человеку** (подчеркнуто нами. — Л. Д.), есть одна из форм мегаарогенеза, или прогресса на мегаэволюционном уровне». Продолжая тенденцию своего учителя, Миклин употребляет множество запутывающих смысл терминов, как микроароморфоз, макроароморфоз, мегаароморфоз, востанавливает отброшенные лидером постнеодарвинистов Дж. Г. Симпсоном термины «микро-макро- и мегаэволюция» (последний термин был придуман самим Симпсоном), мегаарогенез и др. Главный недостаток этих терминов заключается в том, что соответствующие им понятия невозможно отграничить одно от другого.

«Группы животных, — пишет Миклин (там же, стр. 140), — развитие которых шло по пути «неограниченного» прогресса, отличались от других, прежде всего, высокой эволюционной пластичностью... Большая эволюционная перспективность групп, развивавшихся по пути «неограниченного» прогресса была обусловлена тем, что организация этих групп сохранила свою неспециализированность ... Эволюция групп по пути «ограниченного» прогресса связана с ограничением среды обитания и приспособленностью организации к частным условиям существования, то есть со специализацией. Их стенобионтный образ жизни вел к дальнейшей специализации и потере эволюционной пластичности — **к утрате предпосылок для дальнейшего прогресса организации»** (подчеркнуто нами. — Л. Д.).

Как будет видно из дальнейшего, все эти «стройные» рассуждения рассыпаются впрах как только мы обращаемся к конкретным случаям прогресивной эволюции, например, — к эволюции приматов — предков человека. Там мы увидим резко выраженные явления специализации и всё то, что Завадский, Миклин и их единомышленники усматривают у групп, обреченных на утрату «пластичности» и способности к дальнейшему прогрессу.

А теперь мы вынуждены обратить внимание читателя на то, что, может быть, является «фундаментальной ошибкой» (error fundamentalis) концепции Завадского-Миклина.

Эти ученые настаивают на том, что в эволюционном развитии органического мира существует «магистральная» линия от самых низших норм жизни «эобионтов», до человека. Лишь эта линия знаменует магистральный прогресс, а все остальные представляют собой, в лучшем случае, ограниченный прогресс. Попробуем представить себе, как могло идти такое развитие на всем протяжении геологического времени от того момента, когда появились самые примитивные предки человека. Этот процесс тянулся, конечно, очень долго, — может быть, два-три миллиарда лет: начался он задолго до того времени, когда уже суще-

ствовали многочисленные архаические многоклеточные организмы, остатки которых сохранились в так называемых эдиакарских отложениях Южной Австралии и вендских породах нашей страны (пласты, непосредственно подстилающие слои кембрийской системы, самой древней системы палеозойской группы). Пласты эдиакария и венда отложились примерно 700 миллионов лет назад. Тогда уже существовало довольно большое разнообразие морских животных. Значительно раньше должны были существовать роды одноклеточных или бесклеточных организмов, среди которых был, конечно, и тот вид, от которого произошли уже многоклеточные, но еще чрезвычайно примитивные, предки человека. От этой древнейшей многоклеточной формы тянется колоссальной длины цепь предков человека, состоящая из великого множества звеньев. Подавляющее большинство форм, существовавших на каждом уровне, не могло быть предками человека — они принадлежали к боковым ветвям, не приведшим к человеку, к которому шла лишь одна единственная родословная линия прямых наших предков. Согласно концепции Завадского-Миклина только одна эта родословная линия представляет собой «магистральный путь» развития. Остальные линии уже на уровне одноклеточных организмов, а тем более на разных уровнях многоклеточных животных были обречены на ничтожество. В лучшем случае они могли создавать антураж, полезный или даже необходимый для победоносного хода развития магистрали. Но тут уже эта теория сталкивается с двумя непреодолимыми для нее затруднениями.

Во-первых,чем же качественно отличается эволюция «магистральщиков», от эволюции всех остальных членов соответствующих групп, представляющих отдельные ступени филогенеза? Представим себе, например, тот уровень, когда наши предки уже дошли до состояния бесчелюстных рыб (возможно, в кембрии, если не еще раньше — несколько сотен миллионов лет назад). Одна из этих рыбок несомненно была прямым нашим предком, а множество всех остальных ее собратьев не принадлежало к нашей родословной. Но ведь общие закономерности филогенеза и нашего бесчелюстного предка, и всех других бесчелюстных были, конечно, одни и те же, и в этом отношении наши предки ничем не выделялись среди своих сородичей; никак нельзя думать, что они были обязательно организованы выше других, только потому, что через пятьсот миллионов лет именно благородные потомки как раз этой бесчелюстной рыбки дали человека. Зачем же третировать всю остальную массу бесчелюстных рыбок раннего палеозоя как отщепенцев? И на каком основании выделять, с **точки зрения эволюционного прогресса,** в терминах «магистрального» прогресса, развитие тех бесчелюстных рыбок, которые были прямыми предками человека? Совершенно то же самое можно сказать и о более поздних членах родословной человека до тех высших приматов, которые являются предками человека. Например, предками наземных позвоночных были, согласно нынешним представлениям, кистеперые рыбы. Но, конечно, далеко не все кистеперые предшественники амфибий, жившие в раннем палеозое, а возможно, один род. Земноводные известны в девоне (или нижнем карбоне), но не все же девонские земноводные были предками рептилий, среди которых были и прямые предки человека. В карбоне и перми известны весьма многочисленные роды амфибий, но весьма возможно, что ни один из описанных доныне родов не содержит предков человека. То же самое должно быть сказано и о древних млекопитающих. И только в филогенетической истории высших приматов должен быть отмечен качественно новый процесс развития, — та форма ароморфоза, которую И. И. Шмальгаузен назвал эпиморфозом. При чем

же тут «магистральный» прогресс и чем он отличается от «обыкновенного» или «ограниченного» прогресса? Таким образом, это понятие «магистрали» не способствует пониманию действительного хода развития мира животных и мира растений, а следовательно оно не нужно.

Во-вторых, без изучения конкретных фактов филогенетического развития органического мира нельзя утверждать, что линия, шедшая на человека, всегда была прогрессивной. По этому вопросу можно серьезно рассуждать только на основе конкретных фактов; а пока следует заметить, что некоторые исследователи допускали наличие в родословной человека таких отрезков, которые не только никак нельзя называть «ароморфозами»: они могут оказаться даже регрессивными. А раз «магистраль» содержала отрезки без повышения организации (в чем нельзя сомневаться) и даже отрезки регресса, то как можно говорить о «магистрали»? Нет, тут скорее место сложнейший путь эволюционного развития, а не триумфальный прогресс от эобионтов до человека.

Наконец, несколько слов об антропоцентризме. Мы уже сказали, что это выражение применительно к концепции, которой одно время придерживался Дж. Гексли, было употреблено нами небезоговорочно. Антропоцентрическое понимание филогенеза свойственно эволюционистам-идеалистам, а мы не имеем оснований причислять к таковым Дж. Гексли. Поэтому мы усматривали в его рассуждениях только такой шаг, который может привести к антропоцентризму. Типичным антропоцентрическим теоретическим построением является, например, концепция Ф. фон-Хюне, крупного, заслуженного специалиста по ископаемым низшим четвероногим, который прямо писал, что **целью** всеобщего филогенеза является человек и его бессмертная душа, и который дал графическое изображение этой картины исторического развития животных, где он вполне сознательно поместил человека не только в верхней схемы, но и в ее центре. Это уже настоящий антропоцентризм. Концепция Дж. Гексли, от которой он впоследствии отошел (Завадский и его ученики предпочитают об этом умалчивать), была определенным шагом в сторону антропоцентризма. Следующий шаг, дальнейшее приближение к идеалистической концепции антропоцентризма, представляет собой «магистральная» прогрессивная эволюция.

Мы уже отметили, что Миклин и Завадский воздерживаются от упоминания изменения воззрений Дж. Гексли на эволюционный прогресс. Это обстоятельство заслуживает нашего внимания. Так, Миклин (1967а, стр. 145) пишет: «Выделение «главной магистрали» прогресса живого К. М. Завадским и «неограниченного» прогресса Дж. Гексли основано на четком различении ароморфоза, идиоадаптации и специализации (по терминологии Дж. Гексли, анагенеза, кладогенеза и стазигенеза)». Но все дело в том, что ни один из последних трех терминов, на которых в последнее время остановился Дж. Гексли, не соответствует понятию эволюционного прогресса в любом, даже в самом широком смысле этого выражения: как мы уже отметили в предыдущей главе, этот ученый отказался от мысли, что эволюционный прогресс, или ароморфоз, есть одно из основных направлений эволюции. И нельзя замалчивать этот факт, когда речь идет о том, как относится он к идее восходящей эволюции.

Нам представляется удивительным то значительное место, которое в воззрениях Завадского, Миклина и их единомышленников занимает понятие эволюционной пластичности. Миклин считает совершенно бесспорным, что прогресс животных и растений характеризуется «общей закономерностью возрастания эволюционной пластичности» (Миклин,

1967а, стр. 143). Он думает, как и многие другие, что в ходе филогенеза «лишь немногие группы сохранили высокую эволюционную пластичность и возможность для дальнейшего прогресса их организации». Таким образом, «эволюционная пластичность» характеризует именно прогрессивно, «арогенно» развивающиеся группы. Но откуда знают это Завадский и Миклин? Какие изученные ими факты дают им основание говорить о «высокой эволюционной пластичности» вымерших представителей «прогрессивных» филогенетических линий? Нам, однако думается, что сторонники этой идеи совсем не пытаются обосновать ее фактами; а без этого она теряет всякий смысл. Факты же, если бы эти авторы к ним обратились, показывают, что многие группы, игнорируемые ими при рассмотрении проблемы ароморфоза, удивительно быстро эволюируют, испытывая широкую адаптивную радиацию, когда они попадают в условия среды, благоприятствующие такому «тахителическому» развитию. Если выражение «эволюционная пластичность» имеет какой-то смысл, то почему оно не применяется к таким случаям?

Императивная форма произведений Завадского и его ближайших соратников по вопросам эволюционного прогресса возымела свое действие. Она, по-видимому, произвела сильное впечатление на некоторых товарищей, которым показалось, что суровая расправа, учиненная упомянутыми влиятельными учеными над «ослушниками», свидетельствует и о силе и о правоте школы, «магистралистов». В заключительной части этой главы мы выскажемся более подробно о причинах столь мощного воздействия лидеров этой школы на умы некоторых научных работников. А здесь сошлемся в виде иллюстрации к только что сказанному, лишь на два случая, — две работы, появившиеся довольно скоро после первого разгромного выступления Завадского по вопросу об эволюционном прогрессе в органическом мире.

Первый из этих трудов принадлежит И. П. Мироновой (1962). Нетрудно видеть, что он был написан, главным образом, на основе материалов, рассмотренных в нашей книге по истории учения об эволюционном прогрессе. Миронова сочла нужным бросить нам совершенно несправедливое обвинение. В довольно неприужденном стиле она относит нас к числу тех авторов, которые «обвиняют Северцова чуть ли не во всех смертных грехах» (там же, стр. 58). Она очевидно допустила такой выпад, оскорбительный для нас, в расчете на то, что он будет одобрен влиятельными лидерами теоретической биологии. Мы не можем пройти мимо такого заявления почтенного автора, потому что наше молчание могло бы быть истолковано как знак хотя бы частичного согласия с такой оценкой нашего отношения к теоретическим трудам А. Н. Северцова. Мы не можем безоговорочно соглашаться со всеми идеями, которые выдвигал и развивал этот выдающийся ученый. Но мы относимся и всегда относились к нему с глубоким уважением. Он был одним из наших учителей, внушивших нам не только интерес, но и любовь к эволюционному учению. Мы решительно осуждаем несколько небрежное отношение отдельных товарищей к научным заслугам этого замечательного биолога-эволюциониста. Мироновой нравится «неограниченный прогресс» Дж. Гексли (стр. 60), но она несовсем понимает значение «ограниченного прогресса». Это понятие, по ее словам, «в отличие от «неограниченного прогреса», является весьма неопределенным и подлежит уточнению»

Другой пример — труд Р. Ш. Манадеевой (1962). Она (там же, стр. 63) утверждает, что мы принадлежим к тем авторам, которые отождествляют понятие «эволюция» с «морфологическим (магистральным) прогрессом». Между тем, всякий, кто хоть поверхностно знако-

мился с нашими работами по этому вопросу, знает, что мы выделяем эволюционный прогресс как особую черту эволюционного процесса, отнюдь не тождественную эволюции в целом. И уж крайне курьезно делать нас сторонником идеи «магистрального прогресса», к которой мы всегда относились отрицательно. Автор, по-видимому, не допускает мысли, что ныне кто-нибудь может дерзновенно отвергнуть идею «магистрали». Манадеева утверждает, что «эволюция (развитие) есть такое изменение материальных объектов, результатом которых является прогресс» (там же, стр. 72), что «прогресс (как результат развития) в самой абстрактной форме, в применении к материи, есть совершенствование» (стр. 73), что «понятие» прогресс живого «можно определить как совершенствование обменных процессов между организмом и внешней средой». И в то же время автора притягивает к себе магическое выражение «магистральный прогресс», пущенное в оборот работниками школы Завадского. Манадеева пишет: «Понятие «магистральный прогресс» отражает совершенствование живого на основном стволе древа жизни. Магистральный прогресс есть момент исторического прогресса, где в одно сливаются движение от старого к новому, от простого к сложному, от низшего к высшему. Не всякий прогресс есть исторический прогресс» (там же, стр. 73).

Манадеева думает, что только «магистральный прогресс», являя основной путь «развития живого», от старого к новому, означает «и осложнение организации, и поступательное движение от низших ступеней эволюционной лестницы к высшим» (стр. 71). На боковых же «стволах и ветвях древа жизни» дело, по Манадеевой, обстоит иначе. «Во всех побочных стволах древа жизни, — пишет она, — нет поступательного движения, т. е. развитие живого не идет в направлении к более высокой форме движения материи, не поднимает его по эволюционной лестнице» (там же, стр. 71). Одним словом, только магистральный прогресс — есть настоящий прогресс, да и тот есть результат всякой эволюции (развития). Воззрения автора можно охарактеризовать как дальнейшую примитивизацию того понимания эволюционного прогресса, которого придерживаются Завадский и его ближайшие ученики.

Вслед за Завадским и Миклиным разрешением вопросов прогрессивной эволюции занялись их многочисленные последователи.

Считая совершенно необходимым относиться внимательно ко всяким попыткам освещения явлений прогресса в эволюции организмов, мы в то же время вынуждены признать, что извлечение рациональных элементов из работ многих новейших авторов представляет огромные трудности.

Сборник тезисов докладов ленинградского симпозиума «Проблемы прогрессивного развития в живой природе и технике» (28—30 октября 1969 г.) открывается статьей А. Д. Заморского «Полимеризация систем как условие прогресса». Там мы находим ряд странных положений. Приведем некоторые из них. Прогрессивная эволюция животных имеет, по Заморскому, два главных направления: развитие на своем уровне (аллогенез) и переход на высший уровень («арогенез»). Автор явно забыл о том, что алломорфоз не может быть понимаем как одна из форм прогрессивной эволюции. Непосредственно далее автор пишет уже об ароморфозе, и утверждает, что «самый крупный ароморфоз — это полимеризация организма, когда высший организм строится из многих низших» (Заморский, 1969, стр. 7). В заключительном абзаце автор (там же, стр. 11) утверждает, что «изучение прогрессивной эволюции посредством анализа полимеризации

систем позволяет с новой стороны осветить **давно известные факты индивидов, построенных из многоклеточных»** (Подчеркнуто нами. — Л. Д.). Нам кажется, что такие формулировки говорят сами за себя, и внимательный читатель надлежаще оценит их без коментариев с нашей стороны.

Не удивительно, что товарищи, стремившиеся разрешить проблему прогресса путем анализа абстрактных понятий, обратили большое внимание на труды В. Франца, которым было уделено немало места в нашей работе по истории учения об эволюционном прогрессе (1956). При этом ученых, близких к Завадскому по своему подходу к изучению эволюции, привлекают к Францу не столько рациональный элемент его воззрений, сколько отождествление ароморфоза с прогрессом в технике (например, с разницей между старейшим железнодорожным поездом и позже появившимся сверхскоростным поездом). Это вполне соответствует тенденции заменить старые слова «организм», «живое существо», «живое тело» более научным термином «открытая система», что, по мнению некоторых поклонников современной научной моды, должно в скорости разрешить все проблемы изучения живой и неживой природы. Статья Т. И. Капраловой носит заглавие «Понятие о биотехническом прогрессе (по работам В. Франца)». Франц рассматривает организмы как технические устройства. Автор отмечает, что, по Францу, «основное значение в процессе усовершенствования принадлежит энергетическим показателям жизнедеятельности организмов» (1969, стр. 70). «В качестве биотехнических показателей совершенства структур и функций организмов Франц, — говорит Капралова, — рассматривает коэффициент полезного действия, «эффективность» или «доходность» (Ertrag) и производительность» (там же). Ценные моменты в работах Франца, посвященных прогрессу в развитии живой природы, мы отметили в нашей книжке по истории учения об органическом прогрессе. Но мы не можем согласиться с мнением Капраловой (1969, стр. 73), что «вся система понятий В. Франца о биотехническом прогрессе является ценной».

Франц резко опрубляет, сильно упрощает чрезвычайно сложные отношения, развертывающиеся в органическом мире, чем и вызывает восторг наших авторов-постнеодарвинистов. Эволюционный прогресс не может быть описан терминами « коэффициент полезного действия», «доходность», «производительность», хотя эти моменты надо учитывать при изучении прогрессивной эволюции. Вопреки мнению Франца, организмы — не «технические устройства», и сводить всю эволюцию и эволюционный прогресс только к техническим понятиям нельзя без вопиющего нарушения принципов диалектического материализма.

В ленинградском симпозиуме 1970 года Капралова выступила совместно с Т. А. Лукиной — опять по вопросу о биотехническом прогрессе, и опять по работам Франца. Тут во многом почти дословно повторяется то, что было написано в рассмотренной нами статье Капраловой (1969). Опять восторги по поводу замечательных идей Франца о биотехническом прогрессе. Вот общее заключение авторов по этому вопросу: «Таким образом, В. Франц ввел в эволюционную теорию понятие биотехнического прогресса, обосновал его и дал определения критерия прогресса. Обнаружив, что организмы имеют общие с техническими устройствами принципы организации, он установил их «коэффициент полезного действия», нужный для определения степени совершенства типа организации» (Капралова и Лукина, 1970, стр. 70).

В статье Капраловой и Т. А. Лукиной (1970) рассматриваются воззрения западно-германского палеонтолога О. Шиндевольфа на «биотех-

нический прогресс». Авторы восторженно оценивают рассуждения Шиндевольфа об аналогии между животными и техническими устройствами. Такие аналогии действительно существуют, об этом красноречиво свидетельствует бионика, но ведь нет ничего нового в словах Шиндевольфа о том, что вес тела, величина и плотность крыльев, сила летательной мускулатуры у летающих животных соответствуют техническим конструкциям, созданным людьми для летания. Такого рода соображения многократно высказывались биологами-материалистами, например — известным американским палеонтологом А. Ш. Ромером. Авторы подчеркивают, что Шиндевольф «сравнивает развитие технических изобретений с органической эволюцией» (стр. 72). Наличие одинаковых закономерностей развития техники в человеческом обществе и эволюции организмов Шиндевольф пытается объяснить на основе своей гипотезы типострофизма, которой этот знаменитый противник материалистических теорий в биологии давно прославился на весь мир, вызывая решительные возражения не только дарвинистов (И. И. Шмальгаузен, 1946, стр. 45 и 453), но и постнеодарвинистов. Авторы излагают соображения Шиндевольфа о типострофизме и типолизе. Эти соображения преподносятся Капраловой и Лукиной как нечто весьма ценное: «Автор (Шиндевольф. — Л. Д.) устанавливает общие закономерности, действующие в истории Земли жизни, человечества. Это прежде всего допущение сальтаций на ранних стадиях циклов развития. Везде — и в искусстве, и в технике, и в творчестве человека — Шиндевольф усматривает одинаковое трехфазное развитие: в орогенезе, в естественноисторическом цикле, в становлении, расцвете и упадке человеческих культур. Развитие органического мира и развитие человечества осуществляется в бесчисленных параллельных стволах: сверхспециализации ведут к регрессу и в органическом мире, и в истории человечества. Свою концепцию Шиндевольф называет универсальной теорией эволюции. Ей нельзя отказать **в изяществе и в оригинальности построения. С большим интересом читаются разделы, посвященные сравнительному анализу технических конструкций и аналогичных им устройств в органическом мире и в человеческом обществе.** Работа содержит много любопытных деталей и наблюдений. Однако нельзя согласиться с основной мыслью автора — с допущением **глубокой** аналогии процессов развития организмов в развитии человеческого общества» (1970, стр. 73. Подчеркнуто нами. — Л. Д.).

Мы вынуждены были привести столь обширный отрывок, ибо сами не верили своим глазам, читая статью Капраловой и Лукиной, выполненную под руководством Завадского и под его редакцией. Многие читатели, думаем, отказались бы верить нам, если бы мы сказали, что, за исключением последней фразы приведенного отрывка, статья представляет сплошное славословие не только Францу, но и Шиндевольфу, хорошо известному своей борьбой против теории естественного отбора, за таинственные факторы эволюции, за неограниченный идеализм в учении об эволюции. Это — один из выдающихся, крупнейших палеонтологов-идеалистов. Нам неоднократно приходилось разбирать учение Шиндевольфа, и при всем уважении к нему и именно в силу уважения к его убеждениям, мы называли и называем его идеалистом. Но почему же советские ученые, симпатизирующие взглядам этого выдающегося ученого, ревностного поборника ортогенеза, предпочитают

называться материалистами и сторонниками теории естественного отбора? Постнеодарвинисты западных стран решительно отмежевываются от воззрений Шиндевольфа — эти ученые все-таки материалисты (см. Дж. Г. Симпсон, 1953, стр. 231 и 259).

«Беспощадный» разгром, которому Завадский подверг нас за наше несогласие принять концепцию Дж. Гексли о «неограниченном» прогрессе, ведущем к человеку, за нашу очень осторожную и корректную критику этой концепций, произвел, по-видимому, глубокое впечатление на некоторых заинтересовавшихся эволюционным прогрессом философов. Не будем забывать, что в школе наших постнеодарвинистов Завадский занял почетное и влиятельное место главного специалиста по учению об эволюционном прогрессе. В этом отношении ему вторит даже такой авторитетный постнеодарвинист, как Яблоков. Пущенный Завадским тезис о термине «магистральном прогрессе» («магистральная линия прогресса»), ставшем крылатым словом у наших постнеодарвинистов, был принят ими как догмат, отрицание которого ставит ослушника в самое тяжелое положение. Поэтому не удивительно, что многие авторы, хотя бы мимоходом затрагивающие понятие эволюционного прогресса, спешат заявить, что они исповедуют этот догмат. Это мы видели на примере Молевича.

И даже С. Б. Морочник (1966), не проявляющий достаточной почтительности к идее «магистральности» (стр. 50), все-таки остается лойяльным по отношению к поборникам этой идеи. «Заметим, — пишет он (там же, стр. 51), — что «равнение на человека» у К. М. Завадского не означает антропоморфизма, так как возникновение человека, разумеется, не было «целью» живой природы».

Для авторов, работающих над изучением прогрессивной эволюции под эгидой Завадского, характерно стремление к заимствованию философских воззрений у западных, особенно американских ученых, Мы всегда стояли за необходимость тщательного изучения теоретических построений зарубежных ученых независимо от их основных установок. Но к о п и р о в а н и е их взглядов, н е к р и т и ч е с к о е усвоение таковых едва ли может принести пользу нашей науке, теоретической биологии. Заметим кстати, что, насколько нам знакомы труды биологов-теоретиков стран Западной Европы и Америки, никто из них, разрабатывая те или иные вопросы науки об эволюции органического мира, не уделяют большого внимания «общей теории систем». В книгах Дж. Гексли, Симпсона, Добжанского, Стеббинса, Олсона и других биологов-эволюционистов, пользующихся большим авторитетом среди ученых всего мира, особенно же среди постнеодарвинистов, почти не затрагиваются или вовсе не затрагиваются вопросы «общей теории систем» — дело обходится без всякой помощи со стороны этой теории. Совсем иное положение у той группы советских биологов, которая в настоящее время усиленно публикует теоретические работы в области эволюционизма. Почти все произведения фон Берталанфи и других теоретиков, разрабатывающих вопросы «общей теории систем», воспринимаются только что упомянутыми советскими учеными как святая святых, пред которыми надо только преклоняться и по поводу которых недопустимо ни малейшее критическое замечение. Мы не считаем эту позицию правильной, и нет сомнения, что ее отвергает подавляющее большинство советских естествоиспытателей. Мы не видим существенного обогащения нашей информации об эволюционном прогрессе в положении В. Г. Пушкина (1969, стр. 31) о том, что «более прогрессив-

ной оказывается та система, которая характеризуется более высоким уровнем самоорганизации». То же приходится сказать о фразе: «В плане внутренней активности самоорганизующихся систем прогрессивное развитие выступает как саморазвитие». Едва ли значительно углубляет понимание эволюционного прогресса тот так называемый информационный критерий прогресса, согласно которому «на более высоком уровне развития находится та система, которая воспринимает и перерабатывает в единицу времени относительно большее количество информации» (там же, стр. 31). Нам даже кажется, что такие формулировки ни на волос не приближают нас к познанию эволюционного прогресса и его закономерностей.

Статья А. К. Астафьева и В. Г. Пушкина (1970) посвящена вопросу об эволюции сложных систем. Считаем излишним излагать здесь то, что говорится в этой статье о понятиях, не имеющих прямого отношения к эволюционному прогрессу живой природы. Даже то, что там сказано о «живых системах», не особенно обогащает наши познания об ароморфозах. Что, например, ценного для теории эволюции и учения об эволюционном прогрессе имеют следующие строки: « Сложность живых систем характеризуется не только разнообразием входящих в эти системы компонентов, но и тем, что живые системы образуют различные формы организации, каждая из которых обладает специфическими закономерностями функционирования» (Завадский, 1966). К. М. Завадский указывает на существование таких форм организации, как организм, популяция — вид, биоценоз, биосфера. Упрощающие предположения касаются прежде всего организма и его составных частей, хотя могут относиться и к надорганизменным образованиям» (стр. 35).

Статья содержит много совершенно декларативных, ничем не подтверждаемых абстракций. «Естественный отбор, на повышение надежности — пишут авторы (стр. 36), — привел к образованию «избыточных» структур. Эта избыточность выражается в использовании дополнительных страхующих элементов и звеньев структуры. Следовательно, становление сложности биологических образований оказалось в зависимости от требования «быть надежным» (обладать «избыточностью»). Однако под страхующими структурами понимаются не любые дополнительные элементы, но лишь повторяющие и усиливающие те образования, которые подвержены какой-либо угрозе. Усложнение в прогрессивном развитии в значительно мере может быть объяснено включением в новые системы качественно преобразованных страхующих структур. Разумеется, страхующие структуры не возникают в природе целенаправленно: они закрепляются отбором благодаря полимеризации, понимаемой как увеличение числа одноименных элементов и структурных образований (Завадский, 1967). Подлинное усложнение связано с появлением разнообразия в пределах полимеризованной структуры и с превращением страхующих элементов в существенно необходимые для новой системы. Усложнение предстает как противоречивый процесс увеличения разнообразия и установления целостности живых систем».

Мы сочли нужным привести этот отрывок для того, чтобы дать читателю некоторое представление о стиле проводимого авторами, под сенью учения Завадского, исследования живых систем. Избыточность и надежность, страхующие структуры и полимеризация внушают читателю грустное чувство безнадежности оперирования этими абстракциями. Мы сохраняем в цитате, ради точности воспроизведения, ссылки на Завадского, составляющие существенный элемент статьи.

Следующая фраза производит на неподготовленного читателя впечатление чего-то очень передового, соответствующего нынешнему высокому уровню направлений в биологической науке: «В биологии различают два основных типа усложнения: усложнение, запрограммированное в генетических структурах, и филогенетическое усложнение, возникающее в прогрессивной эволюции живого» (там же, стр. 37). Но, во-первых и младенцам известно, что в индивидуальном развитии высших животных и растений происходит, как правило, усложнение строения и что в процессе филогенеза тоже совершалось обычно развитие в направлении усложнения. Однако такой ход онтогенетических и филогенетических изменений, как известно, наблюдается не всегда. А во-вторых, филогенетическое усложнение может происходить и без ароморфоза.

Авторы говорят об эволюции костистых рыб и отмечают, что форелевые имеют 80% ДНК млекопитающих. Далее они высказывают предположение о том, как «у древних **костистых** рыб (?-Подчеркнуто нами. — Л. Д.), вышедших на сушу (кистеперые)» увеличилось содержание ДНК. Этим ученым не важно, что кистеперые — вовсе не костистые рыбы, к которым относятся упоминаемые ими форелевые. Для уровня точности высказываемых авторами соображений такие тонкости не имеют ни малейшего значения. Они пишут, далее, что высший уровень генетической сложности был достигнут в период формирования сухопутных животных. Если бы Астафьев и Пушкин взглянули бы на изображение, например, Kiaeraspis, одну из позднесилурийских бесчелюстных хордовых форм, то они увидели бы, что по сложности строения центральной нервной системы, органов кровообращения, дыхания и некоторых других систем органов это примитивное хордовое не уступает, многим нынешним рыбам и даже превосходит их. Значит, нельзя ставить знак равенства между сложностью и высотой организации.

Особенное ударение ставят авторы, как и другие адепты данной школы, на недавно введенные термины, не особенно заботясь о применении их в точном смысле. «Прогрессивная эволюция производит все лучшие и лучшие **программы** для **решения** имеющихся **задач»** (стр. 41).

Тем не менее надо признать вполне здравой мысль авторов, что «причинное объяснение сложности живых систем (конечно, нельзя просить авторов сказать проще: «организмов»! — Л. Д.), сталкивается со значительной трудностью, ибо оно предполагает **неизбежное истолкование исторического прошлого** (там же, стр. 43. Подчеркнуто нами. — Л. Д.) Действительно, это пренеприятное обстоятельство. Для его признания авторам пришлось совершить акт большого мужества. Мы даже удивляемся, как это редакция сборника (Завадский и Ю. Мелещенко), усыпленная почтительным упоминанием Завадского почти на каждой странице, не заметила крамольного характера этой фразы. Ведь это положение обязывает исследователей прогрессивной эволюции изучать исторический процесс, историческое прошлое, факты палеобиологии, а это резко расходится с фундаментальными принципами новейшей «теории арогенеза»!

Н. И. Жуков (1969) посвятил свое исследование «информационному критерию» прогресса в живой природе. Он пришел к следующему заключению: «Наиболее существенным и наглядным критерием прогресса в живой природе следует считать степень сложности связанной

информации (памяти), определяющей функциональные возможности всякой биологической системы, а также скорость переработки и объем получаемой из окружающей среды свободной информации» (там же, стр. 63). По нашему мнению, эта формулировка, хотя она и содержит кое-что близкое к истине, в целом вносит путаницу и отводит автора от правильного понимания сущности эволюционного прогресса.

Т. М. Аверьянова (1969, стр. 40) думает, что ей удается разобраться в вопросе об «а р о г е н н ы х» (ароморфных) п о п у л я ц и я х. Она пишет: «Популяции вида нервноценны по своим эволюционным возможностям». Развивая идеи Завадского и Миклина, она находит, что в пределах одного вида одни популяции «организованы таким образом, что вероятность их специализации велика, другие же имеют больше шансов избежать ее». Первые обычно являются тупиковыми ответвлениями эволюционного потока, вторые же становятся, по Аверьяновой, родоначальниками «арогенных» филумов. На этом основании автор говорит об «арогенной популяции». Трудно, однако, понять имеет ли автор в виду какие-то конкретные примеры «арогенных» и «тупиковых» популяций, или выдвигает это представление чисто умозрительно. Нам не приходилось встречаться с реальными случаями, которые позволяли бы различать эти две категории популяций одного и того вида. Мы не знаем такого критерия эволюционного прогресса, который позволил бы устанавливать, что та или иная популяция данного вида должна пойти и пойдет по пути прогрессивного филогенетического развития, а другая популяция, наоборот, обречена на тупиковую специализацию. Нетрудно видеть, что идея ароморфной (или «арогенной») популяции является спекулятивным построением, которому не соответствует никакая реальность в живой природе.

Стремление некоторых авторов заимствовать понятия и термины из различных наук, едва ли помогает этим ученым разобраться в сущности явлений эволюции. Между тем люди, интересующиеся прогрессом в эволюции организмов, иногда хватаются за такие понятия, рассчитывая с их помощью вскрыть сущность прогресса в филогенезе. Так, А. К. Астафьев (1969, стр. 43) широко пользуется терминами «надежность» (под которой понимается способность живых систем к поддержанию и сохранению устойчивости их функционирования и развития при наличии вредных воздействий) и «избыточность» (то есть превышение показателей системы по сравнению с минимально необходимыми для ее функционирования и развития). Такими терминами автор, если так можно выразиться, манипулирует в пустом пространстве — он обходится без тщательного анализа конкретных филогенезов. Он выражет некоторые мысли, иногда более или менее правильные, с помощью терминов «система» (всесто «организм»), «надежность», «избыточность» и т. д. И просто удивительно, как он не замечает, что такое рассмотрение прогрессивной эволюции органического мира не приводит его ни к чему новому по сравнению с тем, что писалось до него на обычном, обиходном и общепонятном языке. Между тем щеголяние терминами «общей теории систем», связанное с высокомерным, презрительным отношением к серьезным попыткам разобраться в сути прогрессивной эволюции на основе фактического материала, создавая видимость научного анализа, в действительности задерживает изучение и осмысливание явлений эволюции.

Об эволюционном прогрессе немало писал один из лидеров наших постнеодарвинистов Яблоков (1966, 1968 и 1969). Ему принадле-

жит, в частности, статья о разных формах прогрессивного развития в органической природе (1968), помещенная в книге «Проблемы эволюции», т. I.

Первой задачей автора было показать противоречивость и неопределенность высказываний Дарвина по этому вопросу. Мы уже отметили, что в трудах Дарвина идея прогресса развивается последовательно и с большой глубиной, с осторожностью, какая характерная для диалектически мыслящего материалиста.

О том, насколько тщательно работал Яблоков над произведениями Дарвина свидетельствует весьма своеобразный факт — в своем роде, насколько нам известно, единственный в истории науки об эволюции. Яблоков приводит «цитату» из Дарвина, которую он считает «примером противоречивости и неточности формулировок» основателя эволюционного учения. Вот этот отрывок: «Эволюционный прогресс, который, как нам кажется, было бы удобнее, во избежание недоразумений, называть филогенетическим прогрессом, принимается обычно как процесс повышения организации, как развитие относительно более высоко организованных форм из менее высоко организованных» (Яблоков, 1968, стр. 99). Мы не знаем, какую «противоречивость» нашел в этой фразе уважаемый автор. Но дело не в этом. Перед нами — чрезвычайно любопытный случай. Эта фраза принадлежит отнюдь не Дарвину. Это нам оказал Яблоков высокую честь, приписав Дарвину отрывок из нашей работы. Это написал не Дарвин, а Давиташвили. Да, Яблоков взял отрывок со стр. 44 нашей книги «Очерки по истории учения об эволюционном прогрессе» (1956) и приписал этот отрывок Дарвину.

Основным своим достижением в области изучения эволюционного прогресса автор считает выделение «нескольких форм прогресса в органической природе» (там же, стр. 112). Эти формы следующие: «неограниченный прогресс», биологический (экологический) прогресс, ограниченный (групповой) прогресс, морфофизиологический прогресс (ароморфоз, или, лучше, арогенез) и биотехнический (морфотехнический) прогресс (там же, стр. 112). Может показаться неуместным в научной книге разбирать ошибки совершенно элементарного характера. Но ведь это необходимо, когда приходится иметь дело с произведением одного из признанных лидеров «синтетической теории эволюции». В разработанной Яблоковым классификации форм прогресса бросается в глаза прежде всего отсутствие в ней единого принципа классификации (principium divisionis), вследствие чего отдельные «формы» перекрывают одна другую (см. Н. И. Кондаков, 1967, стр. 74—76). Таким образом возникла безнадежная путаница. Прежде всего, сам Яблоков говорит, что «понятие биологического прогресса, по А. Н. Северцову, отражает успех группы организмов в борьбе за существование» (Яблоков, 1968, стр. 108. Подчеркнуто автором. — Л. Д.). Если так, то ведь нельзя противопоставлять «биологический прогресс» всем остальным «формам» прогресса, который признает автор. Можно, с грехом пополам, противопоставлять «неограниченный прогресс» «ограниченному», хотя, как мы уже сказали, едва ли можно признать такое противопоставление удачным. Но «морфофизиологический прогресс» (ароморфоз, или «арогенез») в понимании самого Яблокова, никак нельзя противопоставлять, например, «неограниченному прогрессу».

«Морфотехнический», или «биотехнический» прогрес», по словам Яблокова (там же, стр. III и 113), охватывает явления совершенствования органов и систем, направленных к выполнению определенных задач. Но ведь это — не прогресс, а явление, которое именуется специализацией, или идиоадаптацией, по Шмальгаузену — алломорфозом. И мы думаем, что едва ли кто-либо, кроме Яблокова ,отнесет это явление к понятию прогресса. Это — лишь часть возражений, которые надо выдвинуть против классификации «форм» прогресса, предложенной Яблоковым.

В маленькой заметке «О концепциях прогресса в живой природе» Яблоков (1969) повторяет свои ошибки, несостоятельные тезисы, развиваемые им в других статьях. В частности он презрительно упоминает «неопределенное дарвинское» (!—Л. Д.) понимание «прогресса вообще» и считает целесообразным рассматривать такие «типы прогресса», как «прогресс неограниченный», «прогресс групповой» (ограниченный), прогресс экологический (биологический), прогресс биотехнический и прогресс биогеоценотический. Вполне справедливо принимая, что «решительный шаг в развитии» теории прогрессивного развития в природе (очевидно имеется в виду живая природа, ибо А. Н. Северцов не касался вопросов развития природы вообще, включая сюда неживую природу) был сделан А. Н. Северцовым, автор утверждает, что «дальнейшее развитие теории прогрессивного развития связано с именами Дж. Гексли, Н. К. Кольцова, П. В. Серебровского и Дж. Б. Холдена, показавших недостаточность общепринятых критериев прогресса и наметившими основные пути разработки проблемы» (стр. 103).

Можно предполагать, что Яблокову принадлежит раздел «Эволюционный прогресс» в «Кратком очерке теории эволюции» Н. В. Тимофеева-Ресовского, Н. Н. Воронцова и А. В. Яблокова (1969). Тут почти дословно повторяется, с той же самой орфографической ошибкой, то, что писал в одной заметке Яблоков (1969). Приводим эту фразу с сохранением орфографии подлинника: «А. Н. Северцов (1914, 1935) впервые разделил неопределенное дарвинское (! — Л. Д.) понимание прогресса и «вообще» на прогресс биологический и прогресс морфофизиологический» (Тимофеев-Ресовский, Воронцов и Яблоков, 1969, стр. 276). Это, конечно, не исключает солидарной ответственности авторов книги, поскольку в ней нигде не сказано, что данный раздел принадлежит Яблокову.

В этом разделе говорится, что Гептнер (1965) предложил наглядный критерий биологического прогресса — число видов, содержащихся в разных родах. Из контекста явствует, что здесь имеется в виду «биологический прогресс» в понимании А. Н. Северцова, который нельзя смешивать с ароморфозом. Гептнер употребляет этот термин несколько сбивчиво, путая его с иным его пониманием, которого придерживался, например, Дж. Гексли. Авторы книги, по-видимому, в общем поняли значение термина А. Н. Северцова, и соответственно утверждают, что и туберкулезная бацилла и человек «биологически прогрессивны, поскольку они существуют в данный момент». Они различают еще биотехнический прогресс, ограниченный (групповой) прогресс, неограниченный прогресс и биогеоценотический прогресс.

Мы сожалеем, что нам пришлось остановиться на воззрениях Яблокова и особенно сожалеем о том, что мы не смогли найти в его работах положительного вклада в учение об эволюционном прогрессе. Хотелось бы надеяться, что этот исследователь, живо интересующийся вопросами эволюции, пересмотрит свои взгляды и, отказавшись от

своих промахов, внесет свою долю в познание восходящей эволюции органического мира.

За последнее время было опубликовано немало работ по проблеме эволюционного прогресса, принадлежащих авторам, которые в той или иной мере придерживаются стиля, выдержанного в трудах Завадского, Миклина и Яблокова. Но даже среди таких исследователей некоторые явно отклоняются от догматов указанной школы, развивая мысли, безусловно залсуживающие внимания биологов, интересующихся проблемой ароморфоза. Здесь мы рассмотрим некоторые работы таких исследователей.

А. Г. Пономаренко (1969) очевидно не остался вне влияния тенденций, наиболее последовательными выразителями которых являются представители школы Завадского-Миклина-Яблокова, но все же видит некоторые слабые стороны этих тенденций и, правда, в довольно робкой форме, отмежевывается от крайностей самоновейшего понимания эволюционного прогресса. Пономаренко, однако, находит, что в качестве критерия прогрессивности следует принимать близость данной формы к «более высокой форме движения материи, т. е. к «обществу». Нам думается, что он допустил тут неосторожное выражение, потому что никак нельзя думать, что все филогенетические линии, хотя бы и прогрессивные, в своем развитии приближаются к обществу (речь, конечно, идет о человеческом обществе). «Наиболее легким выходом было предложение Дж. Гексли о выделении одной единственной линии в развитии животного мира, восходящей от протобионтов к человеку. Этой единственной ветви приписывается неограниченный прогресс, тогда как все остальные считаются преобретшими те или иные признаки, навсегда закрывшие им путь к сближению с общественой формой движения материи». Пономаренко вполне справедливо утверждает, что «такое предположение нельзя считать правильным».

Однако Пономаренко находит, что это странное положение «конечно, не является антропоцентрическим как утверждали некоторые его противники» (там же, стр. 90). Трудно понять, как можно концепцию, которая считает прогрессивной только одну филогенетическую линию, приведшую от «протобионта» к человеку, считать совершенно свободной от антропоцентризма. Пономаренко думает, что недостатком этой концепции является только то, что она, «к сожалению, допускает только ретроспективный подход». Неуверенно критикуя это странное построение, Пономаренко говорит, что «при последовательном применении этого критерия выделение ветви неограниченного прогресса возможно только после того, как какое-либо животное оказалось спосбным стать создателем общества». Но позволительно спросить, как надо расценивать возможности прогрессивной эволюции тех форм, никакие потомки которых не создали общества. Ведь человек произошел от какого-то одного вида высших человекообразных обезьян: если эволюция филогенетических цепей в направлении этой предковой (по отношению к человеку) формы А есть «настоящий», стопроцентный ароморфоз, то неужели эволюция в направлении ближайших к А форм того же рода представляет собой качественно иное явление? Нам думается, что Пономаренко просто не решился пойти против директивных указаний некоторых наших коллег. Это предположение кажется нам тем более вероятным, что далее он рассуждает достаточно последовательно: «При этом, — говорит он (1969, стр. 90), — игнорируется тот факт, что то, какое именно животное станет общественным,зависит от многих случайных событий».

Вполне вразумительно звучат и дальнейшие рассуждения Понома-

ренко: «Нельзя признать справедливым и отрицание возможности неограниченного прогресса для всех остальных линий развития, не ведущих к человеку. В последнее время даже убежденные сторонники единственной линии неограниченного прогресса вынуждены отказываться от таких представлений». Тут он ссылается на «неожиданные результаты изучения дельфинов». Заметим, что Пономаренко несколько преувеличивает степень понимания прогресса у таких лидеров наших постнеодарвинистов как Завадский, Миклин и Яблоков, — они упорно настаивают на своем, очевидно, не смущаясь ожидающим их полным фиаско их воззрений. Смелое заявление Пономаренко о том, что нельзя отрицать возможность «неограниченного» прогресса для всех остальных линий развития, было дерзким проявлением непокорности по отношению к «магистралистам», владеющим ключевыми позициями в обсуждении вопросов «арогенеза». Далее Пономаренко высказывается против положения о том, что чем выше организм, тем больше у него возможности к расширению среды существования, к приобретению «приспособления к новым условиям, ранее оставшимся недоступными для организма» (Яблоков, 1969). Пономаренко утверждает, что такие представления связаны с отсутствием строгого определения понятия среды. По нашему мнению, Пономаренко здесь слишком категорично отвергает только что приведенное положение, которое Яблоков заимствовал у предшествующих авторов, допустив, правда, искажающее суть упрощение. По мнению Пономаренко, для находящихся в одной и той же точке пространства различных организмов среда существенно различна; он находит, что «отдельные свойства пространства, которые выступают для данного организма как факторы среды, полностью определяются... свойствами самого организма» (стр. 91). Этот автор, по-видимому, имеет в виду то обстоятельство, что организмы живущие на одном и том же участке, даже в одной и той же точке, могут существенно различаться друг от друга экологически, занимать разные экологические ниши в зависимости от свойств органических форм. Но нелегко понять дальнейшее рассуждение автора: «С последней точки зрения более сложные организмы, всеми принимаемые за более прогрессивные, имеют более узкую среду». Тут уже налицо saltus in demonstrando (скачок в доказательстве): автор не объясняет, почему прогрессивное развитие должно обязательно вести к сужению среды. Правда, автор ссылается на то, что «сам человек представляет собой одно из наиболее стенобиотных животных». Но, во-первых, едва ли правильно привлекать антропогенез при изучении общих черт прогрессивной эволюции: прогресс, выражающийся в становлении и развитии человека, есть совершенно особое, специфическое явление, которое, например, по мнению Шмальгаузена, заслуживает особого термина — «эпиморфоз». Во-вторых, едва ли можно считать человека одним из наиболее стенобионтных животных, поскольку человек живет и благоденствует во всех климатических поясах, на самых разнообразных гипсометрических уровнях поверхности суши, а также на поверхности океанов и в их глубинах. А в наши дни человек распространяет свою деятельность не только в глубины земной коры, но и в космос.

Дальнейшее изложение, однако, показывает, что автор тоже признает экспансию организмов в среде за признак прогрессивной эволюции. Он пишет: «Эти сложные организмы приобретают способность активно находить в окружающем их мире такие точки, где состояние переменных, входящих в их среду, благоприятно для их существования. Наиболее высоко организованные из них приобретают даже способ-

ность создавать эти нужные им условия в любой точке пространства; однако наиболее полно это свойство выражено у человека» (стр. 92).

Так как господство высших организмов над окружающим миром обеспечивается главнейшим образом системами органов, непосредственно взаимодействующих с окружающим миром, то «прогрессивное развитие оказывается связанным в первую очередь с изменениями в эктосоматических органах, а не с принципиальными перестройками общего плана строения, ароморфозами, а тем более не с общим повышением энергии жизнедеятельности», как неоднократно указывалось» (там же). Пономаренко утверждает, что эктосоматические органы можно разделить на эффекторные механизмы, органы чувств и системы афферентного синтеза. Эффекторные механизмы в прогрессивном развитии довольно быстро достигают высокого совершенства; роль органов чувств в прогрессивном развитии оказывается большей, ибо на их основе развиваются системы обмена информацией между организмами, входящими в тесные группы; на высших этапах прогрессивного развития основную и определяющую роль начинают играть системы афферентного синтеза, обеспечивающие обработку информации, поступающей в организмы.

В ходе прогрессивного развития важнейшую роль приобретает изменение поведения. С ходом прогресса поведенческие критерии приобретают все большее значение.

Все эти расуждения, конечно трудно опровергнуть — они чисто умозрительны и не подтверждены фактическим материалом. Они могут служить в качестве рабочих гипотез совершенно предварительного характера, но излагать их в категорической форме считаем безусловно преждевременным. Преподнося их как твердо установленные истины, Пономаренко отдает дань господствующему с недавних времен стилю Завадского, Миклина, Яблокова и их единомышленников.

Пономаренко подходит к изучению проблемы прогресса в эволюции несколько иначе, чем только что упомянутые авторы. Он в основном тоже оперирует общими фразами и чисто теоретическими понятиями, абстракциями, но в отличие от правоверных последователей лидеров этой школы, различает некоторые крупные недостатки их концепций, не говорит о «магистральном прогрессе» и высказывает определенные интересные соображения, которые должны быть учтены при построении общей теории эволюционного прогресса.

Пономаренко (1971) принадлежит также интересная статья о роли системно-структурных взглядов в формировании представлений о прогрессивном развитии органического мира.

Автор начинает с того, что проблема прогрессивного развития органического мира является одной из важнейших (в философском и методологическом отношении) проблем биологии и что, тем не менее, «она очень мало разработана» (стр. 179). Автор утверждает — не без основания, — что «она оказалась неразрешенной в рамках классического дарвинизма и в синтетической теории эволюции» (там же). Дарвин и его ближайшие последователи «не объяснили быстрого направленного прогрессивного развития живой природы». В этих словах есть доля истины; однако, причины такого положения могут оказаться различными. С нашей точки зрения, классический дарвинизм сделал немало для разрешения этой проблемы — нельзя игнорировать работы самого Дарвина, В. О. Ковалевского, А. Н. Северцова, Шмальгаузена и многих других ученых, стоявших на позициях классического дарвинизма. Эти биологи высказывали плодотворные мысли и обосновывали их. Было бы глубоко несправедливо перечеркивать достижения этих естес-

твоиспытателей-мыслителей или приравнивать к нулю сделанное ими для раскрытия проблемы прогресса живой природы. Иное дело «синтетическая теория эволюции». Ее вклад в учение об эволюционном прогрессе рассматривается в других местах этой книги, а здесь только отметим, что окончательные итоги, достигнутые постнеодарвинистами в этом отношении, действительно, невелики.

Пономаренко вполне прав утверждая, что эволюционный прогресс должен получить причинное объяснение. «Адаптивная ценность прогрессивных, сложно построенных систем далеко не очевидна» (стр. 179). Учитывая тот факт, что до конца 30-х гг. на западе господствовали идеалистические объяснения эволюции (неоламаркизм, теория ортогенеза и ее разновидности), а с конца 30-х гг. в США, Англии и некоторых других странах господствующее положение заняла механистическая материалистическая «синтетическая теория эволюции» постнеодарвинистов, понятно, что эти биологи не находили, да пожалуй и не искали причинного объяснения эволюционного прогресса. «Отсутствие очевидной действующей причины, — справедливо замечает Пономаренко (там же), — заставляла многих исследователей обращаться к поискам причины конечной, и учение о прогрессе стало одним из основных убежищ идеализма в биологии» (подчеркнуто нами. — Л. Д.).

Далее, однако, следуют довольно малопонятные положения. Пономаренко думает, что на фоне «нарастающей общей сложности большая часть организмов не испытывает прогрессивного развития, а часто и регрессирует, упрощается». Ссылаясь на то, что именно простые организмы образуют большую часть биомассы Земли и являются основой биологического круговорота веществ, Пономаренко находит, что «тем самым упрощение оказывается по крайней мере не менее адаптивным ответом на общее усложнение органического мира, чем прогрессивное развитие».

Качественная специфика живого, рассуждает далее Пономаренко, определяется в первую очередь присутствием в нем управляющих систем. Система же с управлением не может быть «как угодно простой» (стр. 180). Усложнение, прогресс безграничны, упрощение же неизбежно ограничено. Число экологических ниш, годных для обитания наиболее простых существ, ограничено. В одной нише может существовать лишь один вид; следовательно, число видов, могущих существовать одновременно на Земле, конечно. Всякий новый вид неизбежно должен оказываться более сложным. «Быстро исчерпав возможности упрощения, жизнь должна была развиваться преимущественно прогрессивно. Таким образом, уже самым фактом появления жизни было предопределено прогрессивное развитие» (стр. 180). Так, по мнению Пономаренко, «стремление к прогрессу» получило материалистическое объяснение. Целесообразный ответ системы на разнообразие внешних воздействий возможен, по Пономаренко, только за счет не меньшего разнообразия способов поведения самой системы, что предполагает сложность ее строения и поведения. Таким образом, автор убежден, что загадка прогресса в общем разрешена: живое содержит управляющие системы, это предопределило его прогрессивное развитие. «С повышением общей сложности экологических систем адаптивная ценность дальнейших усложнений все время повышается; следовательно, здесь мы имеем систему с положительной обратной связью, неизбежно направляющей органический мир по пути прогрессивного усложнения» (стр. 181).

Что касается критериев уровня прогрессивного развития, то «в последнее время все более становится ясным, что уровень прогрессивного развития» связан с мощностью управляющих систем, со способностью системы регулировать свои взаимоотношения с окружающей средой. «Остаются, правда,—признает автор,—значительные трудности с биологическим истолкованием и частным применением этого критерия» (стр. 181). Однако и здесь, по мнению автора, выручает системный подход, так как особое значение имеют системы, обеспечивающие активность организмов, в первую очередь активность, «направленную на будущее».

На этом мы закончим рассмотрение статьи Пономаренко. Эта маленькая заметка на четырех неполных страницах малого формата, как думает автор, в основном решила проблему прогрессивной эволюции. К затронутым здесь вопросам нам еще придется вернуться. Но уже тут позволим себе высказать некоторые сомнения в действенности примененного автором метода разрешения труднейшей эволюционной проблемы. Во-первых, возникновение новых таксонов любых рангов всегда зависит от изменчивости и естественного отбора конкретных форм животных в конкретной естественной обстановке. Проблема прогресса не может получить достаточное освещение без изучения хода эволюции путем естественного отбора в определенных условиях среды и без выяснения условий и закономерностей этого направленного изменения. Общие рассуждения об усложнении в ходе эволюции дают для познания прогресса очень мало или ничего не дают. Во-вторых, даже среди в общем сложно устроенных организмов надо уметь отличать более высоко организованные формы от менее высоко организованных не только по сложности, по возрастающему усложнению строения и функций: надо, по возможности, полно изучить сравниваемые организмы, причем может оказаться, что некоторые, по крайней мере, системы органов более высоко организованных устроены проще соответствующих систем менее высоко организованных. Общие фразы об управляющих системах тут мало помогут исследователю, серьезно изучающему ход восходящей эволюции и ее закономерности.

Одним из авторов, активно работающих в области учения об эволюционном прогрессе, является А. П. Расницын. Одна из его статей начинается с заявления, что «для анализа факторов, лежащих в основе прогресивного развития живого, полезно (подчеркнуто нами. Л. Д.) рассмотреть некоторые наиболее важные случаи несомненного морфофункционального прогресса» (1969, стр. 94), близкого к введенному А. Н. Северцовым термину морфофизиологического прогресса. Позволим себе тут отметить некоторые характерные черточки этого, в общем правильного, замечания. Во-первых, для анализа факторов прогресса не только полезно, но и абсолютно необходимо рассмотрение конкретных случаев прогресса, и притом не некоторых, а, по возможности, всех известных или, по крайней мере, — как можно более многочисленных. Во-вторых, мы считаем совершенно неправильным замену принятого А. Н. Северцовым термина «морфофизиологический прогресс» термином «мофофункциональный прогресс»: такая замена не способствует раскрытию научных истин. Далее автор пишет: «Кроме того, Северцов, на наш взгляд, слишком тесно связывал морфофизиологический прогресс с интенсификацией энергетики организма, тогда как, по данным И. А. Аршавского, например, интенсивность основного обмена у более прогрессивных форм нередко снижается». Позволим себе сослаться здесь на наши работы, где высказывается и развивается та же мысль (1961а, и 1961б).

Посмотрим же, какие случаи морфофункционального прогресса приводит автор для анализа факторов прогрессивного развития.

Первый такой случай — самовозникновение жизни. Но это — не ароморфоз, а качественно иное событие, которое не следует смешивать с ароморфозом. Живое, по Расницыну (1969, стр. 94), — является «ультрастабильной системой»: оно обладает способностью «регулировать свои взаимоотношения со средой таким образом чтобы это регулирование оказывалось возможным и в дальнейшем» — путем размножения с наследуемой изменчивостью. «Случайное изменение доорганической системы, приближающее ее свойства к ультрастабильности, уменьшает вероятность утраты этих изменений в дальнейшем и увеличивает вероятность новых изменений в том же направлении (естественный отбор на ультрастабильность). Таким образом одна только возможность возникновения объектов со свойствами живого делает статистически неизбежным появление жизни» (стр. 95).

Покончив таким манером с проблемой возникновения жизни, автор приступает к рассмотрению эволюционного прогресса живых существ. Это тоже представляется ему чрезвычайно простым и легким.

«Дальнейшая эволюция жизни, — разъясняет он (стр. 95), — сопровождается прогрессивными изменениями, идущими в четырех основных направлениях» (стр. 95). Эти направления следующие: 1) дальнейшее совершенствование ультрастабильности с одновременным испытанием способов поведения; 2) развитие свойств ультрастабильности при последовательном испытании способов поведения; 3) возникновение абсолютного регулирования и 4) рационализация развития и совершенствование энергетики организма, его обмена веществ, обеспечивающих деятельность перечисленных выше регуляторных механизмов живого.

Справедливость требует отметить, что автор пытается пояснить в чем состоят эти направления. Но совершенно несомненно, что он, к сожалению, не выходит за рамки чистых абстракций.

Как ни тягостно перебирать подобные, сугубо умозрительные, рассуждения, мы вынуждены сделать это для того, чтобы показать их ненужность.

«Совершенствование ультрастабильности с одновременным испытанием способов поведения проявляется в эволюции основных структур, связанных с размножением. Возникновение РНК, ДНК, митоза упорядочивает процессы деления клеток и передачи наследственной информации, обеспечивает определенный контроль над изменчивостью». Но известно ли уважаемому автору, когда и у каких организмов появились РНК, ДНК и митоз? А если не известно, то много ли даст нам рассуждение о воображаемом упорядочивании процессов деления клеток и упорядочивании передачи «наследственной информации»? Проследим дальнейший ход рассуждения автора. «Еще больший эффект в этом направлении дали появление мейоза и полового процесса (частичная замена неадаптивной в большинстве случаев мутационной изменчивости менее опасной комбинационной), организация ДНК и хромосом (группы сцепления, блок генов при инверсиях и т. д. (...) и дифференциация полов (...). Причины появления всех этих изменений те же, что и причина возникновения жизни — отбор на ультрастабильность». Откуда известна автору вся приведенная серия событий в истории органического мира? Мы отнюдь не возражаем против чисто умозрительных теоретических построений; но целесообразно ли в освещении вопросов ароморфоза ставить во главу угла именно самые спекулятивные рассуждения? Можно ли при этом обойтись без разбора кон-

кретных случаев восходящего филогенеза? Можно ли утверждать, что хотя бы на этом, относительно раннем, этапе эволюции не было никакого иного естественного отбора, кроме естественного отбора на «ультрастабильность»?

Дальше автор пишет (стр. 96): «Ультрастабильность путем последовательного перебора случайно отличающихся способов поведения, т. е. методом поиска и остановки (часто называемым также методом проб и ошибок), в отличие от предыдущего типа ультрастабильности, характерна для организменного уровня, а не для уровня клона и популяции». Думаем, что эта достаточно неуклюжая фраза говорит сама за себя. Она не может ни в какой мере осветить ход ароморфоза как он в действительности происходил в природе. Она содержит спасительное упоминание «метода проб и ошибок», что представляется, по-видимому, лучшей из «стратегий», обеспечивающих благосклонность определенной доминантной группы биологов по отношению к автору. Но никакие формы «ультрастабильности», первоначально возникшей, по Расницину, при переходе от неживого к живому, не могут служить в качестве критерия для опознавания ароморфной эволюции.

Мы могли бы проследить дальнейший ход изложения Расницына. Но в том то и состоит огромное стратегическое преимущество нанизывания абстракций, что они содержат не только одну какую-нибудь ошибку, фундаментальное заблуждение; они представляют собой целый клубок, бессвязное нагромождение маловероятных, туманных, но частично и правильных, суждений. Полное опровержение таких заблуждений потребовало бы, вероятно, в три-четыре раза больше места, чем объем всей разбираемой статьи.

Приведем только заключительные соображения автора.

Морфофункциональный прогресс состоит, по Расницыну (стр. 97), в совершенствовании регуляторных способностей организмов и в развитии механизмов, обслуживающих деятельность регулятора: онтогенеза и приспособлений к добыче и использованию пищи. Прогрессивное развитие вызывается отбором, так как усиление регулятора увеличивает вероятность выживания организма и вида. Прогрессивным формам не удается полностью вытеснить более примитивные, так как усиление регулятора приводит к усложнению организма и его онтогенеза и к повышению потребностей в энергии, которые далеко не всегда могут быть компенсированы.

Таким образом, статья Расницына не касается ни высоты организации каких-либо живых существ нашего времени, ни хода прогрессивного развития каких-либо групп в геологическом времени. Она, как и многие другие статьи, некоторых ученых, поставивших перед собой задачу изучения ароморфоза, не идет дальше разбора выдуманных автором абстракций. Но в то же время в это путанное нагромождение абстракций вкраплены отдельные интересные мысли, которые стоило бы выделить и развить на основе фактов необиологии и палеобиологии.

Многие биологи очень часто употребляют термины «микроэволюция», «макроэволюция» и, несколько реже «мегаэволюция». Различают эти виды эволюции, в общем, по масштабу эволюционных изменений. Эти термины употребляются далеко не всегда в совершенно одном и том же смысле. Обычно под микроэволюцией подразумевается эволюция в пределах вида, процесс, совершающийся на подвидовом ли более низком уровне, а макроэволюция — как процесс, происходящий на видовом или более высоких уровня (Симпсон, 1944, стр. 57). Б. Ренш (1954, стр. 1) по этому поводу писал, что он предпочитает этим терминам выражения, соответственно, «инфраспецифическая» (под-

видовая, инфравидовая) и «транспецифическая» (надвидовая эволюция). Из этого видно, что Ренш относил образование новых видов к области макроэволюции. Олсон (1965) определяет микроэволюцию как «эволюцию на очень низких уровнях, на уровне подвида или ниже» (стр. 284), а макроэволюцию — как «эволюцию приблизительно на видовом уровне». Симпсон (1944, стр. 105) ввел термин «мегаэволюция», которую он понимал как эволюцию на еще более высоких уровнях. После, как известно, Симпсон (1953, стр. 339) нашел целесообразным отказаться от терминов микроэволюция, макроэволюция и мегаэволюция. Он писал: «Теперь я склонен думать, что все эти три несколько чудовищные терминологические новшества выполнили назначение, которое они, может быть, имели, и ныне ясность выиграет, если отказаться от них». Однако многие постнеодарвинисты, в частности советские, стараются сохранить эти термины (правда, гибридные, но зато импозантно, по-научному, звучащие), которыми довольно удобно прикрывать скудость идей, относящихся к историческому развитию органического мира и к закономерностям этого процесса.

Рассуждения о макроэволюции, противопоставляемой модусу «микроэволюции», особенно же о мегаэволюции, часто связываются с обсуждением вопросов эволюционного прогресса. Это вполне естественно, так как крупнейшие систематические единицы часто отличаются одна от другой уровнями организации.

Этим объясняется то значение, которое мы склонны придавать теме статьи Расницына (1971) «о несводимости макроэволюционных процесов к микроэволюции». Эта статья несколько отличается от статей последователей Завадского-Миклина-Яблокова тем, что в ней видное место уделяется попытке привлечь фактический материал к решению теоретических вопросов эволюции. Расницын (стр. 171) приводит то место из книги Тимофеева-Ресовского, Воронцова и Яблокова (1969, стр. 272), где говорится, что «в сущности нет оснований для поисков принципиально отличных, специфических механизмов макрофилогенеза и признания необходимости какого-то хиатуса между микро- и макрофилогенетическими процессами». Расницын находит, что «сведение макроэволюции к микроэволюции — реакция на номогенетические и телеологические построения многих эволюционистов классического плана, реакция закономерная, но на наш взгляд излишне затянувшаяся» (подчеркнуто нами. — Л. Д.).

По правде говоря, мы невполне понимаем Расницына, почему реакция против номогенеза и телеологии теперь стала излишней. Реакция на только что упомянутые взаимосвязанные концепции закономерна лишь постольку, поскольку авторы, выступающие против них, выдвигают празильные возражения и защищают правильные позиции, правильно понимают суть эволюционного процесса. Если эти противники концепций номогенеза и телеологии, противники идей ортогенеза, и витализма, правы, то непонятно, почему справедливость их воззрений могла стать излишней. Нельзя же думать, что концепции номогенеза и телеологии, недавно бывшие несостоятельными, теперь заслуживают восстановления или хотя бы более снисходительного к ним отношения. Нельзя, но многое свидетельствует о том, что некоторые нынешние теоретики смотрят на дело несколько иначе: они полагают, что пора покончить с критикой идеалистических извращений в биологии — пора реабилитировать эти извращения и объявить их истинами. Такая «точка зрения» чувствуется во многих работах некоторых наших биологов-теоретиков, и только ее существованием можно объяснить кое-

какие «новые» явления в развитии биологической мысли за последние два десятилетия.

Насколько мы понимаем, Расницын считает вполне возможным, что любой макроэволюционный процесс может оказаться сплошь, без остатка, состоящим из микроэволюционных шагов, микроэволюционных элементов. Но, по его словам, не следует думать, что «макроэволюцию можно свести к микроэволюции» (1971, стр. 172). В этой мысли есть по нашему мнению, некоторое рациональное зерно. Мы считаем ненужными такие термины как микро-макро- и мегаэволюции. В этом согласен с нами один из крупнейших теоретиков постнеодарвинизма, занимавшийся разработкой этих концепций, Симпсон. Но общий ход филогенеза любой группы от ее возникновения до исчезновения из палеобиологической летописи можно противопоставлять процессу образования мельчайших таксономических единиц и тем более явлениям изменения генетического состава одной популяции с той, однако оговоркой, что во всех случаях действуют одни и те же факторы изменчивости и формообразования, в частности всюду и везде — естественный отбор. Прослеживая филогенез отдельных групп, а тем более — всего органического мира в целом, мы замечаем закономерности этого процесса, закономерности хода эволюционного развития крупных таксонов и органического мира в целом, и эти закономерности, действительно, не сводимы к явлениям, наблюдаемым внутри подвида, расы и даже вида. Мы можем устанавливать, например, взаимосвязи между филогенетическими стволами растений и животных, — такие закономерности и факторы, естественно не уловимы в жизни одной популяции. В таком смысле мы готовы признать правильной мысль Расницына. Это подтверждается тем, что он говорит об «эмпирически установленных «законах» макроэволюции», среди которых он упоминает и «прогрессивную направленность эволюции». Он говорит, что «микроэволюционные изменения сравнительно легко обратимы, а макроэволюция, в основном, необратима» (стр. 172). Но пока существует обратимость, нет настоящей эволюции.

Нам, однако, представляются неубедительными рассуждения автора о скоростях микроэволюции и макроэволюции. «Скорость микроэволюции, — говорит автор (стр. 173), — при прочих равных условиях будет тем больше, чем больше размер популяции, чем выше плодовитость и чем быстрее происходит смена поколений (...) Отношения же по скорости макроэволюции скорее обратные». Мы вынуждены признаться, что попытка автора обосновать этот тезис ссылками на численность отрядов разных групп животных в различные периоды земной истории, представляются нам несостоятельной.

В то же время нельзя понять, как можно судить о скоростях микроэволюции, изучая обратимые изменения и броуновское движение внутри популяции видов, которые жили в ордовике или хотя бы в среднем эоцене.

Автор совершенно категорически утверждает, что «факторы, ограничивающие скорость микроэволюции, не играют такой роли в отношении макроэволюции» (стр. 175).

Далее Расницын признает, что «гораздо сложнее вопрос, какие именно факторы являются специфическими для макроэволюции и в чем состоят специфические макроэволюционные закономерности их действия» (стр. 176). Он высказывает некоторые предположения о факторах, якобы определяющих макроэволюцию. Прежде всего, как он думает, здесь существенны те факторы, которые тормозят макроэволюцию, а не те, которые ее ускоряют, потому, что «макроэволюция обыч-

но идет гораздо медленнее, чем допускают микроэволюционные процессы» (ср. 176). Одним из факторов может оказаться «малое давление движущей формы естественного отбора на природные популяции». Кроме того «малая скорость макроэволюции может быть связана также с тем, что движущий отбор, даже устойчивый в микроэволюционном масштабе времени, на более длительных отрезках часто меняет направление» (там же).

Таким образом получается, что, по Расницыну, микроэволюция и макроэволюция — две совершенно самостоятельные формы эволюции и что «макроэволюция» отнюдь не осуществляется путем «микроэволюции». Следовательно, Расницын запутался в анализе этих двух, по нашему мнению, фиктивных понятий «микро-и макроэволюции». Поскольку, высказываясь в пользу более терпимого отношения к номогенезу и телеологии, Расницын все-таки не порвал еще с материалистическим пониманием эволюционного процесса, он должен был исходить из того положения, что эволюция зависит от всевозможных форм изменчивости и естественного отбора и что нет никаких иных факторов эволюции. Значит, только от этих факторов могли зависеть и «микроэволюция», и «макроэволюция». А раз это так, то поиски каких-то особенных факторов макроэволюции должны привести наших постнеодарвинистов к позициям ортогенеза, телеологии и номогенеза.

А теперь позволим себе высказать некоторые соображения, которые делают дискуссию о несводимости макроэволюции к микроэволюции совершенно беспредметной. Дело в том, что, как это явствует из того, что писалось об этих двух понятиях многими постнеодарвинистами и как это принимает также сам Расницын, под микроэволюцией понимаются процессы, совершающиеся внутри видовых популяций и не выходящие за пределы вида. Завадский тоже говорит о микроэволюции как о преобразованиях внутри вида (1968, стр. 303). В связи с этим примечательно, что Расницын говорит о том, что микроэволюционные изменения, в противоположность макроэволюции, «сравнительно легко обратимы». Между тем до сих пор эволюционистами широко принимается закон необратимости эволюции. Если это правильно, то микроэволюция есть, в сущности, подготовка к эволюции, а не сама эволюция. Во всяком случае то, что многие до сих пор называют «макроэволюцией», по существу есть эволюция вообще.

Статья А. Б. Георгиевского (1969) посвящена вопросу о значении преадаптации для прогрессивной эволюции. Однако, прежде чем говорить о роли преадаптации в эволюции вообще и в ароморфной эволюции в частности, необходимо составить ясное понятие о преадаптации. По нашему мнению, вокруг этого термина возникло немало путанных концепций. В эту категорию иногда сваливаются явления, которые не имеют ничего общего с преадаптацией в понимании преадаптационистов. Когда-то, когда мы подготовляли учебник палеонтологии (1936, стр. 250), мы хотели обратить внимание читателей на то, что из всех классов моллюсков только брюхоногие могли дать начало наземным моллюскам, потому что (1) мягкое тело у брюхоногих заключено в трубку, обычно спирально свернутую в улиткообразную спираль и, следовательно, защищено от вредных внешних влияний (особенно — от усыхания) и (2) многие представители этого класса живут в пресной воде, откуда легко возможен переход в наземную среду, где вода обычно — пресная. Этим мы объясняли тот факт, что в истории брюхоногих имеется довольно большое число филогенетических линий, вышедших из водной среды в наземную. Таким образом, адаптации к наземной жизни предопределялись теми особенностями предков, которые облег-

чали переход к наземной жизни. Но разве это—преадаптация в первоначальном точном смысле этого слова? Конечно, нет. В понимании финалистов преадаптация — не зависящее от естественного отбора возникновение морфологических и функциональных особенностей, бесполезных для организма в момент их появления, но могущих приобрести адаптивное значение позже, в связи с некоторым изменением экологических отношений в процессе филогенеза. Но «адаптивно нейтральные особенности» живых существ могут возникать, как справедливо отмечает Георгиевский (1969, стр. 52), в результате «опосредованного, или косвенного воздействия отбора». Олсон (1965, стр. 151) писал: «Существование черт, которые могут быть полезными при некотором новом образе жизни, часто называют преадаптацией к новым обстоятельствам. Эта идея совершенно правильна, но самый термин может вести к заблуждению. В нем легко усмотреть идею, будто такие черты образовались каким-то образом в ответ на воздействие, которое имело возникнуть в будущем. Могут вкрасться обертоны направляющей целеустремленности. Этого не имеет в виду большинство эволюционистов, употребляющих данный термин». Тут выражена, по нашему мнению, верная мысль. Эволюционисты, материалистически понимающие процесс эволюции, толкуют преадаптацию не так, как правоверные сторонники этой концепции, для которых преадаптация означает нечто, не объяснимое естественным ходом событий в филогенезе, — чудо. Но если мы откажемся от такого финалистского толкования явлений эволюции, то термин преадапатция может утратить смысл. Во всяком случае, этот термин предполагает не зависящее от отбора возникновение приспособленности к будущему (или возможному в будущем) образу жизни. А для дарвиниста приемлема лишь идея возможности использования структур и функций в ходе дальнейшего филогенеза: дарвинист не может допустить мысль о возникновении приспособления к несуществующим обстоятельствам. Георгиевский пишет (1969, стр. 52): «Обычная адаптация к одной среде может явиться решающим фактором в процессе приспособления к другой экологической обстановке и в таком виде она выступает как преадаптация. В этом смысле преадаптацию можно определить как эвриадаптивность в ее значении для будущей эволюции». Нам кажется, что автор дает не совсем правильное толкование преадапатации. При таком понимании этого термина вся предшествующая история данной формы, весь филогенетический путь, приведший ее к существующему ныне состоянию, можно было бы считать преадаптацией. В таком случае термин утратил бы всякий смысл. Этот подход означает оперирование понятиями без попытки проверить умозрительные соображения анализом конкретных фактических данных. В то же время то, что часто называют «преадаптацией» может не иметь ничего общего с «эвриадаптивностью»: это могут быть морфологические или функциональные особенности, которые сами по себе никогда не имели адаптивного значения, а возникли, как выражается Георгиевский, в результате косвенного воздействия отбора. Значит, при определении «преадаптации» нельзя ссылаться на «эвриадаптивность», как обязательное условие преадаптации. Термин увлекает некоторых авторов своей благозвучностью. А между тем он именно ненужен и к тому же может сбивать с толку людей, увлекающихся умозрительными рассуждениями. Слова о том, что преадаптации используются при «арогенезе», что «характер преадаптации во многом определяет не только скорость, но и направление прогрессивной эволюции» (там же, стр. 53 и 54) ни в какой мере не приближают нас к пониманию сущности и причин ароморфоза.

Хорошо известно, что понятие преадаптации было первоначально выдвинуто антидарвинистами для целей идеалистического объяснения эволюционного процесса. Позднее эволюционисты-постнеодарвинисты заимствовали это понятие, усмотрев в нем рациональный элемент. Но резко расширенное понимание преадаптации, с охватом всего предшествующего «преадапатции» филогенетического развития данной ветви, утратило смысл.

А. Г. Юсуфов (1969) рассматривает изменения форм размножения и способности к регенерации в ходе прогрессивеной эволюции растений.

Автор находит, что вопрос о месте и значении форм размножения кроме полового, до сих пор остается спорным.

Юсуфов подчеркивает широкое распространение способности к вегетативному размножению и способности к регенерации как у низших, так и у высших растений. Но он, по-видимому, недооценивает прогрессивного значения полового размножения. При этом он очевидно находится под влиянием Завадского и ссылается неоднократно на сбивчивые, дезориентирующие сентенции этого лидера группы эволюционистов. Юсуфов явно не доволен указанием Л. И. Джапаридзе (1963) на «эволюционную обреченность» вегетативного размножения. «Вегетативное размножение, — говорит он, (стр. 101), — в филогенетическом отношении является более древним способом, чем половое. Однако на этой основе вряд ли правильно было бы считать все его формы эволюционно обреченными. Этому противоречит широкое распространение вегетативного размножения у высших цветковых растений. Многие из них, размножаясь преимущественно или только вегетативно, являются процветающими и идут по пути биологического прогресса». Отмечая, что «вегетативное размножение, производя мало зачатков, сопровождается меньшей гибелью и быстрым ростом потомства», Юсуфов считает нужным ссылаться на указание Завадского (1958 и 1967), что повышение средней выживаемости организма является одним из важных показателей прогресса.

Вновь ссылаясь на Завадского (1966), Юсуфов (1969, стр. 103) заявляет, что «наиболее прогресивным является развитие целой системы способов размножения, взаимодополняющих и подстраховывающих друг друга».

Нет сомнения в том, что такой вывод является опромечтивым. Прогрессивное развитие не может происходить путем накопления различных способов размножения и вообще различных адаптаций к одной и той же функции. Бесполое размножение имеется на низших ступенях животного мира, а у более высоко организованных животных оно полностью отсутствует (за исключением партеногенеза у некоторых не очень высоко организованных форм). Никакие доводы Юсуфова и Завадского не опровергли мнения Джапаридзе относительно обреченности вегетативного размножения у растений; мы не имеем никаких данных для того, чтобы настаивать на длительном существовании (в смысле геологических и эволюционных масштабов времени) форм, размножающихся исключительно вегетативным путем.

Статья Э. С. Терехина (1969), в отличие от многих других статей, доложенных на ленинградском симпозиуме 1969 года, касается конкретного случая эволюции — эволюции паразитных покрытосеменных растений. Анализ эволюционных изменений, обусловленных паразитным образом жизни у представителей 27 семейств покрытосеменных растений, привел автора к выводу, что к этой группе расстений не применимо понятие общего регресса ни в смысле направлений эволюцион-

ных изменений, ни в смысле результатов этих изменений. Основной способ эволюционных преобразований паразитных покрытосеменных — редукция, осуществляемая на разных уровнях организации, в разных частях организма и на разных этапах онтогенеза. Редукция осуществляется путем постепенного «недоразвития» структуры и сопровождается очевидными явлениями дегенерации (тут, по-видимому, речь идет о дегенерации органов, а не организмов). Автор, изучив растения многих групп, пришел к выводу, что эволюционные изменения всегда начинаются с конечных, контактирующих со средой структур и постепенно захватывают более эндогенные структуры и более ранние стадии развития. В качестве «конечных» (дефинитивных) автор рассматривает структурно оформившиеся и функционирующие органы не только поздних, но и более ранних этапов онтогенеза.

Эти интересные наблюдения могут относиться к эволюции в целом, в частности и к проблеме эволюционного регресса.

Статья В. С. Вишаренко (1969) производит положительное впечатление уже потому, что, в отличие от многих других статей ленинградского симпозиума 1969 г., она свободна от словесного балласта «модных» терминов. Но и она не отражает попытки разобраться в явлениях прогрессивной эволюции на базе фактического материала. Автор справедливо отмечает, что многие биологи «относятся к понятию прогресса с сомнением» или даже «прямо отрицают его». Такая ситуация, по автору, объясняется тем, что теория «арогенеза» сталкивается с некоторыми серьезными трудностями. Эти трудности, по Вишаренко (там же, стр. 47), могут быть разделены на четыре группы: терминологические трудности, «связанные с весьма нечеткой терминологией, оставшейся от периода натурфилософского и антропоцентрического толкования прогресса живого»; концептуальные трудности, зависящие от «непредсказуемости» хода эволюции в отдаленном будущем; трудности нахождения объективных критериев «арогенеза» и трудности объяснения причин и механизмов «арогенной» эволюции. Такая классификация трудностей, с которыми встречается исследователь при изучении проблемы ароморфной эволюции, представляется нам, во всяком случае интересной. Автор правильно подчеркивает наличие этих трудностей. Он не склонен безапелляционно решать всю эту проблему с помощью сомнительных словесных манипуляций, которыми увлекались некоторые другие участники ленинградского симпозиума 1969 года.

Е. И. Лукин (1969, стр. 78), по нашему мнению, недалек от истины, утверждая, что теория ароморфозов замалчивается в биологической литературе капиталистических стран. Однако он резко упрощает действительность, утверждая, что ароморфная эволюция происходила в сравнительно кратковременные орогенетические (горообразовательные) фазы истории земли. Автор сам отмечает, что идея «связи возникновения ароморфных групп животных с орогенетическими фазами может показаться механистической» (стр. 79). Однако главный недостаток этой довольно наивной концепции заключается в том, что она покоится на представлении о том, будто вся история земли состоит из кратковременных «бурных» горообразовательных фаз и длительных периодов тектонического покоя. Биологи, мало знакомые с геологией, нередко исходят из такого упрощенного понимания орогенетических фаз, между тем, как советские геологи в большинстве против такого резкого противопоставления орогенетических фаз периодам покоя земной коры.

В интересной статье о закономерностях биохимических изменений организмов при морфологическом их усложнении в ходе эволюции

А. М. Голдовский (1969) высказывает ценные соображения по этому вопросу. Автор выдвигает представляющееся вероятным положение, что «чем выше организация, тем больше число биохимических признаков, по которым могут различаться друг от друга организмы данного вида» (стр. 57). Затрагиваемые автором вопросы, безусловно заслуживают пристального внимания. Однако при нынешнем состоянии знаний пока еще очень трудно подойти к разрешению этих вопросов «биохимического ароморфоза» на основе конкретных фактов.

Статья Ю. И. Ефимова носит заглавие: «Эпиморфоз и неограниченный прогресс» (1969). О втором из этих понятий мы уже говорили в связи с рассмотрением работ многих нынешних специалистов по «арогенезу». Что же касается эпиморфоза, то введший этот термин выдающийся советский ученый Шмальгаузен (1939а, стр. 169—172) писал: «Эпиморфоз является высшей ступенью ароморфоза» (там же, стр. 171). Страницы той работы Шмальгаузена, где раскрывается понятие эпиморфоза, представляют такой интерес и имеют столь большое значение для учения об эволюционном прогрессе, что мы считаем нелишним привести пространную выдержку из этой работы (1939а, стр. 169). «Под ароморфозом мы понимаем повышение организации, связанное с расширением среды для организма. Можно представить себе беспредельное расширение среды, т. е. не только расселение организма по всей поверхности земного шара, где жизнь вообще только возможна, но и использование всех жизненных ресурсов. Такой организм займет совершенно особое положение, так как он возвысится над всеми организмами, овладает всей средой и подчинит ее своим потребностям. Такой высший этап ароморфного развития вносит, следовательно, нечто принципиально новое — господство над условиями среды. Поэтому мы предлагаем для этого этапа развития органических форм термин «эпиморфоз» (...). Этот последний мыслимый этап эволюции достигнут в настоящее время человеком» (подчеркнуто нами. — Л. Д.) Ефимов думает, что понятия «эпиморфоз» и «неограниченный прогресс» не тождественны. Он утверждает, что «неограниченный прогресс» рассматривается как процесс, охватывающий огромный период органической эволюции от «эобионтов к человеку», и ссылается при этом на Завадского. «Эпиморфоз же, — говорит Ефимов (там же, стр. 59), — охватывает только одну, завершающую стадию неограниченного прогресса». Мы уже рассмотрели историю термина «неограниченный прогресс», оброненного Дж. Гекели и подхваченного Завадским. Здесь отметим лишь, что весь ход эволюции от «эобионтов» до человека не представляет собой вполне единообразный процесс. Эволюция предков человека до высших приматов, исключая ту ветвь, которая обособилась от обезьян и начала изменяться в направлении человека (переход к прямохождению, пользование орудиями и т. д.), протекала по законам, общим для млекопитающих, и тут никак нельзя усмотреть признаки «особого благородства» у низших приматов, их предшественников среди плацентарных зверей, далее, среди предковых териев, еще дальше — среди рептилийных предков млекопитающих, еще дальше — среди амфибий и т. д. Те — вероятно, кистеперые — рыбы, которые были прямыми предками человека, не имеют в наших глазах никаких привилегий перед другими костными рыбами, а среди этих последних прямые предки человека. (по мнению Завадского и его школы) развивавшиеся по типу неограниченного прогресса, тоже не обладали никакими признаками, которые могли бы побудить нас выделять их эволюцию в особую форму прогресса. Иначе говоря, в данном случае теоретические построения Завадского и его последователей едва

ли более убедительны, чем геральдические претензии старинных дворянских родов, зарегистрированных в особых родословных книгах, включая «бархатную». В разных местах этой книги приводятся и другие доказательства несостоятельности идеи «неограниченного прогресса», столь странным образом отстаиваемого некоторыми нашими учеными.

Что же касается эпиморфоза, то это — совершенно иное понятие, применение которого научно обосновано Шмальгаузеном, который не выделял «неограниченного прогресса», конечно, не потому, что он не читал работ Завадского, Миклина, Яблокова и Ефимова.

Далее следует ряд терминов, которые трудно признать нужными. Так, автор утверждает, что эпиморфоз выступает как макроэволюция; по масштабам экологической экспансии вид Homo sapiens является, по Ефимову, мегаароморфным: громадная скорость его эволюции и наличие гармонического сочетания целого ряда крупнейших ароморфных преобразований, по словам Ефимова, обеспечили этому виду чрезвычайную эволюционную перспективность, высокий уровень экологической независимости и исключительные преимущества в освоении и преобразовании условий среды.

ГЛАВА ТРЕТЬЯ

ЗАКЛЮЧИТЕЛЬНЫЕ СООБРАЖЕНИЯ О СОВРЕМЕННОМ СОСТОЯНИИ ПРОБЛЕМЫ ЭВОЛЮЦИОННОГО ПРОГРЕССА И О ПЕРСПЕКТИВАХ ЕЕ ДАЛЬНЕЙШЕЙ РАЗРАБОТКИ

Изучение прогрессивной эволюции — наиболее импонирующего явления трансформизма — показывает, насколько сложно это явление. При самом общем обзоре исторического развития органического мира нас необычайно впечатляет хронологическая последовательность в появлении все более и более высоко организованных групп существ — растений и животных. Это заставляет нас почувствовать что восходящее направление в последовательности живых существ — совершенно несомненное явление в истории природы. Однако как только мы начинаем углубляться в детальное исследование событий эволюционной сукцессии форм, мы ощущаем, что у нас как бы уходит почва из-под ног. Вернее — то, что представлялось нам как четкая, ясная картина, не допускающая никакого иного толкования, становится все более и более туманным и неясным. Получается такое представление, что прогресс подобен картине, писанной маслом: она впечатляет с некоторого расстояния, а если приблизиться к ней, подойти близко к полотну, то вы увидите только мазки кисти художника, более или менее рельефные пятна различных красок, а общее впечатление пропадает. В этом сопоставлении есть некоторая доля правдоподобия, оно в известной мере освещает суть дела. Но не совсем, — как впрочем и каждое сравнение, привлекаемое для пояснения того или иного предмета. Когда нам удается подробно следить за ходом филогенеза, особенно когда мы приближаемся к возможности устанавливать цепи видов, ароморфоз обычно ускользает от нас, становится незамеченным и остается только непрерывная цепь адаптаций (идиоадаптаций, по А. Н. Северцову).

Так или иначе, изложенное делает понятным, почему многие опытнейшие биологи, начавшие с положительного, если не восторженного, отношения к идее ароморфоза, перешли к нигилистической позиции отрицания научного значения идеи волюционого прогресса.

Как мы уже отметили, изучение эволюционного прогресса в истории биоса представляет огромные трудности. Едва ли будет ошибкой сказать, что это — самый трудный раздел науки об эволюции живой природы. Это видно уже из того, что среди ученых эволюционистов, как это ни странно, нет единодушия относительно того, что такое прогресс, был ли прогресс в эволюции живых существ, или это понятие не соответствует никакой определенной реальной форме исторического развития. Некоторые крупнейшие биологи-теоретики, писавшие о прогрессе и пытавшиеся замечать закономерности этого направления развития, впоследствии отказывались развивать эти свои мысли ,находя, что рассуждения о высоте организаци и о восходящем развитии жизни выходят за рамки «настоящей» науки. Эти ученые предпочитали занимать нигилистическую позицию по отношению к проблеме эволюционного прогреса. Мы знаем, как осторожно подходил к ней сам Ч. Дарвин, чем он давал повод некоторым биологам думать, будто его высказывания о прогрессе были путанные и противоречивые.

Известно, что примерно с конца тридцатых — начала сороковых годов существует материалистическая теория эволюции, которую именуют то просто неодарвинизмом, то «синтетической теорией эволюции» (советские представители этого направления иногда называют ее сокращенно — СТЭ). Виднейший представитель этой школы английский биолог Уоддингтон, вслед за нами стал называть ее «постнеодарвинизмом». Тем самым он показал, что этот термин не содержит ничего зазорного или оскорбительного, а потому мы и позволяем себе пользоваться им без всякого стеснения. Одним из самых слабых мест постнеодарвинизма является отсутствие сколько-нибудь удовлетворительного объяснения выдержанной на протяжении геологического времени общей направленности исторического развития органического мира. Между тем невнимание биологов-материалистов к этой великой проблеме дает повод биологам-идеалистам говорить о шаткости материалистического объяснения развития жизни в целом.

Мы видели, что биологи-теоретики Запада, подходящие к изучению развитию жизни с материалистических позиций, в настоящее время в общем мало занимаются вопросами эволюционного прогресса, а многие из них даже избегают их. Более того: они обычно уклоняются от рассмотрения причин и закономерностей направленного характера эволюции.

Как бы для того, чтобы отмежеваться от этой важнейшей области эволюционистских исследований, они стали подчеркивать различие между микроэволюцией и макроэволюцией. Первое из этих понятий охватывает наследственные изменения внутри вида, то есть то, что Дарвин и его единомышленники едва ли стали бы называть эволюцией. Между прочим, к наследственным изменениям внутри вида невсегда применим закон необратимости эволюции — он действует безотказно только «на уровне макроэволюции». А между тем для дарвинистов это — основной и важнейший закон эволюции вообще. Отгородив себе участок «микроэволюции», постнеодарвинисты зачастую говорят о ней как об эволюции вообще, заполняя свои работы, включая сюда и учебники эволюционного учения, материалами, относящимися исключительно или почти исключительно к явлениям изменений внутри вида. Понятно, что при этом вопросы эволюционного прогресса не расматриваются или затрагиваются лишь мимоходом.

Это, однако, не значит, что среди эволюционистов стран Запада совсем нет ученых, занимающихся изучением явлений прогрессивной

эволюции. О таких исследователях мы говорили в нашей книжке по истории учения об эволюционном прогрессе (1956). Традиции классического дарвинизма не были совсем забыты. В частности, многие западные необиологи и палеобиологи, продолжая вслед за Л. Долло традиционные направления исследований, развивали вопросы ароморфоза. Среди таковых можно назвать американского палеоботаника Э. Берри, скончавшегося в 1945 г., а также ныне здравствующего палеобиолога, специалиста по позвоночным А. Ш. Ромера, которого едва ли можно с полной уверенностью отнести к постнеодарвинистам. Также и среди постнеодарвинистов можно назвать многих ученых, которые в своих исследованиях дали прекрасные образцы освещения вопросов ароморфоза отдельных групп животных и растений. Здесь можно отметить труды английского ученого Дж. Гексли, американских исследователей Дж. Г. Симпсона и Э. Олсона, французского ботаника Л. Анберже и многих других. Об этих исследованиях будет речь в дальнейших разделах этой книги. Но постнеодарвинизм как таковой сказался в стороне от подобных исследований.

Несколько иначе протекало развитие эволюционизма в нашей стране. Мы уже немало писали о том, какое значение имеют для учения об эволюционном прогрессе работы многих советских ученых разных поколений. Прося интересующихся обратиться к нашей книжке (1956), не будем повторять тут то, что сказано там по данному вопросу. Отметим только, что об эволюционном прогрессе писали многие советские дарвинисты. Инетересные и ценные работы принадлежат работающим в этой области биологам: А. И. Толмачеву (1951), Г. А. Шмидту (1946 и 1959), Б. Б. Родендорфу (1950), А. М. Голдовскому (1969, 1970, 1971), В. Г. Гептнеру (1965) и другим. С некоторыми из их высказываний можно не соглашаться, но нет сомнения в том, что эти ученые сделали немало для освещения восходящей эволюции организмов. Они продолжают интенсивно работать в этом направлении, привлекая для освещения явлений ароморфоза обширные материалы из соответствующих областей биологии в самом широком смысле этого слова. Только таким путем и осуществимо плодотворное изучение прогрессивной эволюции.

Однако количество работ по ароморфозу, публикуемое этими крупными исследователями-специалистами, ничтожно по сравнению с непрерывным и довольно бурным потоком трудов, которые выпускаются обширной группой ортодоксальных постнеодарвинистов, среди которых наиболее активными являются, как мы видели, Завадский, Миклин и Яблоков. К этим наиболее плодовитым авторам примыкают близкие к ним по духу и по подходу к научным исследованиям ученые, по преимуществу философы.

Мы сочли нужным довольно подробно рассмотреть работы многих из ученых этой последней группы. Это было необходимо по различным соображениям. Во-первых, они развивают чрезвычайно интенсивную деятельность; во-вторых, нужно было показать, что избранный ими путь, несмотря на их эйфорические настроения, оказался неправильным: в-третьих, даже в трудах таких авторов надо уметь находить рациональные зерна, которые там несомненно имеются, и, в-четвертых, наконец, к влиятельным ученым этого направления в нынешних своеобразных условиях развития теоретической биологии примкнули некоторые биологи, которые на конкретных материалах разрабатывают те или иные вопросы теории ароморфоза и высказывают при этом ценные соображения, заслуживающие пристального внимания.

Правоверные постнеодарвинисты школы Завадского, к сожалению, оказались на ложном пути. В предыдущей главе мы рассмотрели их воззрения и отметили самые слабые стороны их учения об «арогенезе». Наиболее характерной чертой этого учения является, по нашему мнению, идея «магистрального» прогресса. Мы уже сделали некоторые критические замечания об этой идее, но в последующих разделах книги, при рассмотрении ароморфоза крупных таксонов животных и растений, нам еще придется вернуться к этому вопросу, чтобы еще яснее подчеркнуть несостоятельность такой концепции. Надо считаться с тем, что Завадскому и его ближайшим единомышленникам удалось навязать ее многим малоопытным работникам науки, особенно тем из них, которые не имеют биологической подготовки. Считаем необходимым наглядно показать этим заблуждающимся товарищам, что они напрасно поддались влиянию «магистралистов».

Терпеливое рассмотрение произведений сторонников теории «магистрального» прогресса показывает, что эти исследователи по существу исчерпали все возможности творить и развивать эту теорию. Они пытались привлечь к этому делу методы «общей теории систем» — но, как мы видели, это не помогло им двинуть вперед свои исследования ни на иоту. Оставляя в стороне вопрос о том, насколько «общая теория систем» открывает возможности изучения прогрессивной эволюции организмов, мы только отмечаем, что авторы школы Завадского-Миклина-Яблокова не сумели и с помощью этой теории добиться хоть каких-нибудь успехов в познании эволюционного прогресса. Очевидно вся сила их аргументации заключается в том, что философы и философствующие биологи считают непререкаемым догматом тезис о возможности разрешения всех задач теоретической биологии с помощью этого творения фон Берталанфи и его подражателей. Тут применяется «психологический» метод: если кто-либо признается, что он не умеет пользоваться общей теорией систем для решения проблем эволюции, то он объявляется ретроградом, — еретиком, «неприкасаемым» в науке. Однако, нисколько не вдаваясь в оценку значения общей теории систем для понимания эволюционного прогресса, мы ставим вопрос: что же вы, уважаемые поклонники общей теории систем, сделали с ее помощью для раскрытия сущности и закономерностей эволюционого прогресса? Ничего? Так позвольте же нам ограничиться регистрацией этого нулевого результата — и пожелать вам более ощутимых успехов в применении методов данной теории к изучению прогрессивной эволюции.

Работники упомянутой школы считают возможным разрабатывать теорию «арогенеза» (ароморфоза) почти без привлечения фактов биологии и естествознания вообще — чисто дедуктивным методом на основе анализа абстрактных понятий. Таким путем невозможно продвигаться вперед, нельзя даже создавать видимость такого продвижения. А писать статьи и устраивать симпозиумы все-таки этим товарищам желательно. Это положение толкало некоторых специалистов по «арогенезу» к новым и еще более сомнительным путям.

Одна из таких бесперспективных затей заключается в совместном разборе явлений филогенетического прогресса, с одной стороны, и прогресса технических наук, с другой. Никто не отрицает возможности проведения аналогии между этими двумя категориями явлений; но такие сопоставления, как и следовало ожидать, ничего не дали для познания эволюционного прогреса, и вся шумиха, поднятая вокруг этого сопоставления — с использованием механистической концепции Франца, — не привела ни к чему.

Наши уважаемые коллеги из числа постнеодарвинистов группы Завадского-Миклина-Яблокова решили присоединить к восторженной оценке механистических воззрений Франца пропаганду того откровенно идеалистического понимания эволюции и эволюционного прогресса, которое выдвинул Шиндевольф, всему миру известный поборник финализма-витализма.

Недавно Завадский и Миклин нашли еще один способ продолжать «творческое» развитие идей арогенеза » — они стали рассуждать об «арогенности», утверждая. что этим свойством могут обладать отдельные местные популяции вида, другие местные популяции которого таких «арогенных» перспектив не имеют. Их нисколько не смущает тот факт, что нет и не может быть методов такого прогнозирования дальнейшего хода прогрессивной эволюции местных популяций. Однако само слово «прогнозирование» звучит многообещающе: оно внушает мысль о возможности воспользоваться учением об эволюционном прогрессе в целях хозяйственных. Но ведь такое обещание остается пустым, и его пустота должна быть очень скоро обнаружена.

Один из приемов, дающих надежду на длительность существования теории прогресса, защищаемой упомянутыми лидерами нашей теоретической биологии, заключается в массовой продукции новых терминов. И действительно, эта школа внесла в международный словник по эволюционному прогрессу множество новых терминов. В результате как мы видели, получилась умопомрачительно сложная, но очень импозантная терминология.

Еще раз подчеркнем, что термин ароморфоз представляется нам вполне удобным для обозначения «эволюционого прогресса». Этим мы, впрочем, не хотим сказать, что недопустимы такие выражения как «эволюционный прогресс», «филогенетический прогресс», даже «органический прогресс». Такие выражения представляют собой понятные эквиваленты термина «ароморфоз». Исключению подлежит, по нашему мнению, только выражение «биологический прогресс», потому что оно употребляется различными авторами в различных значениях. Дж. Гексли употребляет это выражение в смысле развития к высшему, то есть как ароморфоз, а А. Н. Северцов и И. И. Шмальгаузен — как эквивалент слов «преуспеяние», «процветание». Поэтому в дальнейшем мы не будем применять это двусмысленное выражение.

За последние два десятилетия некоторые авторы предлагали изменить смысл термина «ароморфоз», ограничивая его понятием усовершенствования морфологического строения тела организмов, его анатомической и гистологической структуры. Эти авторы исходили из того, что термин А. Н. Северцова носит «слишком морфологический оттенок» (Тахтаджян, 1951, стр. 233). Едва ли можно сомневаться в том, что такое толкование этимологии слова «ароморфоз» есть плод недоразумения. А. Н. Северцов и Шмальгаузен употребляли это слово далеко не в том упрощенном смысле, о котором говорят авторы, критикующие термин «ароморфоз». Ароморфоз — общее повышение организации, и его нельзя понимать как усовершенствование или усложнение только анатомического или гистологического, чисто морфологического, строения: ароморфоз мыслился упомянутыми учеными как общее повышение организации, включающее в себя и изменение морфологического строения, и изменения физиологических функций, и изменения поведения. Неправильно приписывать второй половине этого термина «чисто морфологическое» значение. Слово, «форма», как и греческое слово μορφή в философии, языкознании, биологии и других науках может употребляться в различных значениях. Слово «форма» широко

употребляется, например, в грамматике, так же, как и слово «морфология». Общеизвестны такие выражения как, «формы общественного сознания», «формы поведения» и т. д. и т. п. «Метаморфозы» Овидия рассказывают отнюдь не только о превращениях в структуре тел. Коротко говоря, мнение, что А. Н. Северцов ввел термин, который можно понимать лишь в узко «морфологическом» смысле, лишено всякого основания. Учитывая в то же время, что ароморфоз есть о б щ е е повышение организации живых существ, а потому не может быть понимаем, как «усовершенствование», или «повышение» строения о т д е л ь н ы х сторон строения или деятельности организмов, мы должны признать, что учение об эволюционном прогрессе (ароморфозе) не нуждается в терминах, выражающих «усовершенствования» частного характера.

По тем же самым соображениям не приемлемо предложение, сделанное Тахтаджяном (1951, стр. 233) в следующих словах: «Биологический (морфофизиологический) процесс общего прогресса организации лучше называть арогенезом. Ароморфозы Северцова, как и арохимозы Благовещенского, являются частными случаями более общего понятия — арогенеза». Несмотря на то, что постнеодарвинисткая литература показавает немалый успех этого предложения среди приверженцев «синтетической теории эволюции» в нашей стране, считаем невозможным принять термин «арогенез» и превратить термин «ароморфоз» в никому не нужную игрушку.

Мы уже говорили о попытках некоторых зарубежных авторов заменить термин «ароморфоз» каким-то иным словом. Ренш предложил сначала термин «анагенез» (который гораздо раньше него употреблял американский палеонтолог Гайэт); а после того, как это же слово Дж. Гексли стал применять в гораздо более широком смысле, Ренш, как мы уже отметили, ввел термин «бельтиогенез», по значению соответствующий «ароморфозу», еще до введения Тахтаджяном термина «арогенез».

Работники группы Завадского пользуются множеством терминов, связанных с проблемой эволюционого прогресса. Часть этих терминов мы упомянули в предыдущей главе. Почти все они, по нашему мнению, совершенно излишни; к тому же они затрудняют пользование работами, где они употребляются. Мы имеем в виду такие термины, как «эвриадаптивность», мегааароморфность, степень элевации, арогенность (не смешивать со словом «арогенез»), мегаарогенез, микроарогенез и многие им подобные.

По изложенным соображениям нам представляется излишним также термин арохимоз, предложенный А. В. Благовещенским (1939, 1945 и 1966), называвшим «арохимозами такие изменения в химизме организмов, которые связаны с повышением общей энергии жизнедеятельности взрослых потомков» (Благовещенский, 1939, стр. 332). Этот автор (1966, стр. 14) писал, что «если организмы не испытывают арохимоза (ароморфоза, арогенеза), то они или вымирают, или, живя в максимально благоприятных условиях, превращаются в живых ископаемых, подобно гинго среди растений или девонской (? — Л. Д.) кистеперой рыбы латимерии». Не вдаваясь в оценку этого высказывания, подчеркнем что ароморфоз, или эволюционный прогресс, есть процесс, который охватывает весь организм в ц е л о м, со всеми его свойствами. Эволюционный прогресс нельзя понимать как ход эволюции, затрагивающий только морфологические, только физиологические

или только биохимические свойства организмов: тут речь идет об изменениях, имеющих общебиологическое значение.

Мы должны отметить, что во второй главе книги были затронуты работы лишь некоторых авторов, писавших об явлениях прогрессивного развития, а потому, мы никак не можем претендовать на исчерпывающее рассмотрение всей литературы данного вопроса, которая за последние годы колоссально разрослась.

Считаем, наконец, нелишним рассмотреть причины этого необычайного расцвета «арогенной» литературы.

После выхода в свет сначала нашей книги (1956), а затем статьи Завадского (1958), проблема прогресса заинтересовала многих из философов, и им показалось, что для ее правильного разрешения не нужно углубляться в изучение биологических фактов — нужен лишь философски правильный анализ понятий. Не надо забывать, что проблема прогресса, действительно, чрезвычайно заманчива и на первый взгляд она представляется относительно легкой, так как прогресс в развитии живой природы — совершенно бесспорный факт, а сравнение отдельных форм по высоте организации представляется тоже нетрудным делом. Так возникли некоторые монографические работы.

Далее, большое значение имела расправа, учиненная над нами, Завадским. Она показала мощь этого лидера «магистрализма». Было сравнительно легко воспользоваться сначала изложенными в нашей книге материалами, затем заняться поисками других материалов, поначалу с помощью наших библиографических указаний, а потом и совершенно самостоятельно.

Но в последующие годы решающее значение приобрел тот факт, что очень немногим из наших постнеодарвинистов — прежде всего Завадскому, Миклину и Яблокову — была предоставлена возможность беспрепятственно заниматься изучением проблемы «арогенеза», в то время как другие лидеры постнеодарвинизма (который получил у нас в самое последнее время название СТЭ — «синтетическая теория эволюции»), занимающие более ответственные посты, изучают другие вопросы, которые обычно не выходят за рамки «микроэволюции».

Монопольное положение представляет большие удобства: можно писать и публиковать статьи и книги, не опасаясь критики в печати и на симпозиумах. Ярким свидетельством привилегированного положения может служить хотя бы статья Яблокова, который оказал нам высокую честь, приписав величайшему гению биологии Дарвину отрывок из нашей книги. При таких обстоятельствах «арогенная» мысль быстро достигла расцвета и заняла весьма почетное место в биологической литературе. Надолго ли? Это — другой вопрос, который пока не беспокоит наших «магистралистов».

Между тем попытки толковать явления эволюционного прогресса на основе СТЭ вели исследователей к срывам идеалистического характера, таковы: антропоцентрический магистрализм (Завадский и многие другие), склонность к преадаптационизму (Георгиевский и другие), благожелательное отношение к идее номогенеза (Расницын), а также к антидарвинистскому (антиселекционистскому) пониманию эволюции, развиваемому фон Берталанфи (Сетров), увлечение типострофизмом Шиндевольфа (Капралова и Лукина) и т. д. и т. п.

В заключение приведем графические схемы, соответствующие представлениям некоторых исследователей об эволюционном прогрессе.

На рис. 2 воспроизведена известная схема эволюционного процесса, данная А. Н. Северцовым. Линии, расположенные в одной плос-

кости, изображают филогенетические ветви, эволюирующие в порядке идиоадаптаций, т. е. эволюционных приспособлений без подъема организации. Восходящие линии, ведущие к новому, более высокому, уровню символизируют ароморфоз, или эволюционный прогресс. В нижней части схемы показана нисходящая линия, изображающая, согласно представлениям А. Н. Северцова, «общую дегенерацию», вследствие которой организация данной группы стала менее сложной, а после ароморфоза происходит снова ряд приспособлений (идиоадаптаций) без изменения уровня организации.

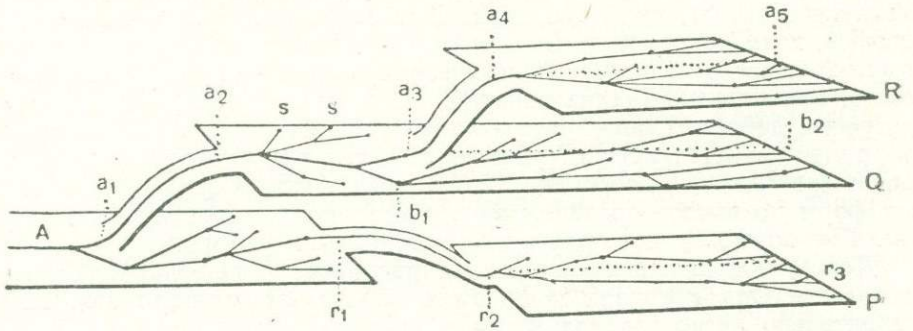


Рис. 2. Схема эволюционного процесса, по А. Н. Северцову. В эволюции формы А происходит повышение организации — ароморфоз (линия a_1—a_2); затем совершается идиоадаптация, т. е. приспособление к различным условиям среды (b_1—b_2), без подъема организации; сильные уклонения в стороны (S, S) означают специализации; при понижении, упрощении организации происходит, по А. Н. Северцову, «общая дегенерация (r_2—r_3) плоскость P).

Заметим, что никакая филогенетическая схема не воспроизводит ход эволюционного развития во всех существенных чертах. Так, в частности, схема А. Н. Северцова не отражает его понимания особого, по его мнению, направления «эмбриональных приспособлений», или ценогенезов, которое могло быть выражено линиями, проведенными на ту же горизонтальную плоскость, что и идиоадаптации. Это сделано им для того, чтобы не перегружать, не осложнять схему.

Мы видим, что на этой схеме «ароморфоз» резко противопоставлен идиоадаптациям и ценогенезам, т. е. всем остальным приспособлениям. Такое графическое изображение внушает мысль о том, что между ароморфозами и другими приспособительными процессами нет никаких переходов, что так же резко выделяются моменты «общей дегенерации» (регресса). Но эта особенность схемы может зависеть от неизбежного упрощения действительных отношений при попытке передать их графически.

На рис. 1, заимствуемом нами из статьи Завадского, изображена чрезвычайно упрощенная схема «экологической характеристики» главных путей эволюции». Фиг. 1 показывает приобретение адаптаций широкого значения; нижняя грань относительно узка, кверху фигура расширяется, что показывает, по мысли автора, процесс приобретения адаптаций широкого значения, т. е., согласно терминологии автора, «арогенез», по-нашему же, ароморфоз. Как всегда в подобных графических схемах, здесь подчеркнута одна сторона процесса, а именно расширение приспособительных возможностей, но не показано, что од-

новременно с приобретением адаптаций весьма перспективного значения обычно утрачиваются или ослабляются другие адаптации. Иначе говоря, ароморфоз есть, так сказать, алгебраическая сумма тех и других при преобладании вновь приобретаемых адаптаций широкого значения. В противном случае ароморфоз не получился бы, а результатом был бы скорее алломорфоз («аллогенез»), т. е. приобретение адаптаций к несколько измененному образу жизни без повышения организации. Теломорфоз Шмальгаузен (1939 а, стр. 171 и 172) связывал со сменой среды на другую, более узкую, причем организм приобретает «лишь весьма узкие адаптации (специализация)». Некоторые товарищи считают нужным «улучшать» термины, введенные такими высокопросвещенными биологами, как Северцов и Шмальгаузен, а в данном случае — заменить термин Шмальгаузена «теломорфоз», как якобы неудачный, термином «телогенез». Фиг. 2 и 3 того же рис. 1 представляют схемы соответственно аллолморфоза и теломорфоза.

Эти схемы имеют назначением показать изменения отношений между организмами и средой в процессе эволюции. Они ни в какой мере не указывают на суть развития филогенетических отношений между формами.

Возможные представления о филогенетических отношениях между организмами дают некоторые схемы, предложенные другими авторами. Мы воспроизведем эти схемы только для того, чтобы наглядно представить мыслимые отношения между отдельными филогенетическими ветвиями и отметить недостатки этих построений.

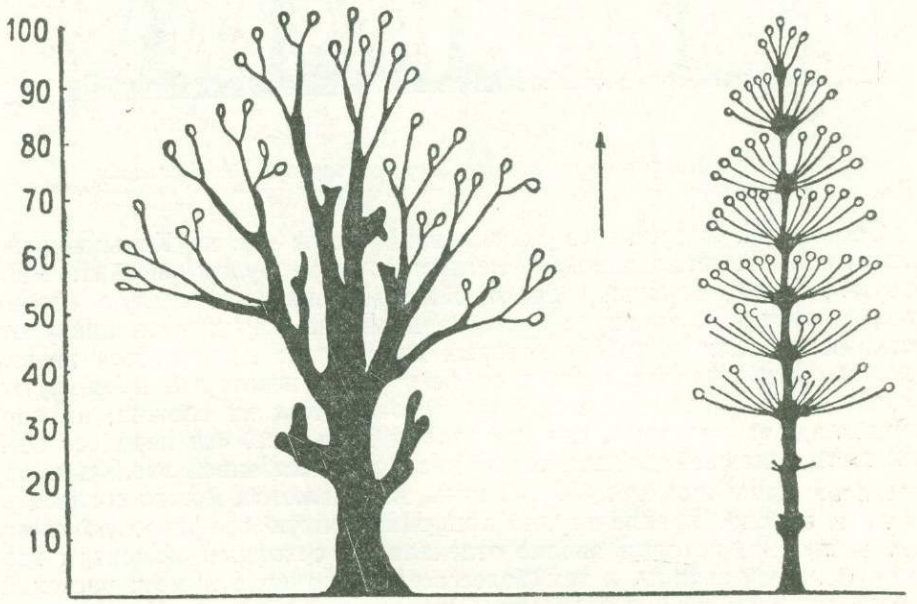


Рис. 3. Филогенетическая схема «дерево», по Кольцову.
Рис. 4. Филегенетическая схема «хвощ», по Кольцову.

Н. К. Кольцов (1933, стр. 488 и 489) дал три схемы филогенетического развития, которые он назвал соответственно типом «дерева», типом «хвоща» и типом «мангровой заросли» (рис. 3, рис. 4 и рис. 5).

Рис. 3 представляет собой разветвленное дерево, концевые листочки которого соответствуют нынеживущим видам. «Некоторые исследователи, — говорит Кольцов (стр. 487), — предпочитают придавать ветвям форму хвоща с пучковым отхождением веточек от узла» (рис. 4). Но тип «дерева», по Кольцову, не показывает, как сильно обособлены друг от друга основные подразделения органического мира, а кроме того эта схема «очень мало учитывает явление регресса в эволюции» (там же, стр. 488). Поэтому, как думает этот автор, необходимо в родословную схему «вести принцип частого опускания побегов книзу», что указывало бы на явление регресса в эволюции.

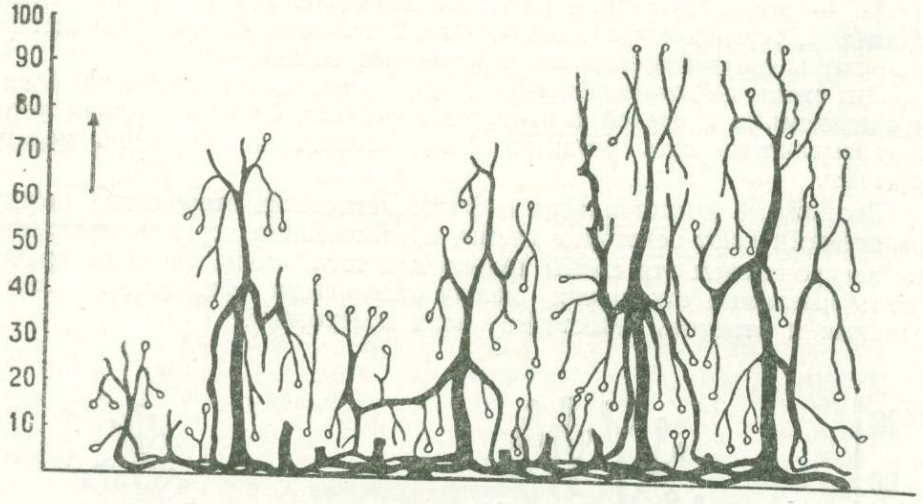


Рис. 5. Филогенетическая схема «мангровая заросль», по Кольцову.

Обоих этих недостатков родословной схемы мы, по Кольцову, избегнем, если вместо одинокого ветвистого дуба будем рисовать мангровую заросль, развившуюся от общего корня, т. е. «целую группу стволов, растущих кверху с бесчисленными спускающимися книзу отростками ,отходящие побеги которых могут снова подниматься вверх» (рис. 5). Стебель идет верх, и от него через некоторые промежутки отходят кольца спускающихся вниз веточек. Как ни сложна, на первый взгляд, такая схема, она ,по словам Кольцова, «не передает всей сложности, имевшей действительно место в естественной эволюции организмов» (там же, стр. 489). С этим, нам кажется, можно согласиться: да и вообще крайне трудно придумать такую графическую схему хода эволюции, которая вполне отвечала бы основным моментам эволюции большой группы, а тем более всех животных или всех растений. Изображенное в графической схеме «мангровой заросли» Кольцова горизонтально тянущееся корневище представляет, очевидно, древнейшие и примитивнейшие формы жизни, из которых развились все остальные. На всех трех схемах (рис. 3, рис. 4 и рис. 5) «масштаб прогресса в условных процентах показан на вертикальной линии слева» (там же, стр. 487).

Все предыдущие схемы представляют попытки изобразить ход эволюции вообще и не имеют в виду какие-либо конкретные основные

ветви или стволы органического мира. Если бы мы спросили себя, нет ли среди приведенных схем такой, которая соответствовала бы весьма популярной в нашей литературе идее «магистрального прогресса», то таковой можно было бы признать кольцовский тип «хвоща» (рис. 4). Однако эта графическая схема была бы очень грубым упрощением и без того достаточно примитивной концепции Завадского и его единомышленников. Эти ученые, насколько нам известно, никогда не высказывались в том смысле, что «магистраль» прогрессивной эволюции идет строго вертикально, а отклоняющиеся от нее линии «ограниченного прогресса» располагаются мутовками на междоузлиях основного стебля. Такого сверхупрощения в представлениях магистралистов мы не замечаем. Это была бы уже не «магистраль», а какая-то «ультрамагистраль». По нашему мнению, больше соответствует представлениям магистралистов схема филогении позвоночных, разработанная

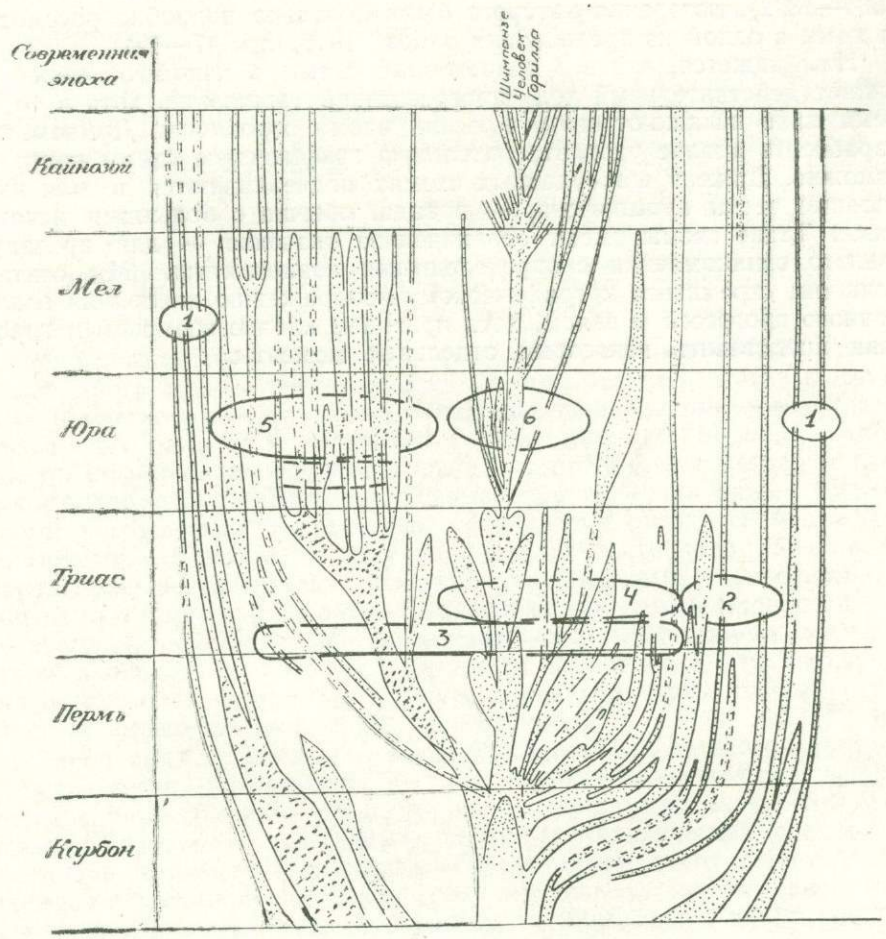


Рис. 6. Филогенетическое древо позвоночных, по Хюне (верхняя часть его схемы, упрощено). 1 — Pisces; 2 Amphibia; 3 — Reptilia; 4 — Theromorpha; 5 — Sauromorpha; 6 — Mammalia.

палеонтологом Ф. Хюне, крупным специалистом по ископаемым пресмыкающимся; эта схема воспроизводится нами на рис. 6. Правда, при

построении этой схемы Хюне исходит совершенно откровенно из чисто виталистического понимания эволюции, которую он понимал как процесс, имеющий целью человека, вернее духовной его природы, которая, согласно концепции этого ученого, достигает своего полного совершенства лишь на небе. Наши магистралисты очень далеки от такого понимания общей филогении органического мира: они стремятся к чисто материалистическому толкованию этого великого процесса. Но дело в том, что никакая графическая схема не отражает всех моментов той концепции, для которой она разработана. Данная графическая схема в сущности одинаково соответствует воззрениям финалистов и магистралистов. Она, в частности, выражает ту мысль, что возникший эволюционным путем человек оказывается, благодаря подсобным ветвям органического прогесса, в полезном для его дальнейшего развития окружении. Строго говоря, эта идея восходит к представлениям кружпнейшего сравнительного анатома и палеонтолога Р. Оуэна (1804—1892), воззрения которого были довольно подробно рассмотрены нами в одной из предыдущих работ (1948, стр. 47—52).

Нам кажется, что все приведенные схемы в какой-то мере отражают действительный ход прогрессивной эволюции, хотя в то же время явно искажают его в том или ином отношении. Думаем, что разработать вполне удовлетворительную графическую схему почти невозможно. Даже в малоудачных схемах подчеркиваются те или иные реальные черты ароморфоза, — правда, обычно с большими искажениями. Такие схемы имеют ограниченное значение — для предварительного ознакомления с определенными концепциями. Мы считаем излишним стремиться к графическому изображению концепции эволюционного прогресса в целом, хотя признаем вполне возможным графически представить некоторые отдельные моменты.

РАЗДЕЛ ВТОРОЙ

ЯВЛЕНИЯ ЭВОЛЮЦИОННОГО ПРОГРЕССА В ИСТОРИЧЕСКОМ РАЗВИТИИ ОРГАНИЧЕСКОГО МИРА

ГЛАВА ЧЕТВЕРТАЯ

ЭВОЛЮЦИОННЫЙ ПРОГРЕСС И ЕГО РАЗЛИЧНЫЕ ПРОЯВЛЕНИЯ

Многие естествоиспытатели и философы ищут критериев эволюционного прогресса — тех признаков, по присутствию которых можно было бы легко и просто отличать явления эволюционного прогресса от всех прочих явлений в развитии живой природы. Миклин, как мы видели, старательно подсчитывал все предполагаемые критерии прогресса, которые в разное время указывались теми или иными биологами или философами. Таковых, по его подсчету, оказалось около сорока. Некоторые авторы, по-видимому, думают, что надо сначала составить полный реестр всех когда-либо предложеных «критериев» эволюционного прогресса, а затем выбрать из них самый надежный, в то же время не забывая и об остальных, которые тоже могут пригодиться в отдельных случаях. Получается впечатление, что эволюционный прогресс характеризуется многочисленными признаками, которые могут не иметь никакой связи между собой.

Такой подход к выяснению сущности эволюционного прогресса представляется нам несовсем удачным. Нам кажется, что под эволюционным прогрессом надо понимать не беспорядочное скопление разнородных признаков («критериев»), а вполне определенный процесс, обладающий некоторой сущностью. Вполне понятно, что сущность этого процесса закономерно связана с теми или иными чертами прогрессивного развития организмов, имеющими то более, то менее общее значение. Обращаясь к трудам тех авторов, которые рассматривали явления эволюционного прогресса (таковы, в частности, Дарвин, А. Н. Северцов, Дж. Гексли, Шмальгаузен, Г. А. Шмидт, Толмачев), мы видим, что, говоря о сущности прогресса, эти ученые имеют в виду прежде всего расширение возможностей приспособления к разным условиям существования, приобретение таких черт строения, функциональной деятельности и поведения, которые имеют селективное значение не только в рамках одной экологической зоны, строго определенных усло-

вий существования, но и за пределами этой экологической зоны, этих условий существования. Выражения, которыми пользуются эти авторы, разнообразны, но основной смысл этих выражений, нам кажется, — один и тот же. Иногда говорят о приобретении черт относительной независимости от среды обитания, но и такое выражение — за исключением одного специального случая, а именно того, что Шмальгаузен называл эпиморфозом, то есть возникновения, путем эволюции, человека — имеет в виду, нам кажется, приобретение приспособлений широкого значения, приспособлений, полезных не только в данной экологической нише, но и за ее пределами. Организмы не могут не зависеть от среды и ее условий. Они могут только совершенствоваться в приспособлении к среде, а также могут приобретать такие адаптации, какие позволяют ими или их потомкам выйти за пределы зоны, которая была доступна их предкам, и захватывать новые биотопы, даже сильно отличающиеся от исходных. Когда говорят о «независимости от среды», иногда имеют в виду то, что многие организмы, например, птицы, могут широко расселяться по поверхности земного шара, захватывать огромные пространства, заселять разные материки или океаны.

Надо помнить также и о том, что речь идет именно о расширении приспособительных возможностей, а не о выходе из данной области, за пределы данной географической единицы. А расширение экологического ареала может заключаться в возможности приспособления к новой для данной филогенетической линии нише в той же самой географической точке, где жили предки этих организмов. Классики эволюционизма и их продолжатели, говоря об эволюционном прогрессе, имели в виду прежде всего эту черту данного процесса. Она-то и составляет, по нашему мнению, сущность ароморфоза, или эволюционного прогресса. Поэтому нам кажется, что дальнейшие поиски «критериев» эволюционного прогресса для его быстрого и легкого распознавания среди прочих явлений эволюции, совершенно излишни.

Это, конечно, не значит, что мы считаем проблему прогресса в эволюции простой и свободной от трудностей. Как раз наоборот: проблема эволюционного прогресса остается чрезвычайно трудной и многосложной. Наша книга не претендует на окончательное разрешение этих головоломных трудностей.

Здесь мы считаем нужным внести одно уточнение относительно сущности эволюционного прогресса. Авторы, которые писали о том, что при прогрессивном развитии расширяется среда обитания органических форм, насколько нам известно, имели в виду только выход за пределы данной экологической зоны, т. е. возможность перемещения, прохореза популяций данного вида. Но это — лишь одна сторона явления, правда, — очень важная. Экологическая обстановка может измениться и без всякого прохореза, на старом месте обитания, если туда проникают новые вселенцы. Представим себе, что эти иммигранты обладают значительной жизнеспособностью и более или менее быстро обосновываются на данном участке. Тогда местный вид оказывается сразу в новой обстановке, более сложной чем та, которая была до вселения иммигрантов. Если местный вид выдерживает такое изменение экологической зоны, благополучно выживая и там, где нет этого биоценотического изменения, то такое событие вполне равноценно выходу вида за пределы экологической зоны, — привычных, освоенных ранее условий жизни. Оно оказалось возможным потому, что ранее этого вторжения местная форма приобрела адаптации, имеющие селективное значение не только для данной обстановки, но и для некоторых других,

даже более сложных обстановок. Иначе говоря, и в таком случае отмечается эволюционный прогресс, несмотря на то, что соответствующие формы остались жить на месте. Этот случай важно отметить по-

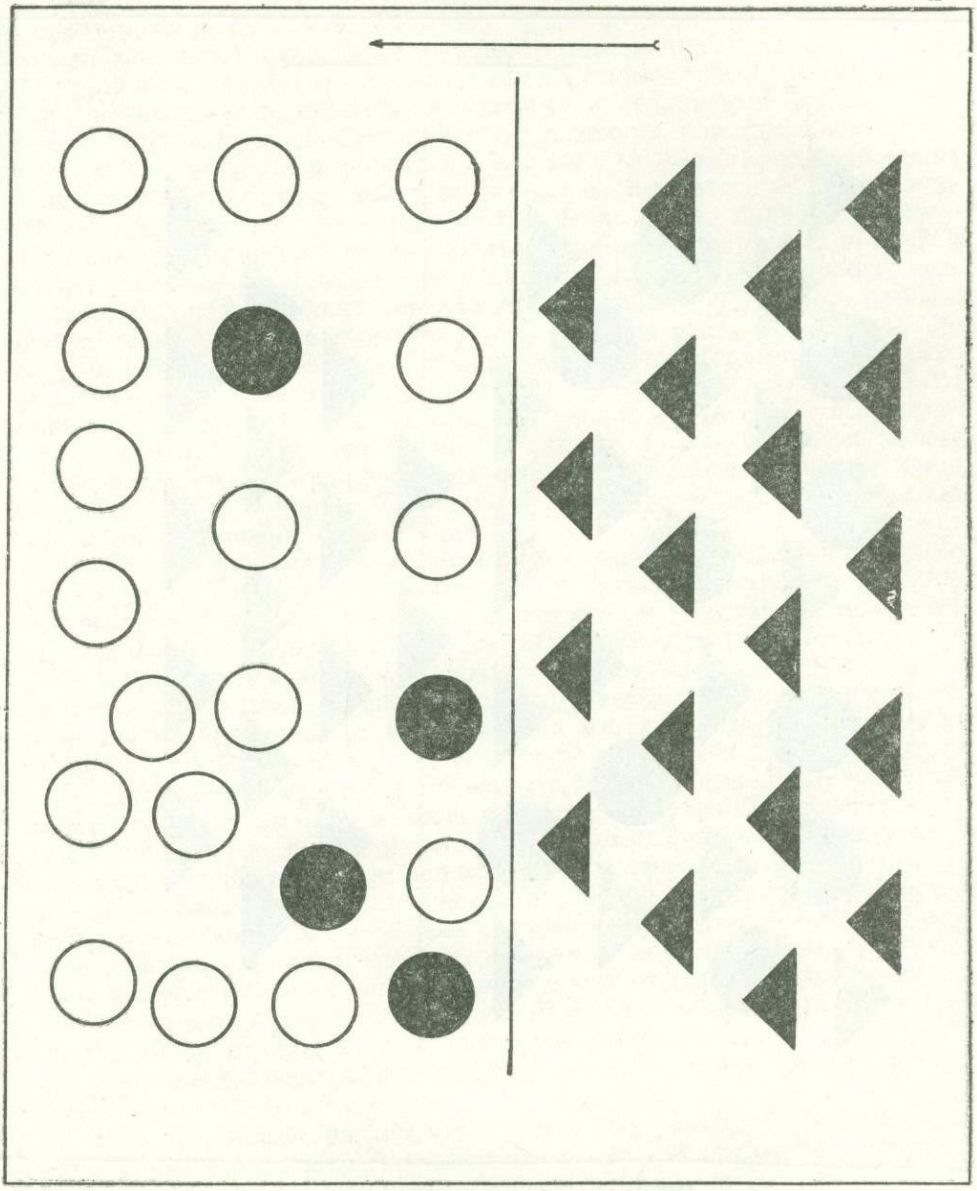


Рис. 7. фиг. 1.

Рис. 7. Схема, поясняющая возможность приспособления организмов к новым, более суровым условиям еще до выхода за пределы прежнего местообитания, с сохранением способности жить и в прежних биоценотических условиях. Треугольники — виды, вторгающиеся в данный биотоп извне; черные круги — виды, успешно выдерживающие натиск иммигрантов вследствие ароморфических приспособлений и способные даже умножить свои популяции несмотря на вторжение иммигрантов; светлые круги — виды, не способные выжить в новых условиях, фиг. 1 — первоначальное положение; фиг. 2 — положение, возникшее в связи со вторжением иммигрантов.

тому, что он позволяет нам объяснить некоторые факты из эволюционной истории органического мира, с которыми мы столкнемся в дальнейшем (рис. 7).

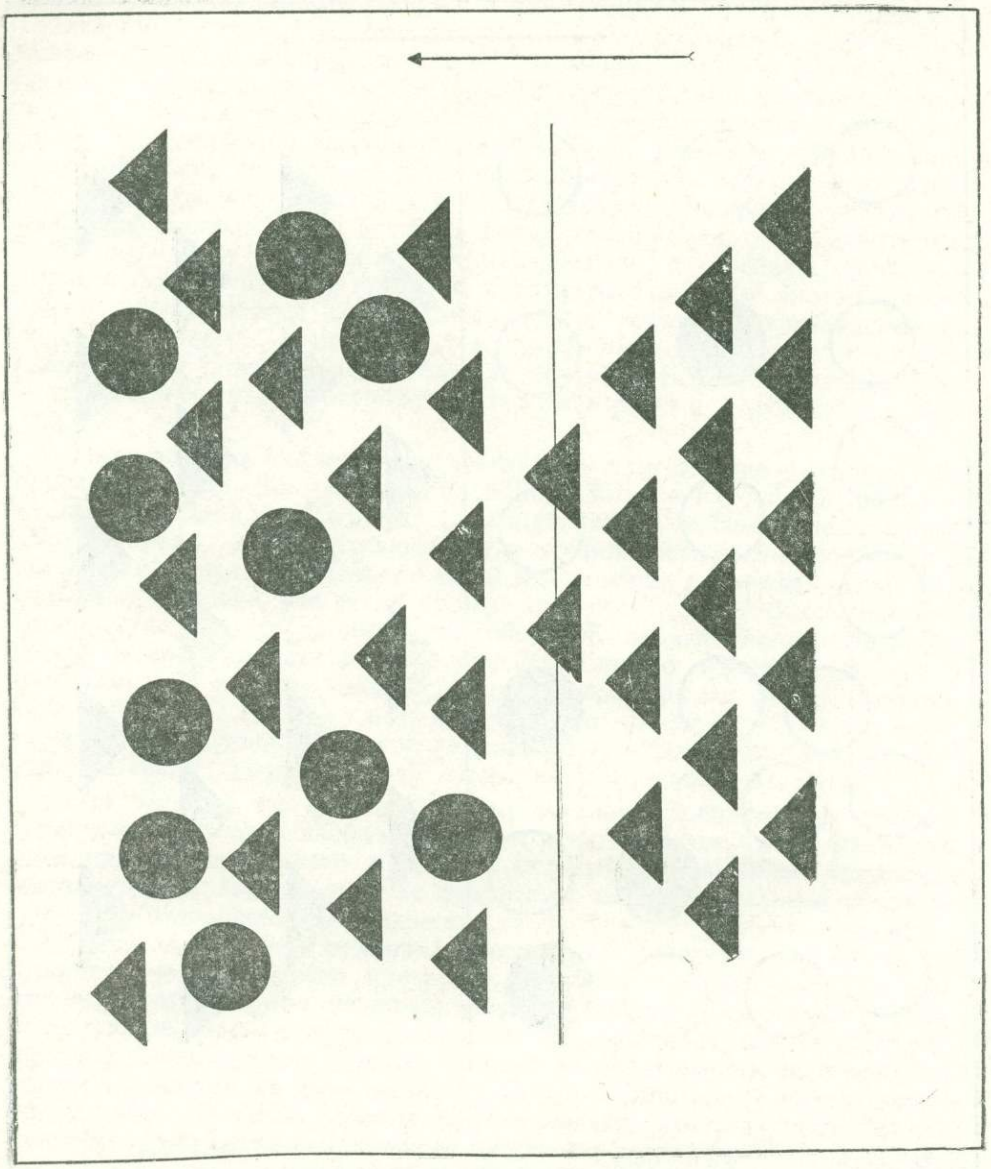


Рис. 7, фиг. 2.

Если же население данного участка не претерпело прогрессивных изменений, то вторжение более прогрессивных конкурентов вызовет вымирание отсталых аборигенов этого участка. О таких случаях писал, как мы уже отметили, еще Дарвин. В истории органического мира встречается много подобных случаев выживания или вытеснения обширных комплексов форм после вселения в данную область потенциальных конкурентов и врагов. Если туземные формы в своем прогрессивном развитии не достигли уровня организации, делающего их способными

противостоять натиску пришельцев, то аборигены более или менее быстро вымирают. В противном случае местные виды могут выживать неопределенно долго, а иногда они настолько мощно противостоят иммигрантам, что не допускают возникновения популяций последних на своей территории. В одних случаях такие явления зависят просто от степени приспособленности организмов к определенным условиям среды независимо от высоты организации. Примером этого могут послужить фауны моллюсков, приспособленных к различным степеням солености при существенном изменении солености вод бассейнов. Если в более или менее обособленный бассейн с фауной, приспособленной к низкой солености, вторгаются воды с высокой соленостью, то комплексы солоноватоводных форм исчезают; а если воды данного бассейна опресняются, то гибнут солелюбивые формы. И в том, и в другом случае события происходят независимо от высоты организации моллюсков. В других случаях высота организации пришельцев, проникших в данную область вследствие установления связи между этой областью и ближайшими более обширными пространствами, играет решающую роль. Примером таких событий может служить судьба большинства млекопитающих Южной Америки, когда туда, вследствие возникновения сухопутной связи, проникали массы северных зверей, которые до того эволюционировали на огромном массиве суши, охватывающей Северную Америку, Евразию, и Африку, и потому достигли более высокого уровня организации.

Нам, однако, могут возразить, что всякому беспристрастному наблюдателю бросаются в глаза не такие малозаметные черты ароморфоза, как возникновение и развитие особенностей, позволяющих данной филогенетической линии выйти за рамки прежней, «привычной» экологической ниши или выжить при изменении местной биоценотической обстановки, а усложнение структуры и функции организмов, возрастание величины их тел, особенно же, у животных, совершенствование строения и деятельности нервной системы и другие признаки, могущие служить «критериями» высоты организации. Экогенетическая экспансия, хотя бы она и зависела от определенного совершенствования строения и деятельности живых существ, может показаться не имеющей отношения к восходящему, ароморфическому развитию. Такое возражение нам кажется неубедительным. Те черты эволюционного развития, которые у разных авторов фигурируют в качестве «критериев эволюционного прогресса, во многих случаях действительно связаны с ароморфозом и определенно зависят от расширения возможностей адаптации к разным условиям. Это мы постараемся показать в последующих главах; а здесь, для пояснения этой мысли, сошлемся лишь на некоторые из общеизвестных примеров эволюции органических форм.

Нет надобности распространяться о совершенно исключительной роли приматов в филогении животного мира. К этому отряду принадлежит человек, или, вернее, он вышел из этого отряда. В цепи адаптаций, ведших от животных к человеку, особенно видное место занимают приспособления приматов к древесной жизни. Этот эволюционный процесс шел по пути совершенствования передвижения по веткам деревьев — брахиации. Параллельно с этим совершенствовалось бинокулярное зрение, очень важное при таком способе передвижения. Вполне естественно, что такие изменения должны были быть сопряжены с изменениями в нервной системе, без чего они были бы невозможны. Вместе с тем должны были испытывать соответствующие преобразования органы захвата и переваривания пищи. Все эти изменения,

в совокупности образующие ароморфоз, были неразрывно связаны с расширением экологической ниши и возможностей дальнейшего захвата новых жизненных пространств, возможностей экогенетической экспансии. Разностороннее совершенствование организма явилось предпосылкой успешного возврата к чисто «наземной» жизни, что было очень важным шагом в эволюции предков человека.

Предки наземных позвоночных, после первых шагов в направлении выхода на сушу, проходили ряд этапов ароморфической эволюции, каждый из которых был неразрывно связан с расширением приспособительных возможностей, возможностей экогенетической экспансии. То же самое можно сказать и о формировании первых гомеотермных (теплокровных) наземных организмов.

При адаптации организмов к новому образу жизни возможны два случая. В первом случае форма довольно быстро приспособляется к новой экологической обстановке, постепенно утрачивая приспособленность к прежней нише. Во втором случае новое приспособление, делая возможным обоснование популяций данной формы в новой экологической обстановке, не снимает способности организмов более или менее благоденствовать в прежней. Этот второй случай и есть ароморфоз.

Наиболее интенсивная изменчивость имеет место на периферии доступной для данного вида экологической обстановки. Поэтому, надо думать, именно там происходит особенно интенсивное видообразование. Там больше, чем в каких-либо других местах видового ареала, могут возникать формы, обладающие адаптациями более широкого значения, чем идиоадаптации и специализации; именно там должен совершаться ароморфоз, создающий предпосылки для выхода организмов в новую для них адаптивную зону. В дальнейшем мы постараемся привести случаи такого процесса. Однако, как бы интенсивно ни происходило формообразование в порядке ароморфоза, в истории органического мира не было и не могло быть внезапного появления форм совершенно нового типа, обладающих целым комплексом хорошо развитых особенностей, в совокупности составляющих характеристику нового, более высокого уровня организации.

Очень часто в качестве особенно характерного признака («критерия») ароморфоза указывается усложнение общей организации живого существа. Это мы считаем близким к истине; но нельзя думать, что сложная структура сама по себе есть уже верный признак эволюционного прогресса. Дело в том, что совершенствование жизнедеятельности организма обычно сопряжено с усложнением его строения и его отправлений. Все это мы постараемся показать в следующих главах этого же раздела.

Здесь считаем излишним рассмотреть вопрос об «энергии жизнедеятельности», которую упоминал А. Н. Северцов в связи с учением об ароморфозе. Выдающийся биолог-эволюционист пользовался этим выражением как чем-то совершенно понятным без особых пояснений. Это несовсем так, но нам кажется, что в нем содержится какое-то рациональное зерно. Дело в том, что А. Н. Северцов пояснял понятие «энергии жизнедеятельности» многочисленными примерами, которые дают некоторое представление о том, что он понимал под этим выражением. Авторы, писавшие об эволюционном прогрессе после А. Н. Северцова, мало останавливаются на его классическом труде, носящем скромное заглавие «Морфологические закономерности эволюции» (1931

и 1939). А между тем проблема эволюционного прогресса никем не разбиралась так вдумчиво и обстоятельно, как этим сравнительным анатомом в его только что названной книге. Там он писал: «Под именем «ароморфозов» мы объединяем такие изменения организации и функций животных, которые, имея общее значение, поднимают энергию жизнедеятельности организма животных» (1939, стр. 237). Далее даются примеры процессов, которые автор понимает как повышение «энергии жизнедеятельности». Таково слияние ганглиев брюшной нервной цепочки, свойственной некоторым относительно низко организованным насекомым, в один очень крупый ганглий, причем «происходит повышение специфической функции нервной ткани и в связи с этим повышение интенсивности, разнообразия и сложности функции центральной нервной системы, т. е. подъем общей энергии жизнедеятельности организма» (1939, стр. 274). Таковы же интенсификации функции движения, т. е. прогрессивное развитие хвостового гетероцеркального плавника у древнейших хордат, развитие у челюстных позвоночных «парных плавников, т. е. органов ориентировки при движении, иначе говоря, органов,изменяющих направление движения» (там же, стр. 279). У первичных костных рыб чешуи были очень толсты (ганоидные чешуи): «они образовали плотный и при движении мало гибкий костный панцирь на теле рыбы» (там же, стр. 282). У лучеперых же развились тонкие и легко подвижные циклоидные или ктеноидные чешуи, хрящевые массы, из которых состоял скелет у предков, «заменились менее массивными и более резистентными костями». Эти изменения, по А. Н. Северцову (там же) «происходили в направлении **усиления подвижности и общего подъема жизнедеятельности высших рыб»** (подчеркнуто автором. — Л. Д.). Другие указываемые автором примеры касаются четвероногих позвоночных. Так, «окисление крови у первичных рептилий происходило более совершенным путем, чем у их стегоцефалообразных предков, вследствие чего у них повысился обмен веществ и произошел общий подъем жизнедеятельности всех активных функций» (подчеркнуто нами. — Л. Д.). «Ароморфозами, т. е. чисто прогрессивными изменениями, повысившими общую энергию жизнедеятельности и активность рептилий, могут считаться изменения в сердце и кровеносных сосудах, увеличение дыхательной поверхности легких (повышение интенсивности процессов окисления в тканях организма) и изменения в органах движения (развитие подвижной шеи, прогрессивные изменения в скелете и мускулатуре конечностей и т. д.)» (там же, стр. 287). Далее автор рассматривает вопросы ароморфоза в эволюции птиц и млекопитающих. Так, прогрессивная эволюция млекопитающих началась, по А. Н. Северцову (там же, стр. 289), с изменений органов дыхания, кровообращения и в ротовом аппарате рептилийных предков. Из этих изменений автор отмечает увеличение размеров легких, т. е. количественное увеличение легочных альвеол и мелких бронхов, образовние четырехкамерного сердца с вполне разделенным предсердием и желудочком, образование гетеродонтных жевательных зубов, замену многочисленных косточек нижней челюсти одной костью (зубной) и непосредственную связь этой кости с височной костью черепа. Все эти изменения обусловили «новый подъем в общей энергии жизнедеятельности примитивных млекопитающих» (там же, стр. 289).

Мы привели лишь некоторые из рассматриваемых А. Н. Северцовым случаев «общего подъема жизнедеятельности животных» в процессе прогрессивной эволюции.

Свои соображения, основанные на анализе эволюционных изменений в ходе развития различных классов, преимущественно позвоночных животных, автор обобщает следующим образом: «Ясно, что все прогрессивные изменения в органах движения, нападения и защиты, в органах высших чувств и в мозгу животных имеют, хотя и косвенное, но постоянное влияние на способ их питания (отыскивание и ловля добычи, нахождение свежей и обильной растительной пищи), т. е. на качество и количество потребляемой ими пищи; таким образом, все они косвенным путем повышают энергию жизнедеятельности эволюирующих форм. То же относится и к изменениям, имеющим место в строении жаберных дуг, жаберной мускулатуры, жаберных лепестков у рыб и торакальных мускулов у высших Quadrupeda (грудные ребра и межреберные мускулы), которые косвенным образом тоже влияют, конечно, на весь процесс дыхания этих животных. Общее же значение почек для действия обмена веществ понятно само собой» (там же, стр. 295).

Таким образом, было бы ошибкой думать, что северцовское понятие «подъема энергии жизнедеятельности» — не продуманно брошенные слова. Вообще подобных слов у А. Н. Северцова нет: все, что он писал о закономерностях эволюции, было глубоко пережито и тщательно взвешено им — таков уже был стиль его научного творчества. Можно с ним не соглашаться, но все его мысли заслуживают пристального внимания и тщательного изучения. Его рассуждения о подъеме энергии жизнедеятельности в процессе ароморфоза необходимо учитывать при сопоставлениях, по высоте организации, животных (и растений!), представляющих собой этапы филогенетического развития данной группы организмов, — ступени развития определенного крупного таксона. Это хорошо подтверждается теми примерами ароморфоза с «подъемом энергии жизнедеятельности», которые даются в упомянутой классической работе А. Н. Северцова. Иное дело — сопоставления по «энергии жизнедеятельности» представителей различных филумов, филогенетически далеких один от другого. А. Н. Северцов, по-видимому, подразумевал под «энергией жизнедеятельности» интенсивность обмена веществ и был склонен сводить к ароморфозу те эволюционные процессы, которые ведут к «повышению жизнедеятельности», понимаемому в этом смысле: органы движения и органы защиты имеют постоянное влияние на способ питания, а следовательно и на качество и количество потребляемой пищи; следовательно они повышают «энергию жизнедеятельности» эволюирующих форм; следовательно, по А. Н. Северцову, совершенствование этих органов есть неосомненный прогресс, ароморфоз. Такое заключение представляется нам несколько неосторожным, потому что в эволюционном развитии почти любых органов можно усмотреть, если не прямую, то хоть косвенную связь со способами питания.

Что же касается определения высоты организации живых существ — животных, растений, микробов и вообще одноклеточных, то интенсивность обмена веществ едва ли может служить мериолом при таких сравнениях. Если интенсивность обмена веществ животных выразить через потребление кислорода на килограмм массы тела, то для одноклеточного Paramecium получится 2310 см^2, для полевой улитки Deroceras agrestis 319 см^2, для дождевого червя 51 см^2, для окуня 78 см^2, для мыши 4130 см^2, а для лошади 220 см ^{2} (Ренш, 1954, стр. 305). Едва ли

был бы какой-либо смысл в заключении, что по высоте организации лошадь стоит между окунем и названной улиткой. Однако сравнение по высоте организации форм, которые принадлежат к очень отдаленным одна от другой филогенетическим линиям, например, осьминогов и плацентарных млекопитающих, или птиц и насекомых, — задача, требующая осторожности и особого рассмотрения; она будет предметом обсуждения в одной из последующих глав этой книги.

Нужно обсудить также вопрос о том, какое значение имеет для ароморфоза способность некоторых более или менее низко организованных организмов выживать в анабиотическом состоянии, — например, бактерий в виде спор, хотя нет сомнения в том, что эта способность была преобретена такими организмами в процессе ароморфической эволюции.

Здесь мы ограничимся этими немногими соображениями о сущности прогрессивной эволюции организмов. Дальнейшее обсуждение проблемы будет, по нашему мнению, уместным после анализа хода восходящего филогенетического развития в некоторых основных стволах живой природы и в их ветвях, история которых являет наиболее характерную и относительно хорошо изученную картину ароморфоза.

Основное положение, которое мы хотели бы выдвинуть и подчеркнуть в этой главе, заключается в том, что в ходе ароморфоза всегда можно заметить одну главную его черту, а именно возникновение комплекса особенностей, расширяющего приспособительные возможности, — создающего условия для выхода за пределы старой экологической зоны и освоения новых для данной группы экологических обстановок. Это основной черте ароморфоза подчинены все другие характерные особенности эволюционного прогресса, которые иногда рассматриваются как равноценные критерии ароморфоза. В последующих главах мы постараемся развить и как можно полнее обосновать это положение.

ГЛАВА ШЕСТАЯ

ВОПРОС ОБ ЭВОЛЮЦИОННОМ ПРОГРЕССЕ В МИРЕ ДРЕВНЕЙШИХ МИКРООРГАНИЗМОВ

В этой главе мы начнем рассмотрение вопросов эволюционного прогресса в историческом развитии различных групп организмов. Мы не претендуем на сколько-нибудь равномерное и полное прослеживание ароморфоза органического мира — протистов, растений и животных. Займемся лишь отдельными примерами, причем будем останавливаться на некоторых из наиболее изученных в этом отношении группах.

О прогрессивной эволюции доклеточных форм жизни можно высказывать чисто гипотетические соображения, связанные с представлениями о происхождении живого. Такие соображения выходят за рамки нашего теоретического исследования и могут выдвигаться на основе данных дисциплин, занимающих переходное положение от физики и химии, с одной стороны, и биологии, с другой. Итак, очень интересная проблема восходящей эволюции доклеточной жизни оставляется нами без рассмотрения в этой книге, — этой проблемой могут с успехом заниматься только естествоиспытатели-специалисты с соответствующей научной подготовкой.

Простейшими формами клеточной жизни являются прокариоты — бактерии и синезеленые «водоросли». Представляется вполне возможным, что прокариоты появились вскоре после возникновения клеточной

жизни на земле, о чем писал Дж. Холл (1971, стр. 429). Историческое развитие этих организмов, по всей вероятности, подготовило почву для появления эвкариот; но кроме того от эволюции прокариот зависело очевидно преобразование всей земной коры, приведшее к созданию возможности существования и процветания более сложных форм жизни. Эта глава истории жизни на земле захватывающе интересна: но, как справедливо отмечает Холл, нам по существу ничего не известно относительно эволюции прокариот. Можно, однако, надеяться, что в ближайшем будущем этот пробел в наших познаниях будет восполнятьс я благодаря успешно начатым палеобиологическим исследованиям древнейшей жизни (см. Давиташвили, 1971).

Итак, начнем с одноклеточных. Сюда относятся сравнительно низкоорганизованные формы жизни, как бактерии, актиномицеты (лучистые грибки), дрожжи, плесневые грибы, а также микроскопические «водоросли», т. е. одноклеточные существа, осуществляющие фотосинтез, а также простейшие (Protozoa). Эти существа в большинстве видимы лишь при увеличении, преимущественно под микроскопом. Многие микроорганизмы сохраняются в ископаемом состоянии, но по морфологическому строению этих ископаемых форм невозможно или почти невозможно судить о высоте их организации. Даже тогда, когда их скелеты характеризуются довольно сложным строением это — не более, как остатки одноклеточных, и о высоте их организации можно было бы судить лишь на основании физиологических и биохимических особенностей этих существ. Поэтому трудно, казалось бы, надеяться, что исследователям удастся составить представление о прогрессивной эволюции каких-либо микроорганизмов. В действительности же вполне возможен научный подход к решению задачи об ароморфозе в эволюционном развитии некоторых микроорганизмов и притом тех из них, которые не могли сохраниться и не сохранились в виде палеобиологически определимых остатков.

Позволим себе высказать сначала некоторые чисто умозрительные соображения. Микроорганизмы возникли на земле очень давно — в очень древние докембрийские времена, миллиарды лет назад.

От времени до времени появляются сообщения об ископаемых остатках древнейших, докембрийских бактерий, сохранившихся в виде микроскопических пустоток или ядер, соответствующих внешней форме этих микроорганизмов. Но даже без таких, несовсем надежных прямых доказательств, очень трудно сомневаться в том, что бактерии существовали уже в те отдаленные времена. Бактерии, как и многие другие примитивнейшие формы жизни, были не только в протерозое, но и в архее. В настоящее время можно считать вполне доказанным морфологическими исследованиями, что тогда существовали многочисленные микроорганизмы, ближе не определимые или трудно определимые, но обычно принимаемые за бактерии. Их едва ли можно отнести к нынеживущим основным группам. Такие находки были предметом тщательных исследований многих ученых. Они изучались Дж. У. Грюнером (1922, 1924 и 1925), А. Г. Вологдиным (1946), Баргхурном (1954), К. Г. А. Маршалом, Дж. У. Мэй и К. Дж. Перретом (1964), Э. С. Баргхурном, У. Г. Мейншейном и Дж. У. Шопфом (1965), Баргхурном и Шопфом (1966), С. А. Тайлером, Баргхурном и Шопфом (1966), П. Э. Клаудом, Дж. У. Грюнером и Г. Гагеном (1966). Самые древние морфологически сохранившиеся микроскопические образова-

ния, отнесенные к примитивным бактериям и описанные под названием Eobacterium isolatum, указываются Баргхурном и Шопфом (1966) из кремнистых сланцев серии Фиг Три, в Южной Африке.

Однако имеются и другие, хотя и косвенные, но весьма убедительные доказательства присутствия бактерий в биотопах древнейших докембрийских времен и — что особенно важно при изучении эволюционного прогресса — прогрессивной эволюции этих примитивнейших организмов, становления некоторых очень важных сторон их физиологической деятельности.

Мы должны коснуться той деятельности бактерий, которая ведет к разрушению органического вещества, производимого живыми существами, особенно же к разрушению тел мертвых организмов. Тут, конечно, не место рассматривать всесторонне и подробно великую роль, какая принадлежит микроорганизмам, и прежде всего бактериям в жизни природы. Но не можем обойти молчанием ту сторону этой деятельности, которая имеет прямое отношение к проблеме эволюционного прогресса.

Бактерии принимают активное и ведущее участие в разрушении тел организмов и трупов живых существ.

Морские бактерии — активные разрушители протеинов. Они быстро разрушают наиболее простые протеиновые соединения, но действуют также и на самые сложные соединения с выделением аммиака и CO_2 (К. Зо-Белл, 1946, стр. 142). Имеются сведения о том, что в морских осадках полностью разлагаются самые простые протеины. В морской воде, содержащей растворенный кислород, очень быстро разлагаются тела морских беспозвоночных, птиц и млекопитающих. Морские протеолитические бактерии разжижают желатин, утилизируют пептон, разлагают мускулатуру рыб.

Хитин — главная составная часть экзоскелета у ракообразных; он встречается у моллюсков, некоторых кишечнополостных и простейших. Планктонные ракообразные отряда веслоногих (Copepoda) производят ежегодно по меньшей мере несколько миллионов тонн хитина. Большая часть этой массы, так же, как и хитин, производимый другими морскими организмами, подвергается разложению; это явствует из того, что в морских осадках накопляется относительно лишь немного хитина (Зо-Белл, 1946, стр. 143). Между тем способностью ассимилировать хитин без помощи со стороны микроорганизмов обладают, в лучшем случае, лишь немногие животные, а возможно, что таких животных нет вовсе. Хитинокластические бактерии обнаружены в кишечнике многих морских животных. Хитинокластические бактерии во множестве встречаются в кишечнике головоногих, которые поглощают пищу, содержащую хитин. Хитин поддается разрушению медленнее, чем большинство других типов органического вещества. В анаэробных условиях он разлагается не так легко, как в аэробных. Несмотря на широкое распространение хитинокластических бактерий в море, хитин остается одним из главных азотистых компонентов морских осадков.

Таково положение в нынешних морях. Но существовали ли такие условия в морях геологического прошлого? Всегда ли органическое вещество обитателей моря так быстро уничтожалось микроорганизмами? Не могло ли оно в древние эпохи долго сохраняться в осадках или даже в больших количествах на обширных пространствах переходить в ископаемое состояние? На эти вопросы можно ответить вполне определенно; но, как это ни странно, палеобиологи и биологи (необиологи) до сих пор мало интересовались ими, хотя от них зависит правильное освещение проблемы эволюционного прогресса и некоторых

других, очень важных проблем науки об эволюции органического мира.

В древнейших породах докембрия до наших дней сохранились некоторые части организмов, целиком состоящие из органического вещества, — такие материалы, которые в молодых осадках сохраняются лишь в редких случаях, в исключительно благоприятной для этого обстановке. Что в докембрии, особенно в протерозое было очень много автотрофных организмов, в этом все более и более убеждаются исследователи, работающие в разных странах. Об этом свидетельствуют существующие в литературе хорошие сводки, например, работы А. А. Шевырева (1967) и Шопфа (1970). Любопытно, что, согласно приведенной Шопфом (1970, стр. 338) гистограмме, число местонахождений ископаемых «синезеленых водорослей», описанных в докембрии с 1955 года по 1970 г. включительно, не менее, чем в восемь раз превосходит число местонахождений тех же ископаемых, обнаруженных за весь предыдущий период (с 1850 г. по 1955 г.). При этом число местонахождений ископаемых «синезеленых водорослей» фанерозоя (от кембрия до современной эпохи) ничтожно по сравнению с общим числом докембрийских местонахождений. У нас нет уверенности в том, что ископаемые формы вполне правильно отнесены к «синезеленым водорослям». Вполне возможно, что докембрийские «водоросли», причисляемые к синезеленым, в действительности принадлежат к какой-то другой, вымершей группе. Но во всяком случае докембрий был очень богат «водорослями», похожими на нынешние синезеленые: эти растения переживали тогда время пышного расцвета. Можно думать, что в те отдаленнейшие времена у них не было таких врагов, которые могли бы существенно сокращать их сумарную массу.

Однако для освещения вопроса, который тут нас занимает, особенно важно то, что в докембрийские времена изумительно хорошо сохранялись в осадках некоторые структурные элементы растений, состоявшие из органических веществ.

Докебрийские флоры морских водорослей представляли резко выраженное качественное своеобразие; они существовали и развивались в условиях, существенно отличающихся от условий развития соответствующих флор в более поздние времена. В позднем протерозое, до венда и эдиакария водоросли получили очень широкое распространение. Б. В. Тимофеев и В. А. Рудавская (1965) называли докембрий в целом временем господства водорослей. По словам этих авторов в позднем рифее и в венде господствовали синезеленые, а затем, по-видимому, бурые водоросли. Особенно примечательно, что планктонные организмы тех времен — сфероморфиды, в ископаемом состоянии, по словам этих авторов, представлены однослойными оболочками «из органической материи». «И, несмотря на такой состав, сфероморфиды сохранились в массовых количествах. По данным Тимофеева (1969а и 1969б), древнейшие найденные остатки сфероморфид встречены в породах, абсолютный возраст которых достигает 3 млрд. лет. В массовом скоплении и относительно большом разнообразии сфероморфиды обнаружены в пластах среднего и верхнего рифея (абсолютный возраст которых 1.1 — 0.7 млрд. лет). «Доказано, — пишет Тимофеев (1969а, стр. 85), — что сфероморфиды и отчасти обрывки растительных пленок, трихомы водорослей, способны сохраняться в породах, претерпевших значительный метаморфизма». По сведениям Тимофеева (1966, стр. 16), среди «додевонских дисперсных остатков наиболее распространены фитопланктонные организмы». Но здесь мы касаемся только докембрийских условий существования организмов. О более поздних временах, о фенорозое, речь будет несколько дальше.

Только что сказанное определенно свидительствует о том, что докембрийская бактериальная жизнь существенно отличается от нынешней. Бактерии тех времен не разрушали органических веществ столь интенсивно, как бактерии более новых времен и нашего времени. Докембрийские бактерии не играли той роли, какая принадлежит бактериям в нынешних морях. Это значит, что бактерии тех отдаленных времен значительно уступали нынешним по высоте организации и вместе с тем, конечно, также по интенсивности воздействия этих микроорганизмов на живые тела. Такой вывод представляется нам совершенно неизбежным. Иначе было бы невозможно объяснить, как могли сохраняться, на протяжении миллиарда или хотя бы многих сотен миллионов лет, такие хрупкие и нежные образования, как оболочки сфероморфид, имеющие в диаметре от 3—4 до 300—400 μ, редко больше.

Следовательно, имеются прямые указания на то, что в докембрии было много морских одноклеточных автотрофных микроорганизмов («водорослей»), и примечательно то, что их оболочки сохранились до настоящего времени (Н. А. Волкова, 1965). В докембрии штата Мичиган, в США, найдены были остатки растений в виде обрывков тканей и споровидные образования (Баргхурн и Шопф, 1966; Мейншейн, Баргхурн и Шопф, 1964). Подобных указаний в научной литературе очень много. Было бы, действительно, очень хорошо, если бы кто-либо из специалистов-палеоботаников собрал и проанализировал такие данные. Тогда перед нами предстала бы разительная картина изумительного богатства докембрия, особенно — протерозоя, сохранившимися доныне остатками растительных организмов, хотя эти остатки состоят из органических веществ и несмотря на то, что подобные образования считаются неспособными сохраняться в ископаемом состоянии. Но уже теперь, на основании знакомых нам литературных материалов можно с полной уверенностью сказать, что на всем протяжении протерозоя и значительной части архея в осадках сохранялись нежнейшие структуры водорослей и одноклеточных автотрофных микроорганизмов и что такое массовое распространение подобных ископаемых было бы неразрешимой загадкой, если бы мы не догадались, что оно зависело от низкого уровня соответствующей физиологической деятельности бактерий и других микроорганизмов, разлагающих органическое вещество. Бактерии тогда несомненно существовали, на это указывают многочисленные работы советских и зарубежных исследователей, но эти микроорганизмы тогда еще не «умели» делать то, что в настоящее время делают их отдаленные родичи. Эта догадка переходит в полную уверенность, когда мы знакомимся с последствиями разлагающей деятельности бактерий и других микроорганизмов последующих времен.

На сравнительно низкий уровень разлагающей деятельности докембрийских микроорганизмов недвусмысленно указывают и другие факты. Мы не можем здесь подробно рассматривать эти явления, которым мы уделили больше места в недавно опубликованной нашей книге, где обсуждаются многие важнейшие моменты экогенеза органического мира (1971). Здесь прежде всего коснемся жизни морских фаун самого позднего протерозоя — венда и эдиакария. Особенно подробно изучена фауна эдикария. О ее значении для освещения вопросов эволюции органического мира мы писали в предыдущих работах (1969 и 1971). Это — довольно богатая и разнообразная фауна. По ее остаткам было определено не менее 25 видов (М. Ф. Глесснер и М. Уэйд, 1966). Общая их особенность резко бросается в глаза: все эти животные были мягкотелями, даже студенистыми, или желеобразными. Среди них были кишечнополостные, кольчатые черви, а также формы, которые

не могут быть отнесены ни к одному из типов нынеживущих животных. Время их существования Глесснер (1961, стр. 73) называет «веком медуз». Исследователей может изумить тот факт, что отпечатки этих организмов, столь хрупких и нежных по своему строению, хорошо сохранялись в ископаемом состоянии в породах, отложившихся в морях протерозоя около семисот миллионов лет назад. Высказывалось предположение, что это объясняется совершенно необычными локальными условиями данного бассейна. Но ведь в последующие времена морские осадки отлагались в самих разнообразных условиях, а такого аналога эдиакарской фауны студнеобразных морских животных нигде в фанерозое обнаружено не было. Зато в других областях были найдены, в породах приблизительно того же возраста, некоторые формы, близкие к эдиакарским, правда, не в таком большом количестве и не в таком разнообразии (в Англии, Южной Африке, Северной Америке, в вендских отложениях нашей страны, включая Сибирь и Украину). Приходится думать, что в те времена не было столь энергично действовавших бактерий и многоклеточных пожирателей трупов желеобразных, совершенно мягких животных, одни из которых ползали по дну моря, а другие плавали в составе планктона или даже нектона.

Трупы этих животных, если не всегда, то по крайней мере во многих случаях, подолгу сохранялись на поверхности дна и, не подвергаясь быстрому разложению, покрывались осадками, а затем отпечатки сохранялись навечно. Тогда еще не было хищников, которые могли бы истреблять эти беззащитные организмы, не было соответствующих трупоедов, которые могли бы пожирать тела отмерших. Деятельность бактерий и других микроорганизмов была сравнительно очень слабой для быстрого разложения трупов. В дальнейшем прогрессивная эволюция микроорганизмов вела к последовательному повышению их активности. Постепенно развивалась и способность многих многоклеточных животных к потреблению животной пищи. Все это вело к окончанию «века медуз» и созданию таких биоценотических условий, при которых отпечатки «медузоидных» тел могли сохраняться лишь в исключительной, особо благоприятной для этого обстановке.

После венда и эдиакария, в течение раннего палеозоя многие животные претерпевали интенсивную эволюцию в сторону приспособления к поеданию живых и мертвых животных: это был бесспорный ароморфоз. Надо думать, что параллельно с этим продолжалась прогрессивная эволюция также и микроорганизмов. Но поскольку тогда все более и более активное участие в разрушении органического вещества принимали консументы из числа Metazoa, разложение трупов уже не могло быть делом только микроорганизмов.

Вопросы эволюционного прогресса животных консументов, которые развивали эту деятельность при участии бактерий, будут рассмотрены в следующей главе. Само собой разумеется, что и в более поздние времена, в фанерозое, ведущими агентами разложения органического вещества были микроорганизмы, которые все более совершенствовались в этом направлении.

Изложенное в этой главе позволяет сделать следующие выводы. Совершенно неправильно мнение, будто уровень воздействия микроорганизмов не окружающую среду, включая сюда организмы и их трупы, оставался неизменным на протяжении всей геологической истории земли. Разлагающая работа микроорганизмов, и прежде всего бактерий, в докембрии была относительно очень слабой, чем только и можно объяснить сохранение в ископаемом состоянии некоторых, состоящих из органических веществ, частей растений (водорослей) в пластах различного возраста докембрийских отложений, а также сохранение

в очень хорошем состоянии отпечатков мягкотелых (студнеобразных) животных морей самого позднего протерозоя (венда, эдиакария и более или менее соответствующих им по возрасту пластов). Подобные образования могли сохраняться и в последующие периоды, но с течением времени все реже и реже и во все более исключительных, специальных экологических обстановках.

Следовательно, микроорганизмы, как и все другие организмы, претерпевали процесс повышения организации, а не только приспособление к различным биотопам. Способность использовать различные вещества имеет настолько большое место в жизни микроорганизмов, что совершенствование этой способности имеет самое общее значение в весьма разнообразных обстановках и представляет собой несомненный ароморфоз. Это совершенствование происходило, однако, не только в докембрии. Имеются достаточные основания утверждать, что оно продолжалось и в фанерозое. Палеобиологическая история органического мира показывает, что в раннем палеозое бактериальное воздействие на органическое вещество живых и мертвых организмов было не столь эффективным, чем в последующие времена. Поскольку, однако, в фанерозое все более и более действенным становится новый фактор — многоклеточные консументы, различные гетеротрофные организмы, особенно же хищные и трупоядные животные, то при нынешнем уровне познаний трудно провести грань между деятельностью микроорганизмов и роль макрорганизмов, установить значение тех и других в разрушении органических материалов. Изучение этого вопроса — дело будущих палеобиологических исследований. Они, совместно с палеопатологическим изучением органического мира прошлых времен, должны показать, как углублялась и расширялась активность микроорганизмов в ходе их эволюционного прогресса.

Литература содержит немало указаний на структурно, морфологически сохранившиеся остатки бактерий различных эр истории земли, начиная от архея. Но по этом остаткам совершенно невозможно составить понятие о характере жизнедеятельности этих бактерий, а тем более об уровне их воздействия на другие организмы и их трупы. Зато те, казалось бы, совершенно косвенные указания на физиологические свойства бактерий очень древних времен, о которых идет речь в этой главе, дают недвусмысленные свидетельства процесса восходящего развития бактерий от архея до поздних периодов геологической истории.

Из того, что рассматривается в этой главе, вытекает еще одно заключение, очень важное для понимания проблемы эволюционного прогресса. Анализ материала, относящегося к очень древним геологическим эрам, показал нам, что комплексы организмов, характеризующих различные эпохи, существенно отличаются один от другого по высоте организации всей фауны или всего биоса. Геологически более молодые комплексы стоят выше более древних. Об этом, как мы видели, писал еще Дарвин. Но у него не было столь обильных фактов, подтверждающих это положение, какими мы располагаем в настоящее время. Такие свидетельства дают нам уже докембрийские ископаемые материалы — архейские, протерозойские, вендские и эдиакарские. Еще более убедительные и демонстративные доказательства приведенного дарвиновского положения даст нам анализ материалов из более молодых флор и фаун.

Здесь уместно заметить, что палеобиологи и геологи, изучающие биономическую обстановку древнейших морских бассейнов, нередко полностью игнорируют самую возможность существенных изме-

нений тех физиологических свойств организмов, от которых зависит экогенетическая экспансия биоса в водной среде. При этом исследователи обычно исходят из данных о потребностях нынеживущих организмов, молчаливо принимая, что эти потребности существовали без изменений, в характере и степени, не только на протяжении всего фанерозоя, но и с протерозоя. Так, Д. Ч. Роадс и Дж. У Морз (1971) приводят сведения о некоторых морских бассейнах с пониженным содержанием растворенного кислорода. По их словам, ныне в морской воде, содержащей менее 0,1 мл кислорода на 1 л, нет многоклеточных животных; в воде, где кислорода не менее 0,3 и не более 1,0 мл на 1 л, имеется мало разнообразный комплекс мелких мягкотелых инфаунальных (эндобионтных) видов; но разнообразие значительно возрастает, если количество кислорода превышает 1,0 мл на 1 л, причем особенно увеличивается число известковистых видов. Авторы утверждают, что в той же самой последовательности происходило возрастание численности и разнообразия животных в докембрии и кембрии: сначала, в докембрии, появляются лишь следы животных, не имевших известковых скелетных образований, а затем, в кембрии, эволюировали известковистые многоклеточные животные. Соотношения между организмами и содержанием кислорода в модели нынешних морских бассейнов используются авторами для подсчета содержания кислорода в воде и атмосфере на границе между докембрием и кембрием. По мнению авторов, для большинства бентонных беспозвоночных, по-видимому, трудно выделять и сохранять известковистую раковину в воде, где кислорода менее 1,0 мл на 1 л. Главное достоинство такой модели морских бассейнов заключается, по Роадсу и Морзу, в том, что она дает нам как бы «естественную лабораторию» для проверки гипотез об ограничивающем действии низкого содержания кислорода на бентонные организмы.

Таким образом, Роадс и Морз без обиняков переносят картину нынешнего состояния бентонной жизни в морских бассейнах с низким содержанием кислорода на очень древние времена геологической истории Земли. Соответственно этому, по мысли авторов, беспозвоночные получили возможность выделять и удерживать известковистые экзоскелеты только после того, как в кембрии концентрации растворенного кислорода достигли 1,0 мл на 1 л.

Это исследование, по нашему мнению, содержит многие интересные и ценные моменты; но сделанный авторами вывод о причинах появления «мягкотелей фауны», а затем, много позже, фауны, представленной беспозвоночными с известковистым экзоскелетом, представляется нам логической ошибкой. Это — явный non sequitur. Во-первых, в эдиакарии и венде, как это отмечается в других местах нашей книги, существовали довольно разнообразные беспозвоночные, принадлежащие к нескольким типам. Думать, что они довольствовались очень низким содержанием кислорода, какое было бы недостаточно для нынеживущих морских блеспозвоночных тех же групп или других, более или менее сходных групп беспозвоночных, значило бы игнорировать общий закон экологической экспансии, которая шла от относительно благоприятных условий ко все менее и менее благоприятным. Во-вторых, гипотеза, принимаемая Роадсом и Морзом, а также и многими другими исследователями, упускает из вида тот установленный палеобиологической наукой факт, что редуценты и консументы позднего докембрия разрушали органическое вещество живых растений и животных эдиакария и венда гораздо менее эффективно, чем организмы

тех же экологических групп, живших в более поздние времена. Следовательно, «желеобразные» представители эдиакарской мягкотелой фауны попросту не нуждались в защитных известковистых структурах. Опорная функция скелета тоже не могла выработаться путем естественного отбора в те времена, поскольку в экосистемах тогда не было ни опасных конкурентов, ни грозных хищников. В-третьих, заслуживает внимания тот факт, что и консументы, и редуценты самого позднего докембрия еще не были в состоянии столь быстро и столь интенсивно разрушать ткани мертвых организмов (даже таких мягкотелых, «медузоидных», как эдиакарские), как это делали консументы и редуценты более поздних времен и нынеживущие. Такое направленное изменение в деструктивной деятельности консументов и редуцентов последовательных периодов гелогической истории можно объяснить только прогрессивной эволюцией этих организмов, их физиологической деятельности. В процессе ароморфического развития они совершенствовались в использовании пищевых ресурсов. Это можно понимать не иначе, как приспособление широкого значения: оно представляло выгоду не в одной какой-либо зоне, но в весьма разнообразных экологических обстановках. Если столь бесспорным является ароморфоз и многоклеточных пожирателей органического вещества, и микробов, то нельзя утверждать, что приспособленность одноклеточных организмов и многоклеточных животных к кислородному режиму оставалась неизменной от позднего докембрия до настоящего времени. Можно ли допустить, что на всем протяжении долгих геологических веков организмы не приспособлялись ко все более труднодоступным жизненным обстановкам? И, что особенно важно, мог ли уровень организации обитателей «нормальных» морских участков, где количество кислорода выше 1,0 мл на 1 л, оставаться неизменным на протяжении многих столетий, милилонов лет? Все это представляется весьма невероятным.

Таким образом, остается лишь принять, что организмы, следы которых встречаются в венде и эдиакарии, отнюдь не были обитателями дизаэробной среды (дизаэробными Роадс и Морз называют тип водной среды с дефицитом кислорода, который там присутствует в диапазоне от 1,0 до 0,1 мл на 1 л). Это были те представители биоса «нормальных» морских участков, которые в своем восходящем развитии поднялись в позднем докембрии лишь до относительно низкого уровня организации. В дальнейшем их потомки, жившие в не более благоприятных гидрологических условиях, путем восходящей эволюции приобрели более высокую организацию, связанную с большей подвижностью, возникновением экоскелета и других усовершенствований.

Рассмотренные в этой главе данные подтверждают еще одно важное положение. Эволюционный прогресс одних групп сопряжен с эволюциоенным прогрессом других групп. Так, ароморфическая эволюция бактерий была безусловно связана с эволюцией и общим подъемом организации других организмов: с одной стороны, организмов, которые представляют для бактерий среду обитания и обеспечивают им питание, а с другой — с эволюционным прогрессом тех консументов, которые, разрушая ткани многоклеточных организмов, создают условия, благоприятствующие деятельности бактерий, разлагающих органические вещества.

Таким образом, разобранные здесь случаи являют яркий пример восходящей эволюции экологически взаимовсязанных различных групп органических форм.

ГЛАВА ШЕСТАЯ

ВОПРОС ОБ ЭВОЛЮЦИОННОМ ПРОГРЕССЕ В ИСТОРИИ МОРСКИХ МНОГОКЛЕТОЧНЫХ ОРГАНИЗМОВ РАННЕГО ПАЛЕОЗОЯ

Здесь мы не претендуем на анализ явлений ароморфоза во всех основных группах древних морских многоклеточных организмов. Рассмотрим лишь некоторые группы, в историческом развитии которых можно отметить яркие примеры эволюционного прогресса. По нашему мнению, этого будет достаточно не только для установления фактов восходящего развития, но и для выяснения некоторых из важнейших закономерностей этого великого процесса.

Прежде всего подтверждаются основные выводы, к которым мы пришли в предыдущей главе.

В раннем палеозое — кембрии, ордовике и силуре — организмы, которые производят дробление, разрушение и разложение органических материалов, действовали гораздо слабее, чем в более поздние геологические времена, особенно же в нынешнюю эпоху. Следовательно, в раннем палеозое их эволюционный прогресс еще не достиг того уровня, когда консументы и редуценты органического вещества — различные гетеротрофные организмы и микроорганизмы — приобрели способность разрушать и разлагать органические остатки так быстро, как в настоящее время.

В этом отношении поучительна история строматолитов. Это — пластинчатые осадочные структуры, которые обязаны своим возникновением деятельности сплошных «ковров», состоящих преимущественно из «синезеленых водорослей»; слизистые нити этих «водорослей» захватывали и связывали частицы осадка. Образование строматолитов происходило начиная от докембрия, но иногда возникают они и ныне. Замечательно, что вершины своего развития они достигли в докембрии; в среднем ордовике они в значительной мере пришли в упадок, а в кайнозое они стали редкостью (П. Гарретт, 1970). Геологическая история строматолитов привлекала внимание исследователей, которые иногда искали объяснения этого, на первый взгляд странного, явления. А. Г. Фишер (1965) высказал предположение, что в фанерозое их распространение ограничивалось приливоотливной зоной, возможно вследствие конкуренции между строителями строматолитов и другими растениями. Вместе с этим предположением, которое кажется нам заслуживающим серьезного изучения, Фишер высказывал также допущение, что фанерозойские строматолиты (особенно после среднего ордовика) были менее минерализированы, а потому и менее способными к сохранению в ископаемом состоянии. Гарретт, изучавший карбонатные осадки, образующиеся на западном побережье о. Андрос в Багамской группе островов, установил, что водорослевые ковры развиты лишь в супралиторальной зоне, а в приливной зоне и морском мелководье образованию водорослевых «ковров» мешают животные, роющие и щиплющие те водоросли, которые могли бы создать строматолиты. Образованию строматолитов, по мнению автора, препятствуют там преимущественно два мелких вида церитидных брюхоногих Ceritidea costata и Battilaria minima, а также некоторые блуждающие многощетинковые нематоды, которые проходят сквозь осадок, поглощая его. По Фишеру

(1965), строматолиты занимали господствующее положение в полосе своего распространения до среднего ордовика, а затем клонились к упадку на протяжении всего остального палеозоя, чтобы играть подчиненную роль в мезозойских морских карбонатных осадках и фактически исчезнуть в кайнозое.

В докембрии, отмечает Гарретт (1970), многоклеточных животных, судя по опубликованным материалам (П. Э. Клауд, 1969) было сравнительно мало, и потому едва ли удивительно, что именно в этих древнейших породах мы встречаем наибольшее развитие строматолитов. Эти данные свидетельствуют о том, что многие животные древнейших времен еще не осуществили тех «изобретений», т. е. тех ароморфических достижений, которые могли позволить им расширить область своего распространения. Многими бентонными беспозвоночными животными эти усовершенствования были достигнуты, по-видимому, около середины ордовика, но дальнейшие их успехи осуществлялись, вероятно, в течение всего остального палеозоя и в мезозое. Это были некоторые представители брюхоногих, свободно живущих (неприкрепленных) многощетинковых червей, нематод и, должно быть, также некоторые другие бентонные животные. Аналогичные факты хорошо известны в истории ордовикских морей. К ордовику относятся горючие сланцы Эстонии, которые долго считались образовавшимися за счет синезеленой водоросли Gloeocapsomorpha. Теперь считают более вероятным, что это образование не представляет собой структурно сохранившуюся водоросль. Но и в таком случае присутствие их в составе морских ордовикских толщ есть прямое указание на особые условия, сильно отличающиеся от нынешних и понятные только при допущении исключительно низкого уровня деятельности консументов и редуцентов. В таком же смысле весьма интересный случай представляет собой описанное польским ученым Я. Казьмерчаком (1968), состоящее из органического вещества слоевище водоросли (Vermiporella fragilis из известкового валуна верхнеордовикского (ашгильского) возраста. Слоевище, как отмечает автор, прекрасно сохранилось вместе со спорами, которые удерживают первоначальную темнокрасную окраску.

Однако более убедительны данные о многих древних животных, следы которые сохранились в ископаемом состоянии, несмотря на то, в составе их твердых частей нет или ничтожно мало минеральных веществ, обычно обусловливающих сохранение скелетов в осадочных отложениях.

Л. Д. Мирошникову и А. Г. Кравцову (1965) принадлежит статья о сцифомедузах Сибирской платформы, где, между прочим, приводятся сведения обо всех медузах земного шара. Согласно данным этих авторов, наибольшее число медуз известно из нижнего кембрия, кроме того медузы известны из среднего и верхнего кембрия. В более молодых отложениях медузоподобные отпечатки встречаются гораздо реже; исключение представляют знаменитые верхнеюрские золенгофенские сланцы Баварии, в которых сохранились, при совершенно исключительных условиях, самые разнообразные морские и наземные животные. Данные о постепенном поредении ископаемых остатков медуз от кембрия до конца палеозоя и особенно после палеозоя указывают на последовательное усиление деятельности консументов и редуцентов в морях на протяжении геологического времени. На то же указывает замечание, сделанное о медузах французским специалистом по ископаемым кишечнополостным Ж. Аллуато (1952, стр. 407): «формы, собранные в мезозойских и третичных породах, чаще всего известны по небольшому числу экземпляров, тогда как Brooksella представлена

в сборах Уолкотта (кембрий Северной Америки. — Л. Д.) более чем 9000 образцов».

У кольчатых червей подкласса Errantia класса Polychaeta челюсти или их отдельные части могут сохраняться — они состоят преимущественно из твердого хитинового вещества. Это — так называемые склекодонты. Состав склекодонтов изучался до сих пор поверхностно, их называют «хитиновыми» без анализа. Однако в морях раннего и среднего палеозоя биотические условия были благоприятнее для сохранения хитиновых или кремнисто-хитиновых челюстей многощетинковых. Р. Козловский (1956) писал, что склекодонты, весьма широко распространенные в палеозойских отложениях, по невыясненным причинам чрезвычайно редки в постпалеозойских отложениях. В превосходной монографии о челюстных аппаратах из ордовика и силура Польши Зофия Киелан-Яворовска (1966, стр. 48) писала: «Особенно интригующим и трудно понимаемым является тот факт, что до сих пор из мезозойских и третичных отложений указываются лишь очень малочисленные остатки склекодонтов (...). Если мы примем во внимание факт, что нынеживущие многощетинковые аннелиды — в высшей степени преуспевающая и обильная группа, представленная в водах всех широт и что склекодонты являются очень обычными микрофоссилиями в палеозойских отложениях, то их редкость в мезозойской и третичной группах покажется на первый взгляд таинственной». Киелан-Яворовска отмечает, что вымирание многощетинковых группы Eunicea происходило последовательно во второй половине палеозоя одновременно с сукцессивным вымиранием трилобитов, многочисленных линий плеченогих, граптолитов и других морских беспозвоночных, а потому отсутствие или малочисленность склекодонтов в мезозойских и кайнозойских отложениях перестает быть загадочным. Это соображение представляется нам убедительным, но оно не снимает основного вопроса: почему склекодонтов так мало в постпалеозойских породах? Едва ли можно избежать вывода, что особенное обилие склекодонтов в ордовике и силуре, несколько меньшее их количество в девоне с постепенным убыванием их находок в более молодых пластах указывает на последовательное усиление деятельности разрушителей — консументов и редуцентов в связи с их прогрессивной эволюцией.

Замечательное обилие хитиново-фосфатных раковин в раннем палеозое, по нашему мнению, указывает на то, что деятельность разлагающих органическое вещество микроорганизмов была тогда определенно менее эффективной, чем в последующие времена. Многоклеточные пожиратели тогда не столь интенсивно разрушали плеченогих с относительно непрочными раковинами, чем в более поздние периоды. По всей вероятности, более слабым было тогда «давление» со стороны хищников.

С той же точки зрения большой интерес представляют трилобиты. Их тонкие покровы по составу близки к хитинозной кутикуле других членистоногих. Минерализированными и относительно твердыми были дорсальный покров и отдельные участки вентрального покрова. В этих покровных элементах внутренние слои кутикулы были импрегнированы известковыми слоями. P_2O_5 может составлять до 30% всего вещества скелета. Видный специалист И. Е. Чернышева (1960, стр. 19) писала о трилобитах: «панцирь состоит их хитина, пропитанного углекислотой и иногда фосфорнокислой известью (...). Толщина всего панциря сильно меняется у разных форм, не превышая 1 мм., но обычно меньше, причем не зависит от размеров животного». Несмотря на преоблада-

ние органического вещества в составе экзоскелета, остатки трилобитов сохранялись в общем хорошо. Это, по нашему мнению, указывает на относительно низкую эффективность разрушительной деятельности консументов и редуцентов и соответственно на относительно низкую организацию этих организмов, что по крайней мере отчасти подтверждается палеобиологическими данными. В частности, как это будет отмечено в дальнейшем, рыбообразные позвоночные раннего палеозоя не были особенно опасными хищниками для трилобитов.

С той же точки зрения еще поучительнее история других морских животных ордовика, силура и начала девона — граптолитов группы граптолоидей. Это были довольно примитивные колониальные организмы, которые вели преимущественно эпипланктонный (псевдопланктонный) или планктонный образ жизни. Распространение раннеордовикских форм, видов и даже родов, имело более или менее ограниченный характер, но после среднего ордовика многие виды становятся космополитичными. Силур был, по-видимому, времоенем существования форм, наилучше приспособленных к планктонному образу жизни. Граптолоидеи продолжали существовать в раннем девоне.

Ископаемые остатки этих организмов встречаются, главным образом, в темных глинистых сланцах, где остатка других организмов редки или отсутствуют. Граптолитоносные отложения — осадки на дне бассейнов, где не было или было очень мало бентонной фауны. Широчайшее, по всему миру, распространение граптолитоносных пород привлекало внимание многих исследователей, пытавшихся разгадать причины широкого распространения в них экзоскелетов, состоявших сплошь из органического вещества. Факт сохранения в этих экзоскелетах граптолитов органического вещества озадачивал многих исследователей. Р. Рюдеманн (1947) считал этот факт тем более изумительным, что толщина всей перидермальной стенки граптолитов составляет не более 0,0025 мм. Козловский (1966) обратил внимание на то, что экзоскелеты граптолитов — не хитиновые. Но они все же состоят лишь из органических веществ, и сохранение таких структур на протяжении ряда соте миллионов лет требует объяснения (см. еще Давиташвили, 1969). Еще недавно многие ученые пытались объяснить это тем, что граптолиты носились во взвешенном состоянии в водах таких бассейнов, где на дне, вследствие сероводородного заражения, не было бентонной жизни, следовательно, — не были животных, которые могли бы дробить и поедать их трупы. Такие условия существуют в современном Черном море, но они возникают лишь в специфических, редких обстановках, и их не могло быть в открытых, сообщавшихся между собой морях всего земного шара в ордовике, силуре и начале девона. Отсюда приходится заключить, что за пределами прибрежной полосы, в относительно глубоких частях морских бассейнов тех времен, где отлагались илистые осадки, бентонные биоценозы, в отличие от соответствующих биоценозов, располагавшихся на тех же глубинах в более поздние времена, еще не содержали организмов, способных эффективно разрушать тела граптолитов, которые, после отмирания, опускались на дно. Существенными моментами в разрушении органического материала на дне морей являются раздробление и пожирание мертвых тел ракообразными, рыбами и другими консументами из многоклеточных. Популяций таких животных на дне ордовикско-силурийских морей глубже верхней части сублиторали, очевидно, не было, или деятельность их была еще слабой. Следовательно, в те времена морской бентос в составе всех своих основных представителей, еще не достиг того уровня эволюционного прогресса, который позволил бы этим живот-

ным обитать на соответствующей полосе морского дна, имевшей, конечно, широчайшее распространение по всему земному шару. На этой полосе еще не было достаточно обильных бентонных популяций, которые могли бы эффективно использовать органический материал, в изобилии поставляемый планктоном. Только при таких условиях могли накопляться на дне обширных пространств древних морей осадки, содержащие органическое вещество и структурные остатки граптолитов. Органическое вещество граптолитоносных пород ордвика, силура и начала девона поставлялось отчасти зоопланктоном, но преимущественно планктонными водорослями, к которым прикреплялись эпипланктонные граптолиты.

Таким образом, палеобиологические данные с полной бесспорностью устанавливают факт низкого уровня организации бентонных консументов тех отдаленных времен. Микроорганизмы также не производили эффективного разложения экзоскелетов граптолитов и аморфного органического вещества, которое донынe сохранилось в граптолитовых сланцах. Более подробно этот вопрос рассматривается в наших предыдущих работах (1969 и 1971). Позже, в связи с дальнейшей прогрессивной эволюцией бентонных редуцентов и консументов, органические остатки, попадавшие на дно морей, более эффективно разрушались и разлагались, а потому не могли сохраняться на столь обширных пространствах морского дна, как в предыдущих периодах геологической истории. В этих фактах нельзя не видеть значения эволюционного прогресса в историческом развитии живой природы. В то же время эти факты свидетельствуют с полной ясностью о сопряженности прогрессивных изменений различных основных членов биосса соответствующих экологических областей. Они показывают, что биос более поздних времен был в общем организован более высоко, чем биос более ранних эпох.

Однако изложенные в этой главе данные свидетельствуют не только о прогрессивном развитии, у многих микроорганизмов и многоклеточных консументов, способностей разрушать и разлагать тела организмов. Эти данные, несомненно, указывают на определенные события прогрессивной эволюции тех групп растений и животных, о которых шла речь на предыдущих страницах. Во всяком случае плеченогие несомненно изменялись в направлении упрочения их экзоскелета — раковины: в течение раннего палеозоя неуклонно увеличивалось число форм плеченогих, обладавших довольно мощной раковиной, состоявшей преимущественно из карбоната кальция, Тонкостенные раковины, состоявшие в значительной мере из «рогового» органического вещества, сохранились преимущественно у форм, которые перешли к закапыванию в осадок и потому не нуждались в прочном панцире (Lingula и подобные ей формы). Можно ли отметить явления ароморфоза в филогении различных групп плеченогих на протяжении раннего палеозоя — кембрия, ордовика и силура? Мы думаем, что многие изменения в строении раковин были связаны с расширением возможностей экологической экспансии. Плеченогие принадлежат к числу наиболее важных, с хронологической точки зрения, групп животных раннего палеозоя. Над ними специально работают многие исследователи у нас и за границей. Однако в строении их раковин неспециалисту трудно заметить черты явного и бесспорного эволюционного прогресса. Отчасти это зависит, вероятно, от того, что в те отдаленные времена было мало конкурирующих с плеченогими групп сходного с ними образа жизни. Плеченогие были одиночные животные с двустворчатой раковиной, прикрепленные к субстрату с помощью стерженька, называемого

ножкой и допускавшего, у большинства форм, некоторые колебательные движения без изменения места прикрепления особи ко дну. Несколько позже плеченогих претерпели значительную эволюцию гораздо лучше приспособленные к тем же, в общем, условиям жизни двустворчатые моллюски. Но в раннем палеозое плеченогие прочно занимали свое место в бентонных биоценозах морского мелководья, поселяясь преимущественно на твердом грунте. В такой экологической зоне плеченогие не испытывали значительного давления ни со стороны конкурентов, ни со стороны хищников, которые тогда в большинстве не обладали мощными средствами уничтожения животных, относительно хорошо защищенных довольно толстостенными твердыми раковинами. В таких условиях прогрессивная эволюция происходила сравнительно медленно и малозаметно. Это было причиной того, что остатки ранних плеченогих обнаруживают сравнительно мало черт резко выраженного ароморфоза. Впрочем подробное палеобиологическое изучение плеченогих кембрия, ордовика и силура, можно надеяться, приведет специалистов к обнаружению явлений бесспорного ароморфоза в историческом развитии этих животных на протяжении только что упомянутых периодов. К вопросу о высоте организации плеченогих мы вернемся в дальнейшем при рассмотрении вопроса об ароморфозе организмов более поздних периодов.

Среди животных раннего палеозоя трилобиты представляют собой группу наиболее доступную для изучения явлений ароморфоза. Ценными с этой точки зрения чертами этой группы являются: хорошая сохранность ее представителей в ископаемом состоянии; обилие их остатков в пластах кембрия, ордовика и силура; особенно же то обстоятельство, что панцирь, плотно облегавший мягкое тело животного, дает представление о некоторых чертах внутреннего строения этого тела и его органов. В особенно благоприятных случаях сохранялся не только верхний, спинной, панцирь трилобитов, но и многие тончайшие морфологические детали, даже придатки, антенны, конечности, на наружных ветвях которых иногда видны длинные тонкие ворсинки (рис. 8). Описывались также отливы желудочно-кишечного тракта, дающие представление о пищеварительной системе, которая, кстати сказать, в хорошо изученных случаях оказалась занимающей очень значительную часть переднего, так называемого головного, щита (рис. 9). Некоторые, сохраняющиеся в ископаемом состоянии морфологические элементы наружного панциря дают известное представление о строении глаз и других рецепторов, органов чувств этих древнейших животных. Трилобиты, как и членистоногие вообще, в ходе онтогенеза неоднократно сбрасывали свой панцирь, и последовательные серии таких сбрасываемых при линьке панцирей позволяют специалистам подойти к изучению определенных явлений онтогенеза.

Наиболее хрупкие образования экзоскелета могли сохраняться в осадках только в специфических, неповторимых биотических условиях раннего палеозоя, о которых мы уже говорили. Трилобиты были, несомненно, низко организованными членистоногими, и некоторые коренные черты их организации затрудняли ароморфическое развитие в определенных, очень важных, направлениях. Нельзя конечно, противопоставлять «ограниченный прогресс» прогрессу «неограниченному»; это было бы крайне наивно, но можно и нужно различать в существующей организации черты, в различных степенях благоприятные для ароморфоза. Наружный панцирь трилобитов оставлял без эффективной защиты нижнюю сторону тела, которая была покрыта лишь нижней хрупкой пленкой, — брюшным панцирем. У них не было органов, которые слу-

жили бы для защиты, а тем более для нападения, как клешни, которыми обладают и обладали многие другие членистоногие. Ротовой аппарат мог справляться лишь с мягкой пищей. Общая форма тела — приплюснутая в дорсально-вентральном направлении, — препятство-

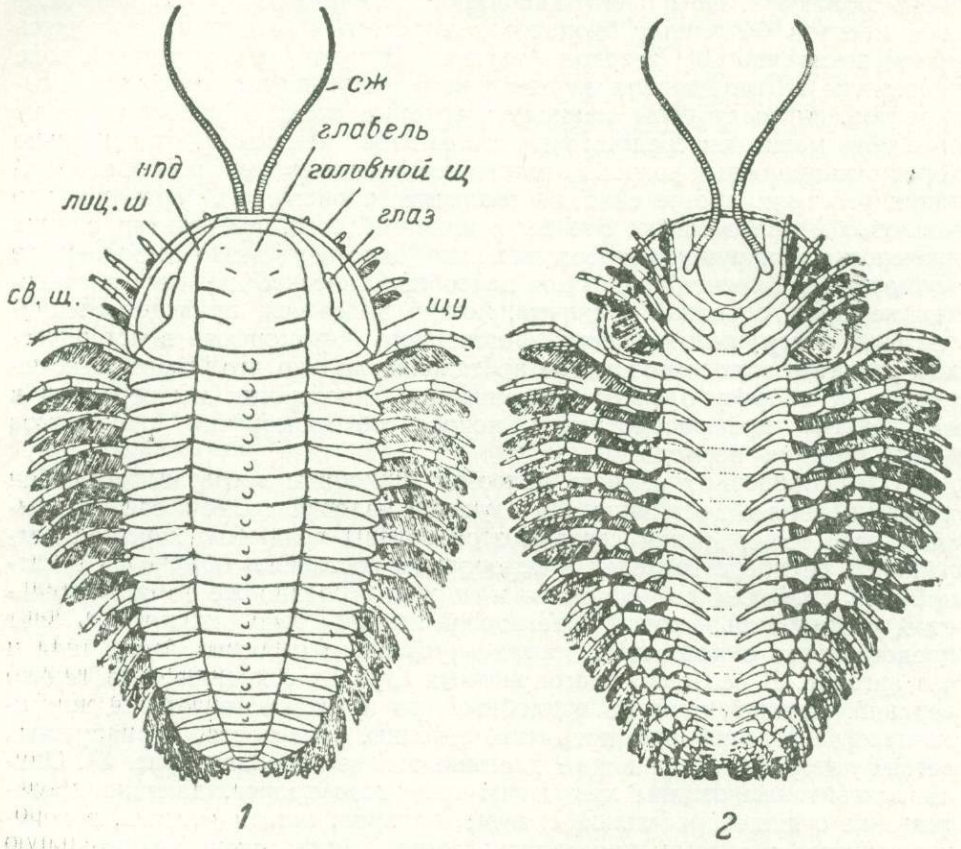


Рис. 8. Трилобит Triathrus becki. 1 — вид сверху; 2 — вид с брюшной стороны; сж. — сяжки; нпд — неподвижная щека; лиц. ш. — лицевой шов; щу — щечный угол; св. щ — свободная щека. По Бичеру.

вала развитию быстрой активной локомоции. Конечности были малы и слабы. Передвижение трилобитов (хождение, ползание, плавание) всегда было относительно медленным. Наконец, нахождение «желудка» в

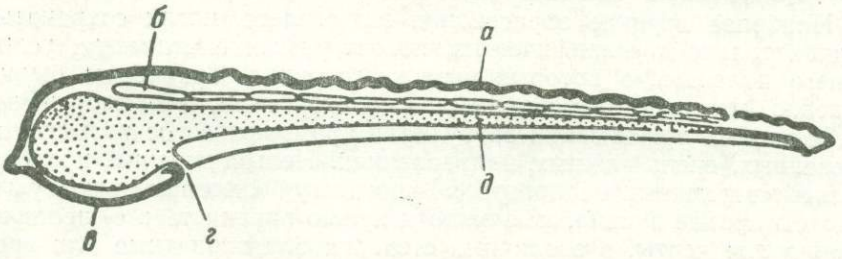


Рис. 9. Схематический продольный разрез трилобита Ceraurus pleurexanthemus; а — спинной щит, б — сердце, д — пищеварительный канал, в — гипостома. По Реймонду.

области головного щита затрудняло развитие важных органов чувств и нервной системы. Однако все эти коренные «дефекты» организации не помешали трилобитам благоденствовать и развиваться в течение долгого времени — они существовали и эволюировали сотни миллионов лет и имели очень широкое распространение в течение кембрия, ордовика и силура, то есть около двухсот миллионов лет (рис. 10).

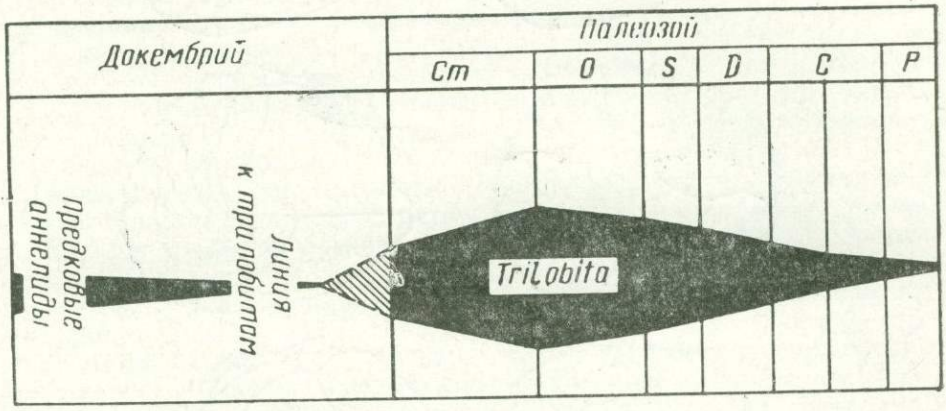


Рис. 10. Геохронологическое распространение трилобитов. По Шроку и Твенгофелу.

Это легко объясняется тем, что и другие основные группы морских животных далеко не сразу достигли того уровня организации, который свойствен их более поздним представителям. Едва ли более высоко организованы были другие членистоногие морей; брюхоногие и головоногие в те давние времена не представляли роковой угрозы даже таким низко организованным животным, какими были трилобиты; рыбы в период максимального распространения трилобитов еще не имели челюстей, а плавали они медленно и весьма неуклюже по сравнению с их более поздними родичами. Следовательно низкая организация трилобитов тогда не могла быть препятствием к их процветанию.

Однако это не значит, что на протяжении всего времени своего существования трилобиты не испытывали никаких изменений ароморфического характера. Даже самое общее ознакомление с этой обширной группой, некогда господствовавшей в морском мелководье, обнаруживает определенные прогрессивные явления в ее историческом развитии. Отметим некоторые из них.

У трилобитов, которые были в основном донными животными, глаза располагались на верхней, дорсальной поверхности тела. Это свойственно тем морским двустороннесимметричным животным, которые своим уплощенным телом ползают по дну или, хотя могут плавать, но преимущественно лежат на дне. Глаза были едва ли не важнейшими рецепторами этих бентонных животных. Поскольку трилобиты в течение периода индивидуального роста многократно претерпевали линьку, то во время этого процесса затруднялась функция глаз: спинной панцирь сбрасывался и, естественно, в этот момент (вероятно, линька не была мгновенной) животное не могло полностью, как обычно между линьками, пользоваться органами зрения. Многие древнейшие трилобиты раннего кембрия не имели никакого устройства для ускорения освобождения глаз от старого панциря. У других трилобитов был так называемый лицевой шов — более или менее углубленная узкая бороздка, огибающая глаза со стороны, обращенной к оси дорсального щита. По лицевому шву щит много тоньше, чем вне этой бороздки. Вдоль

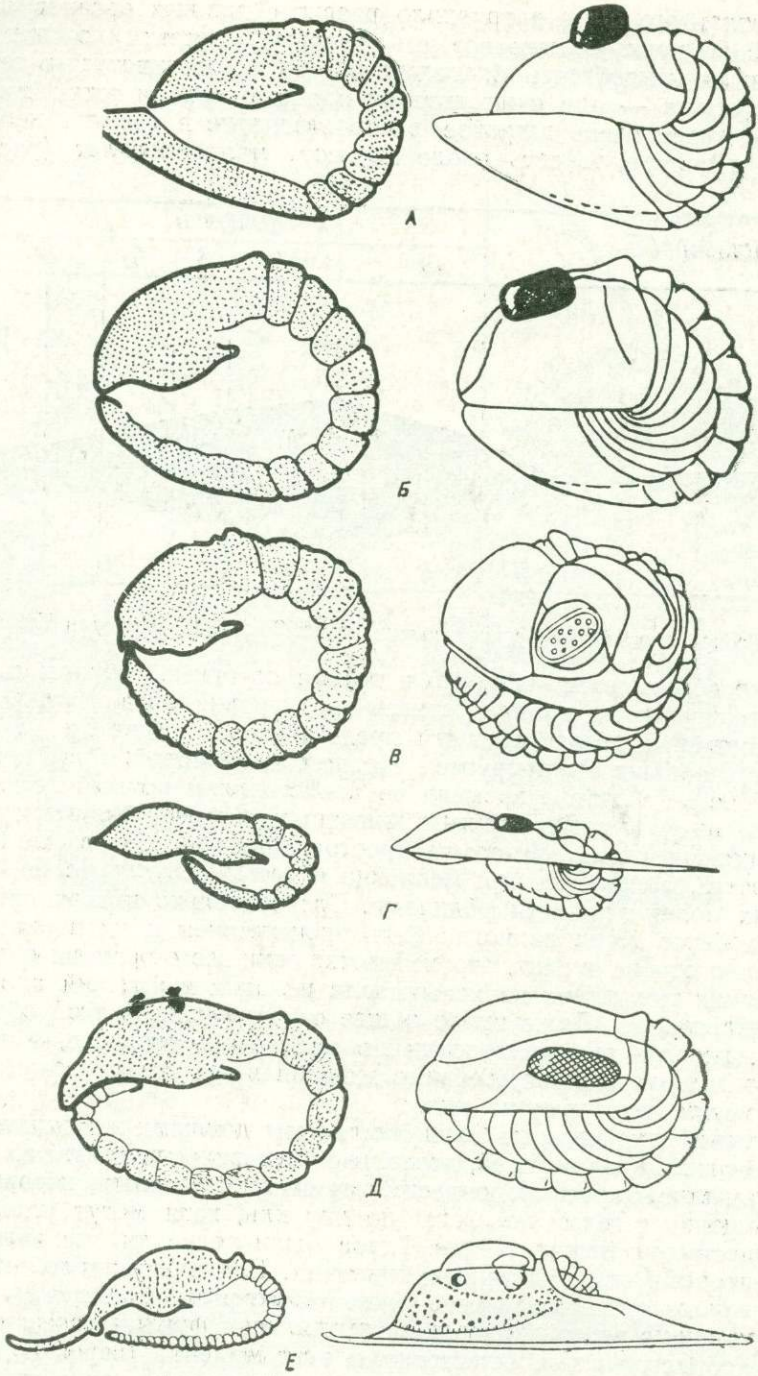


Рис. 11. Различные способы свертывания трилобитов. А, Б, В, Г — сфероидальное свертывание; Д — двойное свертывание; Е дискоидальное свертывание. По Гаррингтону.

него щит делился при линьке. Когда происходила линька, глаза относительно быстро, скорее, чем другие части тела, освобождались от спадавшего покрова. Это было несомненно выгодным для животного в момент его жизни, который можно назвать критическим. Таким образом, лицевой шов был образованием, по-видимому, облегчавшим линьку, и в первую очередь линьку области глаза, который у трилобитов обычно был покрыт сплошной роговой оболочкой, а эта последняя, конечно, подвергалась линьке. Следовательно, лицевой шов есть образование, полезное и ценное для трилобитов независимо от любой специализации их образа жизни, — в самых разнообразных биотопах морской среды, где жили зрячие трилобиты. Следовательно, развитие такого образования имело широкое общее значение для большинства трилобитов и было ароморфозом.

По-видимому, немаловажным ароморфозом было приобретение многими трилобитами способности свертываться. При свертывании (см. рис. 11) уязвимая брюшная сторона с ее сравнительно хрупкими придатками оказывается защищенной свернувшимся верхним щитом. Плотное замыкание панциря при свертывании было защитным приспособлением, имевшим существенное значение во всех биотопах, где только жили трилобиты, а развитие этой способности, следовательно, носило характер ароморфоза. Эта способность имелась преимущественно у геологически сравнительно молодых форм. У таких трилобитов хвостовой щит по величине и очертанию был похож на головной щит. Удивительная «подогнанность» в строении головного и хвостового щитов, по Н. Е. Чернышевой (1960), обеспечивала возможность плотного замыкания этих краев при свертывании трилобита. «Большинство трилобитов, — по словам Чернышевой (там же, стр. 31), — обладало

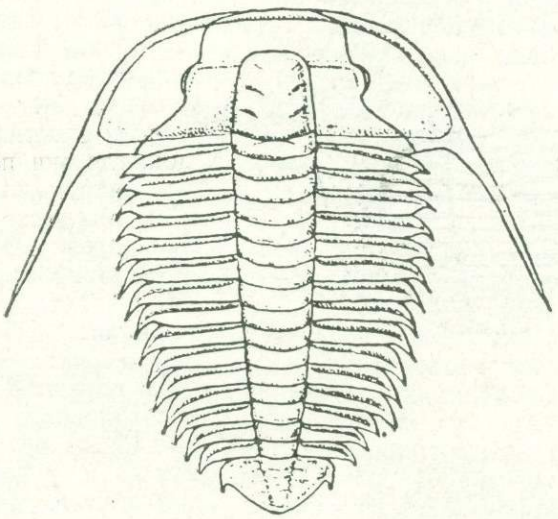
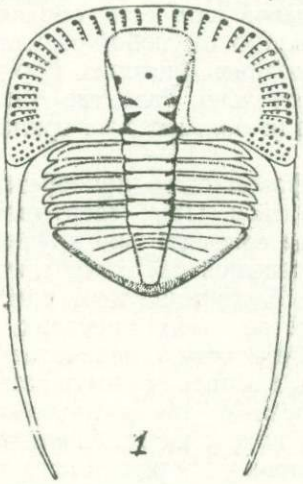
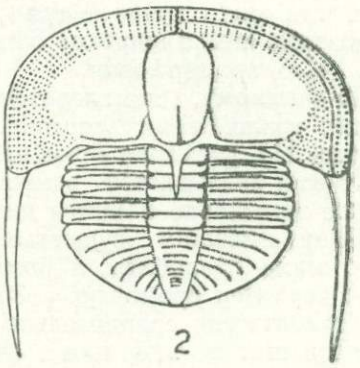


Рис. 12. Микропигидиальный трилобит Olenus gibbosus. × 3. Верхний кембрий.

способностью свертываться. В процессе длительной борьбы за жизнь постепенно возникали разнообразные и рационально построенные приспособления, играющие роль замков при свертывании». У древнейших трилобитов хвостовой щит был ничтожно мал (это — так называемые микропигидиальные трилобиты) или почти отсутствовал (рис. 12). Поз-

же он возрастал. Его увеличение, вероятно, открывало возможность более быстрого плавания, что также могло быть ароморфозом; но в то же время увеличение хвостового щита было связано с совершенствованием способности к свертыванию. Эти изменения были прогрессивными — они имели значение для разнообразных биотопов. Более подробно эти явления рассматриваются в нашей книге о причинах вымирания организмов (1969).





Нам кажется, что в историческом развитии трилобитов можно заметить, даже без специального исследования, и другие моменты ароморфоза. Приведем один такой пример. Известно, что многие трилобиты переходили к такому образу жизни, при котором в наличие глаз становилось излишним. Это, вероятно, были формы закапывавшиеся в осадок, где они подолгу пребывали, находя там питание. При этом они, естественно, утрачивали зрение. Многие из таких форм приобретали особые органы чувств, располагавшиеся в мелких, тесно расположенных ямочках на особом участке в передней и боковых частях головного щита (рис. 13). Подобные органы могли возникать и у некоторых зрячих трилобитов. Развитие дополнительных органов чувств, по нашему мнению, можно рассматривать тоже как ароморфоз. Специалисты, изучающие трилобитов, можно надеяться, обнаружат многие другие черты эволюционного прогресса в филогенетической истории этого класса, занимавшего столь видное место в биосе морей палеозоя, — преимущественно раннего.

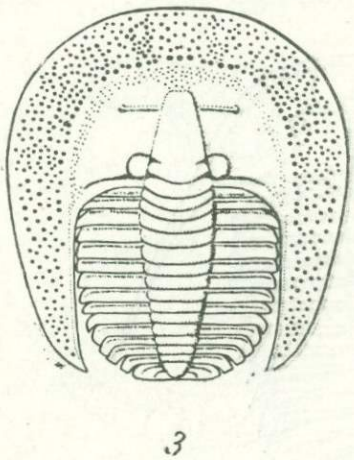


Рис. 13. Некоторые ордовикские трилобиты, у которых на головном щите находились многочисленные ямочки для каких-то рецепторов. 1. — Trinucleus (нижний и средний ордовик); 2 — Lloydolithus (средний ордовик; 3 — Eoharpes (средний ордовик). Из Мура.

Здесь мы ограничимся только что рассмотренными примерами явлений эволюционного прогресса в развитии жизни морей раннего палеозоя. Анализ других таких случаев заставил бы нас непомерно расширить эту главу. Он потребовал бы, к тому же, описания соответствующих групп. Нам кажется, что такой анализ — дело специалистов по отдельным проблемам палеобиологии. Наша же задача ограничивается пояснением основных закономерностей эволюционного прогресса на конкретном материале и обоснованием того положения, что изучение этих закономерностей — дело естествоиспытателей, изучающих соответствующие материалы необиологии и палеобиологии. Изучать эволюционный прогресс, как мы убедились, можно на основе даже древнейших ископаемых материалов. В дальнейшем мы обратимся к биосу более поздних времен, в расчете на то, что это откроет нам еще более широкие возможности освещения проблем ароморфической эволюции органического мира.

ГЛАВА СЕДЬМАЯ

ВОПРОС ОБ АРОМОРФОЗЕ В ИСТОРИЧЕСКОМ РАЗВИТИИ КИШЕЧНОПОЛОСТНЫХ И МШАНОК

Некоторые авторы, которые писали об эволюционном прогрессе, считали возможным пренебречь явлениями ароморфоза в филогенетическом развитии беспозвоночных животных, утверждая, что эта эволюция «орнаментов аммонитов» не имеет отношения к рассматриваемой здесь проблеме. Мы позволим себе не согласиться с этими учеными, и будем говорить даже о прогрессе в эволюции еще более низкоорганизованных беспозвоночных, чем аммониты. Тем не менее подчеркиваем, что собираемся рассмотреть лишь отдельные случаи ароморфоза в развитии некоторых групп беспозвоночных. В этой главе речь будет об эволюционном прогрессе кишечнополостных и мшанок.

Впрочем вопросов эволюции кишечнополостных мы уже коснулись в двух предыдущих главах. Но там речь шла не столько о филогенетической истории животных этого типа, сколько об эволюционном развитии консументов и редуцентов, разрушавших органическое вещество этих животных.

Обращаясь к кишечнополостным, мы отметим прежде всего, что вопросы об ароморфозе возникают уже при изучении нынеживущих форм.

Едва ли можно думать, что все черты биологии современных кишечнополостных были свойственны уже исходным, предковым формам типа. Известно, что тип, или филум, кишечнополостных старой систематики в настоящее время распался на два типа (филума): тип Cnidaria, или стрекающих, то есть кишечнополостных (Coelenterata) в собственном смысле, и тип Ctenophora, или гребневиков. Мы понимаем тип кишечнополостных в современном, узком понимании, как равноценный по объему прежнему подтипу Cnidaria. Начнем с той черты, по которой было дано название типу — со стрекательных клеток, которые представляют собой в настоящее время характерное для этих животных защитное приспособление. Конечно, наличие таких клеток очень важно для низкоорганизованных водных животных (особенно для мягкотелых), которые живут в составе планктона или прикрепленного бентоса и мало защищены от врагов. Известно, что в стрекательных клетках имеется устройство, действием которого, при прикосновении к наружной поверхности животного, выбрасывается спирально свернутая

нить, а вместе с ней — ядовитая жидкость (рис. 14). Этой жидкостью парализуются мелкие организмы, которыми животное питается, она же служит средством защиты против нападающих на животное врагов. В водах северной Австралии водится медуза Chironex fleckeri, вероятно, — самое ядовитое из морских беспозвоночных (У. Дж. Рис. 1965), которая может убивать купающегося человека в три минуты или еще скорее. Есть ли у нас основание думать, что эта функция была свойственна древним и древнейшим кишечнополостным? А если и они обладали стрекательными клетками, то была ли эта функция у них столь же высоко развита, как у ныне живущих форм? Стрекательный аппарат — очень важное устройство, полезное и необходимое для кишечнополостных, живущих в самых разнообразных условиях глубины, температуры и пр. Следовательно, его возникновение и совершенствование было настоящим ароморфозом.

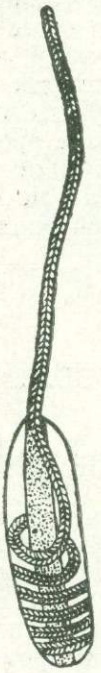


Рис. 14. Стрекательная клетка кораллозого полипа. Весьма сильно увеличено. По Йонгу

Возьмем еще другую черту, свойственную многим кишечнополостным. Мы имеем в виду метагенез, или смену поколений. При метагенезе у кишечнополостных класса гидрозой происходит чередование прикрепленной гидроидной (полипоидной) фазы с фазой свободно-плавающей медузы. Метагенез, по-видимому, имеет очень большое биологическое значение. Представляется вполне вероятным, что исходной формой у гидрозой были прикрепленные полипы: переход к чередованию поколений — прикрепленного и свободно-плавающего — обеспечивал более широкое распространение потомства, чем это было возможно без смены поколений при половом и бесполовом размножении. Д. Чэпмэн (У. Дж. Рис. 1965), изучающий Scyphozoa, склонен признать происхождение сцифозой (свободно-плавающих медуз) от ископаемых прикрепленных конулярнид (см., например, Давиташвили, 1949). В эволюции этого класса, ныне представленного преимущественно формами, ведущими свободно-плавающий образ жизни, полипоидная стадия, по мнению Чэпмэна, предшествовала медузоидной. Переход к метагенезу, по нашему мнению, представлял определенные преимущества для подобных организмов в весьма разнообразных условиях морской среды, а не только в каких-то узко ограниченных биотопах. Следовательно, в эволюции животных этой группы переход к метагенезу можно считать ароморфозом. Это, впрочем, не значит, что в определенных экологических условиях метагенез не мог оказываться излишним. Нельзя считать доказанной первичность полипоидной фазы у всех кишечнополостных. Вполне возможно, и даже довольно вероятно, что древнейшие представители этого типа были медузами, то есть свободно плавающими формами. Но так или иначе наличие метагенеза у многих форм разных классов говорит в пользу того, что он имел заметные преимущества перед прямым жизненным циклом.

Изучение высоты организации у ископаемых кишечнополостных и хода их прогрессивной эволюции представляет большие, хотя, как мы думаем, не непреодолимые, трудности. В морфологическом строении скелетов даже при хорошей их сохранности специалисты пока затруд-

няются выделить черты, явно указывающие на эволюционный прогресс этих форм. Но вполне возможно, что углубленное изучение ископаемого материал позволит ученым установить ход прогрессивной эволюции хотя бы некоторых групп. При нынешнем состоянии знаний сведения о распространении некоторых кораллов, а именно — колониальных в толщах осадочных отложений могут служить косвенными указаниями на ароморфоз.

Много лет назад Н. Н. Яковлев (1911) отмечал, что коралловые полипы подкласса Tetracoralla (четырехлучевых кораллов) класса Antozoa (коралловых полипов), обильно представленные в палеозое, не принимали существенного участия в построении рифовых сооружений. Позже эта роль кораллов класса Antozoa резко возросла. Можно надеяться, что специалисты тщательно разберутся в этих геологических данных. Известный специалист по тетракораллам Е. Д. Сошкина (1962, стр. 304) писала: «В ряде случаев описываются палеозойские образования, аналогичные современным рифам, построенным гексакораллами (коралловыми полипами, занявшими господствующее положение после палеозоя. — Л. Д.). В образовании таких накоплений в палеозое часто принимали участие и тетракораллы наряду с гидроидными, строматопороидеями, табулятами, водорослями и др., но эти образования обычно характеризуются сравнительно небольшой мощностью». Однако непосредственно выше там же сказано: «нередко представители различных видов тетракораллов переполняют пласты, и некоторые виды даже являются породообразующими. Зарегистрирован ряд случаев, когда они участвуют в образовании биогермов (так называются продолговатые, вытянутые в длину рифовые образования, в виде более или менее узких полос, противопоставляемые биостромам, имеющим площадное распространение, в виде крупных или небольших пятен. — Л. Д.), составляя значительный процент фауны последних (пермы Шиханов, Чусовских Городков). Наряду с этим в литературе нет ясных указаний на способность тетракораллов строить рифы, подобные коралловым рифам современных океанов» (Подчеркнуто нами. — Л. Д.). Ближайшие родичи тетракораллов, кораллы подкласса Hexacoralla (шестилучевых кораллов) являют совершенно иную картину участия в возведении рифов. Н. С. Бендукидзе и А. А. Чиковани (1962) отмечают наличие рифов, возникавших в норийский век (поздний триас), называют позднюю юру «периодом обширного рифообразования» (там же, стр. 377), указывают на «разнообразные кораллогеные рифовые постройки» верхней юры Юга СССР, пишут, что баррем и апт (ранний мел) соответствуют очередному периоду образования рифов (ургонская фация), утверждают, что в позднем меле «снова начинается интенсивное рифообразование» (там же, стр. 378). Рифостроящие коралловые фауны указываются авторами и в кайнозое — там, где были благоприятные климатические и иные условия для процветания кораллов-рифостроителей. И во всех этих случаях шестилучевые кораллы были главными или, в крайнем случае, важными строителями рифов.

Таким образом, имеющиеся в литературе данные указывают на то, что участие тетракораллов в возведении рифовых построек палеозоя было незначительным, а гексакораллы деятельно участвовали в рифообразовании на протяжении всех постпалеозойских времен. Эти данные, нуждающиеся, конечно, в специальном изучении и уточнении, указывают, по-видимому, на то, что два родственных подкласса класса Anthozoa, подкласс тетракораллов и подкласс гексакораллов, существенно отличаются один от другого по доле участия в образовании ри-

фов. Гексакораллы, по имеющимся сведениям, филогенетически связаны с тетракораллами, будучи их потомками, а потому возникает вопрос, не различаются ли эти две группы по высоте организации, не приобрели ли гексакораллы, вследствие ароморфоза, способность строить рифы, каковой более древний подкласс тетракораллов, по-видимому, еще не имел. Дальнейшие палеобиологические исследования, без сомнения, прольют свет на этот вопрос. Тем не менее уже теперь мы можем поставить вопрос, нет ли у гексакораллов таких черт, которые, возникнув, обусловили возможность широкого участия в построении рифов, носящих название коралловых. При этом одна особенность биологии нынеживущих рифообразующих кораллов, привлекает к себе наше внимание. Вполне возможно, что от нее в значительной мере зависело резкое повышение роли гексакораллов в построении рифов. Мы имеем в виду установление симбиотических отношений между коралловыми полипами с одноклеточными «водорослями» —зооксантеллами. На значение зооксантелл указывал Ч. М. Йонг (1931, 1940 и 1960). Этот важный момент отмечался в учебниках палеонтологии, в том числе наших (1936, 1941, 1949 и 1958). «Замечательно, что в клетках настоящих рифообразующих кораллов можно найти крошечные округлые включения буровато-зеленого цвета. Их особенно много в верхних, свободных (то есть соприкасающихся с водой среды. — Л. Д.) частях полипов. Это — особые одноклеточные «водоросли» — зооксантеллы (...), и, по-видимому, присутствие этих одноклеточных «водорослей» является существенным условием развития рифообразующих кораллов (...). «Водоросли» получают более или менее удобное место обитания внутри полипов, а кроме того, очевидно, и нужные для питания вещества, прежде всего азотистые вещества из продуктов жизнедеятельности полипов; полипы же получают от водорослей необходимый кислород (...). Полипы, сплошным живым покровом облекающие огромные пространства рифов, нуждаются в огромных количествах кислорода для дыхания; кроме того, здесь кораллами и другими организмами выделяется очень много углекислоты, скопление которой вредно действует на кораллы. Поэтому рифообразующие кораллы не могли бы успешно развиваться в отсутствии этих «водорослей» (...). Глубина, на которой могут жить эти животные, очевидно, зависит от необходимости для «водорослей» света» (Давиташвили, 1949, стр. 104).

Дж. У. Уэллс (1954, стр. 119) по этому вопросу писал, что современные рифовые кораллы обязаны своим успехом преимущественно симбиозу с зооксантеллами, который, как он думает, развился, вероятно, в течение мезозоя. Эта любопытная связь, по его словам дала кораллам преимущество повышенного метаболизма или убыстренного роста, что сопровождалось потенциальностью образования несравненно более обширных колоний или популяций, в пределах данного участка, формами, которые по своему строению уже были лучше других приспособлены к рифовой среде. У тех современных кораллов, которые не строят рифов, колонии малы, в них нет зооксантелл; они широко распространены в умеренных и даже холодных морях.

Таким образом, на примере эволюции рифообразующих кораллов мы видим случай развития теснейших симбиотических отношений между такими организмами как коралловые полипы, с одной стороны, и автотрофные одноклеточные зооксантеллы, с другой. Имеются веские соображения в пользу того, что установление этого симбиоза было необходимым условием расширения области распространения кораллов на обширные пространства морского дна верхней части сублиторали и образования там биогермов и биостромов. Это означало существенное

расширение экологических возможностей коралловых полипов, перспектив их приспособления к новым биотопам, которые ранее не были им доступны. Следовательно, перед нами здесь — явный случай ароморфоза, и остается только невыясненным с достаточной точностью, когда совершилась эта прогрессивная эволюция. Зависимость эволюционного прогресса бентонных кишечнополостных, кораллов, от установления симбиотических отношений с микроскопическими автотрофными организмами — поучительный пример, анализ которого позволяет нам уяснить себе некоторые закономерности восходящего исторического развития живой природы.

Это — случай, иллюстрирующий зависимость эволюционного прогресса одних организмов от эволюции других. Возможности ароморфоза возрастают по мере эволюции различных групп живой природы. Чем более сложным становился состав органического мира (на протяжении геологического времени он неуклонно усложнялся, его состав становился все богаче и разнообразнее), тем более расширялись приспособительные возможности, — возможности выхода за пределы доступного данному организму жизненного пространства, возможности ароморфоза.

В палеобиологической литературе имеются интереснейшие данные и симбиотических отношениях между мшанками и водорослями. Мшанки — исключительно колониальные организмы, почти всегда прикрепляющиеся ко дну или к подводным предметам. Они нередко строили сооружения, подобные коралловым рифам.

Сведения о симбиозе между мшанками и водорослями сообщаются в американской палеобиологической литературе и относятся к организмам, жившим преимущественно в позднем палеозое.

Недавно анонимная популярная статья, посвященная проблеме симбиоза позднепалеозойских мшанок и водорослей, была помещена (1969) в журнале исследовательского института Оклахомского университета. Там речь идет об ископаемых мшанках фенестеллидах, которые иногда возводили крупные постройки, называемые мшанковыми рифами. В статье говорится, что М. Елиас изучает отстатки мшанок, относимых к роду Archimedes, — весьма прочные спирально свернутые образования, особенно обильные в породах миссисипского (нижнего) отдела каменноугольной системы. По мнению Елиаса, Archimedes есть «симбиотическая ассоциация водоросли и мшанки». Елиас находит, что тут перед нами обоюдно выгодный симбиоз мшанок с водорослью, вероятно — бурой. Он даже думает, что, благодаря этому симбиозу, мшанки достигают величины, для них относительно огромной. Это — конечно, пока лишь гипотетичная идея, но она безусловно заслуживает внимания.

Еще много лет назад Г. З. Кондра и М. К. Елиас (1944) представляли себе «Archimedes» как «консорциум» мшанки фенестеллы и водоросли. Водорослевый симбионт этого «консорциума» в некоторых случаях начинал расти на краях взрослого зоария фенестеллы, где могли прикрепляться первоначально свободно-плавающие зооспоры; в других случаях водоросль начинала расти от основания юной фенестеллы или от субстрата близ такового, а затем оба организма срастались. Соединение мшанки и водоросли вырастало в правильное геликоидальное образование.

Позже по тому же вопросу упомянуты авторы (Елиас, Кондра, 1957) опубликовали монографию о фенестеллах Западного Техаса, откуда мы заимствуем рис. 15, где схематически изображен прут фене-

стеллы и показаны вросшие в ее экзоскелет обызвествленные водорослевые нити.

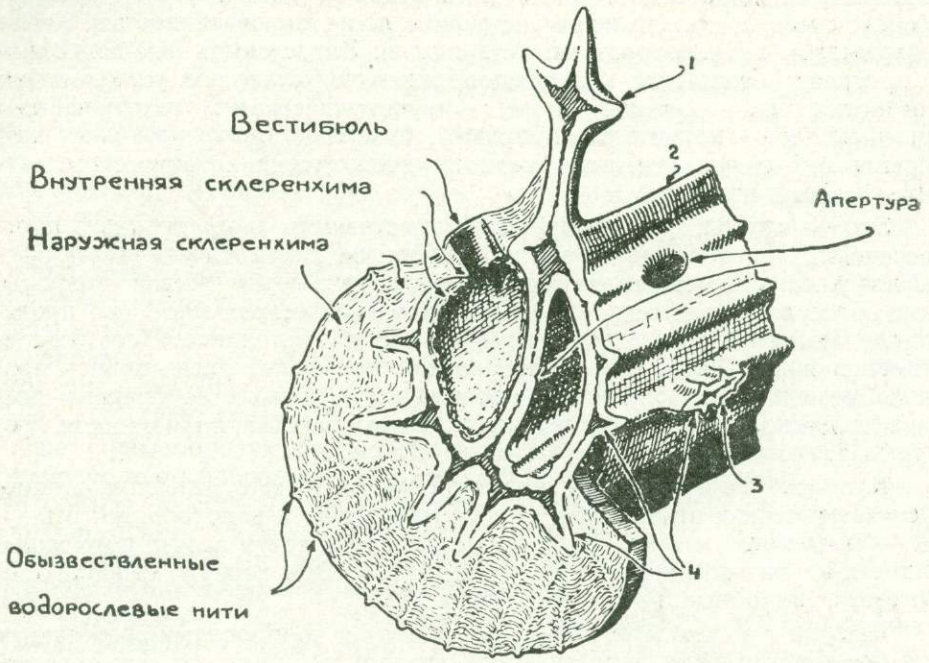


Рис. 15. Схематическое изображение Fenestella и вросших в ее экзоскелет водорослевых нитей. По Елиасу и Кондра.

Воззрения этих авторов были по существу в основном подтверждены Дж. Кейт Ригби (1957) в работе о взаимоотношениях между мшанкой Acanthocladia guadalupensis и водорослью Solenopora texana из пермского рифового известняка западного Техаса. В высшей степени примечательно, что эти две формы постоянно встречаются совместно в микроскопических шлифах пород Техаса и Нью Мексико. Автор высказывает предположение, что Acanthocladia quadalupensis есть водорослево-мшанковая структура. Это показано на его схематических рисунках, которые мы тут же воспроизводим (рис. 16 и 17). Автор не решается категорически утверждать что показанные на этих рисунках трубки имеют бесспорное водорослевое происхождение, но определенно склоняется к тому, что они принадлежат не мшанкам, а водорослям. Окончательное решение этого вопроса, конечно, — дело специалистов по мшанкам и водорослям. Но по-видимому, наиболее вероятной является гипотеза симбиоза мшанок и водорослей. Иначе, действительно, трудно объяснить происхождение системы трубочек, которые представляются посторонними по отношению к скелетам мшанок, изучаемых Елиасом, Кондра и Ригби.

Нам кажется весьма вероятным, что симбиоз с какими-то автотрофными организмами представлял определенные выгоды для мшанок, особенно же тех из них, которые принимали в позднем палеозое значительное участие в построении рифов. Нас не должно удивлять, что такими автотрофными симбионтами оказывались, по-види-

мому, многоклеточные автотрофы — водоросли (по мнению Елиаса, бурые или даже красные водоросли, а не одноклеточные автотрофы, обычно соединяемые под собирательным названием зооксантелл. Вполне возможно, что автотрофы последнего типа составляли бы более действенный, эластичный аппарат. Но не надо забывать, что в древние времена относительно громоздкие, грубые, массивные системы нередко обслуживали те функции, которые теперь более успешно несут от-

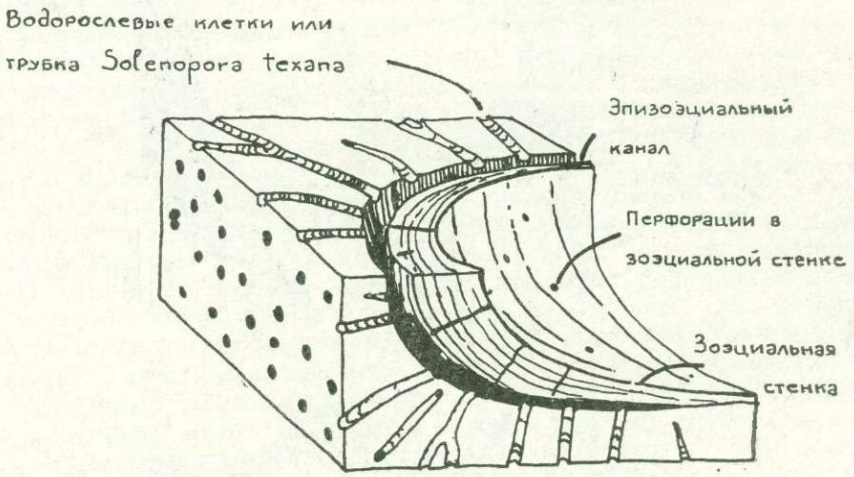


Рис. 16. Схематическое изображение части ветви Acanthocladia, показывающее отношение мшанкового зоэция к эпизоэциальному каналу, к радиально расходящимся водорослевым трубкам и к тонким канальцам, пронизывающим стенки зоэция. По К. Ригби.

носительно деликатные, хрупкие по своей структуре образования. Вспомним хотя бы довольно тяжелые экзоскелеты древних (даже мезозойских) головоногих и их отсутствие у современных, более совершенных их родичей, или тяжелые аллэстетические структуры древних рептилий и изящное оперение их родичей — современных птиц (Давиташвили, 1961а). Нам представляется вполне возможным, что в позднем палеозое эффективными симбионтами мшанок (и вероятно также других рифообразующих и вообще породообразующих организмов) могли быть водоросли, обладавшие довольно массивным экзоскелетом; а в настоящее время аналогичную функцию несут, в симбиозе с кораллами, крошечные и лишенные скелета одноклеточные зооксантеллы. Однако и в том, и в другом случае осуществлялся более или менее существенный ароморфоз.

Материал, который был рассмотрен в этой главе, привлекает наше внимание к одном явлению, имеющему большое значение в прогрессивной эволюции органического мира. Мы видели, что ароморфоз во многом зависит от эволюции форм, которые окружают изучаемые нами организмы, от эволюции биоценотического окружения этих организмов. Эволюционная диверсификация биоценотического окружения создает предпосылки для определенных направлений прогрессивной эволюции, являясь как бы предварительным обязательным условием для некоторых типов эволюционного прогресса. Для прогресса морских организ-

мов в направлении освоения и создания новых биотопов, для некоторых типов экогенетической экспансии была необходима эволюция других групп организмов.

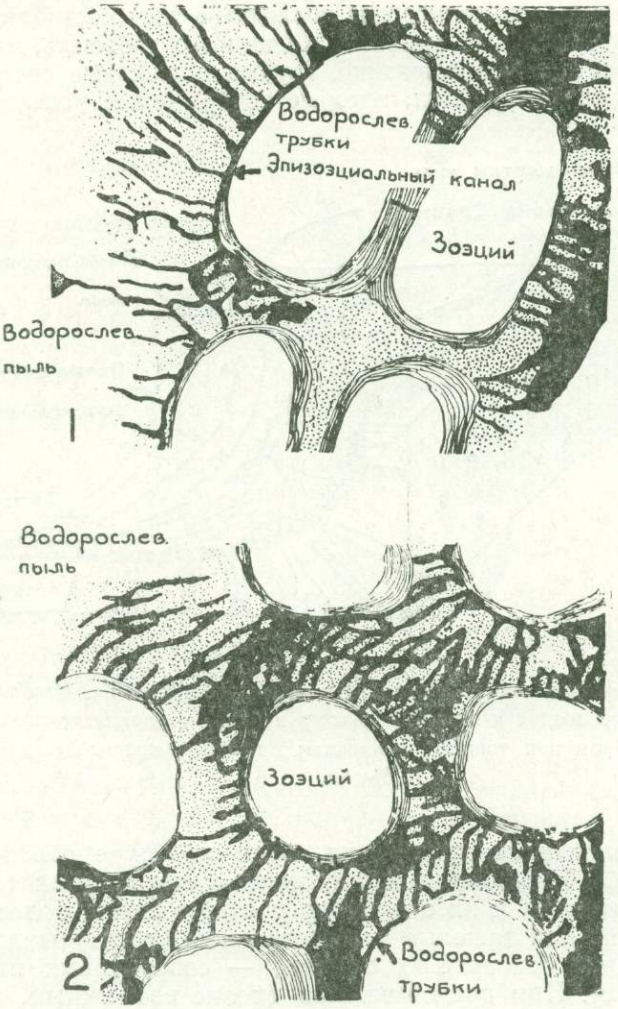


Рис. 17. Solenopora texana и Acanthocladia guadalupensis. Соотношения между мшанкой и водорослью. По К. Ригби.

ГЛАВА ВОСЬМАЯ

О ЯВЛЕНИЯХ АРОМОРФОЗА В ИСТОРИЧЕСКОМ РАЗВИТИИ ПЛЕЧЕНОГИХ, ГОЛОВОНОГИХ И ИГЛОКОЖИХ

Позволим себе еще раз подчеркнуть, что в этой книге мы не ставим перед собой задачу дать обзор эволюционного прогресса всех основных групп органического мира в течение геологического времени. Но для выяснения закономерностей ароморфоза, мы считаем нужным познакомиться с главными чертами восходящего развития многих из таких групп и коснуться ароморфоза всей живой природы в целом.

В этой главе мы продолжим рассмотрение вопросов ароморфоза важнейших групп морского биоса; остановимся на трех типах животных, которые обитали и обитают исключительно в морской среде: на филумах плеченогих, головоногих и иглокожих.

Плеченогие были весьма обильно представлены в палеозое. Их раковины относительно хорошо сохранялись в осадках древних морей. Кроме створок раковины они обладали внутренними образованиями, которые могли в большей или меньшей степени сохраняться в ископаемом состоянии. Изучение ископаемых остатков этих животных и их местонахождений позволяет специалистам судить об условиях их существования, об их отношениях к грунту, об их приспособлениях к извлечению пищи из водной среды. Палеоэкология плеченогих имеет немалые успехи. Тем не менее исследователи ископаемых плеченогих пока лишь очень мало сделали для выяснения путей прогрессивной эволюции этого замечательного филума. Вопрос о причинах явлений вымирания плеченогих мы рассмотрели в одной из наших книг (1969). Можно надеяться, что тщательное палеобиологическое изучение плеченогих приведет специалистов к освещению ароморфоза этих беспозвоночных, которые до сих пор имеют столь исключительно важное значение для стратиграфии. Однако этот вопрос мало изучен. Обилие сложно построенных форм в палеозое, особенно в нижнем и среднем, иногда толкает ученых, знакомящихся с этим материалом, к мысли, что наиболее высоко организованные плеченогие жили, скажем, в силуре и девоне, отчасти может быть еще в карбоне и перми, а позже существовали только относительно простые и, следовательно, менее высоко организованные представители этого филума. Такая идея не только противоречит главным закономерностям эволюционного прогресса, но вообще лишена основания. Наличие сложных скелетных образований, имевших какое-то существенное биологическое значение, вовсе не свидетельствует о том, что обладатели этих образований представляют собой наивысший продукт ароморфоза в истории данного типа. Эти образования могли иметь преимущественно относительно узкое значение в обслуживании определенных функций. Таким образом, дальнейшее углубленное изучение вопросов ароморфоза плеченогих, мы можем твердо заявить это, призвано развеять неправильную идею «попятной» эволюции этих, некогда очень широко распространенных, форм, дающих эффективный пример диверсификации видов и родов.

Недостаточное знание биологии скопаемых плеченогих вело и ведет до пор к еще одному ложному взгляду. До сих пор в учебниках и обобщающих трудах по эволюционному учению приводится как непреложный факт то положение, что одно из плеченогих, род Lingula, сохранилось от ордовика доныне в совершенно неизменном состоянии. А между тем с достоверностью известно только одно: раковина представителей этого рода в глубокой древности и в настоящее время имела мало изменявшуюся форму, соответствующую зарыванию в осадок. Приблизительно такую же форму имеют раковины некоторых двустворчатых моллюсков, тоже закапывающихся в морской ил. Разве это дает нам право утверждать, что в строении мягкого тела палеозойских лингул не было никаких существенных отличий от современных и что физиологические свойства тех и других тоже существенно тождественны? Но этот вопрос мы подробнее разберем в одной из следующих глав.

Таким образом, недостаточная изученность палеобиологии плеченогих породила некоторые заблуждения относительно прогрессивного

развития этого филума, и следует ждать от специалистов по данной группе морских животных окончательного опровержения этих заблуждений.

Одна из попыток установить явления прогресса у позднепалеозойских плеченогих принадлежит Т. Н. Джорджу (1962). Он писал, что у спириферoидных плеченогих наблюдаются тенденции прогрессивного развития в замке, скульптуре наружной поверхности, складчатости переднего края и в развитии умбональных септ. Примитивные спириферoиды, как он думает, имели короткий замковый край, гладкую наружную поверхность, прямой передний край и не имели септ. Длина замкового края во всех филогенетических рядах неизменно возрастает, и это, как думает автор, возможно, связано с приспособлением, — с совершенствованием трубок, по которым идут пищепроводные токи воды (все плеченогие—микрофаги, то есть питаются микроскопическими частицами, содержащимися в воде). Крайние формы имеют очень широкие ушки и острые углы замкового края. Радиальные ребра развивались для возможно более прочного замыкания створок. Прогрессивное развитие срединной складки выражало усовершенствование аппарата, обеспечивающего канализацию пищепроводных токов. Подобные рассуждения едва ли позволяют видеть прогресс в эволюции спириферoидных плеченогих от силура до перми. Насколько нам известно, исследователи ископаемых плеченогих не приводят сколько-нибудь убедительных доказательств эволюционного прогресса в этой группе морских организмов, хотя нет сомнения в том, что в их развитии были и явления ароморфоза.

Обратимся теперь к рассмотрению явлений эволюционного прогресса в историческом развитии великого класса головоногих, до сих пор причисляемого (по-нашему, без достаточных оснований) к типу, или филуму, моллюсков. Правда, некоторых ученых может шокировать упоминание о прогрессе головоногих, так как именно к этому классу относится ставшее теперь крылатым презрительное выражение «орнаменты аммонитов».

Вопросы вымирания многих головоногих, а также экогенеза этих животных, мы рассматривали довольно подробно в наших предыдущих работах (1969 и 1971); а вымирание органических форм и экогенез неразрывно связаны с прогрессивной эволюцией. Будем, по возможности, избегать повторения того, что было изложено в этих наших книгах.

В эволюции головоногих, без сомнения, наблюдается мощный эволюционный прогресс, связанный с освоением новых жизненных областей океанической среды и развитием способностей противостоять многочисленным врагам и конкурентам, представителям разных классов, включая и самый класс головоногих.

Древнейшие головоногие принадлежали к подклассу наружнораковинных. Они, надо полагать, жили преимущественно на дне, в очень мелководных частях мелководной области. Раковины их были относительно толстостенными, и это указывает на то, что способность плавания у них была на низкой ступени развития. Многие из очень древних головоногих, очевидно, обладали способностью плавать задним концом тела вперед, но плавали на ничтожной высоте над поверхностью дна. Обычно же они, можно полагать, лежали на дне и медленно ползали по нему. Древнейшие головоногие имели, по-видимому, прямую раковину, а позже появились спирально свернутые раковины, число которых последовательного возрастало. Спиральная раковина, более компактная и менее громоздкая, чем прямая, представляла существенное усовершенствование для подвижных животных, особенно же для голо-

воногих, — животных, имевших гидростатический аппарат в виде перегородчатой части раковины с так называемыми воздушными камерами. Особенное преимущество имели при этом раковины с объемлющими оборотами, то есть инволютные (рис. 18). Эти «изобретения»,

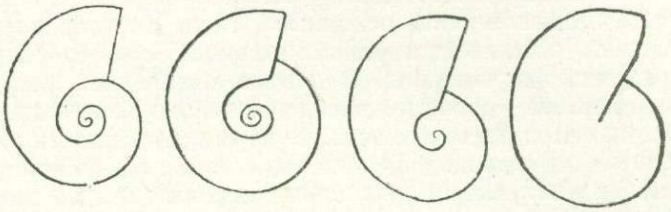


Рис. 18. Схемы, поясняющие развитие у наружнораковинных головоногих из эволютных раковин инволютных (объемлющих). По Суиннертону.

наряду с другими признаками повышения организации, означали заметный ароморфоз и открывали головоногим возможность значительного расширения приспособительных возможностей, — проникновения в те области морской среды, которые ранее были для них недоступны. Не видим никаких оснований пренебрегать такими формами эволюционного прогресса, хотя они и не лежали на воображаемом «магистральном» пути восхождения к Homo sapiens. Уже в ордовике и силуре головоногие претерпевали значительную диверсификацию — сложное разветвление филогенетических линий, приспособительную радиацию.

Вероятно, в позднем силуре какие-то древние головоногие дали начало аммоноидеям. Эти животные были уже подвижнее своих предков, а дальнейшее их развитие шло в направлении усиления подвижности и приспособления к перемещениям в водной массе — горизонтальным и вертикальным. Это было несомненно значительным прогрессом, так как усовершенствование способности передвигаться и повышение быстроты движений, без сомнения, открывало перспективы дальнейшего расширения пространства, доступного в морской среде этим головоногим. Соответственно этому перегородочные линии (так называется линия, по которой каждая перегородка смыкается со стенкой раковины) постепенно усложнялись. Первоначально эта линия смыкания перегородки со стенкой раковины была прямая или, по крайней мере, ровная, без выступов в ту или иную сторону, а далее, с течением геологических периодов, она становилась все более извилистой и сложно

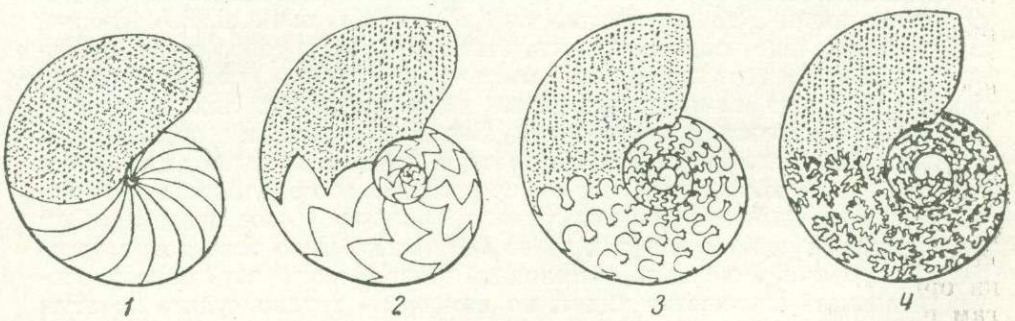


Рис. 19. Схемы, показывающие усложнение перегородочных линий у наружнораковинных головоногих. 1 — наутилоидная перегородочная линия; 2 — гониатитовая; 3 — цератитовая; 4 — аммонитовая. По Булю и Пивто.

рассеченной (рис. 19). Усложнение перегородочной линии в течение девона, карбона, перми и триаса было связано некоторым образом с совершенствованием способности проникновения во все новые и новые области морской среды — в нижнюю часть сублиторали и в батиальную область, а также способности быстрого передвижения в любых направлениях. Общеизвестны основные типы перегородочной линии, характерные для различных групп аммоноидей. Знаменательно распределение этих типов во времени. В девоне и карбоне перегородочные линии у аммоноидей—простые, иногда довольно извилистые, но почти всегда без признаков рассеченности. В перми появляются формы с довольно сложной перегородочной линией, которая уже может иметь резко выраженные выступы, направленные вершинками то вперед, в сторону устья, то назад, в противоположную сторону. Затем появляются перегородочные линии с зазубренными выступами, обращенными назад (рис. 19, фиг. 3), особенно распространенные в триасе, а еще позже в триасе и в более поздние мезозойские времена господствуют аммоноидеи с перегородочными линиями, рассеченными (зазубренными) на всех своем протяжении (рис. 19, фиг. 4). Более новые типы аммоноидей, у которых перегородки между камерами становились все более сложными, превосходили своих предшественников прежде всего по способности к быстрым вертикальным передвижениям в водной массе и вообще к быстрому плаванию. Следовательно, эти более совершенные типы не только вытесняли своих менее совершенных сородичей в уже освоенных этими головоногими биотопах, но могли осваивать и новые биотопы, прежде всего глубоководные, а также и участки с более сложными и более трудными биотическими условиями среды (если даже эти участки находились не на более глубоком батиметрическом уровне). Так происходил эволюционный прогресс, дававший аммоноидеям возможность осваивать новые биотопы в необжитых ими пространствах, а также выживать в старых биотопах даже в тех случаях, когда там происходило усложнение обстановки (например, вызванное появлением новых, более опасных хищников, которым было легче истреблять относительно малоподвижных аммоноидей, чем быстрее двигавшихся аммоноидей с более рассеченной перегородочной линией). Так или иначе отмечаемое палеобиологической историей аммоноидей последовательное усложнение перегородочной линии у подавляющего большинства представителей этой группы от девона до триаса нельзя понимать иначе, как выражение прогрессивной эволюции этих морских животных. В то же время надо заметить, что прогресс аммоноидей не мог выражаться только в степени рассеченности перегородочной линии. Нельзя думать, что Pinacoceras metternichi, живший в норийском веке позднего триаса, был наиболее высоко организованной формой из всех изученных аммоноидей, только потому, что эта форма обладала самой сложной из перегородочных линий, которые только описывались у аммоноидей. После исчезновения этой формы аммоноидеи продолжали эволюировать в течение десятков миллионов лет, и более чем вероятно, что на протяжении этого колоссального отрезка времени аммоноидеи испытывали ароморфическое развитие. Они не могли бы существовать так долго без дальнейшего повышения уровня организации. Раковины аммоноидей дают возможность палеобиологам различать множество видов, но нам очень трудно судить по этим раковинам о строении и функциях различных органов животных. Какие, например, особенности отличают нервную систему пинакоцерасов от нервной системы гораздо более поздних, меловых форм этой группы? Можно ли думать, что органы зрения у триасовых пинакоцера-

сов были совершеннее, чем у меловых аммоноидей? Можем ли мы утверждать, что пинакоцерасы совершеннее управляли движениями тела, чем позднемеловые аммониты? Мы очень слабо осведомлены о биологии и в частности об экологии аммоноидей, хотя вполне можем рассчитывать, что наши познания в этой области будут расширяться и углубляться.

Было бы крайне рискованно утверждать, что те верхнемеловые формы аммоноидей, которые по перегородочной линии напоминают некоторые верхнепалеозойские формы, были организованы ниже, чем пинакоцерасы и многие другие мезозойские формы. Упрощение строения отдельных частей организма еще не есть показатель общего регресса даже в том случае, если редукции подвергались органы, в свое время возникшие в ходе ароморфоза и игравшие очень важную роль на протяжении долгих времен. Например, у беззубых китов совершенно исчезли зубы, а ведь у млекопитающих зубная система — очень важная часть структуры тела. У многих позвоночных (например, у змей) совершенно исчезли парные конечности ,имевшие столь большое значение в эволюции всех тетраход. У современной кистоперой рыбы Latimeria сильно редуцировался воздушный пузырь, у некоторых амфибий совершенно нет легких. Такие примеры показывают, что даже очень важные органы, существовавшие в данной филогенетической линии в течение десятков, если не сотен, миллионов лет, могут исчезать — и это вовсе не значит, что возникновение и развитие таких органов не были в свое время важными случаями ароморфоза.

В историческом развитии внутреннераковинных головоногих можно указать несомненные факты ярко выраженных процессов ароморфоза. У этих форм раковина перестала быть вместилищем мягкого тела — она начала превращаться во внутренний остов. Гидростатическая функция перегородочной части раковины отступала на второй план или совершенно утрачивалась. Этот ствол головоногих вел к самым совершенным и мощным типам: пассивные средства защиты заменялись органами активной защиты и нападения, развивалась быстрая локомоция, совершенствовалась нервная система, что́ было связано и с совершенствованием органов зрения. Об этих нынеживущих головоногих Д. М. Федотов в своей капитальной сводке о филогении беспозвоночных (1966, стр. 358) писал: «Многие современные головоногие по уровню организации и физиологии стоят выше всех остальных типов беспозвоночных и приближаются к позвоночным, а иные и не уступают им».

Этот автор дает обстоятельную характеристику внутреннераковинных, которую мы кратко воспроизводим в следующих строках. Вследствие укорочения коннектив и коммисур у этих моллюсков происходит сближение церебральных, педальных и висцеральных ганглиев, которые при этом испытывают высокую дифференциацию. Таким образом у них образуется головной мозг громадного объема и очень сложного строения. По совершенству структуры и функций этого головного мозга внутреннераковинные стоят выше всех остальных беспозвоночных. Двигательные нервы этих животных достигают гигантской длины и огромного диаметра поперечного сечения (до 18 мм), а быстрота проведения у них почти равная таковой у позвоночных. Мозг заключен в хрящевую капсулу — своего рода череп. Глаза у крупнейших внутреннераковинных защищены особыми глазными хрящами и достигают в диаметре 40 см, причем имеется своеобразное приспособление к аккомодации через приближение и отдаление хрусталика от сетчатки. По своему строению глаза не только не уступают зрительному аппарату поз-

воночных, но даже лучше приспособлены к водному образу жизни. Зрительные палочки достигают 42 мм в длину и являются самыми крупными в животном мире. Новейшие исследования доказали большую сложность и тонкость функций оптических долей и сетчатки; экспериментами установлено наличие и высокое развитие у них предметного зрения. В соответствии с высоким развитием головного мозга и всей нервной системы при необычайной скорости и точности движений очень высоко развиты рецепторы, помимо зрительных — химические, обонятельные, слуховые и рецепторы равновесия. По скорости плавания многие формы из отряда Teuthoidea не уступают самым быстрым пловцам из рыб. Крупные представители внутреннераковинных головоногих вступают в борьбу даже с морскими млекопитающими. Из всех беспозвоночных у этих головоногих хрящ достигает наивысшего развития.

Высокого совершенства достигают и другие системы этих морских животных, в частности кровеносная с мускулистым, чисто артериальным сердцем, с артериями и венами, связанными между собой сетью настоящих кровеносных капилляров; кровеносные сосуды обладают строением, подобным строению артерий и вен позвоночных. Кровеносные сосуды очень прочны. В общем кровеносная система достигает очень высокой степени совершенства и во многом уподобляется кровеносной системе позвоночных. Высоко дифференцирован и кишечный тракт. Имеются сильные челюсти, служащие как для захвата добычи и отгрызания от нее кусков, так и для защиты. Полостное (а не внутриклеточное, обычное у многих других моллюсков) пищеварение совершается под воздействием секретов и набора многих ферментов печени и поджелудочной железы. С задней кишкой связан чернильный мешок — очень своеобразный орган, выпрыскивающий черную жидкость, которая в случае опасности образует не только «дымовую завесу» но и активную защиту, так как обладает токсическими и наркотизирующими свойствами.

Эволюция внутреннераковинных привела к большому разнообразию нынеживущих форм, предки которых совершенствовались в условиях неуклонно прогрессировавшего морского биоса, когда врагами и конкурентами были костистые рыбы (в некоторых отношениях наиболее совершенные рыбы), морские рептилии, птицы и морские млекопитающие. Мы уже не говорим о конкуренции между различными представителями внутреннераковинных головоногих. Совершенствовались также и морские животные, служившие внутреннераковинным добычей — прогресс в развитии этих форм выражался, в частности в совершенствовании способов локомоции и защиты от хищников. В настоящее время среди внутреннераковинных много хорошо вооруженных, проворных пловцов с высокоразвитой нервной системой и зрением, которое по совершенству можно сравнить со зрением высших позвоночных. Восходящая эволюция этих беспозвоночных моря дала им возможность выдержать общее изменение морского биоса в сторону повышения организации и последовательно захватывать биотопы, все более и более трудные для освоения. Изучать конкретные филогенезы нынеживущих головоногих — дело специалистов, которые при этом смогут установить ход прогрессивного развития отдельных ветвей. Но уже теперь мы можем с уверенностью сказать, что в историческом развитии по крайней мере некоторых таких ветвей были достигнуты весьма высокие уровни организации. Поэтому, при всей трудности сопоставления представителей разных филумов по высоте организации, мы

можем все-таки с уверенностью утверждать, что попытки некоторых философов поставить самых высокоорганизованных головоногих ниже самых примитивных из хордовых только на том основании, что хордовые дали начало человеку, весьма неудачны.

В истории типа иглокожих можно отметить очень поучительные примеры ароморфоза.

При нынешнем состоянии естественной, филогенетической классификации органического мира уже едва ли возможно говорить об иглокожих как об одном типе (филуме) животных. Даже пятилучевая симметрия, столь характерная для большинства классов, относимых к этому филуму, совершенно отсутствовала у некоторых древнейших групп. Поэтому прав Г. В. Фел (1963), утверждающий, что из диагноза типа иглокожих надо исключить упоминание радиальной симметрии.

До сих пор проводится традиционное деление типа на подтип прикрепленных, или Pelmatozoa, и подтип «свободно живущих», или Eleutherozoa. Широко известная так называемая пельматозойная теория пытается объяснить основные черты строения и исторического развития иглокожих. Эта теория исходит из того вполне вероятного предположения, что иглокожие произошли от червеобразных двусторонносимметричных животных, которые перешли к неподвижному существованию. В связи с переходом к «сидячему» образу жизни у них развиваются радиальная пятилучевая симметрия тела и наружный панцирь. Это допущение представляется вероятным, хотя несколько труднее объяснить, почему радиальная симметрия оказалась именно пятилучевой. Скорлупа, или панцирь, действительно, могла образоваться у «сидячего» донного животного, не имеющего никаких иных средств пассивной или активной защиты. Этот панцирь не мог быть сплошным — необходимы были отверстия для принятия пищи, удаления отбросов и вывода половых продуктов. Не удивительно, что панцирь оказался не сплошным, а состоящим из многочисленных пластинок, что уменьшало опасность приведения его в негодность из-за местных повреждений и в то же время не снижало его прочности. Позже от таких, прикрепленных иглокожих развились «свободно живущие», неприкрепленные, но и у них сохранялось, в большей или меньшей степени, радиальное пятилучевое строение тела. Некоторые моменты этого длительного исторического процесса означали несомненно ароморфоз: приобретение радиальной симметрии, связанной с переходом к неподвижному бентонному образу жизни, очевидно, надо признать ароморфозом; возникновение скорлупы, или панциря, служащего для защиты тела от вредных воздействий, тоже было ароморфозом. Сохранение признаков радиальной симметрии у свободно живущих форм, например, — у морских ежей, может быть объяснено только на основе пельматозойной теории, — при допущении, что предки их прошли длительный период прикрепленного существования. Ф. А. Базсер (1915) писал, что радиальная симметрия возникла и продолжает существовать в зависимости от того, что «организм относится к своей среде одинаково на всех сторонах» своего тела (там же, стр. 397). Древнейшие формы пельматозой и элеутерозой были обитателями мелководной полосы морского дна. Экогенез в сторону более трудных местообитаний зависел от ароморфической эволюции. Свободно живущие иглокожие, по Базсеру, обязаны радиальным расположением своих органов унаследованию от своих прикрепленных предков, которые получили такое расположение вследствие радиального размещения пищепроводных органов.

Когда изучением эволюционного прогресса иглокожих займутся специалисты по этому филуму или по его отдельным подразделениям, будут несомненно, выяснены многие очень показательные и важные подробности. Теперь мы можем отметить лишь некоторые моменты, бросающиеся в глаза при обозрении этой обширной группы, у представителей которой иногда сохраняются структуры, дающие общее представление о многих органах тела и их функциях. Скорлупы, или панцири, у некоторых древнейших мало возвышались над уровнем грунта, к которому они прикреплялись. У цистоидей часто к грунту прикреплялся стебель, на котором держалась коробка. Нередко стебель редуцировался; это может служить указанием на то, что он не был достаточно мощно развит — был более или менее слабым. Значение же стебля было немаловажным — он приподнимал коробку над грунтом и тем самым способствовал усилению работы пищепроводных каналов, необходимых для этих микрофагических организмов. Следовательно, возникновение и развитие стебля было существенным ароморфозом. У высших цистоидей была относительно хорошо выражена лучевая симметрия, которая была лишь едва намечена у примитивных форм класса. Развитие пятилучевой симметрии, связанное с совершенствованием функции питания и так называемой амбулякральной системы, тоже было ароморфозом. Морские лилии выделяются среди прикрепленных иглокожих развитием более или менее мощной системой пищепроводного аппарата в виде рук, обычно более или менее длинных. Это было сопряжено с усовершенствованием функции питания, что также можно считать существенным ароморфозом.

Неприкрепленное состояние во многих условиях представляет для донного животного определенные преимущества перед прикрепленным. Неприкрепленное иглокожее, даже просто лежащее на дне, может менять местонахождение не только в личиночном, но и во взрослом состоянии, если не активно, то хоть пассивно. Если же эволюция приводила к формам, способным перемещаться на большие расстояния, хотя бы в составе планктона, а тем более — активно, самостоятельно передвигаться по дну, то выгода более или менее прочного панциря, приобретенного в пельматозойной стадии исторического развития, совмещается с выгодой активной локомоции. Во многих обстановках изменения могут оказываться имеющими большое селективное значение. Поэтому в истории иглокожих было много «попыток» смены прикрепленного состояния на свободное, неприкрепленное. Это отмечается, например, в филогенезе таких пельматозой, как цистоидей, а также морские лилии. Неудивительно поэтому, что в раннем палеозое от некоторых пельматозой отщепились первые элеутерозои.

От различных прикрепленных иглокожих возникли, эволюционным путем, крупные таксоны «свободно живущих» иглокожих. Г. Б. Фелл (1963) пришел к выводу, что морские звезды, с одной стороны, и морские ежи и голотурии, с другой, произошли от разных корней, и соответственно этому он предлагает различать, вместо подтипа Eleutherozoa два подтипа: Asterozoa, к которому он относит змеехвосток (Ophiuroidea) и настоящих морских звезд (Asteroidea), и Echinozoa, к которым принадлежат, по Феллу, морские ежи (Echinoidea) и голотурии (Holothurioidea). Имеются, однако, веские доводы в пользу того, что, независимо от этих двух подтипов, от прикрепленных иглокожих обособились еще и другие ветви, сравнительно слабо представленные в палеобиологической летописи и совсем не представленные в нынешней фауне. Действительно, очень трудно думать, что Eleuthe-

rozoa — единый естественный таксон монофилетической филогенетической систематики, Федотов (1966), стр. 339) считает нужным допускать, что такие крупные группы как морские ежи, морские звезды, офиуры и голотурии, произошли независимо одна от другой от различных предковых групп, принадлежавших к пельматозоям. Все это говорит за то, что у прикрепленных иглокожих были возможности перехода к «свободной» жизни, и эта возможность реализовалась неоднократно в историческом развитии данного филума. Возникает вопрос, был ли всякий переход от прикрепленного существования к «свободному» ароморфозом. Затрудняемся ответить на этот вопрос. Для его освещения нужно изучение отдельных случаев перехода от одного образа жизни к другому. Возможно, что в некоторых случаях это был настоящий ароморфоз, потому что открывалась возможность, продолжая удерживать прежнюю экологическую зону, прочно захватить и другую. Но как переход многих морских лилий в различные века геологической истории к «свободной» жизни трудно рассматривать как четко выраженный ароморфоз, так и самые начальные моменты истории астерозой и эхинозой нельзя с полной уверенностью признавать ароморфозом. Но, после того, как ответвление этих «свободно живущих» таксонов состоялось, дальнейшее их развитие потекало с участием моментов существенного ароморфоза. Это мы постараемся показать на примере морских ежей.

Исторический переход от прикрепленного образа жизни к «свободному» должен был обусловить эволюцию новых путей развития способов питания. Для «свободно-живущего» бентонного животного не исключена возможность микрофагического способа питания, в значительной мере пассивного, но для этого оно должно хотя бы занять временно неподвижное положение и притом удобное для установления пищепроводных токов воды внутрь пищеварительной трубки и вывода воды из тела. Хотя бы кратковременный выход из такого положения прекращает или затрудняет поступление пищи. Поскольку какие-то предки морских ежей перешли от прикрепленного образа жизни к свободному (обычно полагают, что ежи произошли от цистоидей, и это представляется нам вполне возможным), перед ними открылись «выгоды» активного способа питания, — макрофагического фитофагического, трупоядного, или хищного.

Морские ежи — обширная группа морских животных, представляющая большое разнообразие приспособлений, изучение которых облегчается, при удовлетворительной сохранности, сложностью строения скелета. Мы не имеем возможности прослеживать тут основные направления эволюции, чему уделяется много места в современных обширных руководствах-справочниках. Укажем лишь некоторые структуры, которые могли разновременно возникнуть только в процессе прогрессивной эволюции в тех или иных группах морских ежей.

Древнейший из всех найденных до сих пор морских ежей — Bothryocidaris, представленный четырьмя видами в среднем и верхнем ордовике Эстонии. Это — единственный род отряда Bothryocidaroida. Ни в ордовике, ни в более молодых отложениях не было найдено ни одной формы, которую можно было бы связать с ботриоцидарисом. И все-таки это, по основным признакам, — настоящий морской еж. Однако вполне возможно, что морские ежи в нынешнем понимании этого класса являются сборной группой, состоящей из двух, а может быть и более. классов естественной филогенетической систематики. Этот очень древний род характеризуется панцирем, каждое амбулякральное поле которого состоит только из одного ряда амбулякральных пласти-

нок, а каждая из пластинок имеет лишь две поры для выхода наружу амбулякральных ножек (рис. 20).

Амбулякральные ножки, связанные с амбулякральной (водоносной) системой, служили первоначально для передвижения морских ежей по субстрату. Присасываясь ножками к субстрату, а затем сокращая их, животное передвигается. У бетриоцидариса было очень мало ножек — на каждой амбулякральной пластинке у него было всего по две поры, а пластинок было мало. У других очень древних ежей амбулякральных пор, а следовательно и ножек было гораздо больше, чем у ботриоцирадиса, но все ничтожно мало по сравнению с более поздними представителями класса. Основной способ передвижения, связанный с особой водоносной системой, характерной для всех морских ежей, мог оставаться одним и тем же; но происходила интенсификация локомоции, совершавшаяся путем увеличения числа амбулякральных ножек. Это достигалось тем, что пластинки были прободены не одной парой пор, а многими парами. В результате число амбулякральных ножек сильно возрастало — в десятки раз против исходного числа. Эффект этой интенсификации выражался в том, что, если древнейшие формы могли жить лишь в тихих заливах с мягким грунтом, то потомки оказывались в состоянии обосноваться и в других биотопах морского мелководья, а затем селиться на более глубоких участках морской среды или приспособиться жизни внутри осадка.

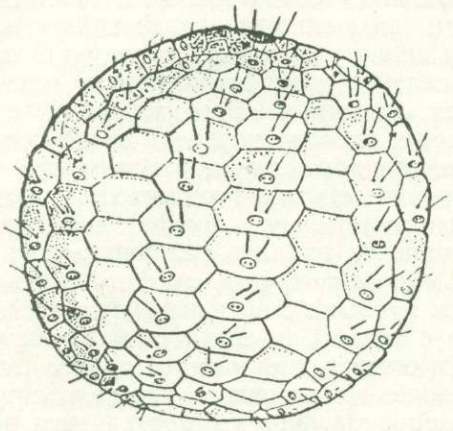


Рис. 20. Bothriocidaris rahleni. Диаметр — 12 мм. По Мортенсону.

Так как необходимо разобрать здесь хотя бы некоторые примеры тех конкретных изменений в строении и жизнедеятельности организмов, которые были связаны с эволюционным прогрессом, мы вынуждены остановиться на отдельных чертах строения и функций морских ежей и исторических изменениях этих особенностей. Не ограничиваясь ссылкой на учебники зоологии и палеобиологии беспозвоночных, мы должны здесь дать в немногих словах пояснения о структуре и функциях соответствующих органов этих животных. В противном случае читатель, незнакомый с только что названными науками, может оказаться вынужденным пропустить эти страницы как мало интересные.

Само собой разумеется, что мы не можем стремиться к рассмотрению в этой книге всех доныне изученных прогрессивных черт в филогенезе животных этого класса, к анализу всего хода ароморфоза морских ежей с древнейших эпох до настоящего времени.

Едва ли можно усомниться в том что в историческом развитии аппарата амбулякральных ножек участвовал момент эволюционного прогресса.

Первоначальная функция амбулякральных ножек состояла, по всей вероятности, в передвижении по субстрату, а также в присасывании

к субстрату для противодействия движению воды, которая могла бы «сорвать» и унести животное с освоенного им участка (рис. 21 и 22).

Амбулякральные ножки являются полыми выступами, связанными с радиальными каналами амбулякральной системы, которые находятся внутри скорлупы. Наружу амбулякральные ножки выходят

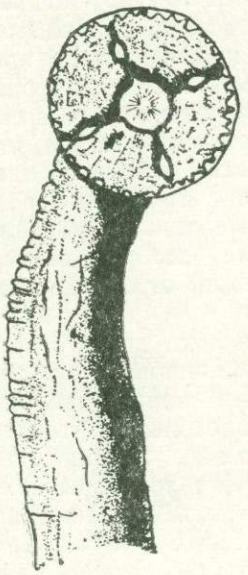


Рис. 21. Амбулякральная присасывательная ножка морского ежа Parasalenia gratiosa. Сильно увеличено. По Дьяконову

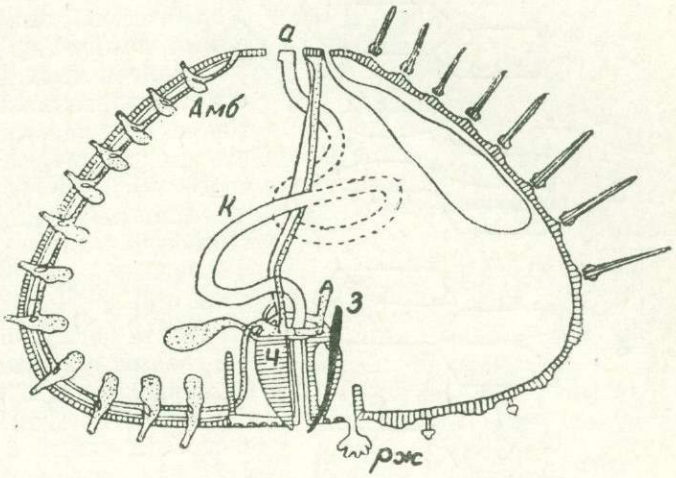


Рис. 22 Схематический срединный разрез правильного морского ежа. а — анальное отверстие; к — пищеварительный канал; Амб. — амбулякральная система с амбулякральными ножками, ч — челюстный аппарат (аристотелев фонарь); рядом с анальным отверстием, справа от него — мадрепоровая пластинка, от которой вниз идет каменистый канал, соединяющийся с кольцевым каналом амбулякральной системы (расположенным над аристотелевым фонарем). По Базсеру.

через отверстия, — поры, которые прободают пластинки, расположенные рядами, идущими от одного полюса к противоположному. С примечательным постоянством каждая пластинка была прободена одной парой пор для выхода амбулякральной ножки. У морских ежей древнейшего рода Bothriocidaris было всего до сотни ножек. У современного Echinus их свыше двух тысяч. При сравнительно слабом аппарате амбулякральных ножек древнейшие ежи могли жить только в относительно покойных условиях мелководья морских заливов на мягком грунте. Они не могли прикрепляться к твердому грунту и к подводным скалам, с которых их быстро смывали бы мощные волны подвижной воды. Другие черты строения ботриоцидариса подтверждают такое понимание их отношения к субстрату (в частности — редкие и тонкие иглы). Можно считать бесспорным фактом, что в ходе дальнейшего филогенеза число ножек значительно увеличивалось. У многих палеозойских ежей это достигалось уменьшением размеров амбулякральных пластинок. Но у более поздних форм еще больший эффект давало слияние уменьшенных пластинок и образование так называемых сложных пластинок. Весьма примечательно, что это осуществлялось разнообразными способами в различных филогенетических ли-

ниях. И все подобные изменения разными путями вели к одному и тому же, в основном, результату: к образованию компактных сложных пластинок, из которых каждая несла не одну пару, а много пар пор для ножек (рис. 23). Эта резко выраженная тенденция к увеличению числа ножек должна была иметь большое биологическое значение, а поскольку она охватывала множество разных форм, живших в довольно разнообразных условиях, возникает вопрос об ароморфическом значении таких эволюционных изменений. Эффективность аппарата ножек как присосок возрастала, что открывало возможность освоения биотопов, где действовали прибойные волны или течения; кроме того возрастала способность локомоции, которая делала возможным переход ежей от одного участка к другому.

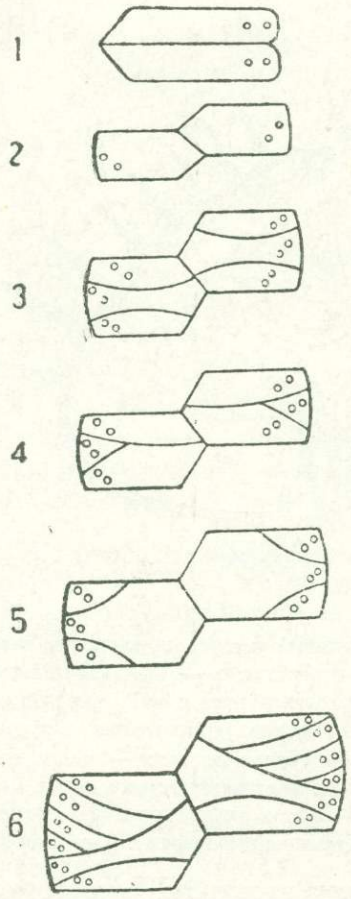


Рис. 23. Различные типы амбулякральных пластинок правильных морских ежей. По Берри.

В течение геологически долгого времени ежи жили и эволюировали на поверхности дна, причем они осваивали все новые и новые биотопы: обитатели покойных бухт и заливов, жившие на мягких грунтах, дали начало отпрыскам, способным жить в открытом море и на твердых, даже каменистых грунтах. Так расширялось пространство, где могли жить представители этого класса. Поскольку, однако, все формы жили на поверхности грунта, а не закапывались в него, существенное значение имела прочность скорлупы, ее способность выдерживать удары волн, а также атаки хищников и паразитов. Многие палеозойские ежи обладали гибкой скорлупой. Эволюция вела к развитию крепких, жестких скорлуп, и это изменение входило в состав ароморфического преобразования древних ежей. Усиление работы системы амбулякральных, трубчатых, ножек могло угрожать целости амбулякров, где были пары пор, становившиеся все более многочисленными. Соответственно этому прогресс выражался в развитии прочно консолидированного панциря. Интерамбулякры, которые приобретали все бо́льшую прочность, представляли надежную опору для больших, мощных игл, служивших и для обхватывания добычи, и для хождения, и в качестве «якорей».

На нижней стороне скорлупы, или панциря, у ежей находилось ротовое отверстие. В связи с развитием активного, макрофагического способа питания возник челюстной аппарат, имеющий форму конуса, обращенного вершиной вниз, состоящий из многочисленных известковых элементов. Это сложное образование носит оригинальное название аристотелева фонаря. Оно сравнительно слабо развито у древних, палеозойских ежей, и мощно — у новых, болеме поздних, форм (рис. 24).

Уже это говорит о прогрессе в работе челюстного аппарата, что тоже надо отнести к ароморфозу. В связи с этим возникает и развивается еще одна структура — околочелюстной поясок, несущий особые высту-

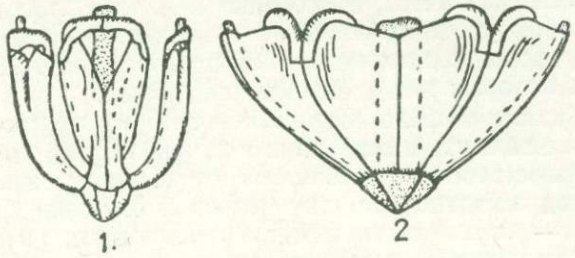


Рис. 24. Аристотелев фонарь у «новых» (Strongylocentrotus) и „древних" ежей (Pholidechinus). По Джексону.

пы, к которым прикреплялась жевательная мускулатура (рис. 25). У палеозойских форм околочелюстного пояска еще не было, позже он

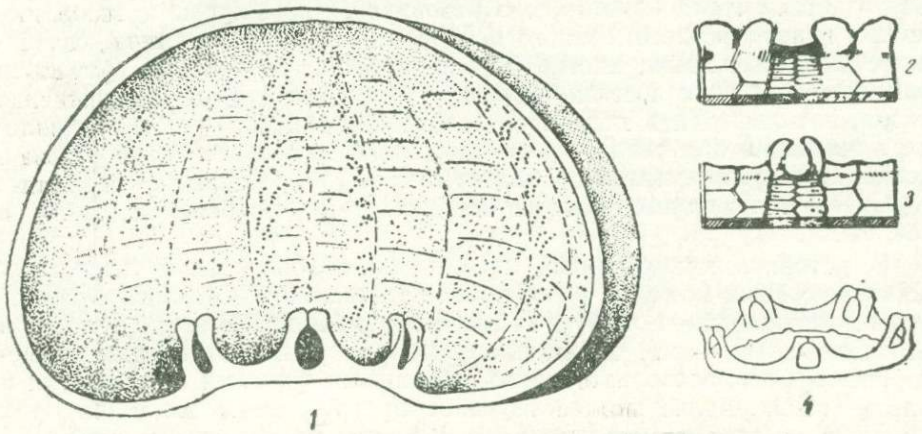


Рис. 25. Околочелюстные (перигнатические) пояски у морских ежей. 1 — разрез панциря Strongylocentrotus droebachiensis; внизу видны „ушки" (аурикулы) перигнатического пояска; 2—и 3 схемы двух различных типов перигнатических поясков; 4 — схема перигнатического пояска «нового» правильного морского ежа. По Дьякону (1), Суинтертону (2 и 3) и Дэвису (4).

развивался по-разному у различных ежей. Поскольку это было связано с усилением жевательной мускулатуры, такой эволюционный процесс тоже надо отнести за счет ароморфоза. Это означало, несомненно, общий подъем организации: совершенствование структуры и функции жевательного аппарата расширяло ассортимент пищи, доступной ежам, и делало возможным потребление более жесткой пищи. Это было особенно важно потому, что прогрессивная эволюция организмов, которыми питались ежи, вела к усилению защитных приспособлений этих организмов. Таким образом, при анализе явления ароморфоза одной группы необходимо учитывать прогрессивный ход развития других организмов, ей сопутствующих.

Общее повышение активности ежей в процессе эволюции (мощность присасывания к подводным предметам, активные самостоятельные движения по субстрату, усиление работы по захвату пищевых материалов, их размельчение) требовало и интенсификации дыхания. Отсюда — развитие новых органов дыхания околоротовых жабер, — выростов водоносной системы, с особенно нежными, легко проницаемыми стенками, вокруг околоротового отверстия. О наличии этих жабер у ископаемых форм можно судить по присутствию жаберных выемок (см. рис. 22), которых нет у древнейших ежей.

Таким образом, в филогенетической истории морских ежей можно заметить различные взаимосвязанные изменения, в совокупности составляющие существенный ароморфоз, от которого зависело широкое расселение этих животных по дну морей и океанов. Но приведенные нами данные — лишь часть таких эволюционных изменений. Радиально-симметричные ежи испытывали и многие другие ароморфические преобразования, которых мы не будем касаться в нашей теоретической монографии.

Однако с изменением экологических особенностей многие ежи начали утрачивать свою радиальную симметрию, особенно же те из них, которые перешли к закапыванию в ил. Мы не считаем нужным прослеживать здесь историческое развитие таких ежей. Отметим лишь, что вместе с эволюцией в направлении явного ароморфоза в их истории наблюдается утрата некоторых образований, возникших и эволюировавших в порядке несомненного прогресса, например, органов, связанных с жеванием пищи; многие формы, живущие внутри ила, утратили жесткость скорлупы и стали гибкими. Редукция и даже исчезновение систем, развившихся в ходе прогрессивной эволюции — обычное явление в эволюции организмов, и это нисколько не умаляет ароморфоза в эволюции структур, позднее подвергшихся регрессивному развитию.

Сделаем некоторые общие выводы из того, что было изложено в этой главе.

В историческом развитии плеченогих, головоногих и иглокожих несомненно были моменты ароморфоза. Здесь мы не пытались рассмотреть все важнейшие моменты ароморфоза в эволюции этих трех типов беспозвоночных, — мы ограничили разбором лишь отдельных примеров ароморфоза, воспользовавшись основными фактами их биологии и палеобиологии. Более полное изучение прогрессивной эволюции этих животных — дело специалистов по каждому из названных типов.

При изучении ароморфоза отдельных типов (филумов) животного мира нельзя ограничиваться данными зоологии нынеживущих их представителей. В этом отношении еще важнее палеобиологические сведения об историческом развитии филумов. Однако морфологическое, физиологическое и этологическое изучение ископаемых организмов представляет большие трудности. Мы располагаем некоторыми данными об ароморфической эволюции плеченогих, но общий ход восходящего развития этого типа изучен пока весьма недостаточно. Можно надеяться, что неполнота наших сведений об ископаемых плеченогих, об их строении и образе жизни будет в некоторой мере восполнена палеоэкологическими, палеогеографическими и тафономическими (биостратономическими) исследованиями. Представление, согласно которому многие плеченогие палеозоя, например — силура, девона, карбона и перми, были организованы выше, чем более поздние формы филума, является заблуждением, которое было вызвано переоценкой сложных иногда громоздких, морфологических структур некоторых древних форм. Столь же ошибочно мнение, будто отдельные формы раннего па-

леозоя (особенно — род Lingula) оставались неизменными от раннего палеозоя до настоящего времени. Это заблуждение зависит от почти полного отсутствия познаний о строении мягкого тела этих вымерших форм, которые известны преимущественно по очертанию створок раковины.

В историческом развитии головоногих группы аммоноидей мы отметили некоторые бесспорные факты крупного ароморфоза. В то же время надо признать, что некоторые исследователи резко преувеличивают ароморфическое значение отдельных структур (особенно — перегородочной лини), которые не дают сколько-нибудь адекватного представления о строении важнейших органов мягкого тела, — например, органов чувств и нервной системы. Для более глубокого познания ароморфической эволюции аммоноидей необходимы широкие исследования филогенеза, развития приспособлений, этологии и изучение обстановок, в каких жили и развивались эти животные.

Эволюция внутреннераковинных головоногих привела к весьма высоко развитым формам, живущим в нынешних морях и океанах.

Большой интерес представляют, с точки зрения учения об эволюционном прогрессе, иглокожие и их история. Скелет этих животных содержит много элементов, хорошо сохраняющихся в ископаемом состоянии и дающих представление о ходе ароморфической эволюции различных классов, особенно же — класса морских ежей. Дальнейшие углубленные и целенаправленные исследования обещают раскрыть много важных закономерностей восходящего развития животных этого филума. Но уже теперь результаты изучения морских ежей (в меньшей мере — других классов иглокожих) показывают сопряженное восходящее развитие различных структур и функций в геологическом времени.

Изложенный в этой главе материал подтверждает то положение, что, хотя ароморфоз всегда открывает возможности выхода данной группы из свойственной ей экологической обстановки в ходе эволюции, эти возможности далеко не равноценны: в разных случаях прогресс ограничен то в меньшей, то в большей степени, — таких диапазонов прогресса было, без сомнения, очень много. Но совершенно неограниченного прогреса, как мы отметим это и в дальнейшем, нет и быть не может.

ГЛАВА ДЕВЯТАЯ

О ЯВЛЕНИЯХ АРОМОРФОЗА В РАЗВИТИИ ПЕРВИЧНОВОДНЫХ ПОЗВОНОЧНЫХ

В этой главе мы приступаем к разбору явлений прогресса в историческом развитии позвоночных. Эволюция позвоночных являет «парадные» примеры ароморфоза. Возникновение классов позвоночных происходило в определенной последовательности — сначала появлялись относительно низко организованные, а затем, один за другим, все более высоко организованные. Такой ход эволюции бросается в глаза всякому при ознакомлении с элементарными фактами истории животного мира. Учебники исторической геологии и палеонтологии говорят о том, что сначала в геологической летописи появляются первичноводные позвоночные, то есть рыбы в самом широком смысле этого слова, затем амфибии, далее пресмыкающиеся и, наконец, теплокровные животные — млекопитающие и птицы. История классов наземных позво-

ночных показывает совершенствование строения и функций животных. Процесс возникновения основных отличий между классами позвоночных в свете учения об ароморфозе был превосходно описан А. Н. Северцовым (1931 и 1939), а после более детально рассмотрен Шмальгаузеном (1939а, 1946, 1964). Однако моменты появления разительных отличий между классами, таких, как, например, отличия в строении зародышевых оболочек у анамний и амниот, отличия в основных чертах строения сердца и соответственно в системе кровообращения, моменты возникновения млечных желез и перехода к кормлению молоком, перехода от пойкилотермии к гомеотермии и некоторые другие явления, имеющие прямое отношение к эволюционному прогрессу, далеко не легко улавливаются в палеобиологической истории наземных позвоночных, хотя в принципе они могут быть устанавливаемы по различным данным окольным путем. В дальнейшем мы затронем некоторые из таких случаев.

Следовательно, изучение явлений восходящего развития на основе переходов между различными крупнейшими таксонами позвоночных встречает большие трудности. Эти трудности возрастают потому, что как мы постараемся показать в главах об ароморфозе позвоночных, до сих пор остаются очень слабо изученными вопросы происхождения отдельных классов и подклассов внутри этого подтипа хордовых и границ между смежными классами. Границы между смежными классами, между подклассами и даже между отрядами оказываются в большинстве случаев очень спорными. Развертываются оживленные дискуссии о монофилетическом или полифилетическом характере многих таксонов, которые до сих пор фигурируют в классификации позвоночных. Это касается всех классов первичноводных и наземных позвоночных. При таких обстоятельствах выяснение закономерностей и путей ароморфоза классов позвоночных представляет собой, конечно, очень сложную задачу. Легко сказать, что тот или иной класс или подкласс современной системы позвоночных стоит выше другого класса или подкласса. Но исчерпывающе обосновать такое заключение далеко не так просто. Почти невозможно ответить на вопросы, как, почему и при каких обстоятельствах организация одного из этих таксонов поднялась выше организации другого таксона; нельзя дать причинное объяснение восходящей эволюции конкретных групп этих животных. Но невозможное теперь станет, надеемся, вскоре возможным.

При рассмотрении вопросов ароморфической эволюции каждого из таких таксонов нам придется ставить вопрос о том, насколько такая единица удовлетворяет требованиям филогенетической, действительно естественной, классификации.

Существует еще одна причина трудности констатирования ароморфической эволюции на основе характеристик крупных таксонов животных, в частности — животных позвоночных. Она зависит от возможности выяснения моментов возникновения тех черт, которые в совокупности обусловливают повышение организации. Можно, конечно, предполагать, что весь комплекс этих черт возникал сразу одновременно или приблизительно одновременно. Но такое предположение невероятно: оно равносильно признанию огромного одновременного скачка, сальтации в эволюционном развитии. Более правдоподобным представляет последовательное возникновение черт, отличающих данную крупную группу от ее предшественников. Однако сразу же встает вопрос, можно ли думать, что эти черты никак не связаны между собой, появляются в филогенезе одна после другой, и что ароморфоз совершается путем так называемого аддитивного типогенеза. Нам кажется, что и

такое представление довольно примитивно: едва ли можно думать, что новые приспособительные черты, складываясь одна с другой, в сумме образуют ароморфоз. Более вероятным представляется нам положение, что эти новые черты зарождающегося ароморфоза, усиливаются сопряженно, в тесной зависимости одна от другой, взаимно укрепляют одна другую. Однако тут мы забегаем вперед: этот вопрос мы рассмотрим на конкретном материале филогенетической истории отдельных групп организмов. Но попытка уразуметь весь ход ароморфической эволюции так или иначе невозможна без тщательного рассмотрения филогенеза и экогенеза изучаемых таксонов. А такое исследование представляется нам невозможным на основе изучения лишь характеристики данного таксона, пусть даже самой углубленной и тщательной. Для выяснения законов ароморфоза мы не можем ограничиваться разбором основных адаптаций данной таксономической единицы и должны обратиться к филогенетической и экогенетической истории ее предков.

Мы, однако, воздержимся от попытки проследить общий ход ароморфоза позвоночных и всех классов этих животных, а остановимся преимущественно на тех материалах, которые позволяют составить понятие о закономерностях эволюционного прогресса отдельных более или менее крупных групп отдельных классов.

Подчеркнем здесь ту особенность современного состояния систематики органического мира и в частности позвоночных животных, которая значительно затрудняет судить о закономерностях прогрессивного развития основных таксонов и особенно — классов, как крупнейших подразделений филумов животного мира. Дело в том, что до сих пор общепринятые крупные единицы, как различные классы бесчелюстных и челюстноротых первичноводных позвоночных, классы земноводных, пресмыкающихся, млекопитающих, а может быть и птиц едва ли могут считаться таксонами филогенетической классификации. Исследования, которые велись в течение последних десятилетий, установили, что почти все или даже все эти крупные единицы должны быть разбиты на более мелкие, соответствующие принципам филогенетической систематики. Этот вопрос будет рассматриваться нами в связи с ходом прогрессивной эволюции в соответствующих группах позвоночных.

Обращаясь к вопросу о происхождении низших хордовых, которые считаются предками позвоночных, мы сразу же встречаемся с затруднениями, о которых только что шла речь.Вокруг этого вопроса существуют большие разногласия. В научной литературе ученые, исходя из новейших исследований, высказывают разные мнения по этому вопросу. Предками низших хордовых называют представителей разных таксонов беспозвоночных: то «праиглокожих» (предков иглокожих), то аннелид, то членистоногих, то головоногих моллюсков, то некоторых других. Поскольку происхождение низших хордовых является предметом довольно произвольных догадок, крайне затруднительно, при нынешнем уровне наших знаний, говорить об ароморфозе, с каким было связано появление той группы, которая в дальнейшем, по-видимому, дала начало позвоночным.

Много лучше обстоит дело с развитием позвоночных из примитивных хордовых, хотя и тут мы оказываемся в области гипотез и более или менее остроумных догадок, которые, однако, обосновываются довольно слабо. Значительные разногласия существуют и по этому вопросу, но некоторые положения являются почти общепринятыми, и это, нам кажется, позволяет нам воспользоваться ими для суждения о ходе прогресивной эволюции на данном уровне.

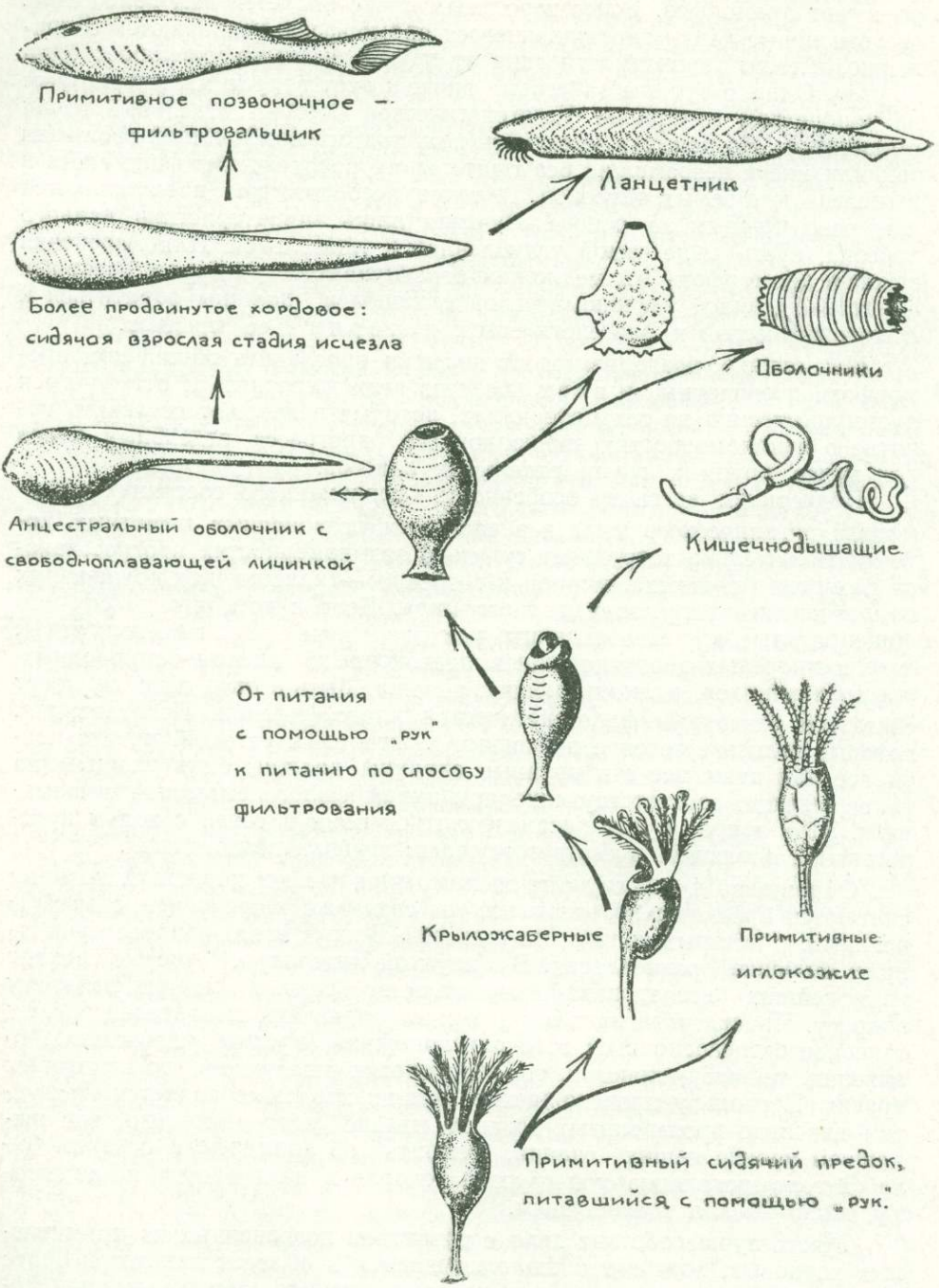


Рис. 26. Схема, поясняющая возможный ход эволюции предков позвоночных. По Ромеру.

Крупнейший знаток палеозоологии позвоночных, известный американский ученый А. Ш. Ромер, которому принадлежат ценнейшие обобщающие труды по истории всех классов этих животных, вполне справедливо писал (1967, стр. 1629), что древнейшие предки позвоночных жившие, вероятно, в начале кембрия, не сохраняются в «ископаемой летописи». Поэтому, как признает Ромер, мы вынуждены полагаться на факты, получаемые при изучении нынеживущих низкоорганизованных родичей позвоночных — низших хордовых, или полухордовых.

Ромер думает, что древнейшими предками позвоночных могли быть крыложаберные — крошечные сессильные (сидячие) формы с реснитчатыми руками, довольно хорошо приспособленными для захватывания пищевых частиц и доставки их ко рту, но не очень хорошо приспособленные к активной отправке этих частиц внутрь рта и в пищеварительный тракт. Такой аппарат развился путем формирования жаберных щелей — парных отверстий, которые ведут от глотки (pharynx) наружу, к поверхности. Полоски ресничек направляют ток воды с пищевыми частицами внутрь, вниз по трубке, а вода прогоняется наружу через жаберные щели. У более крупных, позже появившихся типов хордовых жабры являются важными органами дыхания; но у мелких, более ранних типов достаточным могло быть кожное дыхание, а первичной функцией «жабер» было, по словам Ромера (там же), участие в доставке пищи. От предполагаемых действительно примитивных фильтровальщиков мало отклонились Balanoglossus и его родичи. Следующую стадию развития фильтрирующего аппарата Ромер усматривает у оболочников. Дальнейшее филогенетическое развитие Ромер представляет себе в форме педоморфоза, т. е. достижения зрелости в личиночном состоянии (рис. 26). «Сидящие» оболочники в своем жизненном цикле имеют стадию свободноплавающей личинки. Эта личинка, как говорит Ромер, представляет собой начало нового эволюционного ряда, радикально отличающегося от «сидящего» ряда, конечной формой которого является взрослый оболочник. «Если палеозойские личинки некоторых оболочников или предоболочников (Praetunicata), — утверждает Ромер (1967, стр. 1630), — стали половозрелыми и перестали превращаться в сидячих взрослых, то возникал новый образ жизни. Вместо того, чтобы пассивно выжидать, как пища приходит к нему, животное само может пускаться в поиски пищи и находить новые участки или новые биотопы, где оно могло бы жить». Некоторое видоизменение такой стадии, при которой «головастик» оболочника достигал половой зрелости, представлено ныне ланцетником.

Эта идея стадии педоморфоза (или неотении) в эволюции предков позвоночных была особенно подробно развита до Ромера Н. Дж. Берриллом (1955), посвятившим ей целую книгу. Неотеническая теория происхождения предков позвоночных пользуется теперь широкой популярностью (Р. Г. Миллер, 1966). Она довольно остроумна, и трудно найти факты, которые опровергали бы ее. Она представляет большой интерес с точки зрения учения об эволюционном прогрессе. Ее принятие означало бы, что в эволюции древних предков позвоночных была стадия перехода от «свободного» к прикрепленному образу жизни (предки прикрепленных оболочников были, надо думать, свободно передвигавшимися морскими животными). А это едва ли было прогрессом, ароморфозом. Таким образом, эта теория привела бы нас к признанию некоторого «шага назад» в эволюционной истории животных, давших начала высшим позвоночным и, следовательно, человеку. Но мы не видим вполне убедительных доказательств того, что развитие шло именно так, как это представляют себе Беррилл, Ромер и

их единомышленники. Ведь в позднем докембрии и в самом раннем фанерозое в морской фауне резко преобладали бесскелетные животные. В те отдаленные времена, как мы уже говорили, изредка сохранялись отпечатки «мягкотелых» организмов. Если в позднем докембрии (особенно в эдиакарии и венде) не известны остатки оболочников, — то эти животные, по-видимому, либо отсутствовали, либо, что более вероятно, их тела могли сохраняться лишь в исключительно редких случаях, и потому их остатки до сих пор нигде не обнаружены в этих отложениях. Но могли же тогда существовать и свободно передвигаться двусторонносеммитричные предки хордовых, совершенно лишенные скелетных образований, способных сохраняться в ископаемом состоянии. Туникатная теория происхождения позвоночных, очевидно, возникла как чисто неозоологической почве: «головастикообразные» личинки прикрепленных оболочников имеют строение, каким **могли бы** обладать предки позвоночных, — эти личинки в нынеживущей фауне представляют собой наибольшего приближения к морфологическому строению мыслимых предков всех позвоночных.

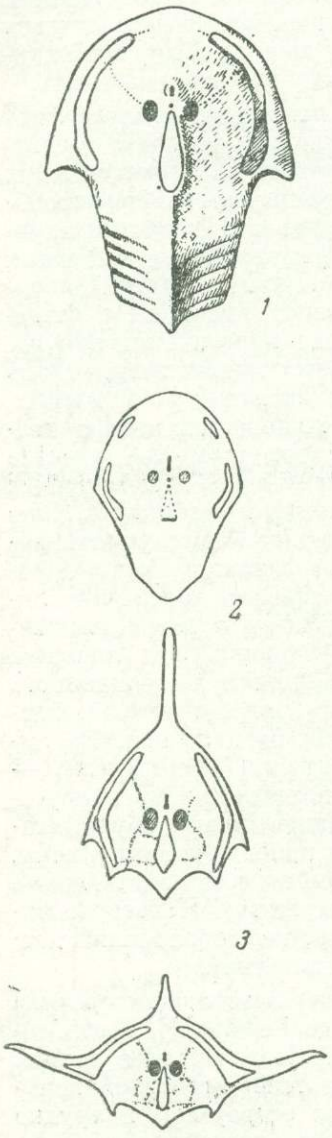


Рис. 27. «Головы» некоторых представителей подкласса Ostreostraci класса Cephalaspidomorphi. 1—Kiaeraspis; 2—Axinaspsis; 3—Boreaspis; 4—Hoelaspis. Из Стеньшо.

Эти соображения заставляют нас воздержаться от спекуляций по поводу хода ароморфоза хордовых на основе неотенической теории их ближайших предков.

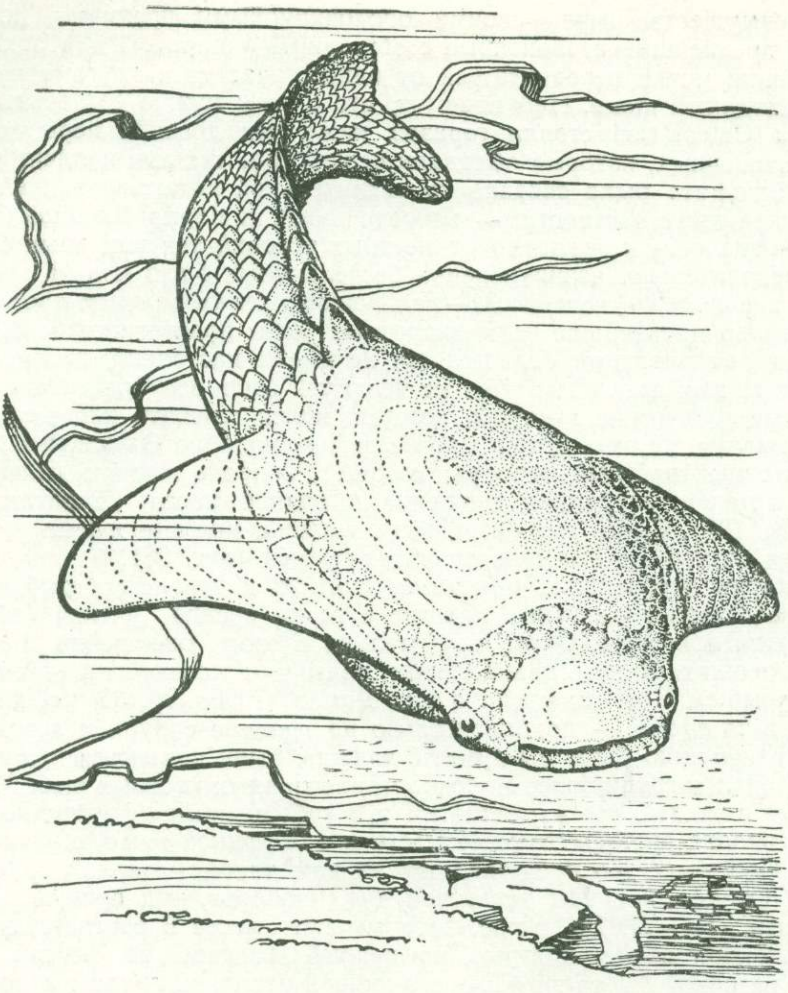
Уже в ордовике встречаются остатки настоящих позвоночных. Значит, самые ранние стадии эволюции этих животных относятся к раннему палеозою, если не к самому позднему докембрию. В позднем силуре и раннем девоне жили разнообразные первичноводные позвоночные — представители подкласса Ostracoderm класса Cephalaspidomorphi (рис. 27). В расширенной области «головы» находились сенсорные органы и огромная жаберная камера, которая заканчивалась маленьким ртом. Это были, без сомнения, микрофаги, т. е. животные, питавшиеся мелкой пищей. Никаких органов для захвата и, тем более, для размельчения добычи у них не было. Ромер называет их (1967, стр. 1631) «бесчелюстными фильтровальщиками». В отличие от беспозвоночных фильтровальщиков, о которых мы говорили в предыдущих главах (например, мшанок, и плеченогих), эти древнейшие позвоночные могли втягивать в свою жаберную камеру не только воду из того слоя водной массы, которая находилась непосредственно над осадком, но и самый осадок, богатый пищевым материалом. Ромер утверждает, что Ostreostraci имели все же боль-

шое преимущество перед своими оболочниковыми предками, потому, что эти древнейшие позвоночные с обширным аппаратом для захватывания пищи могли передвигаться от одного участка к другому в поисках подходящей пищи. Нам кажется, что с этим нужно согласиться. И все-таки Osteostraci стояли гораздо ниже тех древних первичноводных позвоночных, которые обладали челюстями, так как наличие челюстного аппарата было связано со значительной интенсификацией процесса питания, в частности, — захвата пищи, и имело большое биологическое значение независимо от местных условий тех или иных биотопов. Следовательно, возникновение бесчелюстных было явным ароморфозом, а появление челюстных—дальнейшим очень важным ароморфозом. Однако древнейшие челюстноротные рыбы пластинокожие (Placodermi) в подавляющем большинстве не имели настоящих зубов: у некоторых из них наружные края их челюстей были зазубрены, т. е. имели острые конические выступы, которые могли служить для захвата и прокалывания жертвы. Очень многие из них подобно Osteostraci имели толстостенный костный панцирь, который, вопреки мнению отдельных исследователей, затруднял движение в водной массе (Давиташвили, 1969, стр. 197). Среди них были, без сомнения, мощные хищники, грозные, для многих водных животных тех времен (рис. 28).

История древнейших, позднесилурийских и девонских, рыбообразных представляет огромный интерес с точки зрения учения об эволюционном прогрессе. Очень поучительна в этом отношении история пластинокожих. К ним принадлежат почти все древнейшие челюстноротые «рыбы». Вот что писал о них Ромер (1966, стр. 33): «Они появились в то время — приблизительно на границе силура и девона, — когда, как можно было бы думать, должны были появиться подлинные предки акул и групп более высокоорганизованных костных рыб. Можно было бы ожидать, что мы встретим тут «обобщенные» формы, которые займут вполне соответствующее место в намеченной нами картине эволюции животных. Но представляют ли нам такой материал пластинокожие? Отнюдь нет. Мы встречаем тут, наоборот, ряд причудливо невероятных (! — Л. Д.) типов, которым нет места в соответствующей эволюционной схеме; которые, на первый взгляд, не могли произойти из какой бы то ни было возможной исходной группы и которые не могут быть настоящими предками каких-либо более поздних или более продвинутых типов. В самом деле, чувствуешь, что наличие этих пластинокожих, которым принадлежит столь важное место в развитии девонской ихтиофауны, представляет какой-то нелепый эпизод: положение было бы проще, бы их никогда не было-».

Среди пластинокожих, действительно, много чрезвычайно гротескных типов, кажущихся «невозможными», чудовищно нелепыми. Тут не место описывать эти типы. Они существовали и притом довольно долго, представляли собой господствующие элементы ихтиофауны. Следовательно, в те времена такие «нелепые» и «невозможные» типы развивались во вполне благоприятной для них обстановке, когда они не испытывали «давления» конкуренции со стороны более высоко организованных соперников, которых тогда еще не было.

В истории рыбообразных позвоночных позднего силура и девона было немало моментов, представляющих выдающийся интерес с точки зрения проблемы ароморфоза. Мы отметим только один, которому уделяет большое внимание Ромер. В позднем силуре и раннем девоне, по его словам, мы встречаем много фаун, состоящих почти исключительно из мелких панцирных остракодермов и эвриптерид — представителей



нис. 28. Девонские „панцирные" рыбы; 1—Pycnosteus tuberculatus (средний девон Эстонии), бесчелюстная и беззубая; 2 и 3—Dinichthys (верхний девон), челюстная членистошейная рыба; в ч. э..—верхнечелюстные выступы; с—сочленение панцирей, По Гейнцу и Тарло.

вымершей группы водных членистоногих. Эвриптериды были в среднем гораздо крупнее, чем современные им позвоночные: первые достигали в длину 2,5 м, а остракодермы обычно — не более нескольких (около десятка) сантиметров. Ромер не без основания думает, что низшие остракоидермы служили пищей для эвриптерид и что развитие костного панциря было приспособлением к защите против этих хищников. Мы можем, следовательно, полагать, что костный панцирь формировался в зависимости от ароморфической эволюции остракодермов. Позже, однако, рыбообразные позвоночные стали, как говорит Ромер (1967, стр. 1632), более прогрессивными формами, сделались более совершенными пловцами, в большинстве стали крупнее и часто переходили к хищническому образу жизни. Параллельно с этими прогрессивными изменениями «рыб» эвриптериды становились более редкими и в конце концов вымерли: это Ромер склонен связывать с тем, что они лишились источника питания, который представляли для них низко организованные «рыбы». Эти соображения Ромера представляются нам вероятными: его гипотеза хорошо объясняет прогрессивную эволюцию низших рыбообразных позвоночных — древнейших «панцирных рыб». «Развитием костного скелета, без которого представляется невозможной эволюция более продвинутых (прогрессивных. — Л. Д.) классов позвоночных, мы, — по словам Ромера (1967, стр. 1632), — обязаны эвриптеридным врагам наших древних предков».

Здесь следует сделать одно замечание, имеющее существенное значение для понимания ароморфоза первичноводных позвоночных. Древнейшие из них обычно имели уплощенную нижнюю сторону и другие признаки приспособленности к лежанию на дне в покойном состоянии животного (парные глаза помещались близ срединной плоскости и часто были сближены один с другим). Такое состояние было у этих животных первичным, в отличие, например, от камбал, у которых плоская форма тела была вторичным явлением: раннепалеозойские бентонные рыбы еще не «научились» плавать.

Мы оставляем без рассмотрения вопросы прогрессивной эволюции многих групп рыб, хотя эти вопросы имеют большое значение для учения об эволюционном прогрессе. Остановимся лишь на явлениях ароморфоза в одной обширной группе — лучеперых рыб (Actinopterygii), которую часто подразделяют на три подгруппы: хрящекостных (Chondrostei), цельнокостных (Holostei) и костистых (Teleostei). Эти подразделения были введены для нынеживущих рыб, они представлялись тремя ступенями эволюционной лестницы, а названия их должны были указывать на возрастающее, в процессе восходящей эволюции, окостенение, что́, если мы будем учитывать и нынеживущих и вымерших рыб данной группы, отнюдь не вполне соответствует действительности. Относимый к хрящекостным палеозойский род Palaeoniscus отличается от нынеживущих Chondrostei более продвинутой оссификацией (окостенением) и наличием толстых ганоидных чешуй. У хрящекостных хвост — гетероцеркальный (Рис. 29, фиг. 1).

Среди специалистов преобладает мнение, что Chondrostei, Holostei и Teleostei — не таксоны филогенетической классификации, а скорее ступени, каждую из которых проходили различные филогенетические линии. Впрочем, относительно костистых иногда высказывается мнение, что это — группа, имеющая, пожалуй, монофилетическое происхождение. Такое допущение высказывает У. А. Гослин (1965, стр. 192). Он писал: «Teleostei, как терминальный член состоящего из трех ступеней эволюционного ряда Chondrostei—Holostei—Teleostei, могут казаться имеющими лишь условное филогенетическое значение. Одна-

ко представляется возможным рассматривать Teleostei как широко развернувшуюся линию взаимосвязанных рыб, т. е. как монофилетическую группу». Согласно этому автору (там же, стр. 193), «все нынеживущие костистые или большинство современных телеостейных групп (и все, для которых предполагалось самостоятельное происхождение) имеют представителей со следующими сложными атрибутами:

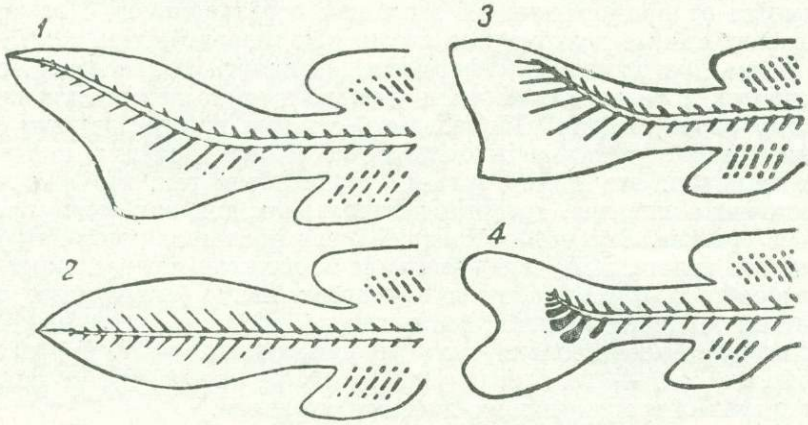


Рис. 29. Схема скелета хвостовых плавников первичноводных позвоночных. 1 — гетероцеркальный тип; 2 — дифицеркальный; 3 — укороченно-гетероцеркальный; 4 — гомоцеркальный. По Ромеру.

(1) супрабранхиальный (наджаберный) орган, (2) систему нагнетания воды над обонятельным эпителием (...), (3) в высшей степени сложный хвостовой скелет, включающий в себя уронеуральные элементы, а также гипуралии, по меньшей мере локально более многочисленные, чем тела позвонков, с которыми они сочленяются, и менее многочисленные, чем хвостовые лучи».

Этот автор допускает, хотя и не особенно настойчиво защищает, монофилию всех костистых рыб на том основании, что все или почти все их группы, которые предполагались происшедшими независимо одна от другой от форм более низкого уровня, содержат представителей с такими сложными структурами, как супрабранхиальный орган, аппарат нагнетания воды над обонятельным эпителием, чрезвычайно сложно построенный хвостовой скелет.

Ромер подходит к вопросу о филогенетическом единстве телеостей очень осторожно. Он пишет (1968, стр. 65): «Полифилетичны ли костистые рыбы? Если из Teleostei исключить лептолепид (древние, мезозойские, формы, обычно относимые к телеостеям. — Л. Д.) и другие формы примитивного характера, то группа телеостей, вероятно, полифилетична, как думают некоторые авторы. Но нет ясных указаний на происхождение этих рыб от двух или более отдаленно родственных групп голостейного эволюционного уровня и, судя по имеющимся данным, нет фактов в пользу сколько-нибудь значительного полифилетизма внутри этой группы».

Вопрос о полифилетичности или монофилетичности основных групп лучеперых рыб, нам кажется, не имеет решающего значения для освещения восходящего хода развития этих первичноводных животных. Но сборный характер таких таксонов, как «отряды» Subholostei (переход от Chondrostei к Holostei) и Halecostomi (переход от Holostei к Teleostei) ныне почти никем не подвергается сомнению. Subholostei теперь обычно

рассматриваются как переходная «ступень» от Chondrostei к Holostei, — как искуственное объединение триасовых форм, сближавших, с одной стороны, палеонискоидными, а с другой — голостейными признаками. Это достаточно убедительно показано многими исследователями, в частности Н. Сен-Сейном (1955) и Б. Шэффером (1956 и 1965). Полифилетичность только костистых ставится некоторыми учеными под вопрос. Однако уточнение систематики вследствие тщательного изучения ископаемого и рецентного материала почти всегда заключается в признании прежних таксонов «смешанными», т. е. содержащими формы разнообразного происхождения; поэтому вполне вероятно, что такая судьба постигнет и группу телеостей. Впрочем, независимо от того, являются ли перечисленные нами таксоны полноценными единицами современной филогенетической систематики или нет, они без сомнения представляют собой последовательные уровни, ступени организации. Эти ступени бесспорно свидетельствуют о восходящем развитии лучеперных рыб. Сен-Сейн (1955) писал, что указанные нами ступени, которые в учебной литературе до сих пор часто рассматриваются как отряды, представляют собой «структурные стадии». Не менее определенно в том же смысле высказывался Б. Шэффер (1956, 1969 и Шэффер и Д. Э. Розен, 1961). Эти уровни показывают, развитие от менее высокой организации — к более высокой. Эволюция актиноптеригий, приведшая этих рыб к состоянию, характерному для костистых, была сопряжена с широкой экспансией в водной среде. Эти рыбы, — как выразился Шэффер (1969, стр. 5), — «после первого их появления завладели почти всеми существующими водными биотопами».

В каких именно изменениях выразился ароморфоз по линии хондростеи — субхолостеи — голостеи — галекостоми — телеостеи? Поскольку речь идет преимущественно об ископаемых формах, трудно рассчитывать на возможность полного воссоздания прогрессивного пути развития этого ряда — «ступеней», или «уровней». Однако исследования последних двух десятилетий дают очень много для понимания этого пути.

Древние хрящекостные группы палеонискоидных дали начало рыбам более высокого уровня, объединяемым под названием субголостей. Изменения, которые привели к этому уровню, охватывают, как писал Шэффер (1956), функционально интегрированные структурные комплексы, в состав которых могут входить элементы различных систем органов. Например, комплекс изменений в механизме принятия пищи почти всегда включает в себя изменения в строении черепа, в челюстной мускулатуре, даже в иннервации и кровообращении. Субголостеи, по словам Шэффера (1956, стр. 202), есть искусственное сборище «продвинутых» хрящекостных, которые, с одной стороны, обладают различными комбинациями сохранившихся у них палеонискоидных признаков, а с другой — более или менее четко выраженными «голостейными» признаками. Для палеонискоидных характерен гетероцеркальный хвост (см. рис. 29, фиг. 1), в котором ось тела продолжается до дистального кончика верхней лопасти хвостового плавника. Резко выраженное гетероцеркальное состояние хвоста сохраняется у некоторых субголостей; но обычно у форм этого «уровня» и в большей степени у голостей длина оси редуцирована, а у некоторых форм по наружному виду хвост приближается к гомоцеркальному типу. По мнению некоторых исследователей, боковая ундуляция гетероцеркального хвоста поднимает задний конец рыбы; этому эффекту у таких рыб противодействуют грудные плавники с широким основанием, действием которых подни-

мается передний конец тела. С развитием воздушного пузыря как гидростатического органа функция плавников грудных и хвостового, как органов, поднимающих рыбу, стала излишней. В связи с этим, как предполагают исследователи (Шэффер ,1956, стр. 204), — гетероцеркальный хвостовой плавник преобразовался в гомоцеркальный (рис. 29). Этот последний тип плавника наиболее эффективен для пропульсирования тела вперед; грудные же плавники приобретали узкое основание, что делало их, наряду с некоторыми другими изменениями, способными к большому разнообразию движений, включая сюда торможение и рулевое управление. Эти филогенетические изменения свидетельствуются довольно точным исследованием ископаемых материалов. Развитие шло в сторону все более совершенной организации активно плавающего первичноводного позвоночного. Примечательно также, что более поздние и более совершенные формы рассматриваемой группы характеризуются облегчением чешуйного покрова. Если примитивные и более древние обладали массивными, толстыми ганоидными чешуями, то у более поздних, и особенно у костистых, поверхность тела покрыта тонкими и эластичными чешуями — циклоидными или ктеноидными.

У телеостей остатки спинной струны отсутствуют — ее место занимают хорошо окостеневающие тела позвонков (которые возникали в нескольких групах голостей параллельно и независимо). «Развитие симметричного скелета хвостого плавника для продвижения тела прямо вперед, возросшая гибкость тела и усовершенствованная стабильность плавания, — как писал Шэффер (1969, стр. 12), были бесспорно тесно связаны с феноменальным успехом телеостей от поздней юры до настоящего времени».

С теми признаками совершенствования, которые устанавливаются изучением ископаемых остатков, бесспорно были связаны и другие весьма важные, на которые палеобиология дает мало **прямых** указаний. Тут надо иметь в виду прежде всего нервную систему и сенсорные органы.

Таким образом, филогенетическая история основных ступеней лучеперых рыб (хондростеи — субголостеи — голостеи — галекостоми —телеостеи) являет демонстративный пример ярко врaженной восходящей, бесспорно прогрессивной эволюции. Весьма поучительная цепь ароморфических изменений устанавливается благодаря тому, что палеобиология достигла значительных успехов в сравнительно-анатомическом изучении форм; изучение ископаемых остатков и рецентных представителей лучеперых пролило довольно обильный свет на некоторые основные черты физиологии и этологии этих рыб. При этом удается выяснить некоторые явления и закономерности эволюционного прогресса.

Так мы могли убедиться, что ароморфоз в эволюции лучеперых складывался из довольно постепенных изменений, что явно затрудняет проведение границ между смежными таксонами. Мы видели также, что постепенный переход от одного уровня к другому совершался нередко в нескольких параллельных линиях и притом иногда геологически одновременно. Это, конечно, зависело от выдающегося селективного значения подобных филогенетических изменений.

Такие преобразования создавали возможность все более широкого охвата водной среды, что́ особенно ярко выразилось в «ступени» костистых рыб, составляющих в настоящее время огромное большинство всех первичноводных позвоночных.

Далее, мы убедились, что ароморфоз в направлении современных телеостей представляет сопряженное развитие различных систем органов и различных сторон жизнедеятельности этих животных. Ароморфоз заключался во взаимосвязанных изменениях плавников непарных и парных, осевого скелета, воздушного пузыря, мускулатуры, нервной системы и т. д. Факты палеобиологии и необиологии показывают, что в развитии лучеперых ароморфоз не был внезапным взлетом на высокий уровень, после чего развитие шло якобы довольно плавно и спокойно: изучение этого исторического процесса показывает, что восходящее развитие было нормальной формой эволюционного процесса.

Итак, эволюционная история первичноводных позвоночных дает убедительные примеры прогрессивного развития этих животных.

В истории древнейших ископаемых первичноводных позвоночных мы отметили, в числе прочих, два важных момента. Во-первых, — зависимость восходящего, ароморфического, развития от состава биоценозов, к которым принадлежали эволюировавшие формы. Независимо от того, насколько прав Ромер, придающий столь важное значение эвриптеридам в прогрессивной эволюции древнейших первичноводных позвоночных, едва ли можно сомневаться в том, что ароморфоз зависел от состава экосистем, к которым принадлежали эти животные, в частности — от отношений между ними и остальными компонентами биоценозов. Во-вторых, история первичноводных позвоночных, как мы видели, дает убедительные доказательства того дарвиновского положения, что биос каждой данной эпохи стоит в целом выше биоса предыдущих эпох и ниже биоса последующих времен.

В развитии бесчелюстных и примитивных челюстных мы видели бесспорные факжы ароморфоза, хотя ученым пока еще не удается установить «промежуточные звенья» между отдельными основными таксонами. В истории же лучеперых рыб такие взаимоотношения изучены гораздо лучше.

Мы совсем не затронули вопросов ароморфоза в эволюции многих других групп рыб, хотя прогрессивная эволюция этих групп — например, акулообразных — очень поучительна и имеет большое значение для учения об эволюционном прогрессе.

ГЛАВА ДЕСЯТАЯ

О ВОПРОСАХ ЭВОЛЮЦИОННОГО ПРОГРЕССА В СТАНОВЛЕНИИ И РАЗВИТИИ АМФИБИЙ

Возникновение амфибий означает переход водных позвоночных в среду нового для них типа — на сушу. Это событие огромного значения было началом развития позвоночных на суше. И тем не менее, строго говоря, самый переход из одной среды в другую не означает еще ароморфоза, потому что подобное событие как таковое еще не есть обязательно расширение возможностей приспособления, расширения экологического ареала. Предки жили в воде, обладая возможностью приспособления к разнородным водным биотопам; потомки же покинули водную среду, в значительно мере утратили возможность дальнейшего приспособления к разнообразным водным биотопам, но начали осваивать зато новую среду. В этой замене, казалось бы, не было ароморфоза.

В действительности же обстоит далеко не так просто. Как это будет видно из дальнейшего, весьма вероятно, что ход эволюционно-

го развития предков наземных позвоночных и древнейших наземных позвоночных содержал моменты, в которых трудно усмотреть ароморфоз. Но во всем этом процессе, без сомнения, были моменты ароморфоза различной значимости.

Выходу водных позвоночных на сушу должны были предшествовать изменения в строении, физиологической и этологической деятельности, которые иногда понимаются как «преадаптации», т. е. такие изменения, которые создают возможность продвижения организмов в сторону новой среды. А. Н. Северцов (1939, стр. 283), не пользуясь виталистически окрашенным термином «преадаптация», писал: «Только такие животные могли покинуть воду и приспособиться к жизни на земле, у которых уже имелись известные предпосылки (подчеркнуто автором. — Л. Д.) к переходу на сушу».

До перехода на сушу рыбы испытали весьма значительную адаптивную радиацию. Только немногие направления этой радиации могли привести к переходу на сушу. «Подготовительными» чертами для выхода на сушу были, в частности, благоприятно для этого построенные парные плавники и легкие, служившие уже у некоторых рыб дополнительными органами дыхания. Этими чертами обладали многие рыбы из числа кистеперых. Поэтому вполне естественно, что предков наземных четвероногих обычно ищут среди рыб этой древней группы.

Многие исследователи пытались выяснить, в какой именно физико-географической и экологической обстановке, при таких обстоятельствах возникли первые четвероногие позвоночные. Чаще всего это связывалось с климатическими условиями девонского периода. К тому же древнейшие остатки наземных позвоночных—ихтиостегид—известны из отложений, которые до недавнего времени обычно относились к верхам девона. Заметим, что костные остатки этих форм, принадлежащих к родам Ichthyostega и Ichthyostegopsis, были найдены лишь в одном местонахождении, в Гренландии, причем слои, откуда происходят эти остатки, теперь большинством стратиграфов относятся не к верхнему девону, а к нижнему карбону (Уэстолл, 1962, стр. 608). Поисками климатических факторов особенно усиленно занимались не специалисты-геологи, подробно изучающие геологию девона, а скорее палеозоологи и неозоологи. Часто высказывалось мнение, что широкое распространение легочнодышащих рыб — двоякодышащих (Dipnoi) и кистеперых (Crossopterygii) объясняется засушливостью девонского климата, что вызывало пересыхание пресноводных бассейнов и вынуждало этих рыб переходить из одного водоема в другой, пока еще не пересохший. Прекрасный разбор существующих по этому вопросу теорий содержится в статье Л. П. Татаринова (1965б). Не вдаваясь в анализ этих теорий, из которых почти каждая содержит элементы истины, заметим, что история всего органического мира показывает действие великого закона экогенетической экспансии; все группы органических существ расширяли область своего обитания поскольку это допускалось их организацией. Неправильно приписывать решающую роль различным климатическим и вообще физико-географическим пертурбациям и перипетиям.

Татаринов писал (1965б, стр. 25): «Наиболее примитивных из на-Раз существовала «полуводная среда», туда должны были проникнуть вполне наземными животными». Тот же автор справедливо говорил о «переселении предков земноводных из водной в «полуводную» среду». Раз существовала «полуводная среда», туда должны были проникнуть некоторые позвоночные водной среды. Освоив «полуводную среду», некоторые из ее представителей могли и должны были продвинуться

дальше, — в среду, менее богатую водой. Более подробно это явление экогенетической экспансии рассматривается в других наших работах (1971).

В специальной литературе довольно оживленно обсуждается вопрос, является ли «класс земноводных», или амфибии, таксоном монофилетического корня, или это есть искуственное сборище разных таксонов, из которых каждый в отдельности, независимо всех других ответвился от какого-то таксона рыб. Иногда единство происхождения земноводных от одного кистеперого предка принимается молчаливо, без попытки обосновать это положение. Заметим, что это положение представляется нам не особенно вероятным и во всяком случае требующим доказательства на основе данных эволюционной палеозоологии. Многие группы позвоночных и беспозвоночных, которые еще недавно считались монофилетическими, позже подвергались расчленению на более дробные единицы потому, что таксоны прежней систематики оказались бесспорно искуственными объединениями животных, происшедших от разных корней. Более обстоятельно этот вопрос можно было бы рассмотреть в особой работе, которую могут выполнить соответствующие специалисты. А теперь заметим лишь, что, по аналогии с разными таксонами рыбообразных первичноводных и многих других позвоночных, а также с таксонами беспозновочных, которые упоминались в предыдущих главах этой книги, происхождение земноводных не от одного корня, а от двух или более корней, представляется нам априори более вероятным. Это, разумеется, было бы наивно считать какой-то уступкой распространившейся «моде» полифилетического понимания таксонов «старой» систематики живой природы: когда выясняется гетерогенность таксона, надо его разбивать на таксоны, удовлетворяющие принципам дарвинистской естественной систематики.

Серьезную аргументацию против монофилетического единства земноводных в нынешнем понимании этого класса выдвинул Э. Ярвик (1960). Он стоит за двойственное происхождение амфибий и, следовательно, тетрапод вообще. В его понимании Crossopterygii отряда Rhipidistia могут быть подразделены подотряды Porolepiformes и Osteolepiformes. Эти две группы, по его мнению, сильно отличаются одна от другой по разным признакам. Он думает, что по строению рыла Porolepis сходен с нынеживущими хвостатыми амфибиями (Urodela), а остеолепиформные — с безхвостыми (Anura). Отсюда Ярвик заключил, что эти два амфибийных типа произошли от двух различных групп кистеперых. Доводы Ярвика в пользу двойственного происхождения амфибий решительно оспариваются некоторыми специалистами (Э. И. Воробьева, 1966; Ромер, 1968). Мы не можем входить в детальное обсуждение этого вопроса. Выступая против воззрений Ярвика Воробьева (1966, стр. 1355) признает, что относительно конкретных представителей, давших начало тетраподам, мнения исследователей расходятся и что «наиболее распространена гипотеза полифилетического происхождения». Нам, однако, кажется, что в настоящее время нельзя так уверенно утверждать, что гипотеза полифилетического происхождения амфибий ныне является наиболее широко распространенной. Мнения специалистов по этому животрепещущему вопросу расходятся. Так М. А. Шишкин (1970, стр. 37) утверждает, что «ныне большинство исследователей склоняется к выведению всех тетраподных линий из общего остеолепидного предка». Воробьева (1966) отмечает, что в более поздних работах Ярвика его гипотеза дифилии «перерастает в явную полифилию». Так, даваемые им графические схемы (Ярвик, 1960, фиг. 18 и 30) показывают, что «от

Osteolepiformes выводятся самостоятельно не только Anura и Urodela, но и Labyrinthodontia, Sauromorpha и Theromorpha. (Воробьева, 1966, стр. 1356).

Критика, которой Воробьева подвергает воззрения Ярвика, представляется нам весьма серьезной; но, если мы не ошибаемся, гипотезу полифилетического происхождения тетрапод нельзя считать полностью опровергнутой. Воробьева развивает вполне разумную мысль, что «если отдельные черты строения и могут развиваться параллельно в разных группах, то параллельное развитие очень сложных комбинаций признаков — таких, как признаки семейств, отрядов, классов, весьма сомнительно» (подчеркнуто нами, — Л. Д.) Она, однако, подходит к решению вопроса о единстве происхождения класса амфибий в современном его понимании с надлежащей осторожностью. «Пока, — говорит она (1966, стр. 1367), —отсутствуют находки, доказывающие переход из класса в класс, в частности — от рыб к амфибиям, несколькими самостоятельными ветвями, от признания полифилетического происхождения тетрапод следует, по-видимому, отказаться». Эти соображения, по нашему мнению, правильны: нельзя, без достаточных оснований, рушить общепринятую классификацию. Мы, однако, не решаемся признать в такой же мере справедливыми другие доводы принципиального значения, которые содержатся в следующем отрывке из цитируемой работы Воробьевой (1966, стр. 1366): «Попытка ввести полифилию в существующую систему неизбежно приведет к разрушению границ между систематическими категориями. В частности, если речь идет о полифилетическом происхождении амфибий, продолжительность существования их самостоятельных филетических стволов разрушает границу между классами рыб и амфибий. Диагностика старых классов обесценивается, отвергается диалектическое представление о них как о новом качестве, представляющем сложный комплекс признаков. Взамен таких классов предлагаются ступени и стадии развития отдельных параллельных признаков. Именно увлечение отдельными признаками и приводит исследователей к полифилии». Из непосредственно предшествующей фразы явствует, что автор — сторонник филогенетической системы. Но, исходя из филогенетического принципа, мы не должны избегать перестройки систематики, если этого требуют вновь установленные данные о родственных отношениях между соответствующими группами животных.

Итак, независимо от того, представляют ли амфибии в нынешнем понимании этой группы полноценный класс филогенетической системы позвоночных, или являются лишь «ступенью», которую проходили, независимо одна от другой, разные филогенетические линии, появление этого класса или этой ступени было существенным событием в развитии животного мира. Это было важнейшим шагом в направлении захвата позвоночными совершенно новой для них области — наземной среды. Этим начинается процесс завоевания суши позвоночными животными, — процесс, без сомнения, тесно связанный с восходящей, прогрессивной эволюцией.

Если появление первых тетрапод открыло столь грандиозный ароморфоз, то какой именно момент в историческом развитии этих животных надо считать началом этого эволюционного прогресса?

Здесь мы неизбежно сталкиваемся с различными гипотезами о возникновении у предков амфибий характерных для тетрапод особенностей, отличающих их от рыб, как родоначальной группы.

Иногда высказывается мнение, что пятипалая конечность возникла еще у тех предков амфибий, которые жили в воде. Мы, однако, не

можем представить себе, чтобы факторы эволюции и в особенности естественный отбор могли привести к преобразованию парных плавников, столь нужных при водном образе жизни, в пятипалые конечности. Пятипалая конечность могла возникнуть, по нашему мнению, в полуводной среде и притом в условиях, когда плавники уже утратили свои преимущества перед лапами, органами «хождения» по дну, — которые притом могли нести некоторые существенные функции в процессах захвата и принятия пищи. Нам кажется, что даже в полуводной среде парные плавники сохраняли свою роль нужных органов и не могли сразу утратить свойственные им функции. Только после того, как животные начали попадать на такие участки полуводной среды, где снабженные пальцами конечности приобретали явные преимущества перед парными плавниками, могла возникнуть обстановка, благоприятствовавшая процессу выработки парных конечностей «наземного» типа. Для того, чтобы изменчивость и отбор привели таких обитателей к преобразованию парных плавников в парные ноги, требовалось, конечно, длительное пребывание этих организмов в особой полуводной среде с преобладанием у них передвижения по дну, по субстрату. Можно сказать, что такая эволюция могла протекать в условиях не чисто полуводной среды, а среды, менее, чем наполовину водной. Так могла возникнуть стадия перехода от рыбы к земноводному. Эти менее чем наполовину водные животные могли существовать и в данной подзоне полуводной среды, и в несколько менее водной. Иначе говоря, такой ход эволюции означал настоящий ароморфоз, приобретение адаптаций, полезных не только в данной конкретной обстановке, но — в некоторой мере—за ее пределами, в полосе, несколько более близкой к наземным биотопам. Так происходило, на первых порах, прогрессивное развитие водных позвоночных в сторону освоения суши: сначала — «ни вода, ни суша», а нечто среднее; затем постепенное отступание водных адаптаций вследствие продвижения в направлении все менее и менее водных биотопов. Итак, возникновение амфибий было бесспорным ароморфозом и притом таким ароморфозом, который открывал широчайшие возможности дальнейшего прогрессивного развития.

Таким образом, если явления ароморфоза в эволюции от рыб к амфибиям и в эволюции самых ранних амфибий порой ускользают от нашего внимания, то это зависит, прежде всего, от того, что восходящая эволюция в этом направлении происходила относительно постепенно, без внезапных взрывов. Ведь мы иногда склонны думать, что ароморфоз — вулканически бурный процесс, который можно противопоставить плавному эволюционному развитию между двумя ароморфозами. Такую же картину мы видели, например, в рассмотренной нами эволюции рыб — актиноптеригий. Правильное понимание хода эволюции органического мира возможно лишь при условии отказа от остатков катастрофического понимания развития живой природы.

В эволюции позвоночных от водных к наземным наблюдается еще одна характерная особенность ароморфоза. Даже самый «успешный» ароморфоз сопровождается утратой некоторых адаптаций, и это вовсе не обязательно значит, что эти адаптации стали совершенно излишними. Это, действительно, своего рода «расплата» за восходящее развитие. Такое явление можно показать на примере органов дыхания. Взрослые амфибии, как правило, утрачивают жаберное дыхание. Правда, благодаря тому, что оно обычно существует у личинок, жаберное дыхание нередко восстанавливалось в филогенезе земноводных. Оно может сохраняться у взрослого животного подобно тому, как оно

удерживается у личинки аксолотля, когда она достигает половозрелого состояния, не дойдя до дефинитивной стадии развития. Но уже то, что у земноводных не так редко наблюдается возврат к жаберному дыханию, означает, что способность восстанавливать таковое является для них небесполезным свойством.

Известны многочисленные факты, показывающие, что амфибии сохраняют значительную «пластичность» в отношении способов дыхания, точнее говоря, — способность обходиться без легких и даже без жабер. Лягушка может довольствоваться дыханием через кожу и жить после удаления легких. Аксолотль выживает после удаления и легких и жабер. Примечательно, что некоторые земноводные приспособились к жизни без легких, которые были несомненно очень характерны для анцестральных амфибий. У некоторых лягушек легкие явно редуцированы. Некоторые саламандры совершенно лишены легких, а дыхание у них происходит через кишечник и кожу. У таких амфибий замечается склонность к реверсии сердца от трехкамерного, характерного для земноводных, к двухкамерному состоянию путем утраты левого предсердия и спирального клапана.

Однако примечательно, что в ходе дальнейшей эволюции у наземных позвоночных наблюдается все более глубокая утрата способности обходиться без легких. Некоторые пресмыкающиеся все же сохраняют в известной мере эту способность, а теплокровные животные ее полностью утратили. Если некоторые современные земноводные обходятся без легких, то это совершенно невозможно для амниот. Все это показывает, что легочное дыхание, укоренившееся у амфибий, все же не вытеснило другие способы дыхания в такой степени, как это мы видим у высших позвоночных — млекопитающих и птиц.

При ознакомлении с историей земноводных бросается в глаза относительная легкость возраста этих животных в водную среду с повторным развитием жаберного дыхания. Это происходило, в общем, потому, что земноводные сравнительно мало изменились в сторону приспособления к жизни вне воды во взрослом состоянии (в личиночном состоянии они обычно продолжают жить в воде, не говоря уж о том, что они откладывают икру в воде).

Ромер (1968 и другие работы) не без основания высказывал предположение, что так называемые бранхиозавры, известные ныне из карбона и перми, представляют собой просто снабженные жабрами личинки рахитомных лабиринтодонтов: эти «бранхиозавры» обладали наружными жабрами, похожими на соответствующие образования у личинок современных хвостатых амфибий. В пенсильвании штата Канзас (пенсильваний — верхний отдел каменноугольной системы, которая в Америке считается состоящей из двух отделов — нижнего, или миссисипия, и верхнего, или пенсильвания) было найдено ископаемое земноводное Hesperoherpeton с крайне своеобразными парными конечностями. Эту маленькую форму описали Т. Г. Итон и П. Л. Стьюарт (1960), которые на основе ее изучения предложили выделить новый отряд «рыбообразных амфибий». Ромер, однако, допускает, что тут перед нами — личинка сеймуриаморф, которые одними исследователями относятся к амфибиям, другими — к рептилиям, а третьими — к переходной группе между амфибиями и рептилиями. Тем не менее Шмальгаузен (1964) называет гесперогерпетона «четвероногой рыбой», а Татаринов (1965б, стр. 30) писал, что «конечности гесперогерпетона резко отличались от пятипалых и в некоторых отношениях напоминали плавники». Несмотря на то, что гесперогерпетон был найден в отложениях моложе нижнего карбона, Татаринов (там же) писал о нем, что

он был, вероятно, потомком одной из форм, промежуточных между кистеперыми и земноводными, «но значительно более примитивных, чем ихтиостеги».

В триасе были широко распространены стереоспондильные лабиринтодонты, которые обычно считаются вернувшимися к водному образу жизни.

Вообще амфибии сохранили некоторые черты рыбьей организации и в строении тела, и в его функциях, и в чертах своего онтогенеза.

Древнейшие черепа амфибий найдены были в Гренландии, в отложениях, близких к границе между девоном и карбоном. Возраст этих слоев обычно определяется как самый поздний девон, но, по правде говоря, нет достаточных оснований утверждать, что они не могут принадлежать к самым низам карбона. Обнаруженные там ихтиостегиды, к которым принаделжит род Ichthyostega, по некоторым важным признакам занимают промежуточное положение между кистеперыми группы рипидистий и более поздними амфибиями — лабиринтодонтами. Это касается в частности строения мозговой коробки. В противоположность всем остальным земноводным у ихтиостегид сохранялся характерный для рипидистий хордовый канал. Замечателен хвостовой плавник ихтиостег (рис. 30 и 31) — обратногетероцеркальный (так называются хвостовые плавники, в которых скелетная ось направлена не к верхней лопасти плавника — чем характеризуется гетероцеркальный

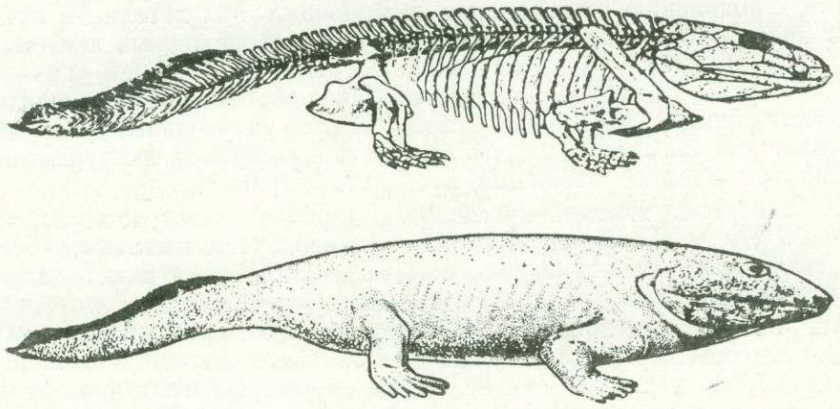


Рис. 30. Ichthyostega. Реставрация. По Ярвику.

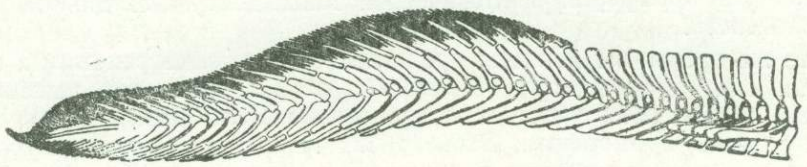


Рис. 31. Хвостовой скелет Ichthyostega. По Ярвику.

плавник — а в нижнюю). Татаринов (1965б, стр. 28) утверждает, что «само наличие хвостового плавника рыбьего типа категорически указывает на первичный характер связи ихтиостег с водой». Высказывалось предположение, что ихтиостеги происходят от наземных амфибий,

которые вторично вернулись в воду. Однако «по совокупности признаков организация ихтиотег говорит скорее о незавершенном еще приспособлении к наземной жизни, а не о вторичном возврате к воде» (Татаринов, там же). В своей работе о происхождении наземных позвоночных Шмальгаузен (1964, стр. 58) называет ихтиостег «настоящим переходными формами между кистеперыми рыбами и амфибиями».

Здесь мы должны отметить еще одну, на наш взгляд весьма примечательную, черту ароморфической эволюции от кистеперых к амфибиям. Этот прогресс осуществлялся путем последовательного, шаг за шагом, приспособления к местообитаниям, все более и более отдалявшимся от чисто водных. Первоначально изменения парных плавников от органов плавания в сторону их использования в качестве подпорок, а затем в качестве ходильных конечностей могли начаться еще во вполне водных биотопах. Такое передвижение по дну, было, конечно, еще неуклюжим, и слабые подпорки могли поддерживать тело рыбы лишь в водной среде. Совершенствование механики хождения рыб могло происходить на отмелях. Интересные соображения по этому вопросу высказывали Уэстолл (1943), а затем Г. Гэнтер (1956). Далее предки амфибий подошли к границе между водной и полуводной средой, после чего началось приспособление этих животных к полуводным условиям и впоследствии к той подзоне полуводной среды, которая непосредственно граничила с наземной средой, — к той ее полосе, которая наиболее близка к полуводной и очень богата влагой. Из таких, казалось бы, незаметных шагов складывался великий ароморфоз, приведший к появлению четвероногих позвоночных. Мы хотели бы подчеркнуть здесь, что ароморфические изменения происходили, как мы видим, на периферии данной экологической полосы, — у той грани, за которой существование форм, не изменяющихся в соответствующем направлении стало бы затруднительным или даже невозможным. Нам кажется, что эта черта ароморфоза выступает вполне ясно при анализе эволюции исходных тетрапод.

Рассмотрение явлений ароморфоза в развитии тетрапод из рыбьих предков и в эволюции амфибий привело нас к выводам, которые представляются важными для понимания прогресса в истории этих групп, а может быть имеют и более общее значение.

Мы видели, что ароморфоз в эволюции этих животных не был внезапным событием типа «взрыва» — он складывался из относительно малозаметных шагов. Тем не менее ароморфическое развитие от рыб к земноводным имело огромное, решающее значение для дальнейшей прогрессивной эволюции наземных позвоночных.

Мы убедились в том, что изменения прогрессивного характера совершались на периферии экологической зоны, доступной данной стадии филогенеза.

В то же время мы должны признать, что изучение рецентных земноводных и ископаемых представителей этой группы, при нынешнем состоянии науки, обнаруживает относительно мало разительных, наглядных случаев ароморфоза. Это зависит не только от недостаточной изученности ископаемых форм и экологии и этологии рецентных. Дело в том, что здесь мы имеем самый примитивный «класс» четвероногих, к которым принадлежат первые позвоночные поселенцы на суше. В те времена древнейшие земноводные не могли столкнуться с врагами и конкурентами из числа наземных тетрапод, да и других потенциальных конкурентов и врагов на суше было мало. А конкуренция и преследование со стороны врагов безусловно ускоряют приспособительную эволюцию вообще, и прогрессивную эволюцию, в особенности

Кроме того, как мы уже видели, ароморфоз убыстряется также вследствие установления симбиотических отношений организмов данной группы с организмами других групп. В этом отношении обстановка, в которой жили древнейшие лабиринтодонты, была менее благоприятной для эволюционного прогресса, чем биотическая среда, в которой эволюировали другие позвоночные суши. После триаса панцирноголовые земноводные вымерли (в значительной мере, очевидно, под давлением конкуренции и хищничества со стороны более высоко организованных позвоночных суши), а выжившие обладали дегенерировавшим панцирем и лишь сравнительно редко сохранялись в ископаемом состоянии.

ГЛАВА ОДИННАДЦАТАЯ

О ЯВЛЕНИЯХ ПРОГРЕССА В ЭВОЛЮЦИИ ПРЕСМЫКАЮЩИХ

Ромер справедливо писал (1968, стр. 86), что «решающее отличие рептилии (от земноводного. — Л. Д.) заключается, конечно, не в анатомии скелета, а в амниотном способе развития». Возможно, что некоторые древние формы, одинаково похожие на примитивных пресмыкающихся и на «продвинутых» амфибий, уже приобрели амниотный способ развития, но установить это пока не удается. Этот способ развития предполагает очень сложный ряд эмбриологических процессов с образованием амниона, хориона и аллантоиса, — процессов, которые сходным образом представлены не только во всех группах современных рептилий, но и у теплокровных позвоночных — птиц и млекопитающих. Можно надеяться, что в результате координированных палеобиологических и необиологических исследований исследователям удастся выяснить эту сторону онтогенеза ископаемых тетрапод подобно тому, как палеобиологам удалось показать возможность гомеотермии у представителей некоторых групп, относимых к классу пресмыкающихся. Так, Б. П. Вьюшков (1957, стр. 319) высказывает интересную мысль, что триасовые рептилии териодонты, цинодонты и бауриаморфы были уже теплокровными животными, обосновывая это положение развитием второго костного неба и некоторыми существенными изменениями других частей скелета и зубной системы.

Однако в настоящее время представляется крайне затруднительным установить момент возникновения рептилий.

Р. Каррол (1969, стр. 393) утверждает, что палеонтологические исследования позволяют датировать появление животных с рептилийной анатомией в раннем пенсильвании (в среднем карбоне принятой у нас стратиграфической схемы). Нам приходится признать, более или менее предположительно, эту датировку наиболее вероятной.

Филогенетические отношения основных групп рептилий представляются в настоящее время довольно туманными.

Следует ли считать пресмыкающихся особой ветвью, отклонившейся от древнего ствола амфибий, или класс пресмыкающихся есть лишь искусственное соединение ветвей различного происхождения? Ромер (1968, стр. 102) по этому поводу писал: «Что касается полифилетического происхождения рептилий, то ни один исследователь, широко охватывающий все факторы, участвующие в этом процессе, не будет, я думаю, серьезно считаться с такой возможностью». Такое мнение столь крупного специалиста, как Ромер, должно быть, конечно, принято во внимание. Высказывались, однако, как известно, и другие мнения по этому вопросу. Свое представление о монофилетическом происхожде-

ний рептилий Ромер основывает, главным образом, на том, что целый ряд зародышевых структур этих животных не мог возникнуть параллельно и самостоятельно у двух или более групп амфибий. Поэтому, утверждает он, нет надобности обсуждать возможность полифилетического происхождения рептилий. Можно ли, однако, утверждать, что все характерные для рептилийного «уровня» эмбриональные особенности были присущи всем группам ископаемых позвоночных, причисляемых ныне к пресмыкающимся? Едва ли можно считать это доказанным. Впрочем, нам не ясно, почему амниотическое яйцо и связанные с ним черты строения и способов размножения не могли возникнуть в различных филогенетических линиях. В филогенезе многих групп организмов известны случаи неоднократного возникновения аналогичных, морфологически и физиологически сходных черт, и притом нередко это совершалось геологически почти одновременно.

Однако тезис о едином происхождении всех групп, ныне относимых к классу пресмыкающихся, отнюдь не является в настоящее время общепринятым.

Каррол (1969), также как и Ромер (1968), склонен считать предками всех современных пресмыкающихся капториноморф. Это, по их мнению, — древнейшие и примитивнейшие рептилии. По Карроллу (там же), сеймуриаморфы, которые прежде считались предками пресмыкающихся, представляют собой лишь боковую ветвь амфибийного ствола. Но едва ли надо считать это доказанным. И. А. Ефремов (1946) считал группой, промежуточной между амфибиями и рептилиями, выделенную им группу Batrachosauria, которые, по Ромеру (1968, стр. 86), в основном эквиваленты сеймуриаморфам. Трудно признать доказанным, что она стоит в стороне от линии, ведущей от земноводных к пресмыкающимся. Один из крупнейших специалистов по ископаемым рептилиям Ф. Хюне (1956) утверждает, что ихтиозавры происходят от лабиринтодонтов (то есть настоящих земноводных) совершенно независимо от прочих рептилий А. С. Бринк (1963, стр. 395) предлагал выделить особые классы Therapsida и Pterosauria — две группы, которые до сих пор включаются в класс пресмыкающихся. Коротко говоря, мы не можем признать окончательно доказанным единое происхождение всех рептилий нынешней систематики.

Филогенетические отношения между основными подразделениями рептилий — подклассами, надотрядами и отрядами — нельзя считать сколько-нибудь прочно установленными. Это — предмет разногласий между исследователями.

При таком положении едва ли было бы целесообразно пытаться прослеживать прогрессивное развитие всех рептилий в этой книге, посвященной ароморфозу органического мира в целом. Правильнее будет рассмотреть вопросы восходящей эволюции в отдельных крупных группах, которые представляются таксонами монофилетического происхождения ,удовлетворяющими требованиям филогенетической систематики.

Остановимся прежде всего на звероподобных рептилиях — терапсидах. Это — довольно древняя группа ископаемых пресмыкающихся, появившаяся уже в перми и игравшая видную роль в триасе. Принято думать, что от ее представителей произошли примитивные млекопитающие. Ромер и Прайс (1940) пришли к выводу, что терапсиды произошли от сфенакодонтид (принадлежащих к подотряду Sphenacodontia отряда Pelycosauria). Ромер (1968) продолжает держаться этого мнения, хотя отмечает, что по Олсону (1962), диноцефалы и аномодонты, возможно, ответвились самостоятельно от кейзеидных пеликозаврий.

Вполне возможно, что у звероподобных рептилий возникли некоторые особенности, которые были впоследствии унаследованы млекопитающими. Но при изучении вопросов эволюционного прогресса нас может смутить тот факт, что такие, столь близкие к млекопитающим, рептилии жили в перми и триасе, а затем были замещены, вытеснены группами, которые, казалось бы, стояли гораздо ниже звероподобных. Если это так, то не теряет ли силу тезис дарвинистского эволюционного учения, утверждающий, что в общем и целом более высоко организованные формы во времени сменяют менее высокоорганизованные, занимавшие то же самое положение в экологических зонах?

На это мы ответили бы следующим образом. Во-первых, класс, в общем стоящий выше той группы, от которой он произошел, обычно ответвляется не от наиболее высоко организованных представителей такой группы, а скорее от более примитивных ее форм. Во-вторых, высота организации пермотриасовых терапсид, по всей вероятности, значительно преувеличивается некоторыми исследователями. Может быть, неправильно толкуется гетеродонтная зубная система терапсид. Внешне она, действительно, напоминает дифференцированную зубную систему млекопитающих, но ее функциональное значение может оказаться

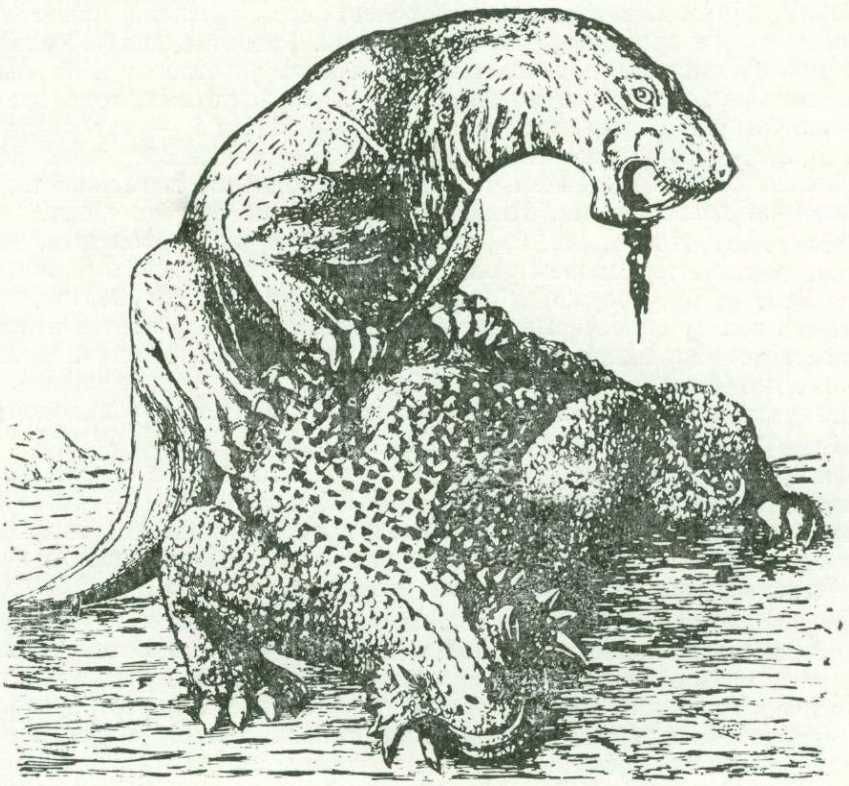


Рис. 32 Пресмыкающиеся поздней перми (р. Северная Двина). Нападение пресмыкающегося Inostrancevia на Pareiasaurus. По Быстрову.

совсем иным. Биология этих древних животных иногда понимается неверно, и на этот счет среди ученых существуют большие разногласия. Так, диноцефалы группы титанозухий еще недавно понимались как хищники, а теперь Л. Д. Бунстра (1962 и 1963) считает типичных ти-

танозухий фитофагическими животными! Наши учебники палеозоологии и популярные книги нередко украшиваются живописными изображениями хищной иностранцевии, раздирающей парейазавра. При этом хищник показан в виде возбужденного кровожадного зверя, с головой, кокетливо отвернутой вбок (рис. 32). Между тем едва ли есть основание представлять это плотоядное животное столь энергичным и экспансивным хищником. Его жертвы были преимущественно очень медленно передвигавшиеся животные — с пассивным средством защиты, панцирем или уплотненной кожей. Вполне возможно, что острые большие клыкообразные зубы были нужны горгонопсиям для того, чтобы пробить и разорвать эту толстую ороговевшую кожу или панцирь. Но для этого не было необходимости стремительно набрасываться на жертву и не было надобности спешить с работой по ее свежеванию. Следовательно, едва ли правильно изображать горгонопсий в качестве хищника, похожего на пантеру, которая набрасывается на травоядного зверя.

Нам кажется, что некоторые специалисты несколько модернизировали хищников и «ложных хищников», а также фитофагических рептилий пермотриаса. Отбросив же такие преувеличения, мы найдем что эти животные могли быть даже менее высоко организованными, чем типичные мезозойские рептилии — динозавры.

Таким образом, в эволюции звероподобных рептилий происходили существенные ароморфические изменения. Развитие дифференцированой зубной системы и появление вторичного костного неба были ингредиентами ароморфоза в эволюции этих животных, хотя мы не решились бы утверждать, что триасовые териодонты — цинодонты и бариаморфы — были уже теплокровными животными.Вторичное небо было полезным приобретением, так как оно создавало возможность, не прерывая на долгое время, дыхания, хорошо размельчать пищу.

Татаринову (1965а, стр.10) «представляется маловероятным, чтобы даже высшие териодонты были настоящими теплокровными животными». Этот автор утверждает (там же), что из всех аргументов, приводимых в пользу гомеотермности териодонтов «лишь развитие вторичного костного неба имеет сколько-нибудь доказательную силу». Примечательно, что «костное вторичное небо развивалось параллельно по крайней мере в трех группах териодонтов — у вайтсиид, у цинодонтов и у бауриаморфов» (Татаринов, 1965а, стр. 5).

Итак, нет оснований думать, что териодонты триаса стояли выше различных рептилий более поздних времен, в частности, — выше орнитисхий и завриспхий мезозоя. В общем прогрессивный ход эволюции животных материков не нарушался, и рептилий мезозоя в целом нельзя считать продуктом регрессивной эволюции.

Безусловно заслуживает внимания твердое убеждение крупных исследователей ископаемых тетрапод в том, что черты высокой организации развивались **параллельно** и почти одновременно в различных филогенетических линиях териодонтов и что «характерной чертой эволюции териодонтов является параллельное возникновение в различных группах признаков, свойственных млекопитающим» (Татаринов, 1965а, стр. 3). Этот факт имеет большое значение для учения об эволюционном прогрессе. Появление одних и тех же черт строения, физиологической деятельности или поведения параллельно в эволюции разных, хотя и родственных, групп возможно только в том случае, если эти черты имеют существенное селективное значение, выгодны для форм, живущих в разных условиях, и имеют значение не для одной, а для многих различных обстановок, то есть если приобретение этих черт есть ароморфоз. А это значит, что изучение древних тетрапод, живших

в позднем палеозое и раннем мезозое ,дает нам определенные указания на явления прогресивной эволюции даже тогда, когда нам еще не известно или несовсем ясно адаптивное значение соответствующих преобразований органических форм. Но такие выводы могут и должны быть подкреплены выяснением приспособительного значения этих изменений.

В триасе было много рептилийных групп, представляющих большой интерес с точки зрения эволюционного прогресса. Таковы, например, ринхозавры.

Мы, однако, не имеем возможности прослеживать прогрессивную эволюцию всех этих пресмыкающихся. Обратимся к двум отрядам — Saurischia и Ornithischia — которые прежде относились к одному отряду динозавров. Эволюция этих двух отрядов происходила во многом параллельно и почти одновременно; они до сих пор объединяются под названием динозавров даже в специальных работах.

История динозавров открывает перед нами поучительную и очень интересную главу восходящей эволюции животных. Животные двух отрядов — ящеротазовых и птицетазовых — испытывали сходные, параллельные изменения приспособительного значения. Адаптация ящеротазовых, во многом экологически аналогичны адаптациям птицетазовых. Оба отряда процветали почти одновременно — в юре и мелe. Общность адаптаций подсказывает мысль, что они имели широкое значение и не представляли собой лишь приспособления к узко ограниченным экологическим обстановкам.

На основе анализа огромного материала Р. Т. Бэккер (1971) развивает ту мысль, что прогрессивная эволюция рептилий связана с переходом от «раскоряченной» походки (the sprawning gait) наиболее примитивных форм к «полувыпрямленной» (the semierect gait), а затем к «вполне выпрямленной» походке (the fully erect gait). Почти у всех диозавров юры и мела была и вполне выпрямленная» походка, с чем связана высокая активность этих животных. В биомеханическом отношении динозавры, по словам Бэккера, стояли на уровне высших гомеотермных позвоночных — птиц и терийных млекопитающих (сумчатых и плацентарных). Для отрядя терапсидов весьма характерна «раскоряченная» походка. Они были широко распространены еще в середине триаса; но к концу этого периода они были вытеснены, возможно, динозаврами.

Здесь мы отметим одну весьма характерную черту самих динозавров и ближайших их предков — склонность к развитию двуногого способа передвижения — бипедализма. Эта склонность, как писал Ромер (1968, стр. 127), обнаруживается в подклассе Archosauria, к которому принадлежат и завриснии, и орнитисхии, являясь «почти уникальной у позвоночных». Из ящеротазовых тероподы были определенно «двуногими», как и многие орнитоподы из птицетазовых. «Многие из самых разительных скелетных адаптаций большинства архозавров, по-видимому, связаны с двуногостью: большие мощные задние ноги, сливающиеся с туловищем, гораздо менее крупные передние конечности, имеющие, соответственно, меньшее адаптивное значение; специализированный таз, приспособленный к двуногости; мощный хвост, полезный в качестве балансира при прямостоянии» (Ромер, там же). Эти признаки, как говорит Ромер, замечаются даже у квадрупедальных («четвероногих») архозавров, о чем свидетельствуют резкие отличия в величине передних и задних конечностей у таких «четвероногих» динозавров, как стегозавры, цератопсии и почти все завроподы. Экогенетическое толкование этим соотношениям дал еще Долло, который, изучив ход эволюции этих групп, пришел к выводу, что предки упомянутых «четвероногих» форм перешли к хождению на двух, задних, ногах, вследствие

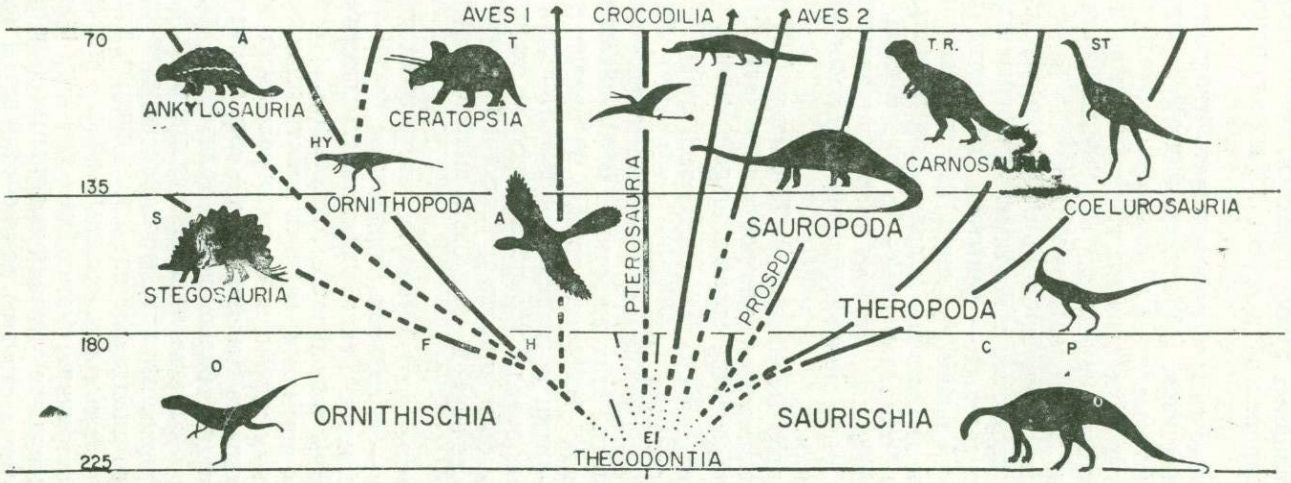


Рис. 33. Филогения архозавров, по Голтону. Происхождение птиц отмечается согласно двум гипотезам: Aves 1 — согласно представлениям Голтона; Aves 2 — по обычным представлениям. Существует мнение о дифилетическом происхождении динозавров Saurischia; соответственно Sauropoda и Theropoda показаны как самостоятельные ветви. A —Archaeopteryx; AN-Ank losaurus, C—Coelophysis, E — Euparkeria, F — Fabrosaurus, H — Heterodontosaurus, HY — Hypsilophodon, O — Ornithosuchus, P — Plateosaurus, S — Stegosaurus. ST — Struthiomimus T — Triceratops, TR — Tyrannosaurus rex. Цифры в левой части схемы означают приблизительные даты, в миллионах лет, границ между периодами. По Голтону.

чего передние ноги испытали некоторую редукцию; а затем эволюция пошла в сторону возврата к квадрупедальному хождению, но передние ноги все же остались меньше задних. Так исследователи пришли к тезису, что эволюция ранних архозавров привела их к бипедальному хождению, а позже произошли многие вторичночетвероногие.

Во всех этих рассуждениях Ромер, говоря об архозаврах, имеет в виду прежде всего и преимущественно динозавров — ящеротазовых и птицетазовых.

Изложенное подводит нас к мысли, что двуногое хождение представляло для динозавров какое-то общее преимущество, и потому оно возникло в различных филогенетических линиях.

Впрочем, Ромер не склонен думать, что все динозавры рано или поздно проходили стадию двуногого передвижения. Он говорит, что бипедальная локомоция, по-видимому, никогда не была так прочно установившейся у птицетазовых, как у многих ящеротазовых. По его мнению, можно предполагать, что некоторые или даже все птицетазовые были с самого начала четвероногими, а не вернувшимися к квадрупедальной локомоции от двуногого образа жизни (Ромер, 1968, стр. 141). Однако трудно сомневаться в том, что цератопсии произошли, по-видимому, от двуногих предков. Что же касается Stegosaurus и его родичей, то Ромер (1968, стр. 141) считает «невозможным поверить что гротескная поза этих форм — область плечевого пояса находится очень низко, а таз значительно поднят вверх — могла возникнуть на основе простой четвероногости». Таким образом, Ромер (1968) допускает некоторые отклонения от «бипедальной» гипотезы происхождения заврисхий и орнитисхий, но принимает эту гипотезу в отношении очень многих форм.

Почему же в эволюции динозавров обоих отрядов наблюдается столь сильная тенденция к развитию двуногого способа хождения у примитивных форм — и ящеротазовых, и птицетазовых? В чем заключалось коренное преимущество этого способа локомоции перед обычным для низших тетрапод четвероногим хождением? Ведь такое преимущество должно было существовать. Оно, по нашему мнению, заключалось в том, что бипедализм создает возможность убыстрения локомоции через значительное удлинение шага. Некоторые современные рептилии, передвигающиеся в основном по четвероногому способу, иногда для убыстрения передвижения поднимаются на задние ноги и не наступают на передние. Тенденция к двуногой локомоции резко выражена у некоторых млекопитающих — сумчатых и плацентарных. Фиксация такой, двуногой, фазы передвижения была, вероятно, наиболее доступным для примитивных архозавров путем убыстрения локомоции. В связи с этим передние конечности у некоторых динозавров приобретают новые функции, а у других испытывают редукцию, в некоторых случаях становясь, по существу, бесполезными или почти бесполезными рудиментами (рис. 34).

А. У. Кромптон (1968) писал, что динозавры одержали верх над звероподобными рептилиями благодаря более эффективным локомоторным системам вместе со способностью предотвращать перегрев тела. То и другое, по-видимому, зависело от двуногого хождения. Оно было более быстрым, чем передвижение на четырх ногах. У звероподобных же рептилий, как подчеркивает Кромптон (там же, стр. 145), проксимальные кости конечностей (плечо и бедро) располагались почти параллельно субстрату; поэтому для поддержания туловища над субстратом этим животным приходилось затрачивать сравнительно много энергии, вследствие чего производилось больше тепла, чем у мле-

копитающего таких же самых размеров; эффективного механизма для снижения температуры тела у таких рептилий, по словам Кромптона, не было. Если эти соображения о механизме охлаждения тела у звероподобных рептилий вызывают некоторые сомнения, то преимущество динозавров перед такими рептилиями в отношении механизма локомоции представляются нам несомненными.

Итак, возникновение и развитие динозавров отрядов ящеротазовых и птицетазовых было связано с ароморфозом — существенным общим

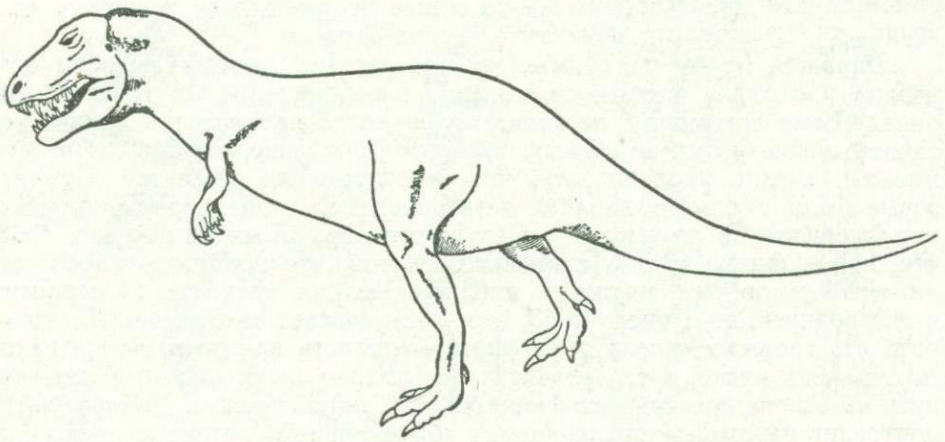


Рис. 34. Реставрация Tyrannosaurus. Мел западной части Северной Америки. Длина более 14 м. По Лоллу.

усовершенствованием строения и функций у этих животных и с процессом их распространения в наземных биотопах различных типов. Убыстрение локомоции было полезно не в какой-то одной или в немногих обстановках суши, но в весьма разнообразных условиях наземного существования. Такие ароморфические явления имели место еще в процессе возникновения этих групп, при ответвлении соответствующих линий от исходного ствола примитивных архозавров.

Когда-то принималось, что динозавры дали начало птицам. Теперь обычно считается установленным, что птицы произошли не от динозавров, а от их предшественников — от тех более древних архозавров, у которых передние конечности, так же как и у динозавров, перестали нести функцию органов локомоции — хождения по субстрату. Это событие — утрата отдельных функций передними конечностями — открывало возможность эволюционного преобразования передних ног в органы летания — крылья, что и было осуществлено предками класса птиц. Не может быть, конечно, никаких сомнений в ароморфическом значении эволюции архозавров в направлении формирования древнейших птиц.

Однако ранее птиц от каких-то примитивных архозавров с передними конечностями, переставшими быть ходильными ногами, ответвилась другая линия животных, эволюировавших в сторону приспособления к летанию, — птерозавры. Летающее животное расходует энергии больше, чем пресмыкающееся, передвигающееся по субстрату. Поэтому вполне вероятно, что птерозавры рано стали на путь освоения го-

меотермии, хотя, надо думать, они отнюдь не были теплокровными в той мере, какая свойственна современным птицам. Птерозавры, возможно, еще не были вполне гомеотермными; но они, по всей вероятности, отошли от пойклитермии типичных рептилий и в некоторой степени приблизились к гомеотермии высших тетрапод — птиц и млекопитающих.

Таким образом, переход некоторых архозавров от четвероногого хождения к двуногой локомоции, освободившей передние конечности от ходильной функции, был связан с дальнейшим ароморфозом и в частности с возникновением новых, более высокоорганизованных групп — птерозавров (которых Бринк, как мы уже отметили, считает к л а с с о м тетрапод) и птиц. Эти ароморфические изменения происходили у близких предков динозавров — у примитивных архозавров, и у самих динозавров — ящеротазовых и птицетазовых,—эволюция которых не привела, однако, к формированию более высокоорганизованных классов или подклассов наземных позвоночных.

О динозаврах часто говорят, что они были «властелинами суши». Их экогенетическая экспансия началась, по-видимому, если не со среднего, то с позднего триаса, когда уже существовали представители обоих отрядов, искусственно объединяемых под названием динозавров. Они, однако, имели предшественников среди рептилий. Из таковых следует отметить наземных рептилий отряда клювоголовых (Rhynchocephalia). Ромер (1960, 1962, 1966, 1968) уделяет этой группе особое внимание. Они появились в раннем триасе, и их геологическая летопись заканчивается, в основном, в юре, после чего она становится скудной, хотя последний реликт — род Sphenodon дожил на некоторых мелких островах Новой Зеландии до нашего времени. Лишь в самое недавнее время выяснилось, что клювоголовые представляли чрезвычайно важный элемент в фауне среднего триаса. В позднем триасе их было, по-видимому, значительно меньше, а к концу этой эпохи их оставалось очень мало. Их довольно быстрое вымирание Ромер склонен объяснять появлением сильных врагов, особенно — плотоядных динозавров. Такое объяснение кажется нам вполне вероятным.

Оба отряда динозавров претерпели значительную адаптивную радиацию и испытали широкую экогенетическую экспансию на мезозойской суше. При этом мы не наблюдаем у них резко бросающегося в глаза восходящего развития. Детальное палеобиологическое изучение этих ископаемых животных, бесспорно, обнаружит немало эволюционных изменений, которые можно будет толковать как ароморфические. Но это был эволюционный прогресс сравнительно скромного масштаба, — несомненно менее значительный, чем ароморфоз, приведший к формированию классов млекопитающих, птиц и даже своеобразной группы мезозойских летающих пресмыкающихся — птерозавров, которых, впрочем, некоторые исследователи склонны считать представителями особого класса позвоночных.

Итак, появление динозавров мы понимаем, по изложенным соображениям, как довольно заметный ароморфоз.

Однако здесь нельзя пройти мимо широко распространенного мнения, будто динозавры имели чрезвычайно малый головной мозг и в этом отношении стояли якобы ниже своих более древних родичей из класса рептилий. Многие динозавры достигали огромной величины, обладали колоссальным весом, а головной мозг у них был, как пишут в популярных книжках и учебниках, совершенно крошечным. Это наводит некоторых ученых на мысль, что возникновение динозавров и их дальнейшее развитие было просто-напросто регрессом. Их предшествен-

ники, например, звероподобные рептили, были якобы организованы выше, чем динозавры юры и мела.

Так, М. Экснер (1955) писал, что динозавры были «спинномозговыми» животными, что их головной мозг не представлял прогресса по сравнению с обычной рептилийной организацией, что спинной мозг у них, как и у самых примитивных позвоночных, играл доминантную роль. Мы можем согласиться с автором в том, что у динозавров не было предпосылок для развития высокоспециализированного головного мозга. Экснер, по-видимому, был прав, утверждая, что в те времена, когда жили эти животные, их головному мозгу не ставились средой особо высокие требования. Но это едва ли надо понимать как общий регресс в эволюции динозавров в течение всего времени их существования. У. Э. Суинтон (1958), долгое время изучавший мозг динозавров, утверждал, что по организации мозга не только динозавры, но и рептилии вообще стоят на более низком уровне, чем даже рыбы. Anatosaurus и Stegesaurus имели вздутие спинномозгового тяжа в области таза. У анатозауруса это вздутие было в два или три раза больше, а у стегозауруса даже в 20 раз больше головного мозга.

Если бы такое понимание эволюции мезозойских тетрапод соответствовало действительности, это значило бы, что самая широкораспространенная, доминантная группа мезозойских тетрапод — динозавры, обитавшие на всех материках, кроме, может быть, Антарктики, занимавшие весьма разнообразные биотопы, — претерпевала регрессивную эволюцию, общее понижение уровня организации. В таком случае нам пришлось бы радикально пересмотреть развиваемое в этой книге понимание прогрессивной эволюции органического мира.

Однако мнение о том, что уровень организации мезозойских рептилий — динозавров в течение примерно ста миллионов лет скорее снижался, чем повышался, опровергается результатами новейших исследований. В этом отношении очень интересна работа Г. Дж. Джерисона (1969). Он показал, что ходячее представление о необычайно малой величине головного мозга у динозавров совершенно ошибочно. «У них мозг, — пишет он (1969, стр. 575), — быть может, мал в сравнении с мозгом млекопитающих, но правильнее сравнивать их мозг с мозгом рептилий. А такое сравнение показывает, что мозг динозавров был по величине нормальным для рептилий». По словам этого исследователя (там же, стр. 586), — «мозг у динозавров был типически рептилийным по своей величине относительно величины тела». Таким образом, рассеивается ложное представление, которое иногда совершенно искажало ход эволюции пресмыкающихся суши в течение мезозойской эры. Мозг у динозавров не был аномально малым по отношению к мозгу даже нынеживущих пресмыкающихся, То, что он не увеличивался в ходе филогенеза этих форм, согласуется с положением о сравнительно умеренном ароморфическом развитии динозавров мезозоя. Основная причина замедленности ароморфоза динозавров в течение этой эры представляется нам ясной. Дело в том, что отдельные формы динозавров не встречали более высоко организованных конкурентов и хищников. Пресмыкающиеся были в те времена наиболее высокоорганизованными членами обычных экосистем. Что касается птиц, то даже в поздней юре это были, вероятно, такие формы, которые не представляли серьезной опасности для подавляющего большинства динозавров. Более совершенные, а потому и более опасные для рептилий птицы появились гораздо позже — вероятно не ранее середины мела. В условиях отсутствия давления со стороны опасных хищников и конкурентов и сопровождающих их паразитов динозавры не могли испытывать быст-

рую восходящую эволюцию: ароморфоз стимулируется проникновением в соответствующие экосистемы относительно совершенных новых членов. Кстати сказать, как утверждает Кромптон (1968, стр. 150), в течение юрского и мелового периодов локомоторные приспособления динозавров совершенствовались.

В истории динозавров можно все-таки подметить явления, которые заслуживают внимания при изучении прогрессивной эволюции органического мира. Этот ароморфоз, впрочем, не вел к резкому повышению организации и имел сравнительно небольшое значение. Так, нас заинтересовали замечания Р. С. Лолла и Н. Э. Райта (1942, стр. 31) об эволюции зубной системы у гадрозавров («утконосых» динозавров). Эти авторы писали, что в ходе эволюции зубные батареи динозавров Ornithopoda (их примитивную стадию представляет Hypsilophodon, несколько более подвинутую Camptosaurus и Iguanodon, а их терминальную группу представляют утконосые динозавры верхнего мела) достигали все большего и большего совершенства, начиная, быть может, от камптозавроподобных форм с относительно немногими зубами и кульминируя в Anatosaurus, зубная система которого, содержавшая более двух тысяч зубов, представляла собой самый совершенный и эффективный аппарат для размельчения пищи. Такая зубная система вполне годилась для неопределенно долгого пользования в течение индивидуальной жизни: не было найдено ни одного образца челюстей, где зубы отсутствовали бы вследствие высокого возрастна особи. Таким образом, у этих динозавров зубы никогда не снашивались нацело. Зубная система этих динозавров филогенетически неуклонно совершенствовалась. Как надо понимать этот примечательный эволюционный процесс? Мы решительно отказываемся видеть в нем «чистую идиоадаптацию», алломорфоз без всякой примеси ароморфоза. Напрашивается сравнение с историческим развитием гипсодонтных зубов у многих травоядных, — особенно у лошадиных, которых изучали В. О. Ковалевский и его продолжатели. Отметим, что совершенствование зубной системы у орнитопод, безусловно, открывало возможность все более полного использования растительной пищи — не только суккулетных трав, нежной листвы, молодых побегов и т. д., но и семян и плодов, чему благоприятствовало распространение покрытосеменных растений после неокома. Таким образом, благодаря совершенствованию зубной системы, этим древним рептилиям становились все доступнее корма высокой питательности. Все это безусловно означало расширение приспособительных возможностей данной группы динозавров в ходе ее эволюции, — совершенно бесспорный ароморфоз. Что касается резкого увеличения числа зубов, то именно такой способ повышения эффективности работы зубного аппарата был осуществим у этих динозавров, а эволюция фитофагических зверей — копытных третичного периода пошла по совершенно иному пути: у них развивались высококоронковые коренные зубы при моляризации предкоренных зубов, что создавало наиболее совершенное устройство для перемалывания жестких трав. Таким образом, аналогия между орнитоподами юры и мела и различными травоядными зверьми кайнозоя — весьма отдаленная.

Расширение диеты, с включением в нее растительных объектов высокой питательности было, без сомнения, ароморфозом в историческом развитии некоторых динозавров.

Нам могут сказать, что ведь в мезозое, особенно же в позднем мелу существовали уже высшие млекопитающие — плацентарные, а несколько ранее — в первой половине мела и в юре довольно широко были распространены менее высоко организованные звери, скорее зверь-

ки. Но, во-первых, эти животные вышли на арену жизни поздно — когда различные динозавры уже занимали господствующее положение, претерпев значительную адаптивную радиацию. Во-вторых, более ранние представители млекопитающих, эволюировали преимущественно за пределами экологической зоны всех без исключения динозавров. Только там, на рубежах новых экологических зон, эти млекопитающие могли испытывать интенсивную изменчивость, на основе которой и происходила их эволюция.

Несколько иначе обстояло дело с птерозаврами. Они ведь с самого момента своего возникновения начали осваивать совершенно новую экологическую зону — воздушную среду, где они могли существовать только при наличии у них способности относительно очень быстро передвигаться в воздухе, летать. Полет требует значительной затраты энергии. Поэтому многие исследователи допускают, что птерозавры были уже теплокровными животными. Такого мнения держатся, кроме Бринка (1963), О. Кун (1967), и Шаров (1971). Ромер (1968) находит, что предложение Бринка и Куна выделить птерозавров в самостоятельный класс тетрапод, не является нелогичным, но он не видит пользы в такой «фрагментации» рептилий.

Трудно сказать, когда именно появились первые птерозавры. В силу неполноты геологической летописи такие моменты почти никогда не улавливаются на основе изучения ископаемых материалов. Во-первых, такая прародительская форма новой крупной группы возникает на ограниченном участке и лишь весьма постепенно распространяется вне этого участка. Во-вторых, такой новый таксон на первых порах представлен очень немногими формами, которые к тому же связаны с определенными малочисленными биотопами. Следовательно, животные такого нового типа лишь в исключительно редких случаях попадают в захоронение и еще реже их ископаемые остатки обнаруживаются исследователями. Древнейшая из ископаемых птиц Archaeopteryx, о которой речь будет в следующей главе, стала объектом научного исследования лишь благодаря исключительно счастливому стечению обстоятельств. Да и она ведь не была первой на земле птицей. Кроме того мы отнюдь не можем категорически утверждать, что эта «первоптица» была действительно тем родом (а тем более тем видом), от которого произошло все разнообразие пернатого царства. Итак, нет ничего удивительного в том, что первые этапы развития каких-то очень древних рептилий в сторону птерозавров остаются совершенно не известны нам, и об этих этапах палеобиологи могут высказывать лишь гипотетические предположения.

Передние конечности древнейших птерозавров могли сохранять лишь немногие из присущих им функций. Они не могли широко пользоваться передними конечностями даже для передвижения с ветки на ветку в лесах и рощах тех отдаленных времен. Передние конечности древнейших птерозавров более специализированы, чем «крылья» археоптерикса, обладавшие вполне развитыми пальцами и когтями. Поэтому мы затрудняемся строить предположения о ходе адаптаций, приведших к крылу первого настоящего птерозавра.

Из нижнего триаса Ферганы Шаров (1971) описал весьма своеобразную форму летающих рептилий Podopteryx mirabilis, единственного пока представителя семейства Podopterygidae, которое Шаров относит к отряду Pseudosuchia. О подоптеригидах автор пишет, что они близки к семейству Scleromochlidae из верхнего триаса Англии. Те и другие имели летательную перепонку. Scleromochlus тоже обладал, по-видимому, способностью к планированию, хотя, по-словам Шарова (там

же, стр. 110), «его полет был менее совершенным». О подоптериксе Шаров (стр. 109) писал: «Наличие летательной перепонки между ногами и основанием хвоста и превращение задних конечностей в крылья поражают своей необычностью». Судя по описанию к изображениям Шарова, летательная перепонка у подоптерикса была как между передними и задними конечностями, так и между задними ногами и основанием хвоста. Поэтому автору (стр. 110) кажется, что «возможно, что у них (у подоптеригид и склеромохлид. — Л. Д.) и птерозавров были общие предки, обладавшие зачаточной летательной перепонкой между телом, передними и задними конечностями». Если это предположение подтвердится, может встать вопрос о перенесении подоптеригид и склеромохлид из отряда псевдозухий в отряд рамфоринходей (или даже в класс Pterosauria). Шаров полагает, что перепонка позволяла подоптериксу планировать. Можно сомневаться в том, что очень низкая степень способности планирования представляла собой в эволюции этих животных хотя бы незначительный ароморфоз. В данном случае представляется более вероятным изменение порядка идиодаптации (алломорфоза). Но развитие в направлении усовершенствования планирования и, далее, — активного полета было, по-видимому, уже ароморфозом. Можно согласиться с Шаровым в том, что рамфоринхи были преимущественно планирующими формами, но нельзя думать, что способность планирования оставалась у них, на всем протяжении их истории, на одном уровне: она несомненно совершенствовалась.

Это был настоящей ароморфоз — не простой переход от одного биотопа в другой, от хождения по твердому субстрату к движению в воздухе на некотором расстоянии от поверхности этого субстрата. Это было начало великого восходящего пути развития в сторону все более полного и разностороннего использования воздушной стихии, как среды обитания.

Такое заключение вполне подтверждается изучением головного мозга птерозавров по эндокраниальным отливам. Т. Эдингер (1941) исследовала неурокраниум Pterodactylus elegans, остатки которого были найдены в знаменитом золенгофенском плитчатом известняке (верхняя Юра Баварии). Этот неурокраниум она сравнивала с изображениями других черепов птеродактилусов, а также с другими эндокраниальными отливами, которые тогда не были описаны. Они пришла к выводу, что головной мозг птеродактилуса — отнюдь не рептилийный, очень близкий по форме к птичьему. Нервные центры обоняния и зрения — птичьего типа. Джерисон (1969) проанализировал данные Эдингер и пришел к выводу, что у птерозавров эндокраниальные отливы вполне соответствуют головному мозгу по внешнему виду. «Можно полагать, — говорит он (там же, стр. 583), — что птерозавры, как и птицы подвергались отбору на сокращение веса черепа в связи с приспособлением к полету, и это вело к уменьшению объема черепной полости, вследствие чего эндокраниальный отлив соответствовал мозгу по величине». У «настоящих» же рептилий эндокраниальные отливы не соответствуют наружной конфигурации головного мозга.

Таким образом у птерозавров замечаются определенные признаки повышения организации по сравнению с их предками и вообще низкоорганизованными рептилиями. Нет сомнения, что более сложно и более высоко была организована и мускулатура этих животных. Обращает на

себя внимание замечательный параллелизм в развитии головного мозга, отмечаемый также К. Дешазо (1956а, 1956б). Судя по результатам исследований Эдингер и других специалистов, поздние птерозавры обладают скорее «птичьим», чем «рептилийным» мозгом. Эта группа испытывала не только значительную адаптивную радиацию, но и сложную восходящую, ароморфическую эволюцию, о которой, надо надеяться, скоро поведают нам много нового палеобиологи, изучающие эту группу животных.

Примечателен, между прочим, тот факт, что остатки птерозавров встречаются в ископаемом состоянии гораздо чаще, чем их современники — птицы. Это, мы думаем, зависело не только от строения птиц и птерозавров (перьевой покров птиц и очень значительная пневматичность костей многих из них задерживали опускание трупов птиц на дно бассейнов), но и от того, что в мезозое птерозавры были очень широко распространены и многочисленны.

Что же могло привести к полному вымиранию такую мощную группу, как птерозавры? Этот вопрос был затронут в нашей книге о вымирании организмов (1969, стр. 223), а более подробно он рассматривается в книге Л. К. Габуния (1969, стр. 106—109). Некоторые коренные черты строения и функций птерозавров делали их сравнительно слабыми конкурентами птиц. Это касается, например, летательной перепонки, натянутой между предпоследним и последним пальцем. Ее разрыв делал птерозавра, по всей вероятности, совершенно неспособным к летанию.

Так должна была погибнуть обширная группа (иногда трактуемая как самостоятельный класс), процветавшая на протяжении многих десятков миллионов лет. Столь длительный период процветания делает исключенной возможность считать птерозавров «неудачной» группой, пошедшей якобы по «ошибочному» пути развития.

И вот, мы должны сделать вывод, что даже группы, долго развивавшиеся ароморфически, могут быть вытеснены более совершенными конкурентами. Этот вопрос будет специально разобран в разделе, где мы рассмотрим закон Вл. Ковалевского.

Ароморфоз в эволюции отнюдь не есть полная гарантия выживания против всех врагов и конкурентов.

Л. И. Хозацкий и К. Б. Юрьев (1964, стр. 593) писали: «Нерасчлененность крыльев и отсутствие жестких опор на всем протяжении летательных перепонок, за исключением их переднего края ограничивали возможность изменения площади и очертаний несущих плоскостей (крыльев), что весьма затрудняло маневрирование полетом». Между прочим, каждое травматическое повреждение в любой точке перепонки создавало опасность для крыла в целом и могло вести к утрате данной особью способности к полету. Наконец, нельзя не согласиться с Сен-Сейном (1955) и Шаровым (1971) в том, что птерозавры не могли приспособиться к плаванию — против такой возможности говорит общий характер строения этих тетрапод. В своей интересной работе о птерозаврах Сен-Сейн (1955, стр. 979) приводит веские доводы в пользу того, что у птерозавров «приспособление к полету осуществлялось за счет всех других способов локомоции». Нормальным способом продвижения у них был планирующий или парящий полет. Практически исключалось двуногое передвижение. В общем птерозавры были приспособлены к жизни в воздухе. В связи с этим крылья их поддерживались тонкостенными трубчатыми костями. Кости задних конечностей, позвонки и даже фаланги пальца, поддерживавшего крылья, были полые или пневматические.

Все изложенное говорит о том, что приспособительные возможности птерозавров были относительно узкими, — более узкими, например, чем у другого крупного таксона летающих позвоночных — птиц, которые имели возможность приспособляться не только к разнообразным способам полета, но и к быстрой локомоции по твердому наземному субстрату — к хождению и бегу по земле, плаванию по поверхности вод, нырянию и т. д.

Но при всем этом становление птерозавров и их эволюция были ароморфическими процессами. В дополнение к тем доводам в пользу этого положния, которые были приведены в предыдущих строках этой главы, об ароморфической эволюции птерозавров красноречиво свидетельствуют факты обнаружения у них волосяного покрова. В литературе указывались такие случаи. Рамфоринхуса с следами волосяного покрова описал Ф. Бройли (1927). Однако окончательное подтверждение мы находим в сенсационном сообщении Шарова о волосяном покрове Sordes pilosus, рамфоринха из верхней юры Каратау. Бесспорное наличие волосяного покрова у этих птерозавров свидетельствует, очевидно, о том, что им была свойственна какая-то степень гомеотермии. Пусть Сен-Сейн (1955, стр. 966) вполне прав, утверждая, что «мы весьма невежественны относительно физиологии птерозавров». Тем не менее возникновение и развитие этого таксона, который крупными исследователями понимается даже как особый, новый класс позвоночных, надо понимать не иначе как ароморфоз.

Многие пресмыкающиеся переходили к жизни в морской среде. Очевидно те ароморфические достижения, которые были осуществлены их предками на суше, создавали перспективу успешного существования этих вторичноводных позвоночных в морях и океанах.

Здесь мы остановимся лишь на одной группе таких рептилий — на ихтиозаврах.

Филогенетическое происхождение этих животных до сих пор оказывается весьма туманным. Мы видели, что Хюне был готов признать ихтиозавров, самостоятельно от всех остальных пресмыкающихся, развившимися от каких-то лабиринтодонтов, но эта идея не имеет успеха у специалистов-палеонтологов. Не столь давно Р. М. Аппльби (1961) высказался за то, что ихтиозавры имеют общее происхождение с черепахами. Крупнейший филогенетик Ромер занял по отношению к этой идее довольно скептическую позицию: он нашел, что чертам сходства между названными двумя групами противостоит гораздо более внушительный комплекс чрезвычайно резко расходящихся адаптаций ихтиозавров и черепах (Ромер, 1968, стр. 111).

Но как бы ни решался вопрос о происхождении ихтиозавров, это, по-видимому, таксон естественной филогенетической классификации позвоночных. Они имели очень широкое распространение в мезозое. Они все еще недостаточно изучены, особенно триасовые формы, хотя таковые в немалом количестве обнаружены разными исследователями. «Мы до сих пор ощущаем — писал Ромер (1968, стр. 110), — недостаток знаний о предках ихтиозавров — раннетриасовых или пермских».

На рис. 35 даны схематизированые изображения хвостовых плавников ихтиозавров — триасового, юрского и мелового. Этот рисунок показывает определенное совершенствование главного органа поступательного плавания в эволюции ихтиозавров. Рис. 35^1 дает представление о хвосте древних, триасовых, ихтиозавров. Он был у них явно обратно-гетероцеркальный, как у некоторых первичноводных позвоночных палеозоя. В таком плавнике верхняя лопасть короче нижней, в которую входит конец позвоночного столба. На рис. 35^2 мы видим плав-

ник, значительно измененный в сторону гомоцеркального состояния, которое было достигнуто у более поздней формы, что иллюстрируется рис. 35[3]. Плавник гомоцеркального типа — совершенно постро-

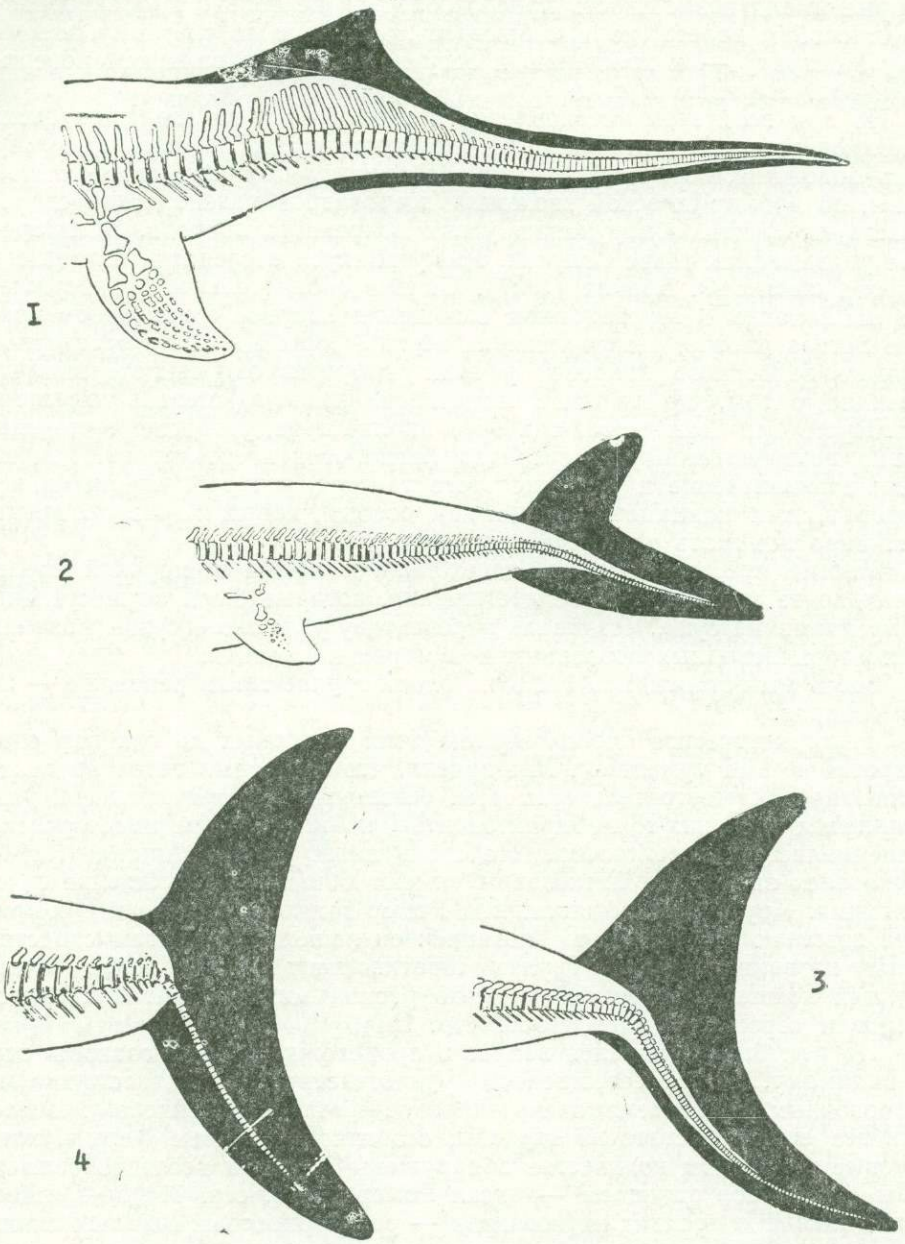


Рис. 35. Хвосты ихтиозавров; 1 — Mixosaurus nordenskjöldi (средний триас); 2 — Ichthyosaurus quadriscissus, юная особь (верхний лейас); 3—та же форма. взрослая особь: 4 Ichthyosaurus trigonus posthumus (верхи верхней юры). Из Абеля.

енный орган плавания вперед. Таким плавником обладали, очевидно, наилучшие пловцы из ихтиозавров, которые могли покрывать быстро

огромные расстояния, что было очень важно и для широкого расселения, и поисков кормовых участков.

Самые первые шаги, выражавшиеся в переходе из наземной среды в морскую, можно, пожалуй, рассматривать как преимущественно идиоадаптационный процесс. Такие предки ихтиозавров еще не были ихтиозаврами и плавать почти не умели. Далее начинается длительный многосложный процесс освоения морской водной стихии, приобретения способности плавать, а затем идет совершенствование этой способности; в таком процессе резко выступают элементы ароморфоза.

Было бы, конечно, наивно думать, что ароморфоз состоял в изменении лишь конфигурации хвоста. Но прежде всего, такое изменение было неразрывно связано с совершенствованием и усилением мускулатуры, что не могло произойти без соответствующих изменений мозга и вообще нервной системы. По всей вероятности, параллельно совершенствовалось и зрение.

Поскольку ихтиозавры были пелагическими животными, вполне понятно, что эти амниоты должны были перейти к живорождению. Живородность ихтиозавров устанавливается фактами. Внутри приблизительно у 15 больших скелетов ихтиозавров из нижней юры Хольцмадена, в Вюртемберге, было найдено по одному или по нескольку маленьких скелетов ихтиозавров (К. Дешазо, 1955).

Все приведенные особенности ихтиозавров с несомненностью свидетельствуют о том, что они с первого их появления и на протяжении дальнейших периодов претерпевали ароморфическую эволюцию. Этому не приходится удивляться. Предки этих животных перешли в водную среду после того, как прошли путь длительного ароморфического развития от анамний к амниотам и далее.

Наблюдения над эволюцией разных групп животных показывают, что ароморфическое развитие зависит от экологических связей между организмами и средой. Мы уже отмечали, что интенсивному эволюционному прогрессу способствовал выход организмов из водной среды в наземную, где условия жизни — абиотические и биотические — более разнообразны, более сложны и более изменчивы.

В морской среде восходящему развитию тоже способствует разнообразие обстановок, доступных для животных данной группы. Особенно высоко и быстро прогрессируют животные группы, относительно мало связанные с определенными биотопами. Такими являются, в первую очередь, те нектонные животные, которые способны быстро передвигаться в водной среде и в вертикальном и в тангенциальном направлениях. Такие животные могут с большой легкостью перемещаться из одного биотопа в другой, из другого в третий не только в течение своей индвидуальной жизни, но и на протяжении суток. О таких животных трудно даже сказать, к какому биоценозу они принадлежат. В лучшем случае можно заметить, в каком биотопе они размножаются или воспитывают свою молодь. Дельфины представляют яркий пример подобных животных, и они испытали весьма значительное ароморфическое развитие. В те времена, когда моря и океаны населяли ихтиозавры, дельфинов не было. Но ихтиозавры жили в условиях, более или мене сходных с условиями жизни и филогенеза дельфинов, а потому и испытывали быстрый ароморфоз.

Из всех остальных групп, ныне относимых к классу рептилий, мы остановимся только на одной — на змеях. Еще недавно ящерицы и змеи обычно рассматривались как два подотряда одного отряда Squamata. Однако некоторые исследователи, например, К. П. Шмидт (1950), принимают, что змеи составляют самостоятельный отряд Serpentes, и ли

Ophidia. Р. Гофштеттер (1955) также считал ящериц Lacertilia и Ophidia (или Serpentes) отдельными отрядами. Такого же мнения придерживается Татаринов (1964), и Ромер теперь тоже склонен признать правильным повысить эти группы до отрядового ранга. Мы будем рассматривать змей как отряд, а не как подотряд.

Змеи характеризуются значительным удлинением тела, полным отсутствем передних конечностей, полным отсутствием или значительной редукцией задних конечностей, удлинением внутренних органов, редукцией или утратой одого легкого, чрезвычайной гибкостью позвоночника ,своеобразным способом локомоции — ползанием посредством извилистых ундуляций тела.

Некоторые части черепа и челюстной аппарат у змей резко видоизменились в направлении гибкости. Кости неба чрезвычайно удлинены и подвижны. Две половины нижней челюсти соединены лишь связками, — symphysis Meckelii совершенно отсутствует. Мозговая коробка мощная и компактная. Змея может заглатывать добычу бо́льших размеров, чем диаметр ее поперечного сечения: она как бы «натягивает себя» на добычу, что возможно благодаря чрезвычайной растяжимости тела. Зубы не могут служить для размельчения пищи. Характерно отсутствие наружного уха и барабанной перепонки. Глаз с фиксированным прозрачным веком, что отличает змей от глаз ящериц и всех остальных позвоночных.

История этого отряда, по нашему мнению, имеет немалое значение для понимания закономерностей прогрессивной эволюции. Она примечательна тем, что в филогенезе змей можно различать и элементы дегенерации отдельных — вообще говоря, очень важных—органов, и элементы явного ароморфоза.

Некоторые ученые, и в частности Ф. Нопча (1923а), предполагали, что змеи произошли от водных ящериц, а после перешли к наземной жизни. Однако позднейшие исследователи (Б. К. Махендра, 1938; Г. Л. Уоллс, 1940 и 1942; А. Беллэрс и Г. Ундервуд, 1951) пришли к заключению, что предки змей были роющими формами. По всей вероятности, змеи, действительно, произошли от роющих предков; после того, как они вполне приспособились к роющему образу жизни; большинство змей, как писали М. Р. Эль-Туби, А. М. Камал и Г. Г. Хаммуда (1965), вышло из подземных местообитаний и сумело приспособиться к различным надземным экологическим ситуациям. Как справедливо отмечает Ромер (1966 б, стр. 135; 1968, стр. 122), в настоящее время является общепринятым положение, что змеи произошли от форм, ведших более или менее подземный образ жизни. Впрочем это пока не удается подкрепить палеобиологическими данными, потому, что мелкие пресмыкающиеся такого типа редко встречаются в ископаемой летописи.

Обстоятельно критикует это понимание происхождения змей Гоффштеттер (1955, стр. 644—665). Он ссылается на то, что уже упомянутый нами Уоллс (1940) на основании данных о строении глаз у змей высказал предположение, что непосредственные предки этих пресмыкающиеся, «празмеи», вели подземный образ жизни, вследствие чего органы зрения претерпели у них деградацию. Когда же в дальнейшем животные вернулись в освещенную среду, то это вызвало у них регенерацию глаза. Гоффштеттер соглашается с тем, что некоторые особенности строения глаза у змей, как неподвижное веко и виде часового стекла и отдельные элементы сетчатки, говорят в пользу гипотезы о том, что вся эта группа прошла через стадию ночной или сумеречной жизни. Исчезновение наружного уха, дуг черепа ,вторичное утолщенние

мозговой коробки и атрофия конечностей, как признает автор, могут быть приписаны роющему образу жизни. Однако, по его мнению, эта идея плохо согласуется с некоторыми другими особенностями змей. У роющих животных хвост и шея укорачиваются, кости лицевой части черепа обычно сростаются прочно. Этого у змей нет. Автор (1955, стр. 645) допускает, что характерные черты строения змей могут быть объяснены на основе идеи «биологического рефугиума, который позволил этим реликтам выжить». Заметим, что эта идея, стоящая в резком противоречии с теорией естественного отбора, пользуется немалым успехом среди биологов-виталистов, но единодушно отвергается как дарвинистами, так и сторонниками синтетической теории эволюции. С дарвинистской точки зрения трудно понять, почему большая группа рептилий, успешно пережившая, кстати сказать, ту эпоху, когда вымерли многочисленные мезозойские группы этого класса, и ныне находящаяся в стади расцвета, должна была приобретать дегенеративные признаки, которые якобы вынудили их искать «биологического рефугиума». Однако сам Гоффштеттер высказывает интересную мысль, заслуживающую внимания исследователей и вполне примиримую с гипотезой «роющей» фазы эволюции. Он говорит, что предки змей могли быть животными, копавшимися в иле. Такой образ жизни, по его словам, вполне совместим с довольно рыхлым соединением костей лицевой части черепа, с наличием вытянутого в длину хвоста и некоторыми другими чертами посткраниального скелета, что наблюдается у большинства плавающих змей. Нам кажется, что гипотезу роющих предков можно понимать более широко, допуская, что роющие предки змей могли жить, действительно, в рыхлых осадках мелководья, но также пожалуй, и в подстилке лесов ,состоявшей преимущественно из опавшей листвы. Животные, обитающие главным образом в рыхлых материалах органического и неорганического происхождения, нередко приобретают вытянутую червеобразную или змеевидную форму тела. Трудно объяснить возникновение такой формы тела в иных условиях существования. Для вполне убедительного обоснования «роющей »гипотезы необходимы исследования в стиле работ Л. Долло. Однако и при нынешнем состоянии знаний эта широко принятая гипотеза может считаться наиболее вероятной и вполне заслуживающей внимания исследователей, занимающихся проблемой эволюционного прогресса.

Посмотрим теперь, можно ли заметить в эволюции змей элементы ароморофоза; если можно, то в чем же они выражались.

Мы, по-видимому, должны принять теорию происхождения змей от роющих лацертилий. Эта теория дополнительно подтверждается последующими исследованиями. Роющему образу жизни соответствует удлиненное «червеобразное» тело, лишенное или почти лишенное всяких рудиментов парных конечностей.

У некоторых лацертилий тело представляет собой состояние, которое могло быть своего рода «преадаптацией» для эволюции пресмыкающихся змеевидного типа. Среди современных лацертилий встречаются формы, ведущие роющий образ жизни и лишенные конечностей — вполне змеевидные по наружному облику. Уже эти факты могут служить указанием на то, что именно подобные ящерицы могли дать начало настоящим змеям.

Роющий образ жизни вызывал, в числе прочих изменений, редукцию глаз. Эти животные, следовательно, испытывали регрессивную эволюцию тех органов, которые существовали у всех их предков на протяжении сотен миллионов лет. «Дегенерируют органы, не организмы», — писал некогда великий палеобиолог-дарвинист Л. Долло. Но все-

таки такой ход эволюции нельзя назвать прогрессивным. Он выражался в переходе к жизни в новом для данной линии биотопе. Однако многочисленные змеи, составляющие большинство этого отряда, вышли из скрытых местообитаний и приспособились к разнообразным надземным экологическим нишам. То, что предки змей приспособились к «подповерхностной» или даже подземной жизни и претерпели редукцию зрения, отнюдь не исключало возможности восходящей эволюции. Изучение исторического развития змей привело некоторых исследователей к выводу, что у вернувшихся к надземной жизни змей вновь улучшилось зрение, ослабевшее в течение подземного этапа их филогенеза. Такое филогенетическое изменение нельзя назвать простой «идиоадаптацией», потому что оно привело к интенсификации функции глаз, имевшей адаптивное значение не только в одной какой-то экологической обстановке, но во многих различных обстановках.

Развитие ядовитых желез и всего аппарата введения яда в тело жертвы тоже имело биологическое значение не в какой то ограниченной экологической зоне а во многих различных зонах, в том числе, кстати говоря, и в подземной обстановке, где жили предки змей и где продолжают жить некоторые современные представители этого отряда. Следовательно, и этот процесс подпадает под характеристику ароморфоза. Кстати развитие ядовитого аппарата было в определенной мере связано с появлением гомеотермных организмов — млекопитающих: многие змеи приспособились к питанию этими животными. Способность переваривать заглотанную добычу, превосходящую по размерам тело самой змеи, тоже трудно признать «чистым алломорфозом» (или идиоадаптацией), так как эта способность имела большое жизненное значение для различных ситуаций. Эволюция млекопитающих привела, между прочим, к появлению форм, способных нападать на змей, — это еще больше расширяло значение ядовитого аппарата и, вероятно, убыстряло ароморфоз. Усложнение экосистем и в данном случае стимулировало восходящую эволюцию. То же самое можно сказать и о целом ряде других адаптаций змей; во всяком случае, трудно провести резкую границу между алломорфозом и ароморфозом, и элементы ароморфоза можно заметить в тех случаях эволюции, которые обычно принято считать «типичными» идиадаптациями.

В этой главе мы рассмотрели — в общих чертах — лишь некоторые явления эволюционного прогресса в отдельных группах пресмыкающихся. Полный исчерпывающий анализ таких явлений не входит в нашу задачу, но можно надеяться, что ими займутся специалисты, изучающие современных и ископаемых рептилий.

Тем не менее даже беглый обзор дает нам возможность сформулировать некоторые общие выводы, имеющие немаловажное значение для учения об эволюционном прогрессе в целом.

Ход исторического развития различных групп пресмыкающихся (например, звероподобных и динозавров отрядов завриских и орнитисхий) показывает, что сходные ароморфические изменения часто происходят параллельно (и обычно более или менее одновременно) в разных филогенетических ветвях. Это объясняется селективной ценностью таких изменений не в одной или немногих экологических обстановках, а в очень многих. Отсюда понятно, почему параллелизм, вызываемый ароморфозом, более бросается в глаза, чем параллелизм, осуществленный вследствие алломорфических изменений.

Любопытные ароморфические явления наблюдаются в группе звероподобных пресмыкающихся. Вполне возможно, что их восходящая

эволюция, приведшая к особенностям, свойственным, из нынеживущих позвоночных, млекопитающим, создала основу для появления этой последней группы. Однако любым пермотриасовым терапсидам, в том числе наиболее прогрессивным, довольно далеко еще до настоящего маммалийного уровня.

Для понимания путей прогрессивной эволюции очень поучительны некоторые черты исторического развития отдельных групп архозавров. Мы нашли, что ящеротазовые и птицетазовые динозавры возникли, почти одновременно, в результате прогрессивной эволюции. Несовсем правильно думать, что динозавры обладали «удивительно маленьким головным мозгом». Головной мозг динозавров более или менее соответствует рептилийному уровню и по величине даже не уступает современным рептилиям. Наличие у некоторых динозавров сильного вздутия спинного мозга в области крестца нельзя понимать как процесс, связанный с редукцией головного мозга. Но отсутствие в те времена более высоко организованных и потому более опасных врагов и конкурентов делало возможным расцвет динозавров без заметного совершенствования деятельности центральных органов нервной системы. Это делает ясным то положение, что восходящее развитие высшей нервной деятельности во многом зависит от биологической среды и от участия в экосистемах высокоорганизованных компонентов этих последних. Иначе говоря, в жизни наземных позвоночных мезозоя не было полного застоя, но размах эволюционного прогресса наземных позвоночных оставался умеренным. Только в периферийных зонах тогдашней суши протекал довольно интенсивно ароморфоз гомеотермных четвероногих — млекопитающих .

Очень многие ранние динозавры перешли к бипедальному способу хождения — это был, без сомнения, прогресс, потому, что при таком способе передвижения значительно расширяется шаг, и локомоция существенно убыстряется. Это было заметным преимуществом древнейших динозавров перед тогдашними рептилиями, передвигавшимися на четырех ногах. Этим, в основном, и объясняется победа ящеротазовых и птицетазовых в борьбе за существование. Переход к двуногому хождению требовал перестройки всей организации животного: мускулатуры, кровообращения, иннервации. Совокупность этих изменений составляла немаловажный ароморфоз.

Динозавры существовали в течение очень долгого времени — по существующим оценкам, вероятно, очень неточным, — около полутораста миллионов лет. Нельзя, конечно, думать, что на протяжении многих десятков миллионов лет в их эволюции не было восходящего развития, ароморфоза. Элементы ароморфоза в филогенезе отдельных групп ящеротазовых и птицетазовых будут, надо надеяться, изучать специалисты. Здесь мы привели лишь один случай, с несомненностью свидетельствующий о прогрессивном развитии в одной группе орнитопод, которое привело к формированию исключительно мощной зубной батареи, содержащей более двух тысяч зубов, эффективно действовавшей в течение индивидуальной жизни этих животных. Исследователи сопоставляли этот случай с развитием высококоронковых зубов у копытных и других фитофагических млекопитающих в кайнозое. Однако в меловом периоде едва ли существовала растительная формация, аналогичная степям с травянистой, злаковой растительностью. В одной из последующих глав рассмотрим вопрос, насколько развитие у травоядных млекопитающих высококоронковых зубов можно считать «чистым» алломорфозом — идиоадаптацией без всякого участия элементов ароморфоза. Тут заметим, что развитие у динозавров

чрезвычайно эффективной перемалывающей зубной системы надо понимать как сильное расширение диеты с с привлечением высококалорийной питательной пищи, представленной семенами и плодами. Ведь еще до окончания раннемеловой эпохи началась весьма интенсивная экогенетическая экспансия покрытосеменных. А это значит, что в пищевые цепи включились богатые резервы белковой пищи в виде плодов, и возникла необходимость разгрызать эти плоды, чтобы питаться ими. Таким образом, формирование мощной зубной батарей, сопряженное с глубокими изменениями в мускульной, пищеварительной, кровеносной и нервной систем, означало ароморфоз, правда, с трудом отличимый от алломорфоза.

Одна из групп «двуногих» архозавров эволюировала в направлении гораздо более импозантного ароморфоза — развития способности полета. Птерозавры были сначала единственной, а после — господствующей группой летающих позвоночных. Некоторые исследователи не без основания предлагают выделить их в особый класс позвоночных. Однако, эта группа — полностью вымершая.

Огромный интерес представляет прогрессивная эволюция морских рептилий, особенно — ихтиозавров. Морская стихия представляет собой исключительно благоприятную среду для ароморфоза амниот, вторично приспособившихся к водной жизни. Высшие формы ихтиозавров были для своего времени отличными пловцами, которые могли покрывать огромные расстояния в морях и океанах. Невозможно сомневаться в том, что такая эволюция не могла происходить без существенных элементов прогресса.

Эволюция змей интересна в том отношении, что она была, по всей вероятности, связана с дегенерацией некоторых систем органов, в частности таких рецепторов, как глаза, и парных конечностей. Однако с этой, казалось бы, регрессивной эволюцией была связана прогрессивная эволюция, выразившаяся в приобретении некоторых особенностей, позволивших змеям не только выйти в надземную среду, но и широко расселиться в различных ее биотопах. Этот случай показывает нам, насколько опасно проводить резкие («непреодолимые») грани между отдельными «направлениями» эволюционного развития. Такие «направления» тесно переплетаются между собой, и попытки мыслить их как отдельные, не связанные между собой этапы эволюции, дают искаженную, резко упрощенную картину процесса.

С точки зрения общей теории ароморфоза очень поучителен тот факт, что появление и распространение гомеотермных позвоночных, преимущественно млекопитающих, имело большое значение в прогрессивной эволюции змей, многие из которых приспособились к пожиранию представителей только что упомянутого класса, охота на которых требовала совершенствования способов их преследования и захвата. Это — яркий пример, показывающий зависимость ароморфоза одних групп животных от возникновения и эволюции других.

Таким образом, общий обзор хода эволюции некоторых групп премыкающихся (точнее — класса пресмыкающихся в нынешнем его понимании, которое может оказаться слишком широким и не соответствующим филогенетическому принципу классификации) показывает возможность различать некоторые модусы ароморфоза. Значение этих модусов обогащает наши представления о прогрессивной эволюции.

Следует, наконец, отметить, что среди пресмыкающихся, как низших амниот, наблюдаются явления довольно легкого вторичного приспособления к нелегочному дыханию, которые часты у земноводных и совершенно отсутствуют у теплокровных позвоночных. Так, многие че-

репахи выдерживают погружение многими часами, у ныряющих же млекопитающих подобная способность не обнаружена (К. У. Рут, 1949). То же самое отмечалось в отношении морских змей (Г. Волтсое, 1956). Однако сведения, сообщаемые разными авторами о механизме подводного дыхания рептилии, довольно противоречивы. Так или иначе, можно сказать, что у некоторых пресмыкающихся сохраняется способность частичного возврата к нелегочному дыханию, чего мы не наблюдаем у теплокровных тетрапод. Таким образом, процесс ароморфической эволюции позвоночных в направлении освоения наземной среды сопряжен с поступательной утратой способности возвращения д дополнительным формам водного дыхания.

ГЛАВА ДВЕНАДЦАТАЯ

О ЯВЛЕНИЯХ ПРОГРЕССА В ЭВОЛЮЦИИ ПТИЦ

Рассмотрению явлений ароморфоза в истории класса птиц следует предпослать указания на некоторые, более или менее прочно установленные, данные о происхождении этой своеобразной группы позвоночных.

Палеобиологии птиц известны некоторые замечательные, совершенно необыкновенные факты. Исключительно важным фактом является открытие позднеюрской птицы Archaeopteryx. Для правильной оценки этого факта надо принять во внимание некоторые геоисторические и тафономические данные, связанные с находками остатков этих птиц, которые имели определенные рептилийные черты, совершенно отсутствующие у всех более поздних представителей класса. Эти черты дают повод некоторым исследователям называть археоптериксов «пернатами пресмыкающимися» или «пернатыми архозаврами» (П. И. Голтон, 1970, стр. 448).

Остатки археоптериксов были найдены только в одном месотнахождении в среднекиммериджских плитчатых известняках района Золенгофена, в Баварии. Один экземпляр, лондонский, был описан Г. Мейером, в 1861 г.; другой, берлинский, был найден в 1877 г.; третий был обнаружен в 1956 г.; четвертый был обнаружен совсем недавно, 8 сентября 1970 г. в Тейлерском музее, в Гаарлеме, в Голландии (Дж. Г. Остром, 1970). Кроме того был встречен в тех же породах отпечаток одного пера. Первые два экземпляра отличаются хорошей сохранностью — кроме костей хорошо сохранились отпечатки перьев; третий экземпляр — гораздо менее сохранившийся, а четвертый еще хуже.

Примечательно, что в меловых отложениях удовлетворительной сохранности костные остатки птиц почти нигде не были обнаружены кроме верхнего мела Канзаса в США. Заслуживает внимания также тот факт, что чрезвычайно редки находки отпечатков перьев птиц в мезозойских, и в кайнозойских отложениях, хотя в меловом периоде птиц было, без сомнения, довольно много, а в кайнозое их было великое множество, особенно в позднем кайнозое. Все это свидетельствует о том, что для сохранения костных остатков птиц, а особенно отпечатков их перьев необходимы совершенно исключительные тафономические условия. Если бы не было золенгофенских плитчатых известняков, отлагавшихся, по-видимому, в какой-то очень мелководной лагуне и сохранивших целую серию изумительных ископаемых остатков морских и наземных животных, как ракообразные, аммониты с целыми устьями и аптихами, пелагические морские лилии, затем насекомые и т. д., то

мы не имели бы никакого представления о птицах, живших до середины мелового периода. Но и в более молодых осадках исключительно редко встречаются остатки перьевого покрова ископаемых птиц, хотя остатки птичьих костей не так редки в неогеновых отложениях.

Все это говорит о том, что обнаружение ископаемых остатков птиц в золенгофенском плитчатом известняке — совершенно невероятная случайность. Было бы, мы думаем, небесполезно подойти к количественному определению невероятности, или вероятности, этих находок. Но и без того совершенно ясно, что Archaeopteryx lithographica не может быть первым видом класса птиц на нашей планете. До этого вида должны были существовать другие формы пернатых, более примитивные, а может быть кое-где и менее примитивные, чем древнейший описанный вид птиц. Как мы увидим, это общее соображение вполне подтверждается морфологическим анализом ископаемых остатков.

Каковы филогенетические отношения археоптериксов к остальным представителям класса?

Теоретически мы должны учесть возможность следующих отъетов: 1) Археоптерикс — предок всех более поздних птиц; 2) он — предок лишь некоторой части более поздних птиц; 3) археоптерикс — птица, отклонившаяся от основного ствола птиц в более или менее ранней стадии развития этого ствола и вымершая, не оставив никакого потомства; 4) он представляет лишь боковую ветвь основного ствола архозавров, во многом подобную птицам, но не имеющую никакого кровного родства с птицами.

По нашему мнению, ни один из этих вариантов нельзя считать ни окончательно доказанным, ни совершенно исключенным.

Представляется совершенно невероятным, что все птицы позднего мезозоя и всего кайнозоя произошли именно от данного вида археоптериксов. Во-первых, это не мог быть единственный в мире вид рода Archaeopteryx, были, без сомнения, многие другие виды. Во-вторых, он представлял довольно продвинутую стадию в эволюции птиц и несомнено имел пернатых предшественников, о чем речь будет впереди. Таким образом, археоптерикс едва ли был предком всех птиц, но он мог быть довольно близок к их предку. Отнюдь не исключена возможность того, что до стадии, представленной археоптериксом, птицы уже претерпели значительную радиацию, а археоптерикс принадлежал лишь к одной из ветвей этой радиации. Возможно, что некоторые группы более новых и нынеживущих птиц произошли от ветви, к которой принадлежал археоптерикс. Но не исключено и то, что эта древняя ветвь совершенно вымерла в ранние времена, например, в юре или в меловом периоде, не оставив после себя никакого потомства. Наконец, возможно, что археоптерикс представляет собой ответвление от основного ствола двуногих архозавров, но не ту ветвь этого ствола, которая являлась исходной группой настоящих птиц.

Только что высказанные соображения напоминают нам о том, что нужно относиться с осторожностью к ходячему мнению, будто бы археоптерикс есть подлинное звено между пресмыкающимся и птицами. Изучение этой древнейшей из найденных доныне ископаемых птиц, без сомнения, проливает обильный свет на филогенетические отношения между двуногими рептилиями — архозаврами и классом птиц но этот вопрос остается достаточно сложным.

Так или иначе, известно, что археоптерикс обладает и чертами, характерными для рептилий, но чуждыми остальным птицам, и чертами, присущими птицам и отсутствующими у пресмыкающихся. Г. де-Бир

(1954a) писал, что археоптерикс представляет «изящно промежуточное состояние между пресмыкающимися и птицами», — мозаику типичных рептилийных и типично птичьих признаков. Рептилийными чертами являются: длинный хвост из 20 свободных позвонков, простое сочленение амфицельных позвонков, короткий крестец, содержащий шесть позвонков, тазовый пояс, не слившийся с крестцовыми позвонками в synsacrum; несросшиеся метакарпальные кости и присутствие костей на всех пальцах передней конечности, несросшиеся метатарсальные кости, простые ребра и гастралии, зубы верхней и нижней челюсти, отсутствующие у кайнозойских птиц, а также, может быть, отсутствие пневматичности костей. Важнейшими птичьими чертами можно считать: перьевой покров, состоящий из перьев, тождественных по своему строению с перьями современных птиц, расположение перьев на передней конечности, слияние ключиц в дужку (furcula), выступающие назад лобковые кости, противополагающийся первый палец задней конечности.

Что касается способа локомоции, то археоптериксы могли лишь «парашютировать» и перепархивать, или перепрыгивать, с ветки на ветку, а способности настоящего полета у них, конечно, не было.

Для решения вопроса о систематическом положении археоптерикса большое значение имеет форма головного мозга. Новейшие исследования показали, что их головной мозг, судя по эндокраниальному отливу мозговой коробки, существенно отличался от головного мозга пресмыкающихся и приближался к головному мозгу нынеживущих птиц.

Для понимания места археоптерикса в ходе прогрессивной эволюции наземных позвоночных от рептилий подкласса архозавров до птиц современного типа очень важным является изучение головного мозга этой юрской птицы. Этот вопрос имеет довольно длинную историю. Первое серьезное исследование эндокраниального отлива археоптерикса было произведено Т. Эдингер (1926). Де-Бир (1954а и 1954б), которому принадлежит капитальная монография об археоптериксе, написанная на основе тщательного изучения лондонского экземпляра, в общем подтвердил результаты исследований Эдингер. Он нашел, что полушария головного мозга у этого животного были совершенно гладкие, без каких-либо бороздок, а область эндокраниального отлива, лежащая позади полушарий, представляла средний мозг с его lobi optici, и мозжечок вместе с medulla oblongata помещался позади среднего мозга. Corpus striatum был, по-видимому, мал. В общем де-Бир пришел к заключению, что мозг археоптерикса был подобен по своему типу и по структуре мозгу пресмыкающихся и отличался от мозга всех других известных доныне птиц. Недавно, однако, обнаружилось, что в эту оценку вкралась, по-видимому, довольно существенная ошибка. Ее исправил Г. Дж. Джерисон (1968 и 1969). Этот автор показал, что, при правильном понимании срединной линии, головной мозг археоптерикса оказывается явно птичьим.

Однако, он отмечает существенные отличия мозга археоптерикса от мозга современных птиц. Так, полушария мозга у юрской птицы в общем похожи по очертанию на полушария нынеживущих птиц, но были заметно уже. Зрительные доли у археоптерикса тоже уже, чем у новых птиц. По своему общему облику эндокраниальный отлив археоптерикса является скорее птичьим, чем рептилийным, — просто по своему соответствию головному мозгу. Дело в том, что у пресмыкающихся головной мозг не заполняет всю черепную коробку; в частности, на эндокраниальном отливе пресмыкающегося нет борозды между передним мозгом и средним мозгом. У археоптерикса же эта борозда раз-

вита совершенно четко, так же, как на эндокраниальных отливах нынеживущих птиц. Что касается величины мозга археоптерикса, то сравнение с птицами и рептилиями возможно лишь при учете величины тела животного. В этом отношении археоптерикс занимает промежуточное место между нынеживущими птицами и рептилиями. Таким образом, по словам Джерисона (1968, стр. 1382), и по величине и по форме мозг археоптериска поднялся выше рептилийного уровня и оказался на пути к низшей границе, достигнутой нынеживущими птицами, но еще не дошел до нее. В своей более поздней работе Джерисон (1969, стр. 585) писал, что археоптерикс обладал маленьким головным мозгом, но все-таки птичьим и что по своему головному мозгу это древнее животное зачимает промежуточное место между нынеживущими рептилиями и птицами. Известный орнитолог У. Дж. Бокк (1969) принимает вывод Джерисона о том, что головной мозг археоптериксов был типично птичьим, хотя он уступал по величине мозгу современных птиц, и придает большое значение выводам Джерисона

Мы приблизились к возможности ответить на поставленные нами вопросы о филогенетическом положении археоптериксов. Нет никаких оснований предполагать, что они были прямыми предками «настоящих» птиц, но уже теперь можно сказать, что они были довольно близки к подобным анцестральным формам и принадлежали не к классу пресмыкающихся, а к классу птиц.

Знакомство с золенгофенскими находками, далее, убеждает нас в том, что стадии, представленной археоптериксами, должны были предшествовать какие-то более ранние стадии эволюции позвоночных, уже отклонившихся от исходного ствола двуногих архозавров и развившихся в сторону класса птиц. Еще Ф. Нопча (1907 и 1923б), один из крупнейших знатоков ископаемых рептилий, выдвинул гипотезу «праптицы» — Proavis, стадии более древней, чем стадия к которой принадлежали археоптериксы. В своей статье о происхождении и радиации птиц Бокк (1969, стр. 148) писал: «Континуум (сплошность, непрерывность) эволюционного изменения, ведшего от пресмыкающегося к птицам, может быть подразделена на ряд малочисленных дискретных ступеней: (а) бипедальная лекомоция, (б) древесная жизнь, древолазание, (в) прыганье между деревьями, (г) парашютирование, (д) глиссирование (скольжение по типу глиссера), (е) настоящий полет.

Нопча утверждал, что «праптица» (проавис) была бегающим позвоночным и что полет развился у бегающей формы, которая ускоряла свое движение, пользуясь своими расширенными передними конечностями для того, чтобы освободить нижние конечности от некоторой части веса тела. Голтон (1970, стр. 457) считает эту теорию довольно невероятной, потому что распростертые «руки» затрудняли бы передвижение, а кроме того движение подъема вызывало бы поскальзывание вследствие уменьшенного трения по субстрату. Нам же кажется, что теория Нопчи основана на наивной, механоламаркистской, мысли, будто оперенные крылья могли развиваться вследствие сопротивления, оказываемого воздухом при быстром беге двуногого архозавра (Рис. 36).

Однако Голтон все же думает, что Нопча был прав, когда он подчеркивал значение «беговой» стадии у предков птиц. С этим, по нашему мнению, можно согласиться уже потому, что птицы могли произойти только от двуногих архозавров, а двуногие архозавры передвигались по способу хождения, или беганья, на задних ногах, хотя такой бег мог быть медленным в сравнении с той быстротой локомоции, какую могут ныне развивать не только теплокровные тетраподы, но и ящери-

цы и змеи. Такую «бегающую» или «ходящую» стадию предков птиц могла представлять, по словам Голтона (там же), «предпраптица (Praeproavis), от которой произошла древесная «праптица» (Proavis). Мы не можем здесь разбирать чрезвычайно интересную проблему происхождения птиц, безусловно заслуживающую внимания палеобиологов,

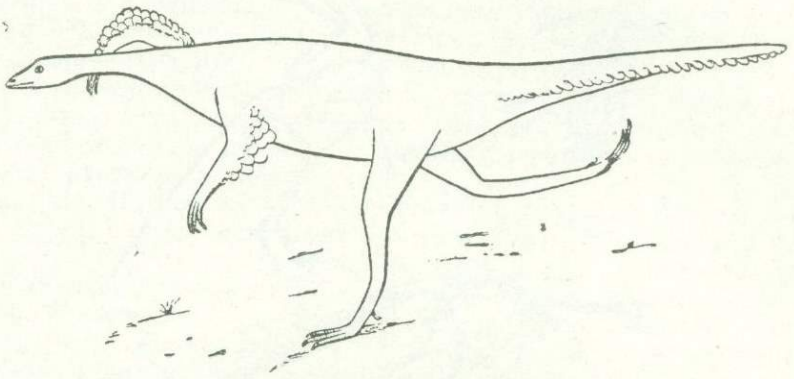


Рис. 36. Proavis — гипотетический предок птиц. По Нопче

орнитологов и филогенетиков. Отметим только, что стадия «двуногой» Praeproavis постулируется не только Голтоном. Бокк (1969, стр. 148), как мы видели, проводил ту же мысль. В стадии двуногой локомоции передние конечности предков птиц освободились от функции хождения, и это было важной предпосылкой для развития летающих животных. Перьевой покров и теплокровность, по Голтону, развились, вероятно, в древесную стадию эволюции этих животных (Голтон, 1970, стр. 459). Филогенетическая ветвь, ведшая к птицам, отклонилась от архозавров, возможно, еще в среднем триасе.

В свете только что приведенных сведений о филогенетической истории древнейших птиц постараемся разобраться в важнейших явлениях ароморфоза, имевших место в эволюции этих форм (рис. 37).

Это представляется довольно трудным в тех случаях, когда речь идет о типах гипотетических, постулируемых по чисто теоретическим соображениям. Можно ли, например, считать ароморфозом происхождение «предпраптицы» от двуногих архозавров?

Ответить на вопрос, из-за отсутствия конкретных данных о соответствующих формах, крайне трудно. Правда, появление предпраптицы было существенным и даже решающим шагом к прогрессивной эволюции совершенно нового класса теплокровных животных. Но, например, не можем сказать, произошли ли в этой стадии сколько-нибудь ощутимые изменения в направлении гомеотермии, которые могли дать возможность этим предкам птиц заметно распространиться за пределы рептилийной экологической зоны, не теряя своего места в этой зоне. Зато первое появление перьевого покрова, хотя бы и самого несовершенного, было, очевидно, существенным ароморфозом. Совершенствование крыльев, первоначально служивших для перепрыгивания с ветки на ветку, затем для парашютирования, потом для глиссирования, парения, далее для полета и в последующем для наиболее активных и сложных форм полета, мы не можем считать «чистой идиоадаптацией» без всякой примеси ароморфоза. Правда, тут ароморфоз не пред-

ставляется в виде внезапного драматического прыжка вверх, но он все-таки вел ко все более широкому использованию надземных пространств путем убыстрения полета и проникновения в физико-географические и особенно климатические зоны, которые ранее были недоступ-

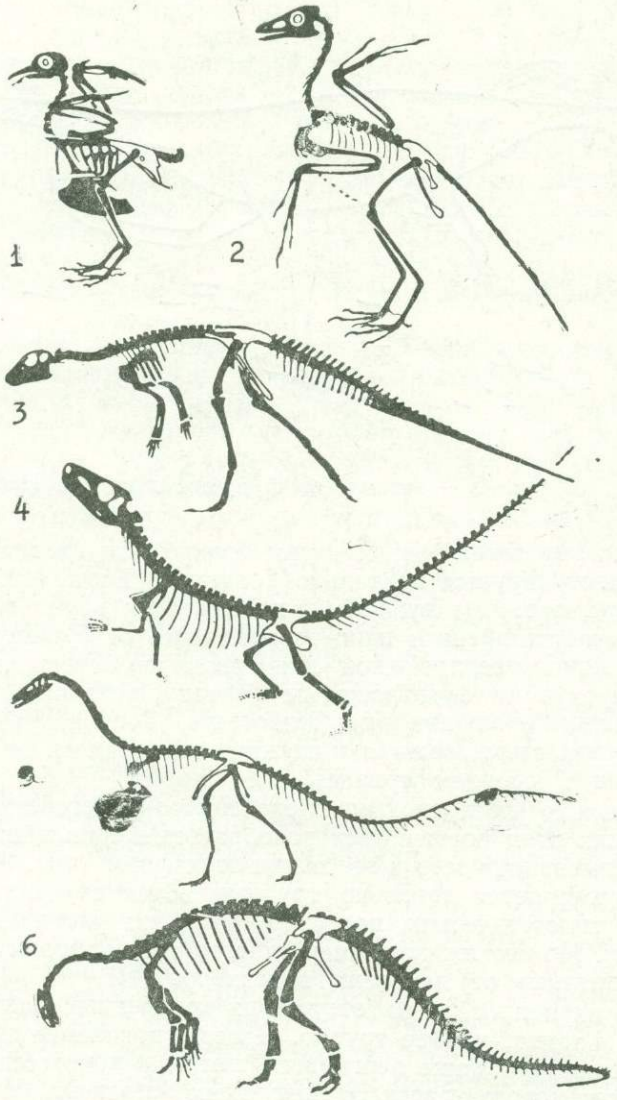


Рис. 37. Скелеты некоторых высших архозавров и птиц. Кости тазового пояса изображены светлыми. 1 — голубь; 2 — Archaeopteryx 3 — птицетазовый дин завр H psilophodon (длина около 1,5 м); 4 — текодонт Euparkeria (длина ок. 0,9м); 5 —целурозавр Caelophysis (длина ок. 2 м): 6—прозавропод Plateosaurus (длина ок. 6,5 м). Из Голтона.

ны предкам. Такие изменения были неразрывно связаны с интенсификацией деятельности мускульной, кровеносной и нервной систем, с дальнейшим усложнением строения всего тела и функций его частей.

Еще в меловом периоде появились многие типы птиц, которые сравнительно мало отличались, по высоте организации, от кайнозойских и нынеживущих птиц

Из меловых отложений с достоверностью известны лишь две формы птиц: Hesperornis и Ichthyornis. Обе были найдены в верхнем мелу штата Канзас, в США. В течение многих десятилетий считалось, что обе они обладали зубами, похожими на зубы мозазавров. В учебниках палеонтологии и в сводках по эволюционному учению, а также в популярных книгах по ископаемым животным, воспроизводились старинные реставрации этих птиц, принадлежащие Ч. О. Маршу (1880). Ревизия этих данных, произведенная Дж. Т. Грегори (1952), показала, что наличие зубов у ихтиорниса, отнюдь не доказано. Что же касается гесперорниса, то хотя зубы найдены совместно с черепами, но они не в челюстях: они рассеяны в породе, хотя и припаялись к черепам (Бокк, 1969, стр. 151). Возможно, что они просто выпали из челюстей гесперорниса, но это нельзя считать доказанным. Таким образом, для окончательного доказательства присутствия зубов у этих птиц необходимы новые краниальные материалы. Так, по крайней мере, думает Бокк, специалист по филогении птиц. Впрочем Ромер (1968, стр. 145) считает доказанным, что гесперорнис был определенно зубастой формой. Таким образом, существование зубастых птиц в верхнем мелу вполне возможно, но не может быть признано совершенно доказанным.

Обе описанные Маршем формы были водоплавающими птицами. Весьма примечателен тот факт, что гесперорнис был лишен передних конечностей. Этот факт может показаться загадочным. Каких-либо других птиц без всяких признаков передних конечностей, даже без каких-либо их рудиментов, мы не знаем. Поэтому здесь мы воздержимся от спекуляций о дегенерации «рук» у гесперорниса. Плодотворный анализ строения этих птиц был бы возможен лишь при условии дальнейшего исследования ископаемых материалов. Так или иначе наличие зубов у гесперорниса вполне вероятно. Возможно и даже вероятно, что ко времени отложения осадков позднемеловой эпохи на участке Канзаса птицы (или, по крайней мере, некоторые из них) еще сохраняли зубы.

Дальнейшее прогрессивное развитие чисто птичьего способа питания и пищеварения вело к исчезновению зубов, к формированию клюва и такой пищеварительной системы, которая делала присутствие зубов лишь помехой для принятия пищи.

Что же касается головного мозга верхнемеловых птиц, то Т. Эдингер (1951), стр. 23) высказывается по этому вопросу очень осторожно. Она находит, что, судя по обломкам эндокраниального отлива, нет никаких данных, которые свидетельствовали бы о сохранении у гесперорниса каких-либо рептилийных признаков мозга. Форма и расположение заднего и среднего мозга у гесперорниса такие же, как у современных птиц. У ихтиорниса же топографические отношения отделов мозга друг к другу и к другим органам головы были, по словам Эдингер, типично птичьими.

Историческое развитие птиц в течение кайнозоя освещается палеобиологическими исследованиями довольно неудовлетворительно. Нет сомнения, что эти материалы будут накопляться, и раскрытие тайн эволюционного прогресса птиц приведет к существенными интересным открытиям. При нынешнем же уровне палеобиологических знаний об ароморфозе птиц на протяжении кайнозоя говорить почти невозможно.

Симпсон (1946, стр. 83), известный своими работами по ископаемым пингвинам, писал: «С точки зрения структурной эволюции едва ли

будет преувеличением, если мы скажем, что птицы не эволюировали с миоцена». А если с миоцена среди птиц не замечена никакая «структурная эволюция» вообще, то тем более трудно уловить ароморфоз, прогрессивную эволюцию пернатых за это время. «Структурная эволюция» птиц с палеогена совершенно несомненна и довольно значительна, но уловить моменты ароморфоза не удается пока и за этот, более значительный отрезок времени. Однако тут речь идет о прогрессивных изменениях именно скелета. Что же касается эволюции в широком смысле, эволюции систем органов, не сохраняющихся в ископаемом состоянии, а также эволюции физиологических особенностей и поведения, то соображения косвенного порядка приводят нас к полной уверенности в том, что такие изменения должны были происходить в течение палеогена и неогена. Более того, те крупные достижения в эволюции птиц, о которых мы можем судить на основе данных изучения современных форм этого класса, убеждают нас, что эти достижения были безусловно ароморфическими.

В процессе ароморфической эволюции птиц, без сомнения, возрастала не только способность полета, но и способность широкого и разностороннего использования этого способа передвижения в жизненном цикле популяций отдельных видов. Известно, как велика роль перелетов в жизни очень многих летающих птиц. Эти перелеты существуют не для того, чтобы вызывать восхищение и изумление поэтически настроенных наблюдателей: они имеют колоссальное жизненное значение для форм, сильно различающихся между собой по другим экологическим особенностям. И это замечательное свойство появилось у птиц, конечно, не сразу же после возникновения Neornithes, — птиц нового типа: оно развивалось, очевидно, в течение всего кайнозоя (а может быть, и части мелового периода).

Вспомним, какое большое значение имеет в жизни птиц восприятие звуков. Это отчасти связано с высоким уровнем быстрой и сложной локомоции, что делает возможным коммуникацию особей, находящихся на значительном расстоянии одна от другой. Звуковые сигналы и так называемое пение птиц играют большую роль в период спаривания, размножения и заботы о потомстве. В. Д. Ильичев (1968) справедливо подчеркивал значение адаптации слуховой системы птиц в их эволюции. Он решительно возражал тем сравнительным анатомам, которые думали, что «переход от рептилий к птицам по этому признаку никак не является ароморфическим» (там же, стр. 31). Он ссылается на способность птиц к имитации и к использованию звуковых сигналов чужих видов и на другие факты, свидетельствующие о высоком уровне звукового анализа. Звуковой анализатор выступает как целостная система, его функционирование определяется сложным взаимодействием различных адаптаций. «Рептилийный тип слуховой системы, — пишет он (там же, стр. 46), — завершился двумя, а не одним ароморфозом, один из которых дал слуховую систему птиц, а другой — слуховую систему млекопитающих». Нам, однако, кажется, что эта фраза несовсем правильно передает истинный ход событий. Мы еще не знаем, насколько существенной была перестройка структуры и функционирования звуковых анализаторов при переходе от пресмыкающихся к первым птицам в триасе или в юре (до появления археоптерикса) в момент возникновения первых птиц. Этот процесс входил, очевидно, в состав эволюционного прогресса, но у нас нет оснований думать, что он выразился в более интенсивном усовершенствовании слуховой системы, чем последующее прогрессивное совершенствование ее в классе птиц на протяжении остального мезозоя и кайнозоя. Гораздо вероят-

нее, что этот процесс (то есть ароморфическая эволюция) продолжался не только в тех же темпах, как при формировании птиц, но с возрастающими темпами при бурном расцвете птиц в позднем мелу и раннем кайнозое (а может быть и в позднем кайнозое). Совершенствование слуховой системы было, без всякого сомнения, явлением широкого адаптационного значения, позволявшим и оставлять за собой прежнюю адаптивную зону, и переходить в новые, еще не освоенные данной группой, адаптивные зоны. Восходящая эволюция птиц не была «одноактным» событием; одна должна была протекать в течение долгого времени. В таких условиях ее, конечно, трудно резко отделить от процесса перехода из одной ниши в другую без повышения организации. Но иное понимание эволюции, с резким разделением моментов ароморфического взрыва и периодов «плавного» алломорфического развития, не соответствовало бы действительному ходу эволюции.

Общеизвестно огромное биологическое значение аллэстетического оперенья в жизни птиц: формы, величины и окраски парьев. Изменения таких особенностей — они происходили относительно быстро, ибо по этим признакам зачастую сильно различаются формы одного и того же рода — имели несомненно адаптивное значение, потому что иначе они не могли развиваться в силу естественного отбора и той его формы, которая носит название полового отбора (Давиташвили, 1961а). Такие преобразования могли совершаться только на основе способности, выработанной путем прогрессивной эволюции.

Ознакомление с важнейшими фактами аромофоза в истории птиц наводит нас на мысли, могущие иметь большое значение в понимании эволюционого прогресса и его закономерностей.

Так же, как в эволюции других классов позвоночных, переход от «низшего» класса к «высшему» не был внезапным взрывом. Первоначальный ароморфоз при формировании класса птиц был сопряжен с переходном в промежуточную экологическую зону, — зону, открывавшую возможность проникновения в соседнюю экологическую область, еще не освоенную данной группой организмов. После того, как у птиц выработался первый и потому несовершенный перьевой покров и возникла способность пользоваться передними конечностями для перепрыгивания с ветки на ветку, держась в воздухе с помощью покрытых перьями передних конечностей, дальнейший ароморфоз шел последовательно с возрастающими темпами и привел к овладению наиболее широких пространств земной поверхности. Ароморфоз был не «разовым» внезапным актом, а длительным процессом.

Отметим еще одну сторону эволюции архозавров в направлении освоения воздушной стихии. Общеизвестно, что более ранними, чем птицы, завоевателями воздуха были, из позвоночных, птерозавры. Они пришли к господствующему положению и достигли широчайшего распространения в мезозое. Pteranodon из верхнего мела был крупнейшим летающим животным на нашей планете, превосходя по величине все ископаемые и нынеживущие формы птиц. Господство птерозавров продолжалось довольно долго и после появления птиц. Затем, еще в позднемеловую эпоху, птерозавры полностью вымирают. По нашему мнению, это зависело от широкого распространения птиц и общей прогрессивной эволюции биоса суши в целом.

Птицы были организованы существенно выше, чем птерозавры. Поэтому, после десятков миллионов лет господства в своей экологической зоне, птерозавры должны были уступить свое место птицам (Давиташвили, 1969). Оба эти таксона вышли, вероятно, из недр одной группы рептилий — из группы двуногих архозавров. В процессе исторического

развития птерозавры опередили птиц, а затем были вытеснены птицами. Такое явление соответствует закону В. О. Ковалевского. К этому факту мы вернемся в разделе книги, где мы постараемся сформулировать общие закономерности эволюционного прогресса в развитии биоса.

При оценке прогресса в историческом развитии птиц нельзя не отметить еще один факт общего значения. В разных классах позвоночных, первичноводных и наземных, встречаются явления живородности. Существуют живородящие рыбы, а также живродящие земноводные и пресмыкающиеся. Почти все нынеживущие млекопитающие — живородящие формы. Между тем среди колоссального разнообразия современных птиц нет ни одной живородящей фомы. Нельзя сказать, чтобы этот факт ускользнул от внимания орнитологов. К. Симкис (1962) посвятил этому вопросу специальную статью. Существуют даже теории, пытающиеся объяснить этот примечательный факт. Мы, однако, воздержимся от анализа этих теорий, тем более, что ни одна из них не представщиеся объяснить этот примечательный факт. Мы, однако, воздержимся от анализа этих теорий, тем более, что ни одна из них не представляется нам вполне приемлемой. Можно сказать, что какие-то самые основные черты строения и жизни птиц, исключали возможность возникновения вивипарии. Этот показательный пример иллюстрирует то положение, что прогрессивное развитие всегда связано с утратой возможности каких-то адаптаций — даже таких, какие могут оказаться очень полезными в некоторых жизненных обстановках.

ГЛАВА ТРИНАДЦАТАЯ

О НЕКОТОРЫХ ЯВЛЕНИЯХ АРОМОРФОЗА В ИСТОРИИ МЛЕКОПИТАЮЩИХ

Те позвоночные, которые ныне относятся к классу Mammalia, составляют колоссальное сборище форм, ископаемых и нынеживущих, едва ли удовлетворяющее требованиям филогенетической систематики. Это — высокоорганизованные животные, совокупность которых занимает наиболее видное место в фауне позвоночных. В их филогенетической истории наблюдаются наиболее яркие и наглядные примеры эволюционного прогресса. Мы не имеем возможности рассмотреть здесь все крупные явления ароморфоза в развитии этих организмов. Ограничимся разбором отдельных случаев ароморфической эволюции животных этой группы. На этих примерах мы постараемся показать, как велико значение анализа эволюционного прогресса этих животных для освещения общих закономерностей восходящего развития животного мира.

Прежде всего нам придется коснуться вопроса о происхождении «класса» так называемых млекопитающих и об основных моментах его становления. Без этого невозможно приступить к освещению явлений ароморфоза.

За последние годы достигнуты выдающиеся успехи в изучении древнейших, мезозойских, представителей этой группы. Обнаружение юрских, особенно же меловых млекопитающих бросает обильный свет на причины вымирания мезозойских групп рептилий, — преимущественно наземных, но также и водных, особенно морских. До недавнего времени исчезновение динозавров, птерозавров ,ихтиозавров, плезиозавров, мозазавров и некоторых других мезозойских пресмыкающихся представлялось неразрешимой загадкой. Для объяснения их вымирания привлекались самые невероятные факторы. Мы (1969), а также Л. К. Габуния (1969), постарались показать, что в экстерминации этих групп рептилий видное, во многом решающее, участие принимали

теплокровные позвоночные, относимые к классам млекопитающих и птиц. Мы не будем повторять здесь то, что по этому поводу было сказано в нашей книге о причинах вымирания организмов (1969). Отметим лишь, что, как это будет видно из дальнейшего, новейшая литература содержит многочисленные данные, подтверждающие наше понимание этих причин. Экстерминация мезозойских групп рептилий зависела от коренного изменения состава экосистем, что было вызвано,

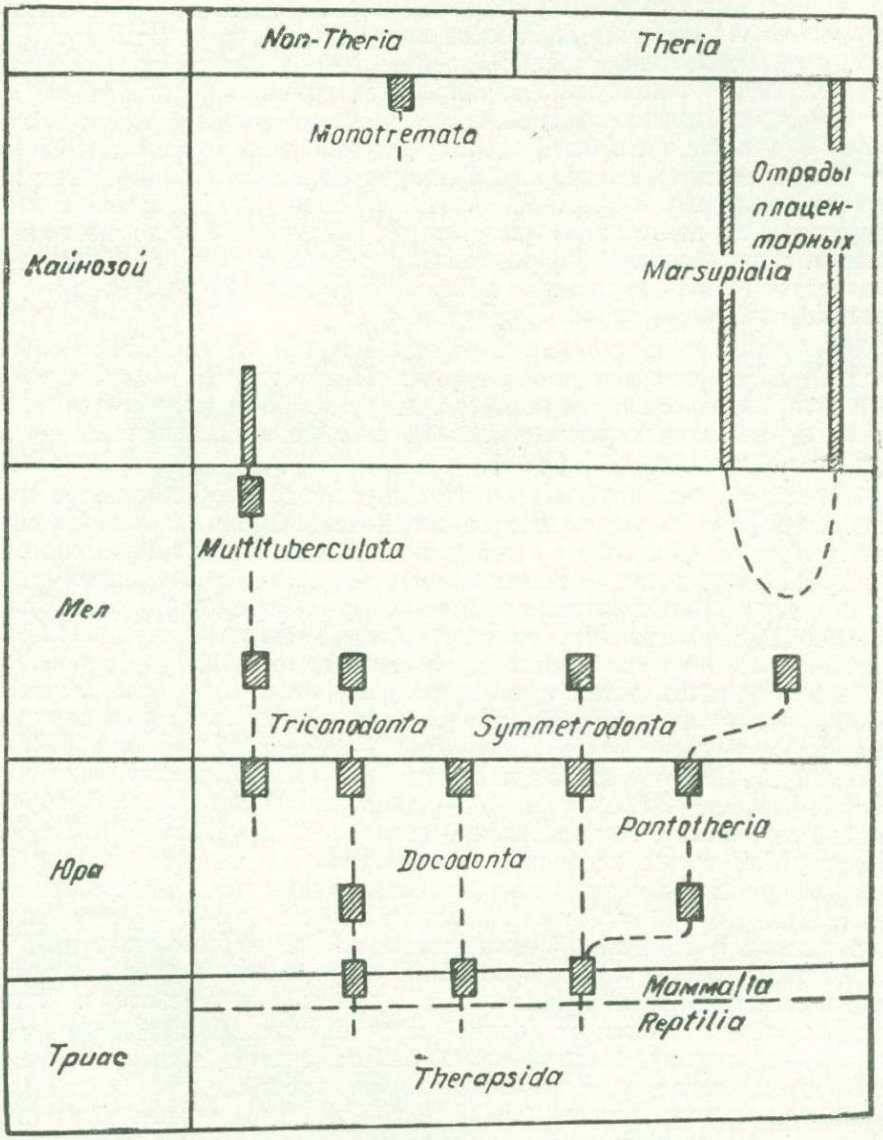


Рис. 38. Схема геохронологического распределения и вероятных филогенетических отношений основных групп, относимых к классу млекопитающих. По Паттерсону и Клеменсу.

главным образом, распространением теплокровных тетрапод и, вероятно, сопровождавших их паразитов и врагов из разных классов органического мира. Следовательно, вымирание упомянутых групп рептилий

было связано с прогрессивным развитием млекопитающих и птиц. В нашем понимании вымирание многих — правда, далеко не всех — низкоорганизованных животных и растений вызывалось эволюционным прогрессом других групп живых существ. Поэтому при рассмотрении причин вымирания органических форм нам пришлось неизбежно коснуться проблемы эволюционного прогресса.

На рис. 38 дается схема геохронологического распространения и предполагаемых филогенетических отношений основных групп млекопитающих в обычном понимании этого класса. Многобугорчатые существовали, судя по расшифрованной геологической летописи, от поздней юры до раннего палеогена; триконодонты, возможно, от позднего триаса (а может быть со средней юры) до конца раннего мела; симметродонты, появившиеся, быть может, еще на грани триаса и юры (или только в поздней юре), дожили примерно до конца раннего мела; пантотерии, возможно, существовали от средней юры до раннего мела; сумчатые и плацентарные известны от позднего мела до настоящего времени. Что касается однопроходных (утконос и ехидна), то их остатки встречены лишь в самых верхах кайнозоя той же области, где представители этой группы живут ныне.

К середине позднего мела от одной и той же предковой группы обособились сумчатые и плацентарные. Признаки, по которым различаются палеобиологами верхнемеловые сумчатые и плацентарные, конечно, не относятся к репродуктивной системе этих животных — она остается неизвестной.

Изучение мезозойских млекопитающих представляет большие трудности. Во-первых, в распоряжение исследователей попадает лишь обломочный материал, обычно — только те или иные части зубной системы. Во-вторых, даже такие несовершенные материалы известны преимущественно с ограниченных территорий (некоторые местонахождения Северной Америки, Западной Европы и Монголии и довольно скудные находки, сделанные в других местах). Можно надеяться, что дальнейшие поиски в других областях приведут к результатам, которые позволят палеобиологам гораздо полнее представить историческое развитие этих животных в течение мезозоя, особенно — мелового периода. Тем не менее в настоящее время уже имеются очень интересные сведения о меловых сумчатых и плацентарных, — двух основных таксонах группы Theria. Эти сведения имеют прямое отношение к проблеме ароморфоза и будут рассмотрены несколько дальше. Что же касается других мезозойских групп так называемых млекопитающих, то надо прежде всего отметить, что их отнесение к классу Mammalia вызывает у специалистов большие сомнения. Ученые высказывают уверенность в том, что эти филогенетические линии произошли от рептилий Therapsida совершенно независимо от млекопитающих в строгом смысле слова. Линия многобугорчатых тянется от верхней юры до нижнего палеогена включительно; эту группу, следовательно, нельзя считать только мезозойской. Впрочем всегда надо помнить, что фиксирование начала и конца установленной геологической летописи той или иной группы отнюдь не означает моментов возникновения и окончательного вымирания данного таксона: момент реального возникновения его предшествует появлению его в летописи, а момент окончательно вымирания наступает позже, часто значительно позже, исчезновения таксона из летописи.

Другие существовавшие в мезозое группы, кроме сумчатых и плацентарных, — докодонты, триконодонты, симметродонты и пантотерии (исчезают из летописи в мезозое: первая из этих групп на грани между юрой и мелом, а остальные — в нижнем мелу) отличаются

одна от других, а также от териев, своеобразием строения зубной системы. Но так как все эти таксоны, за исключением многобугорчатых, в ископаемом состоянии представлены почти только зубами, при нынешнем состоянии знаний едва ли можно судить о высоте организации этих животных на основе их морфологических признаков. Поскольку, однако, эти таксоны, имевшие довольно широкое географическое и, вероятно, экологическое, распространение, исчезли из всех ниш, которые они занимали, можно думать, что они были организованы, в общем, ниже, чем сосуществовавшие с ними теории, их опрезованы, в общем, ниже, чем сосуществовавшие с ними терии, их опрели (1969), по всей вероятности, принимали активное участие в экстерминаци инекоторых мезозойских наземных пресмыкающихся.

Терии — сумчатые и плацентарные — являются настоящими млекопитающими, и их филогенетическая история имеет большое значение для понимания закономерностей эволюционного прогресса. Остановимся на вопросах происхождения и исторического развития этих групп. К середине позднего мела сумчатые и плацентарные эволюпровали, по-видимому, из одного общего пантотериевого ствола (У. А. Клеменс, 1968, стр. 3). Говоря об ископаемых представителях этих двух групп, мы, повторяем, не имеем прямых указаний на характерную для каждой из них репродуктивную систему. По имеющимся данным, большинство исходных линий сумчатых вымерло к концу мела, а сохранились лишь дидельфиды, которые дали начало всем кайнозойским формам этой группы. Большинство линий меловых сумчатых имеет североамериканское происхождение. В осадках древнее границы между мелом и кайнозоем сумчатые представлены обильно. Поскольку непосредственно выше они исчезают, может возникнуть вопрос, не приурочены ли к этому геологическому моменту какие-либо крупные климатические, физико-географические, особенно климатические или флористические изменения, которые могли бы вызвать вымирание разных таксонов. Таких изменений, как утверждает Дж. А. Лиллегравен (1969, стр. 7), не было. Этот автор высказывается за то, что вымирание сумчатых на материке Северной Америки в позднем мелe было вызвано приходом туда сравнительно высоко организованных (анатомически, физиологически и поведенчески) плацентарных млекопитающих.

Верхи толщи эдмонтон (верхняя часть верхнего мела) — в Северной Америке древнейшая свита, где эутерии не уступают сумчатым ни по таксономическому составу, ни по численности экземпляров (Лиллегравен, 1969, стр, 113). Весьма примечательно, что млекопитающее Cimolestes magnus, первоначально описанное из толщи эдмонтон, но встречающееся также в более молодой толще лэнс, было крупным животным с довольно примитивной зубной системой, но приспособленным к хищному образу жизни. Подчеркиваем этот факт потому, что ученые, отрицающие роль млекопитающих в экстерминации динозавров, пытались обосновать свой взгляд тем, что млекопитающие позднего мела были якобы слишком маленькими зверьми для того, чтобы представлять какую-либо опасность для динозавров — ящеротазовых и птицетазовых. Нам кажется, что теперь теряет силу последний, и без того, впрочем, слабый, аргумент сторонников этого взгляда.

Теперь известно, что в позднем мелe было довольно много разнообразных плацентарных млекопитающих.

Верхняя часть толщи эдмонтон, в Канаде, представляет верхи мела. Там найдены остатки плацентарных, которые относятся к двум

отрядам: насекомоядных (семейство Leptictidae) и дельтотеридий (семейство Palaeoryctidae). Род Gypsonictops, из лептиктид, обычный в толще лэнс и редкий в толще эдмонтон, быть может, близок к предкам кайнозойских лептиктид, эринацеид, пантолестид, приматов и грызунов. В меле Северной Америки род Cimolestes, из палеоректид, испытал более глубокую радиацию, чем Gypsonictops. Лиллегравен (1969, стр. 7) считает возможным, что Cimolestes magnus был общим предком гиенолонтидных и оксизидных хищных, а менее крупный новый вид рода Cimolestes, вероятно, представляет собой примитивную стадию в развитии миацид, а затем хищных из фиссипедий и пиннипедий. Возможно, что к тому же роду Cimolestes должны быть отнесены некоторые формы, описанные под другими названиями. Лиллегравен думает, что Procerberus из толщи хелл-крик, в Монтане, принадлежит к дельтатеридиям, а не к лептиктидным насекомоядным, как это предполагалось другими авторами. В толще эдмонтон не был встречен Protungulatum, наиболее примитивный из найденных доныне кондиляртр.

Лиллегравен утверждает, что лептиктиды и палеориктиды обособились одни от других, начиная с кампана, но имеют многие общие черты, которые чужды сумчатым. «Высокая спетень зутерийной специализации, — пишет этот автор (1969, стр. 7), — была, вероятно, достигнута в кампане». Что касается общего предка сумчатых (метатериев) и плацентарных (эутериев), то Лиллегравен высказывает мысль, что сумчатые отклонились от него меньше, чем плацентарные «Раннемеловой терийный предок был, — как говорит этот автор (1969, стр. 8), — скорее метатерийным по степени своего развития».

Этот автор считает вероятным, что сумчатые и плацентарные обособились одни от других в самом раннем меле.

Обнаружение в верхнем меле довольно многочисленных и разнообразных эутерий имеет большое значение для изучения явлений ароморфоза и закономерностей эволюционного прогресса. Стало несомненным, что начало эволюции этих высших млекопитающих относится ко времени господства мезозойских рептилий. Нельзя не согласиться с мнением тех исследователей, которые считают родиной древнейших плацентарных зону, лежащую за пределами того пространства, где господствовали мезозойские группы рептилий, но, по видимому, в непосредственной близости от границ этого пространства. Именно там экологические условия были относительно неблагоприятными для динозавров и других мезозойских пресмыкающихся и довольно благоприятными для представителей млекопитающих, эволюировавших по пути ароморфоза. По осуществлении важнейших достижений, к числу которых относятся качественно новые совершенные формы заботы о потомстве, эутерии получили возможность широкого расселения по суше, а затем, в связи с приспособлением к жизни в море, — в водах морей и океанов.

Имеются веские доводы утверждать, что мезозойские плацентарные вытеснили большинство сумчатых и что обеим этим группам — особенно же плацентарным — принадлежит крупная роль в экстерминации чисто мезозойских групп рептилий.

Нам остается теперь рассмотреть вопрос, чем же именно плацентарные превосходят и превосходили сумчатых по высоте организации.

Для этого нам придется обратить к данным морфологии и сравнительного эмбриогенеза метатериев и эутериев. При этом мы воспользуемся исследованиями Г. А. Шмидта (1967 и 1968), Лиллегравена (1969), Г. Б. Шармана (1970) и некоторых других авторов.

У плацентарных мочеточники располагаются с внешней стороны от каждого мюллерова канала и, таким образом, не могут мешать срашиванию мюллеровых каналов.

У зародыша сумчатых мочеточники оказываются с внутренней стороны от мюлеровых каналов, которые, следовательно, не могут срастаться друг с другом. В строении яйца и яйцевых оболочек у сумчатых гораздо более общих признаков с яйцекладущими амниотами, чем у плацентарных. Яйца у сумчатых покрыты белковой оболочкой и скорлупой. У плацентарных скорлупа яйца исчезла. Подчеркивая эти и другие особенности, указывающие на относительную примитивность сумчатых, Г. А. Шмидт (1967, стр. 17) утверждает, что два таксона живородящих млекопитающих, плацентарные и сумчатые, преемственно друг с другом не связаны: «Каждый из них произошел независимо от какой-то группы яйцекладущих млекопитающих, обладавшей неличиночным типом эмбриогенеза».

У всех сумчатых новорожденный, по словам Г. А. Шмидта (там же, стр. 25), представляет собой ранний предплод: он лишен зрения и слуха, обладает хорошо развитым обонянием и осязанием. «У крошечного новорожденного сумчатых хорошо развита мускулатура передних конечностей и шеи, что́ позволяет ему ускоренно передвигаться по брюху матери, переходя в сумку и влезая на сосок».

Все плацентарные имеют более длительное внутриутробное развитие, так как обладают аллантоидной плацентой (Г. А. Шмидт, 1968, стр. 89). У плацентарных имеется ранний эмбриональный орган, доставляющий зародышу пищу и кислород, — трофобласт.

Г. А. Шмидт (1967, стр. 28) высказывает интересные гипотетические соображения об эволюции основных различий между древнейшими сумчатыми и древнейшими плацентарными.

Главное отличие сумчатых от плацентарных в эмбиогенезе заключается, по Г. А. Шмидту (1968, стр. 176), в том, что «у всех сумчатых новорожденный — это нежный маленький предплод, вынужденный переползать от места выхода из тела матери до места входа в сумку». Соответственно этому все сумчатые живут в условиях тропического и субтропического климата, «так как роды у сумчатых в условиях более холодного климата означали бы смерть новорожденного» (там же).

Особенности эмбриогенеза плацентарных возникли, по Г. А. Шмидту, в совершенно иных условиях, чем у сумчатых. «Надо признать, — пишет этот автор (1968, стр. 177), — что одним из важнейших условий, определивших особенности эмбриогенеза у плацентарных, была эволюция плацентарных в условиях холодного климата, исключавшего возможность выхода новорожденного наружу в ином состоянии, чем в том, в каком он помещается после рождения в гнездо». И вот, из этого основного обстоятельства и вытекли, по Г. А. Шмидту, остальные особенности развития плацентарных, а именно (1) уничтожение яйцевой скорлупы и белковой оболочки как средства питания раннего зародыша и (2) возникновение целостного трофобласта.

Не вдаваясь в подробности эволюции эмбриогенеза у терий, заметим, что соображения Г. А. Шмидта представляются нам вероятными. Возникновение сумчатых было, без всякого сомнения, крупным ароморфозом, но эти животные могли существовать, по-видимому, только в условиях теплого климата прежде всего в силу особенностей их эмбриогенеза. Впрочем, географический ареал их нынешнего распространения нельзя, конечно, объяснять просто их привязанностью к субтропическому и тропическому климату: их распространение зависело, прежде всего, от «давления» со стороны более высокоорганизованных плацентарных млекопитающих. Это было главной причиной их исчезновения в Северной Америке (Лиллегравен, 1969, стр. 115). Клеменс (1968, стр. 8) предполагает, что сумчатые имеют североамериканское

происхождение. Но ведь они распространились в Евразию. Это была довольно мощная ветвь, хотя перспективы эволюции плацентарных были гораздо более широкими. Мы вправе предположить, что сумчатые представляли собой более раннюю ветвь териев, а плацентарные — более позднюю. По эмбриогенезу сумчатые гораздо ближе к яйцекладущим рептилиям, чем плацетарные. «Хотя расположение урогенитальных протоков на первый взгляд кажется своеобразным, анализ их онтогенетического развития и пространственного положения указывает, — как утверждает Лиллегравен (1969, стр. 114), — на любопытную мозаику рептилийных и типично-маммалийных признаков».

Для достижения того состояния эмбриогенеза, которое свойственно плацентарным, предкам этих животных нужно было пройти более длинный и более сложный путь. Они прошли его, однако, довольно быстро. С этим было связано, в частности, увеличение длительности беременности.

Нетрудно видеть, что филогенетическая история териев и их двух основных подразделений — сумчатых и плацентарных — является убедительный пример явлений, соответствующих закону В. О. Ковалевского.

Из предыдущего видно, что исследователи склонны связывать генезис сумчатых и плацентарных с определенными климатическими условиями. Это представляется нам вполне закономерным: даже такие высокоорганизованные животные, как терии, должны были зависеть от абиотических условий среды. Первые сумчатые зависели от их колебаний больше, чем плацентарные. Воздействие внешних условий на эволюирующие организмы сильнее в периферических частях экологических ареалов, чем во внутренних. Там, близ рубежей экологической зоны данного таксона, вызываемая влиянием среды изменчивость особенно интенсивна. Это является благоприятным условием для творческого действия естественного отбора, для высоких темпов эволюции. Поэтому мы считаем вполне вероятным, что плацентарные возникли в условиях, представлявших некоторые трудности для существования их непосредственных предков, а не в оптимальных условиях для существования этих последних. Такие условия могли быть на относительно возвышенных участках суши, где климат был более или менее суровым.

Пускаясь в рассуждения об эволюционном прогрессе древнейших меловых сумчатых и плацентарных, мы, конечно, должны помнить, что по признакам скелета и зубной системы судить о принадлежности тех или иных форм к сумчатым или плацентарным нужно с большой осторожностью. Даже те остеологические черты, которые, казалось бы, позволяют нам отличать одну от другой эти две группы, могут вводить, и действительно вводили исследователей в заблуждение. Например, еще недавно считалось, что отогнутый угол нижней челюсти свойствен только сумчатым. Об этом можно прочесть в хороших современных учебниках палеозоологии позвоночных. Однако такие меловые формы, как Gypsonictops hypocnus, Cimolestes cerberoides и Cim. magnus, совершенно уверенно относимые специалистами к плацентарным, имеют ангулярные отростки, слабее развитые, чем у типичных сумчатых, но определенно отогнутые. По словам Лиллегравена (1969, стр. 113), представляется вероятным, что отогнутый угол был примитивным признаком предковых териев и исчез у представителей различных линий зутериев. Аналогичный случай представляет так называемая сумчатая кость: это тоже, по-видимому, примитивная структура всех древнейших Theria, сохранившаяся только у сумчатых, служа у них для прикрепления брюшных мускулов и, вероятно, для повышения абдоминальной ригидности (жесткости), особенно у самок в связи с ношением детенышей (Лил-

легравен, 1969, стр. 115). Однако подобные трудности нельзя считать непреодолимыми препятствиями при отнесении ископаемых форм к тому или иному из двух основных таксонов териев.

Палеобиологическая история разных отрядов плацентарных располагает материалами, имеющими огромное значение для учения об эволюционном прогрессе. Но так как в этой нашей работе мы собираемся рассмотреть лишь основные закономерности ароморфоза в развитии биоса, мы не можем дать обзор явлений ароморфоза во всех основных группах плацентарных. Коснемся лишь немногих из главных таксонов этих животных, и притом воздержимся от анализа подробностей, который потребовал бы написания многотомного труда. Этим, по нашему мнению, занимаются и еще усерднее будут заниматься многие специалисты из необиологов и палеобиологов.

Здесь остановимся прежде всего на отряде непарнопалых копытных.

Раннюю историю отряда непарнопалых изучает американский палеобиолог Л. Б. Радинский (1969). Этот отряд содержит надсемейства Equcidea, Tapircidea, Chalicotheriidea, Brontotheriidea, Rhinocerotoidea. В ранпеэоценовой истории этих групп без детального их изучения трудно усмотреть крупные ароморфические явления. Но позже происходили изменения которые едва ли могут быть уложены в рамки простого алломорфоза. Примечательно, что в эволюции этих черт наблюдаются резко выраженные явления параллелизма и конвергенции. Теоретически рассуждая, если в филогенезе различных групп, довольно заметно различающихся одна от другой по своим экологическим особенностям и занимающих различные экологические зоны, наблюдается явный параллелизм, то приходится подозревать, что эти черты представляли собой адаптации широкого значения, полезные не только в узкой нише, но в разных нишах, в разнообразных обстановках. Если это подтверждается фактами, то перед нами бесспорный эволюционный прогресс, или ароморфоз. «Одним из наиболее разительных аспектов ранней эволюции Perissodactyla, — по Радинскому (1969, стр. 323), — является высокая степень параллельной эволюции». Уже в эоцене большинство предкоренных претерпело моляризацию, то есть уподобилось коренным, у лошадеобразных Lophiotherium, Anchilophus, Epihippus и Palaeotherium, у тапирообразных Chasmotherium, Colodon и Deperetella и носорогообразного Epitriplopus.

Моляризация предкоренных зубов существенно повышает, интенсифицирует жевательную функцию зубного аппарата, делает его более эффективным для переживывания жесткой пищи, поедания относительно твердых частей растений. Таким путем значительно расширялась диета этих животных независимо от локальных условий среды. Существенного изменения экологической зоны могло и не быть — по всей вероятности, все эти древнейшие непарнопалые жили в лесах. Таким образом, в эволюции палеогеновых фитофагических животных рассматриваемого здесь отряда происходило бесспорное расширение биотопа, в котором они обитали, — ароморфическая эволюция. Экологические возможности возрастали, хотя, конечно, в довольно умеренной степени: такая прогрессивная эволюция не открывала перспектив очень значительной экспансии.

Одновременно существенное восходящее развитие претерпевал головной мозг непарнопалых. Однако этот вопрос, как очень важный для понимания эволюционного прогресса, мы рассмотрим особо.

В дальнейшей эволюции непарнопалые надсемейства лошадеобразных испытывают знаменательные изменения, описываемые во многих монографических исследованиях. Известно, что в ходе филогенеза ко-

ренные и предкоренные зубы у них становятся все более высококоронковыми, а ноги, становясь все более приспособленными к бегу на твердой почве преимущественно открытых пространств, испытывают редукцию всех пальцев, кроме третьего, который значительно усиливается. Такие изменения, действительно, означают выход в степи и вообще открытые пространства, покрытые травянистой растительностью. Однако и тут дело едва ли обходится без ароморфоза. Во-первых, совершенствование зубной системы в сторону приспособления к питанию все более жесткой растительностью открывало возможность продвижения в направлении пространств, все более бедных влагой. И тем не менее сохранялась возможность существовать на менее сухих степных участках. Это, конечно, уже означает некоторый ароморфоз. Во-вторых, совершенствование локомоции в направлении все более быстрого бега делало возможным покрывать все более и более обширные пространства, а это тоже было приспособлением широкого значения, полезным в различных условиях пространств, покрытых травянистыми формациями.

Наконец, все такие изменения в скелете, мускулатуре, кровеносной системе, органах слуха и зрения были сопряжены с совершенствованием не только периферической, но и центральной нервной системы и, что особенно важно, головного мозга, главное — мозговых полушарий.

Ароморфические изменения, подобные тем, которые мы только что отметили у непарнопалых копытных, хорошо известны и в других крупных группах плацентарных — наземных, летающих и водных, фитофагических и плотоядных; но здесь мы не будем их рассматривать. Некоторые из них будут упомянуты в связи с рассмотрением восходящего развития головного мозга млекопитающих.

Тут мы остановимся на так называемой адаптивной и инадаптивной редукции конечностей парнопалых, как понимал эти явления В. О. Ковалевский. Дело в том, что при изучении прогрессивной эволюции естественно возникает вопрос, какое отношение к ароморфозу имеют явления, подчиненные закону В. О. Ковалевского. Иногда, например, высказывалась мысль, что «адаптивная редукция» и вообще «адаптивная эволюция» относится к сфере ароморфоза, а «инадаптивная редукция», «инадаптивная эволюция» должна быть понимаема только как алломорфоз или даже регрессивная эволюция.

Прежде всего нам приходится отметить, что выражения «адаптивная» редукция и «инадаптивная» редукция явно сбивчивы и неудобны. В. О. Ковалевский мог ими пользоваться, пока касался их более или менее мимоходом. Поскольку нам приходится подвергать эти явления специальному анализу, мы нуждаемся в более подходящей и более точной терминологии. «Адаптивную» (по В. О. Ковалевскому) эволюцию мы предлагаем называть ольбоморфозом, от греческого ὄλβος — счастье, благоденствие, преуспеяние, а противоположное понятие «инадаптивной» (по В. О. Ковалевскому) эволюции — анольбоморфозом, от греческого ἄνολβος — несчастный.

Выяснение закона «инадаптивной» и «адаптивной» эволюции было одним из блестящих обобщений В. О. Ковалевского. Этот закон был подмечен гениальным палеобиологом—дарвинистом при изучении филогенеза костей запястья, пясти, предплюсны и плюсны парнопалых копытных Artiodactyla. Два способа эволюции этих костей иллюстрируются рис. 39. Суть это явления заключается в том, что при эволюции в направлении приспособления к быстрой локомоции, путем редукции скелета ноги, в одних случаях сохраняются исходные, «традиционные» соотношения между отдельными костными элементами, а в других эти соотношения перестаиваются в сторону улучшения аппарата передвижения. Адаптация по первому способу (анольбоморфическому) может

быть осуществлена быстрее, потому что она происходит без коренной ломки строения скелета конечностей, которая неизбежна при адаптации по второму способу (ольбоморфическому). Однако второй способ приводит к лучшим результатам, и потому, когда распространяются ольбоморфические формы, они довольно быстро вытесняют анольбоморфические. В этой книге мы рассмотрим ряд примеров, подтверждающих закон В. О. Ковалевского. Один из таких примеров можно указать в истории сумчатых и плацентарных, о чем мы уже говорили в этой главе. Сумчатые возникли и начали распространяться, по-видимому, несколько ранее плацентарных. Об этом свидетельствует фауна млекопитающих Австралии. Сумчатые предки ее появились на этом материке ранее, чем в прилегающих частях юго-восточной Азии возникли популяции плацентарных. В противном случае плацентарные попали бы в Австралийскую область в меловом периоде и получили бы там по меньшей мере такое же распространение, как сумчатые. Мы уже отметили преимущества плацентарных перед сумчатыми в отношении эмбриогенеза и убедились в том, что эмбриогенез сумчатых представляет менее глубокие отличия от эмбриогенеза высших яйцекладущих амниот, чем эмбриогенез плацентарных. Поэтому сумчатые должны были появиться и образовать значительные популяции ранее плацентарных, что и совершилось в самом деле. Зато, когда древнейшие плацентарные возникли и претерпели раннюю радиации, тем самым была предрешена их победа над сумчатыми, о чем и свидетельствует палеобиологическая история териев. Таким образом, палеобиология млекопитающих — та классическая область, где впервые был подмечен закон В. О. Ковалевского и где были обнаружены наиболее наглядные доказательства большого значения этого закона в историческом развитии органического мира.

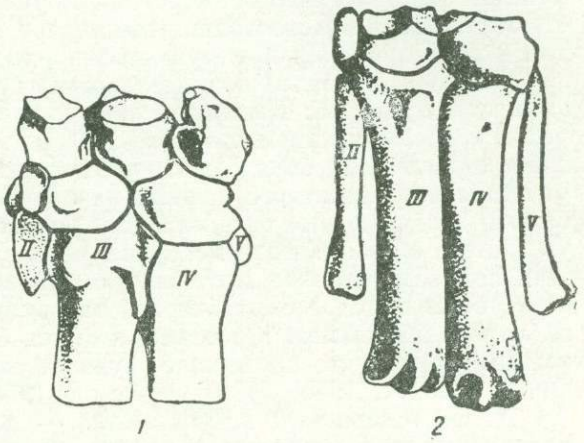


Рис. 39. Несколько схематизированное изображение скелета инадаптивной и адаптивной конечности у парнопалых копытных, по В. О. Ковалевскому.
1 — передняя конечность Anoplotherium (палеоген), видны элементы запястья (два верхних ряда косточек) и элементы пясти, из которых два средних—функционирующие (III и IV), а два крайних (II и V)—маленькие рудиментарные косточки. 2 — передняя конечность нынеживущего пекари, Dicotyles; наверху показан один ряд косточек запястья, а ниже — четыре кости пясти, из которых только две средних (III и IV) являются функционирующими, а крайние (II и V) не занимают никакой части сочленовых поверхностей костей запястья.

Из всего остального множества таксонов млекопитающих остановимся только на одном — на отряде приматов, историческое развитие которого имеет особо важное значение для понимания условий, причин и закономерностей прогрессивной эволюции.

Остатки древнейшего из встреченных в ископаемом состоянии родов приматов были найдены в самых верхних слоях меловых отложений толщи хелл-крик (маастрихт) в Монтане (Л. Ван Вален и Р. Э. Слоан, 1965; Ф. С. Сзалай, 1968; Э. Л. Симонс, 1969). Это — род Purgatorius. Сзалай относит переход от насекомоядных к приматам к концу мелового периода. Поведенчески этот процесс ознаменовался, по Сзалай (1968, стр. 34), переходом от преимущественно насекомоядной диеты к питанию предпочительно плодами, листьями и другими частями растений. Заметим, что этому могло способствовать развитие покрытосеменных в течение мелового периода. Отбор действовал в направлении изменения морфологического строения и функций механизма питания. Зубы стали более приспособленными к пережевыванию и к другим аспектам в переваривании преимущественно плодоядной и травоядной пищи

Отметим наиболее важные экогенетические изменения в процессе эволюции приматов: приспособление к древесному образу жизни и переход к преимущественно плодоядной диете; дальнейшее совершенствование в древесном образе жизни, оформление хватающих конечностей; развитие конвергентного зрения, начавшееся, вероятно, в фазе полуобезьян; окончательное оформление конвергентного зрения в фазе низших узконосых обезьян; возникновение человекообразных обезьян, освоивших полувертикальное хождение с дальнейшим развитием в сторону двуногости; выход представителей той ветви, которая вела к человеку, из лесной обстановки в саванны и степи. Эта ветвь дала начало древнейшим людям, что произошло, судя по новейшим работам, в Африке (Ф. В. Тобиас, 1965; М. В. Нестурх, 1970).

Далее совершался антропогенез, — восходящее развитие особого рода, недаром выделенное Шмальгаузеном (1939) в отдельную категорию эпиморфоза.

Эта форма прогресса настолько своеобразна, и в то же время имеет столь важное значение, что она должна быть предметом специального изучения антропологами и палеонтологами.

Здесь мы решаемся отметить лишь одну особенность эпиморфоза, которая, по нашему мнению, резко отличает ее от эволюционного прогресса в остальной живой природе. Эта особенность состоит в восходящем развитии сознательной деятельности которое, конечно, связано с морфофизиологическими изменениями скелета, мускулатуры, разных других органов, особенно же нервной системы и прежде всего — полушарий головного мозга, который поступательно увеличивается и усложняется. Не вдаваясь в оценку всех этих преобразований, отметим лишь, что первостепенно важное значение в эпиморфозе приобретает одна замечательная закономерность — непрерывность прогрессивного развития при полном отсутствии моментов задержки в совершенствовании деятельности, зависящей от эволюции головного мозга, особенно — его полушарий. Это направление исторического развития стало наиболее важным и жизненно необходимым. Ни при какой перемене жизненной обстановки отступление от восходящего развития мозговых полушарий и психической деятельности уже не могло стать селективно выгодным. Стало, например, абсолютно исключенным регрессивное развитие мозговых полушарий от состояния, характерного для Homo sapiens, в направлении к состоянию, близкому к мозговым полушариям человека первобытного. В истории гоминид восходящее развитие интеллекта всегда и при всяких обстоятельствах было выгодным для этих существ, а потому они никак не могли утратить хотя бы часть тех преимуществ, какие они приобрели в процессе эпиморфоза.

Следовательно, ошибаются те антропологи и палеоантропологи, которые думают, как У. Э. Ле Гросс Кларк (1959), что в процессе раз-

вития от древнейших людей к человеку разумному могли быть этапы исчезновения современных черт строения мозговых полушарий.

Здесь мы считаем нужным коснуться значения нынешнего зоогеографического распределения главных групп млекопитающих для раскрытия закономерностей эволюционного прогресса в развитии этих животных. Воспользуемся сведениями о фаунах двух материков, — Австралии и Южной Америки, — которые, как это известно из их истории, были длительно обособлены от остального массива нынешней континентальной суши.

Из трех южных материков — Африки, Южной Америки и Австралии наиболее изолирована в течение кайнозоя Австралия. Известна высокая степень эндемизма австралийской фауны млекопитающих. Почти все основные экологические зоны там были заняты сумчатыми. Бросается в глаза конвергенция австралийских сумчатых с их плацентарными аналогами, живущими на других материках: многие из этих сумчатых обнаруживают большое — правда, поверхностное, — сходство с широко известными плацентарными разных отрядов Австралийская фауна сумчатых — наилучший, самый яркий пример эволюции и адаптивной радиации фауны млекопитающих в условиях изоляции, почти исключавших приток новых форм в течение очень долгого времени. Австралийский материк и прилежащие к нему острова были заселены млекопитающими не позже мелового периода. Точно установить дату проникновения туда однопроходных и сумчатых пока не удается. А. Кист (1968, стр. 374) вполне резонно писал, что первоначальная фауна млекопитающих состояла тут, по-видимому, лишь из однопроходных и сумчатых, а плацентарные колонизировали эту область (и то, добавим, в весьма ограниченной степени) не ранее среднего или позднего третичного времени. «То, что плацентарные не достигли Австралии в самом начале, — пишет этот автор (там же), — есть один из очень загадочных фактов зоогеографии, поскольку, как теперь известно, плацентарные возникли одновременно с сумчатыми». Однако эта «загадка», как мы думаем, разъясняется довольно легко. Нет никаких доказательств того, что сумчатые и плацетарные появились совершенно одновременно. Это, во всяком случае, не доказано. И уж вполне вероятно, что по своей первичной экспансии сумчатые опередили плацентарных. А состав нынеживущей фауны млекопитающих Австралии определенно говорит за то, что экспансия сумчатых и монотрем началась раньше начальной экспансии плацентарных.

Нередко высказывается мнение, что сумчатые возникли в Северной Америке до самого позднего мела (Клеменс, 1968; Кист, 1968). Но ведь такое впечатление может зависеть от того, что тщательные поиски остатков меловых млекопитающих велись, на основе новейших методов, только в Северной Америке. Тем не менее самые древние бесспорные остатки сумчатых в Европе происходят, по-видимому, из эоцена. Итак, весьма вероятно, что сумчатые пришли в Австралийскую область из юго-восточной Азии в мелу, возможно в раннемеловую эпоху. Предполагаемое распределение суши и моря в раннем и позднем мелу в области, связывающей Азию с Австралией, показано на рис. 40. В раннем мелу широкие языки суши, вероятно, тянулись со стороны Азии к Австралии, причем промежуточные участки были покрыты мелкими морями. Предполагается, что морские трансгрессии позднего мела изолировали Австралию.

При практически полном отсутствии конкуренции со стороны более высокоорганизованных форм инфракласса плацентарных сумчатые Австралии испытали пышную адаптивную радиацию; многие филогенети-

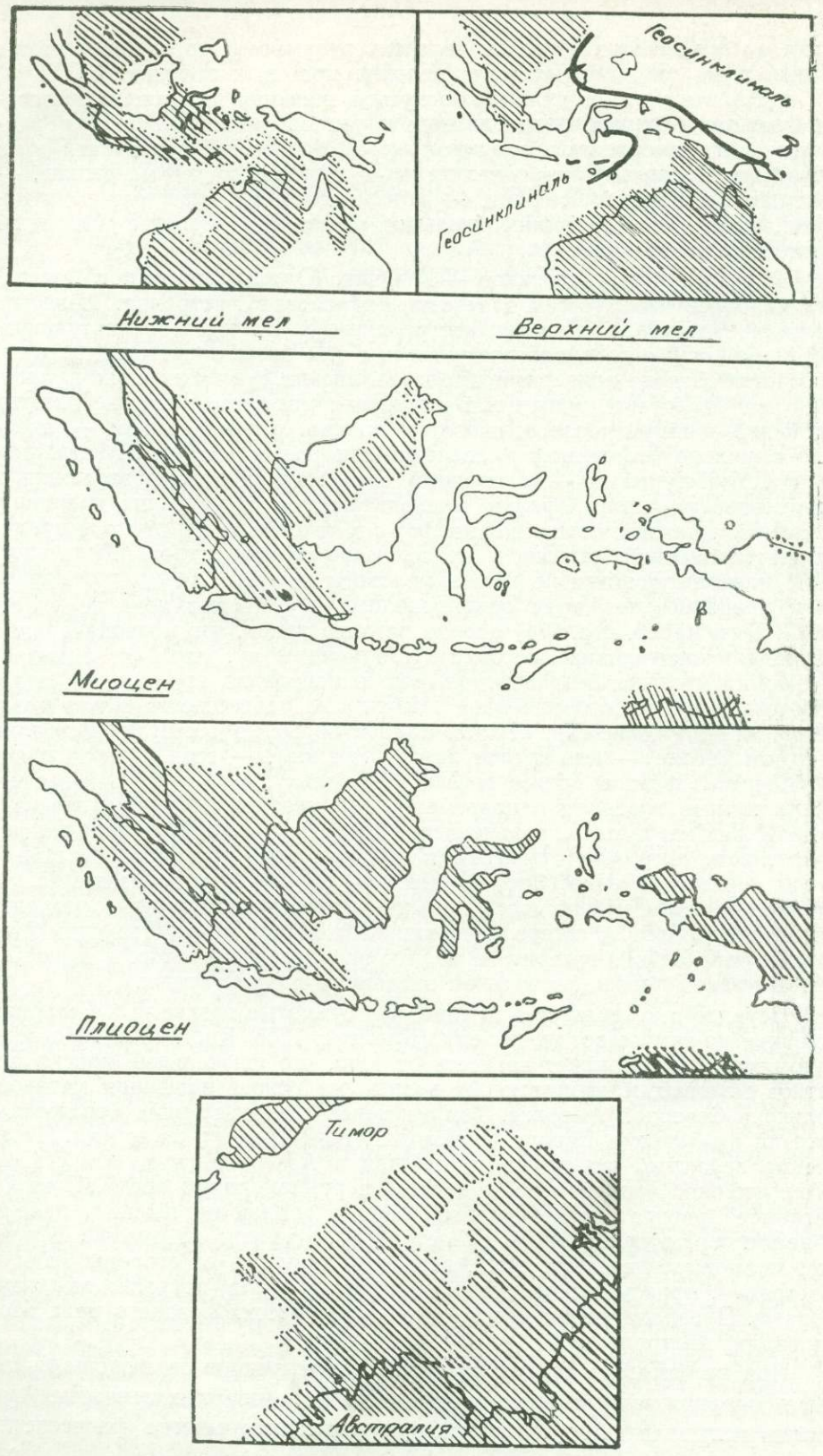


Рис. 40. Соотношения между Азией и Австралией в раннем мелу, позднем мелу, миоцене, плиоцене и во время максимального четвертичного оледенения, ок. 19 тыс. лет назад. Из Киста.

ческие линии привели к высоко специализированным и часто крупным формам, занявшим разнообразные ниши.

Едва ли здесь уместно тщательное рассмотрение отдельных групп которое, впрочем, привело бы нас к установлению многих случаев ароморфоза относительно умеренного характера, позволивших соответствующим линиям широко распространиться и дать начало отпрыскам, приспособленным ко многим нишам, — в пределах, конечно, той области, где они не встречали более мощных конкурентов. Важно отметить, столь успешный экогенез был возможен лишь благодаря тому, что сумчатые Австралии не встречали там представителей более высокоорганизованных групп — плацентарных, хищных и фитофагических. Сумчатый волк, сумчатый муравьед, сумчатый крот, сумчатые «кошки» Dasyurus и Dasyurops могли длительно существовать в отсутствии аналогичных им плацетарных форм, так же, как вымерший плейстоценовый Diprotodon, величиной с носорога, и вымерший сумчатый лев Thylacoleo. По крайней мере некоторые сумчатые хищные были вытеснены, как полагают, подвидом настоящей собаки C.nis f miliaris dingo, интродуцированной человеком немного тысячилетий назад.

Отчасти сходную картину представляет фауна млекопитающих Южной Америки. Нынешний состав этой фауны и ее историческое развитие представляют большой интерес с точки зрения проблемы эволюционного прогресса. Напомним читателю некоторые важнейшие черты истории южно-американской фауны млекопитающих. Приблизительно на границе мезозоя и кайнозоя в Южную Америку попали относительно малочисленные иммигранты — сумчатые, неполнозубые и копытные, которые достигли этого материка из Центральной Америки. Климат этой последней был тогда, вероятно, тропическим; она представляла собой полуостров Северной Америки до конца третичного периода. В более позднее время эоценовой эпохи в Южную Америку проникли, преодолев водный барьер, немногие грызуны: приматы — тогда же или в раннем олигоцене, а процисниды (мало изученные в ископаемом состоянии хищные), быть может, в позднем миоцене.

Эти малочисленные иммигранты дали начало своеобразному фаунистическому комплексу, который по своему составу резко отличался от фаун других материков. Интересна и поучительна эволюция этих разнообразных групп в Южной Америке. В конце третичного периода образовался Панамский перешеек, и изоляция этого материка прекратилась. Начался обмен между фаунами Северной и Южной Америки. За последние десятилетия истории фауны млекопитающих было посвящено немало ценных работ, в том числе обобщающие труды, в которых сводятся результаты долголетних исследований в этой области (Б. Паттерсон и Р. Паскуаль, 1968).

В течение третичного периода на этом обширном материке эволюировали, из относительно немногих исходных форм, многочисленные и разнообразные формы млекопитающих, резко отличающиеся от млекопитающих «Большой Земли» (Северная Америка, Евразия и Африка). Перечисление родов плацентарных млекопитающих, живших и живущих в Южной Америке, конечно, не входит в нашу задачу. Отметим только, что сюда относятся вымершие крупные ленивцы (древесные и наземные), «панцирные» глиптодонты и броненосцы, развившиеся от примитивных кондиляртр, подобных Phenacodus, отряды нотоунгулят (своеобразных южноамериканских копытных), астрапотериев, пиротериев и литоптерн (рис. 41). Это — травоядные животные; некоторые из

них достигали крупных размеров. Так, Toxodon (из нотоунгулят) и его родичи были величиной с носорога. Астрапотерии (олигоцен и миоцен) были очень своеобразными копытными с мощными щечными зубами и огромными клыками. Пиротерии, жившие в раннем олигоцене, по внешнему виду были похожи на слонов: это были крупные живот-

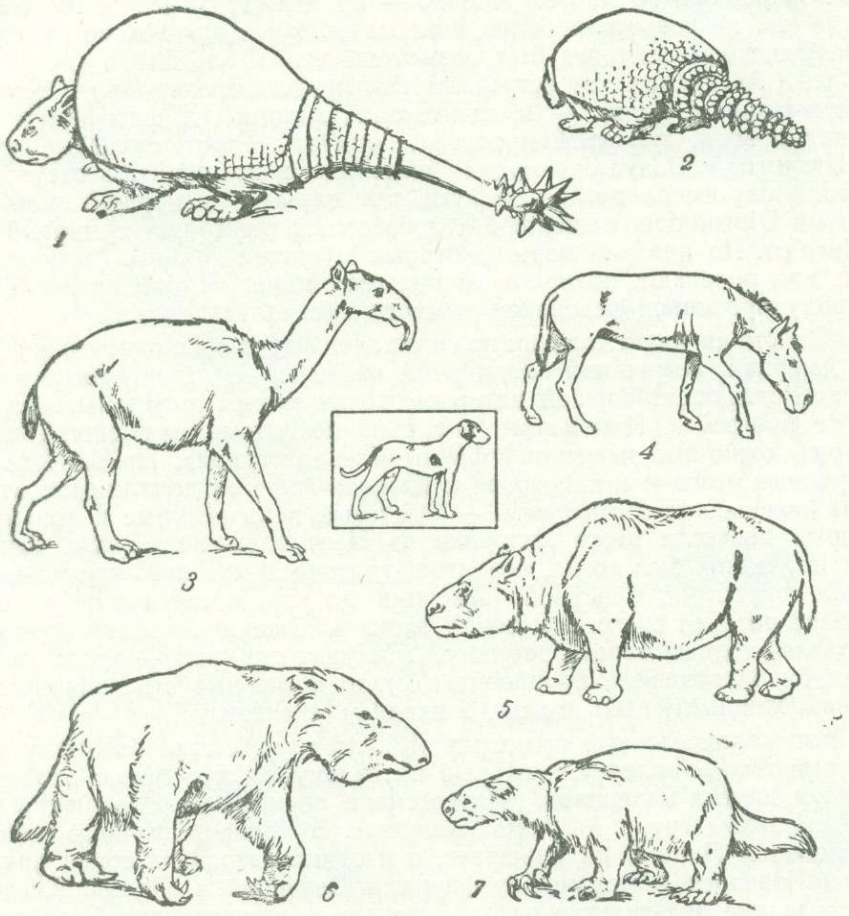


Рис. 41. Некоторые южно-американские плейстоценовые млекопитающие. 1 — Daedicurus; 2 — Gr ptodon; 3—Macracuhenia; 4—Hippidium; 5—Toxodon; 6—M-e gatherium, 7—Milodon. Для сравнения в том же масштабе посредине изображена современная собака-пойнтер. По Скотту

ные с хоботом и бивнями. Чрезвычайно странные литоптерны были формами бегающими, с длинной шеей и редуцированными боковыми пальцами. Из них упомянем Thoatherium, нижне-или среднемиоценовый однопалый род, у которого редукция боковых пальцев выражена резче, чем у лошадей.

Из всего этого великого разнообразия южноамериканских аборигенов остались в нынеживущей фауне только немногие формы, преимущественно мелкие. Остальные вымерли, причем большинство их исчезло под давлением форм, пришедших с «Большой Земли». Нет сомнения в том, что гибель южноамериканских форм и групп была вызвана при-

ходом врагов и конкурентов с севера. Этот вопрос был рассмотрен нами в книге о причинах вымирания организмов (1969). Об этом писали и многие другие авторы (например, М. Джакоби, 1965). По установлении наземного сообщения с Северной Америкой туда смогли проникнуть лишь очень немногие формы южноамериканского происхождения.

Требуют объяснения два бросающихся в глаза факта: (1) попавшие в Южную Америку некоторые сумчатые смогли там выжить и испытали в некоторых случаях довольно сложную эволюцию несмотря на то, что там же жили многочисленные местные формы плацентарных; (2) приход новых плацентарных с севера оказался роковым для большинства южноамериканских плацентарных.

По поводу этих замечательных фактов считаем возможным высказать следующие соображения.

Прогрессивная эволюция зависит от величины и разнообразия области, в которой живут и развиваются изучаемые нами формы. На небольшом пространстве маленького острова с его ограниченным населением шансы эволюционного прогресса невелики. Но южноамериаканские млекопитающие обитали на большом материке с обилием экологических ниш, с разнообразием экосистем. Абиотические условия тут были весьма разнообразны. Это должно было способствовать ароморфозу. Однако для значительного восхождения в ходе эволюции недостаточно богатства и разнообразия абиотических условий на очень обширном пространстве. Степень ароморфического развития в огромной степени зависит от биоса, от высоты организации членов соответствующих экосистем. Между тем по разнообразию комплекса млекопитающих, которые могли быть конкурентами и врагами отдельных форм, обитавших в Южной Америке в третичном периоде, Южная Америка значительно уступала «Большой Земле». В соревновании с совершенными соперниками выковываются формы, эволюирующие по пути ароморфоза. Чем больше врагов и соперников, чем сильнее эти враги и соперники, тем значительнее возможности ароморфоза. В частности колоссальная роль принадлежит хищникам, преследующим фитофагов. А самыми грозными хищниками в Южной Америке были представители относительно низко организованного инфракласса сумчатых — такие, как Borhyaena (нижний миоцен) и Thylacosmilus (плиоцен). Давление со стороны хищников имеет огромное значение в ароморфической эволюции. Эволюировавшие в таком окружении южно-американские звери не могли испытать ароморфоз, сопоставимый с ароморфозом плацентарных с «Большой Земли». Здесь перед нами случай, показывающий, что степень ароморфоза зависит от общего уровня организации окружающего биоса.

Нам остается рассмотреть вопрос о том, какое значение для познания эволюционного прогресса имеют исследования головного мозга по отливам черепной полости млекопитающих. Подходя к этому вопросу, мы должны помнить, что эндокраниальные отливы ископаемых млекопитающих отражают форму поверхностей головного мозга и его отделов гораздо совершеннее, чем такие же отливы других позвоночных.

Едва ли можно отрицать связь между увеличением объема головного мозга, особенно полушарий, и общим подъемом организации животных. Существует, однако, большая опасность примитивного, упрощенного подхода к изучению этой связи.

Более ста лет назад французский ученый Э. Лартэ сформулировал «закон», согласно которому чем дальше уходят вглубь геологических времен формы млекопитающих, тем меньше объем их головного мозга по отношению к объему головы и к общим размерам их тела. Это

обобщение было принято американским палеонтологом О. Ч. Маршем (см. по этому поводу Давиташвили, 1948). Исходя из этого положения, некоторые нынешние исследователи аллометрически определяют объем, который должен был иметь головной мозг различных ископаемых зверей. Г. Дж. Джерисон (1970) ввел понятие «относительной величины головного мозга», которую он понимает как отношение между действительной и «ожидаемой» величиной мозга, причем «ожидаемая» величина мозга выводится математически из величины тела. Позволим себе заметить, что мы сомневаемся в научном значении такого понятия как «ожидаемая» величина мозга. От слишком уж многих факторов, вызывающих ненаследственные и наследственные изменения, зависит эта величина: от условий питания, климата и вообще физико-географической обстановки, биотического окружения и т. д. Еще важнее то, что в разных таксонах величина мозга зависит от наследственных морфологических (макроскопических и микроскопических), физиологических и поведенческих особенностей животных. Джерисон приходит к следующим общим выводам относительно различий в величине головного мозга. Во-первых, разнообразие возрастает по мере эволюции средней величины головного мозга. Во-вторых, несмотря на общую тенденцию к увеличению средней величины мозга, во все времена существовало по крайней мере некоторое количество видов с небольшим головным мозгом. Даже среди прогрессивных отрядов эволюция филогенетически увеличивающегося мозга, представляющая собой путь к преуспеянию и выживанию новых видов, не охватывала, по-видимому, всех ветвей данной группы.

Иногда высказывалось мнение, будто изучение головного мозга не имеет никакого особенного значения для раскрытия закономерностей ароморфоза, что нервная система в этом отношении ничуть не более важна, чем любая другая система органов тела млекопитающего. Мы не можем согласиться с таким мнением. Прогресс, действительно, может выражаться в изменениях строения и функций любых частей тела. Но, во-первых, жизненное значение различных частей нельзя считать одинаковым: удаление одних частей, даже больших, не приводит к гибели организма, в то время как повреждение или резекция других частей вызывает медленную смерть или неизбежную гибель. Во-вторых, центральная нервная система млекопитающих (как, впрочем, и многих других животных) осуществляет контроль над всем телом, над его функциями и его поведением, руководит всей деятельностью животного, и в этом смысле она является, действительно, системой особого значения. Разные части головного мозга контролируют работу отдельных органов, и если эти органы имеют различное биологическое значение, то и соответствующие части головного мозга не равноценны. Их развитие имеет не одинаковое значение для прогрессивной эволюции животных. Но это не умаляет значения филогенетических изменений головного мозга, особенно его полушарий, для ароморфической эволюции.

Работ, посвященных изучению головного мозга ископаемых млекопитающих по эндокраниальным отливам, имеется пока не очень много.

По числу трудов о головном мозге этих животных на первом месте стоят две исследовательницы — Тилли Эдингер и Коллетт Дешазо.

На первый взгляд может показаться странным, что обе эти исследовательницы были склонны отрицать значение изучения ископаемых эндокраниальных отливов для освещения вопросов прогрессивной эволюции животных.

Трудно понять почему К. Дешазо (1962, стр. 462) думает, будто «сильно эволюированный мозг», по своему состоянию опередивший мозг большинства нынеживущих млекопитающих, «предсказывает» близкое

вымирание или, по меньшей мере, упадок формы, им обладающей. Это положение исследовательница пытается подтвердить примерами из палеобиологической истории микрохироптерид (рукокрылые), бронтотериид (титанотериев, согласно Г. Ф. Осборну) и риноцероидей (носорогов). Так, упадок носорогообразных начался, по К. Дешазо (там же, стр. 463), с позднего миоцена, то есть с того момента, когда головной мозг Rhinoceroidea достиг максимума своего эволюционного развития.

Мы далеки от мысли, что восходящая эволюция по типу ароморфоза делает животных неуязвимыми и не подлежащими экстерминации в борьбе с другими членами соотвествующих экосистем. Но идея вымирания вследствие «переразвития» головного мозга, восходящая к идеям броккизма (Давиташвили, 1966), решительно отвергнутым в последнее время подавляющим большинством наших коллег из числа постнеодарвинистов, полностью опровергается всеми накопленными необиологией и палеобиологией материалами. Между тем К. Дешазо исходит в данном случае из постулата независимости эволюции от влияния среды.

Обоим названным авторам принадлежат ценные исследования некоторых отделов головного мозга ископаемых млекопитающих. Очень интересны работы Т. Эдингер по изучению обоняния у Canoidea (собакообразных) на палеоневрологической основе. В неозоологии слабо освещен вопрос о морфологической базе обоняния, исключительно высоко развитого у собак. Обонятельные луковицы помещаются в этмоидальных камерах, отделенных от мозговой коробки костным гребнем. Т. Эдингер (1956а, 1956б), изучавшая слепки передней части мозговой коробки, отмечает почти уникальную специализацию этого отдела у Canoidea: обонятельные нервы отходят не только спереди, как у кошек, но также снизу, с боков и сверху. У верхнеолигоценового Daphoenus обонятельные нервы, судя по отливам, отходили и сверху, но число их не так велико, как у Canis. У древнейших канонидей, по Т. Эдингер, не замечено никаких признаков такой специализации.

К. Дешазо (1956а, и 1956б и 1962) изучала эндокраниальные отливы ископаемых летучих мышей, а также головной мозг современных летучих мышей и шерстокрылов. Она (1956а, стр. 58) находит, что головной мозг микрохироптер отражает, но лишь несовершенно, степень усовершенствования, достигнутую ухом и гортанью — органов, играющих первостепенную роль при полете. Гортань увеличена за счет воздушных мешков. Вследствие этих преобразований летучие мыши могут издавать наслышные человеку ультразвуки. Благодаря сложному устройству уха (наружного уха и лабиринта) летучие мыши улавливают эхо, посылаемое препятствиями. Таким образом, они могут точно ориентироваться при полете.

В только что упомянутых случаях возникает вопрос: что они представляют, алломорфоз или ароморфоз? Элемент алломорфоза тут не подлежит сомнению: перед нами явное приспособление к особому образу жизни. Можно ли, однако, утверждать, что в этих случаях происходило приобретение таких адаптаций, которые имели полезное значение не только в обстановке одного определенного типа, но и в разных иных обстановках, то есть ароморфоз? На этот вопрос ответить, по нашему мнению, можно только после тщательного изучения развития соответствующих линий. Такое палеобиологическое исследование позволит нам выяснить, способствовало ли улучшение обоняния у представителей Canoidea их выходу за пределы занимаемой ими узкой ниши и занятию новых, хотя бы и близких экологических ниш. Аналогичный вопрос следует поставить также и относительно рукокрылых. Если некоторое усовершенствование их звукопроизводящего аппарата и слуха

создавало возможность дальнейшего продвижения, — экспансии, то можно говорить об ароморфическом значении этих преобразований.

Только что рассмотренные результаты палеоневрологических исследований Дешазо и Эдингер напоминают нам о необходимой осторожности в оценке так называемого «закона роста мозга», о котором писали некоторые видные ученые прошлого века и который как бы подсказывается общим ходом исторического развития не только млекопитающих, но и всех позвоночных (О. Ч. Марш, 1874, 1877 и 1885, Э. Ч. Кейз, 1951; Давиташвили, 1948). Обзор основных филогенетических стволов млекопитающих наводил исследователей на мысль, что с течением времени возрастает сложность строения и функций головного мозга, — прежде всего полушарий. Особенно демонстративные примеры этого процесса дают относительно хорошо изученная эволюция лошадеобразных и эволюция приматов. На непредубежденного читателя сильное впечатление производит монография той же Т. Эндингер (1948) о головном мозге ископаемых лошадиных. Тут наблюдаются, в общем, такие явления, как увеличение полушарий и поступательное развитие бороздчатости неопаллиума от форм самого раннего палеогена до новейших представителей этой группы.

Ж. Пивто (1962, стр. 469) писал, что палеонтология позволяет проследить историческое развитие энцефалона приматов, характеризующееся возрастанием сложности. Мало того, этот автор (там же) утверждает, что такое явление характерно для класса млекопитающих в целом. Но в то время как в филогенезе лошадиных и хищных это четко наблюдаемое явление не есть, по мнению Пивто, «существенная эволюционная характеристика» (поскольку у них глубоким изменениям подвергаются весь скелет и зубная система), у приматов наблюдается ход прямой церебрализации. У этих млекопитающих, по Пивто, все остальное «тело» эволюирует сравнительно медленно.

Ж. Антони (1956) подчеркивал — по нашему мнению правильно — интегрирующую и координирующую роль большого мозга.

Теленцефализация, усиление деятельности telencephalon и его морфологическое совершенствование, отражает восходящую эволюцию млекопитающих. Неопаллиум головного мозга не только содержит центры, ведающие деятельностью различных рецепторов: новая кора обеспечивает целесообразное использование восприятий, получаемых глазом и ухом. В этом смысле можно понять следующее выражение Антони (1956): «обезьяны видят теми же глазами, что и человек, но наблюдают гораздо более низким мозгом».

И все-таки эволюционный процесс теленцефализации, имеющий бесспорно тесную и неразрывную связь с ароморфозом млекопитающих, есть сложный процесс, требующий тщательного разностороннего изучения. Прежде всего необходима систематическая проверка, до сих пор всегда скудных, палеоневрологических данных. Мы уже видели, хотя бы на примере головного мозга археоптерикса, что однажды опубликованные палеоневрологические данные всегда нуждаются в пересмотре и переоценке. То же самое, по-видимому, применимо и к классическому «парадному» филогенетическому ряду лошадиных. Так, Т. Эдингер (1948) была убеждена, что она имела дело с древнейшим представителем лошадеобразных Hyracotherium и со слепком его головного мозга. Новейшие же исследования показали, что изученный ею образец не принадлежал гиракотериуму. С. Б. Мак-Доуэлл (1970. стр. 394) отметил, что Т. Эдингер «ошибочно отнесла череп без зубов к Hyracotherium; мозг настоящего Hyracotherium еще подлежит опи-

сании» (рис. 42). Тем самым первоначальное заключение Т. Эдингер и ее предшественников подлежит пересмотру. А ведь как импозантно звучало утверждение, что самая древняя «лошадь» имела совершенно

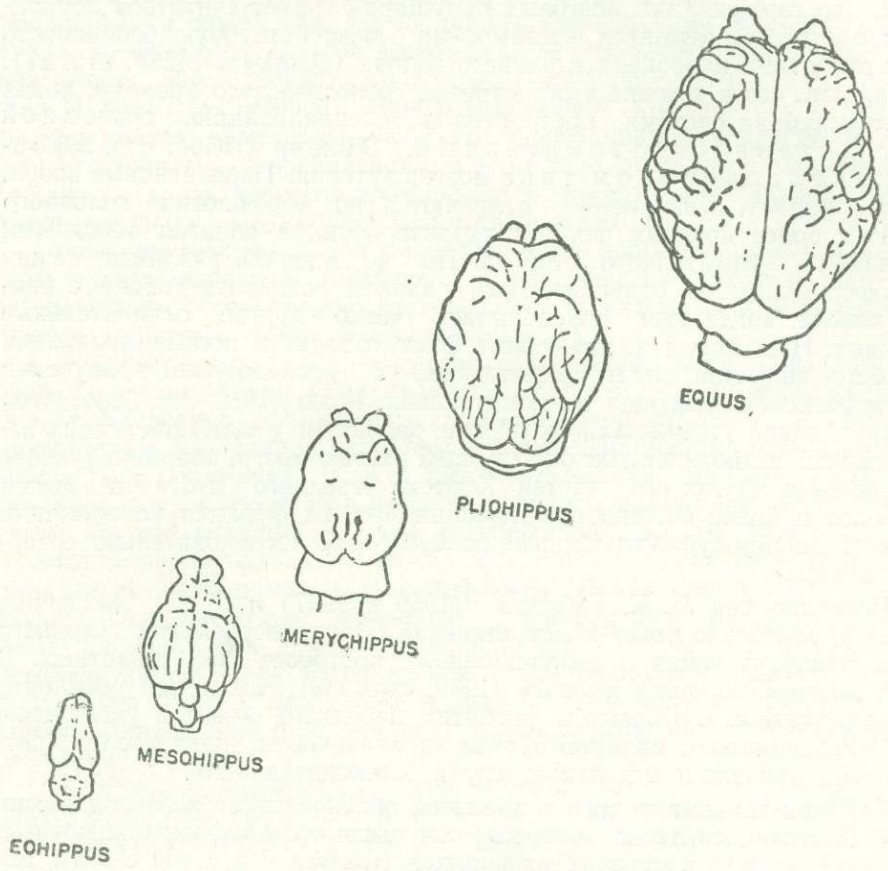


Рис. 42. Головные мозги некоторых ископаемых лошадеобразных и современной лошади (Equus). Из Симпсона.

или почти совершенно гладкие мозговые полушария, подобные, из всех нынеживущих млекопитающих, лишь сумчатому опоссуму!

Далее приходится принимать во внимание тот факт, что нельзя считать обязательным, прямым и бесспорным показателем высоты развития мозга борозчатость его коры, степень гирификации, или образование извилин головного мозга. Но звери гироцефалические, то есть обладающие бороздчатыми мозговыми полушариями, в общем состоят обычно выше лиссенцефалических, у которых поверхность полушарий гладкая (Эдингер, 1956а).

Мы уже отметили, что тот ископаемый материал, на основе которого Эдингер описала морфологию эндокраниального отлива древнейшего представителя лошадеобразных, по-видимому, относится к совершенно иной форме. И все-таки проведенные ею исследования головного мозга этих животных сохраняют большое значение для понимания прогрессивной эволюции эутерий. Ведь она проанализировала 24 эн-

докраниальных отлива ископаемых лошадеобразных почти всего третичного периода, проследив ход последовательного увеличения головного мозга и гирификации (образования извилин) полушарий.

Сама Т. Эдингер, которая относится довольно критически к идее о том, что гирификация мозговых полушарий может считаться показателем прогресса, отметила чрезвычайно знаменательную особенность мозга животных палеоцена и раннего эоцена (Эдингер, 1956б, стр. 21). Она нашла, что в течение этого отрезка геологического времени, когда скелет и зубная система претерпевали специализацию, головной мозг оставался примитивным. Эдингер (1956б, стр. 20) говорит о палеоценовом типе мозгов эутерий. Палесценовые звери, как она думает, существенно отличаются по морфологии головного мозга от более поздних форм и характеризуются общими основными признаками примитивного строения. По ее мнению, различия между млекопитающими по структуре мозга начали возникать только с раннего эоцена, когда уже определились четко другие отличительные признаки. Нам кажется, что и этот факт говорит в пользу признания большого значения палеоневрологических исследований в изучении ароморфической эволюции млекопитающих. Ренш (1959, стр. 300) вполне справедливо утверждал, что в ходе эволюции у млекопитающих передний мозг становился господствующей частью мозга, координирующей возбуждения других его частей. Кортекс переднего мозга становится все более и более сложным, а выполняемая им функция координации и тонкой оценки субкортикальных возбуждений последовательно совершенствуется.

Исследования Л. К. Габуния (1959 и 1967) и М. Ф. Никитенко (1969) убедительно показывают значение совершенствования головного мозга млекопитающих в эволюционном прогрессе этих животных. В своей книге «Эволюция и мозг» (1969, стр. 269) Никитенко обосновывает положение, что «высота развития переднего мозга и увеличение его диференцировки является одним из важнейших показателей прогрессивной эволюции отдельных групп млекопитающих».

Габуния исходит из того положения, обоснованного исследованиями И. П. Павлова ,согласно которому чем выше организованы животные, тем более сложно построена их нервная система и в связи с этим тем больше у них может возникать условных рефлексов, которые помогают этим животным приспособляться к условиям среды. Ссылаясь на учение великого физиолога, Габуния (1959, стр. 325) писал: «Чем совершеннее нервная система у животных, тем она централизованнее, тем большее количество связей она устанавливает с внешним миром и тем больше зависимость всех явлений, всей деятельности организма от высшего этажа центральной нервной системы, который у высокоорганизованных животных представлен корой большого мозга». Действительно, коре головного мозга, прежде всего — его больших полушарий у млекопитающих принадлежит совершенно особенная, организующая и ведущая роль. Поэтому нельзя думать, что этот отдел нервной системы равноценен каждой другой системе органов, которая может испытывать и узкие приспособления к каким-то экологическим нишам, и ароморфические изменения. По крайней мере некоторые группы филогенетических изменений коры больших полушарий всегда сопряжены с эволюционным прогрессом, хотя другие ее преобразования могут иметь более ограниченное значение, например — в связи с изменением локомоции или рецепторов, не имеющим обязательно характер ароморфоза. Нельзя также думать, что степень усложнения поверхности больших полу-

шарий есть всего лишь «функция» величины этого органа или размеров тела животного.

Габуния проанализировал филогенетические изменения мозга ископаемых лошадеобразных, описанные Эдингер (1948) и другими исследователями в частности им самим. Сообщаемые Эдигер сведения о головном мозге гиракотерия (эогиппуса) позднейшими исследователями подвергаются сомнениям, но ее данные относительно остального материала, по-видимому, вполне достоверны. Филогенетическое развитие таких родов, как Orohippus, Mesohippus, Miohippus, Parahippus, Merychippus, Hipparion, Pliohippus, Equus показывает, что эволюция лошадеобразных являет замечательную картину эволюционного прогресса, неуклонного повышения организации; в этом ходе филогенеза, однако, очень трудно выделить моменты ароморфоза и моменты алломорфоза, между которыми были, несомненно, незаметные переходы.

Одну из ранних стадий развития мозга лошадеобразных представляет среднеэоценовый орогиппус. У этой формы головной мозг был, по-видимому, более сложно построен, чем у эогиппуса и всех непарнопалых копытных более ранних времен.

«Головной мозг среднеолигоценового мезогиппуса (здесь рис. 42, фиг. 2), — по словам Габуния (1959, стр. 326), — продвинулся значительно вперед по сравнению с орогиппусовой стадией». Расширился неопаллиум, увеличился церебрум в целом. Полушария большого мозга стали шире мозжечка. Сзади они перекрывали значительную часть мозжечка, но впереди еще не перекрывали обонятельной доли. Неопаллиум нес все главные борозды телецефалона, но они еще мало ветвились. Еще не было дополнительных борозд. У позднеолигоценового миогиппуса бороздчатость теленцефалона обнаруживает лишь незначительное усложнение по сравнению с предыдущей стадией. Головной мозг появившегося в раннем миоцене парагиппуса обнаруживает некоторое продвижение по сравнению с олигоценовыми формами: церебрум много выше обонятельной доли, лобная доля неопаллиума распространилась и на нижнюю поверхность церебрума, продвинулось разветвление борозд.

У позднемиоценовых меригиппусов замечается существенный сдвиг в сторону прогресса, в частности — дальнейшее расширение неопаллиума и усложнение его бороздчатости. У плиоценового плиогиппуса (рис. 42) наблюдаются дальнейшая экспансия церебрума над смежными с ним частями мозга и некоторые другие прогрессивные изменения.

Габуния изучил эндокраниальные отливы гипарионов и пришел к заключению, что, хотя мозг у них довольно сходен с мозгом лошади, но, у них обнаруживается «определенно менее сложная и менее разветвленная бороздчатость» (Габуния, 1959, стр. 328). Примечательно, что более древний Hipparion eldaricum (верхний сармат, верхний миоцен), имеет менее усложненную бороздчатость, чем более поздние формы того же рода. Габуния (1959, стр. 331) приходит к следующему общему выводу о восходящем развитии лошадеобразных от позднего олигоцена до настоящего времени: «Приведенные выше данные о строении головного мозга миогиппуса, парагиппуса, меригиппуса, гипариона и плиогиппуса показывают дальнейшее неуклонное повышение организации: прогрессивное увеличение neopallium как путем расширения его доли поверхности полушарий большого мозга, так и посредством усложнения извилистости коры».

Теперь выскажем некоторые общие соображения, вытекающие, по нашему мнению, из материала, рассмотренного в этой главе.

Млекопитающие вместе с теми ископаемыми группами животных,

которые до самого последнего времени причислялись к этому классу (таковы, в частности, многобугорчатые) занимали наиболее видное место среди форм, вызвавших экстерминацию рептилий мезозойского типа: динозавров и морских пресмыкающихся. К тем доводам, которые были приведены в обоснование такого понимания роли млекопитающих, а также птиц, в вытеснении мезозойских рептилий (Давиташвили, 1969 и Габуния, 1969), можно прибавить еще вновь обнаруженные данные: история меловых зверей в последние годы быстро обогащалась новыми открытиями, особенно в Северной Америке и Монголии. Вымирание динозавров и морских рептилий мела в значительной степени зависело от достижений ароморфической эволюции гомеотермных тетрапод.

Два основных подкласса класса Theria, — Metatheria, или Marsupialia (сумчатые), и Eutheria, или Placentalia (плацентарные) — произошли от более древних примитивных териев. Филогенез этих двух основных стволов «настоящих» млекопитающих, териев, являет яркий и убедительный пример эволюции в соответствии с законом В. О. Ковалевского (законом «инадаптивной и адаптивной эволюции», или законом анольбоморфной и ольбоморфной эволюции). Для формирования сумчатых требовались относительно менее глубокие изменения, чем для возникновения плацентарных, и первые, действительно, широко расселились несколько ранее вторых. Об этом убедительно свидетельствует состав маммалийной фауны Австралийской области. Может быть, сумчатые появились впервые в Северной Америке: так думают некоторые исследователи; но это далеко не доказано. Так или иначе в эоцене сумчатые существовали и в Западной Европе. Когда, однако, на сцену вышли плацентарные, — более высоко организованные млекопитающие, они начали эффективно оттеснять сумчатых, что вполне соответствует дарвинистской концепции причин вымирания организмов.

Сумчатые представляли собой «инадаптивную» (по терминологии В. О. Ковалевского), или анольбоморфическую, ветвь териев, а плацентарные — «адаптивную», или ольбоморфическую. В то же время плацетарные были, несомненно, более высоко организованы, чем сумчатые. Ольбоморфический ствол был, безусловно, более высокоорганизованным, чем анольбоморфический. Тут естественно возникает вопрос: может ли анольбоморфическая линия филогенеза быть прогрессивной? Иначе говоря, может быть анольбоморфическая («инадаптивная», по В. О. Ковалевскому) эволюция идти по пути ароморфоза, то есть развития черт, которые имеют приспособительное (селективное) значение не только в одной узкой экологической зоне, но и в разных других экологических зонах? В свое время мы высказали мысль, что, вообще говоря, «инадаптивная» (по В. О. Ковалевскому) эволюция может быть прогрессивной, и это вызвало недоумение у некоторых авторов, писавших об ароморфозе. Тем не менее мы не видим причин, почему «инадаптивная» эволюция, которая иногда успешно протекала в течение многих миллионов лет, не может быть ароморфической, не может вести к особенностям, полезным не в одной, а во многих обстановках. Огульное отрицание этой возможности означает, по нашему мнению, грубое упрощение эволюционного процесса. В рассматриваемом случае возникновение сумчатых было, по нашему мнению, крупным ароморфозом.

Большой интерес представляют соображения Г. А. Шмидта, утверждавшего, что плацентарные могли возникнуть в более суровых климатических условиях, чем сумчатые. Этим подчеркивается значение относительно трудных экологических условий для прогрессивной эволюции животных. В данной случае понятно также, что формирование пла-

центарных должно было запаздывать по сравнению с моментом формирования сумчатых.

Мы коснулись также другого вопроса, связанного с ароморфической эволюцией. Это — вопрос о комплексе экологических условий, от которых зависит филогенез вообще и особенно—в восходящем направлении. Мы знаем, что эволюция путем естественного отбора зависит от изменчивости организмов, а изменчивость — от воздействия факторов среды. Наиболее интенсивна изменчивость на периферийных полосах ареала данной формы, — на границе, отделяющей его от смежных ареалов. При этом речь идет, конечно, не об участках в строго топографическом или географическом смысле: разные экологические зоны, или ниши, могут находиться практически в одной и той же географической точке. Именно такая периферийная полоса наиболее благоприятна для интенсификации изменчивости (Давиташвили, 1970), и как раз здесь, в сравнительно трудных условиях существования, могут возникать новые органические формы. Если соседний участок характеризуется своеобразными и притом довольно трудными условиями, то он может оказаться благоприятным для ароморфической эволюции. В этом смысле нетрудно представить себе, что первые плацентарные возникли в относительно возвышенной полосе, окаймлявшей ниже расположенную экологическую зону предков.

Рассмотрение вопросов ароморфоза одного из крупных таксонов плацентарных — отряда непарнопалых копытных, укрепило нашу уверенность в существовании двух характерных особенностей этого процесса. Во-первых, вызываемый совершенно теми же факторами, что и всякая приспособительная эволюция, ароморфоз не может быть резко отграничен от алломорфоза: между алломорфозом и ароморфозом нет резкой грани. Очень часто невозможно отличать «чисто алломорфическое» филогенетическое изменение от «чисто ароморфического». Это, конечно, не значит, что нельзя находить элементы ароморфоза даже в тех процессах эволюции, которые неразрывно связаны с адаптацией к определенной экологической зоне. Во-вторых, во многих случаях мы видим неопровержимое доказательство того, что ароморфические преобразования возникали не внезапно, а довольно постепенно, не быстрее, чем любые филогенетические изменения организмов. Такие наблюдения опровергают концепцию стремительного, катастрофического возникновения новых крупных таксонов, своеобразных взрывов формообразования, о которых писали многие авторы — палеобиологи и необиологи.

Затрагивая вопросы ароморфоза приматов, мы видим, что даже в филогенезе той линии, которая в конечном счете привела к человеку разумному, были этапы, различающиеся и по скорости эволюции, и по характеру эволюционного развития. Так, обязательным этапом в филогенезе линии, ведшей к человеку, был этап древесной жизни. Но переход к таковой еще не есть ароморфическое явление. Приматы, возникшие еще в мелу, долгое время эволюировали медленно, даже вяло. Только значительно позже эволюция стала протекать быстро, бурно и притом в резко восходящем направлении.

Хотя мы воздержались от подробного анализа явлений эпиморфоза — той формы ароморфоза, которая происходила в эволюции гоминид, мы нашли, что эпиморфоз четко отличается от ароморфоза более отдаленных предков человека и всего остального органического мира; став на путь эпиморфоза, гоминиды окончательно и навсегда утратили способность регрессивного эволюционного развития. Поэтому заключения некоторых палеоантропологов, писавших о регрессе в филогенезе гоминид, мы считаем ошибочными.

Палеозоология и неозоология фаун млекопитающих Австралии и Южной Америки имеют большое значение для освещения вопросов учения об эволюционном прогрессе. В Австралийской области пышную адаптивную радиацию испытали сумчатые. Это можно объяснить, тем, что туда, за ничтожными исключениями, не проникли ни в меле, ни в палеогене, ни в неогене плацентарные, которые, конечно, помешали бы процветанию сумчатых. Эти последние испытали некоторый ароморфоз, хотя и не особенно глубокий. Однако с точки зрения теории ароморфоза более важными представляются два факта: (1) в период заселения млекопитающими Австралийской области на ближайших к этой области участках «Большой Земли» еще не было сколько-нибудь значительных популяций плацентарных, которые в противном случае попали бы туда; этим подтверждается то положение, что сумчатые опередили плацентарных; (2) только в отсутствии более высокоорганизованных териев — плацентарных была возможна столь необычайно успешная эволюция австралийских сумчатых. Вот почему нынешнее состояние фауны австралийских млекопитающих и ее история так интересны с точки зрения учения об эволюционном прогрессе.

Изучение южноамериканских млекопитающих и палеобиологическая история представителей этого класса, населявших материк Южной Америки, тоже имеет большое значение для познания причин и закономерностей ароморфоза. Особенно важно то, что фауна млекопитающих Южной Америки, развивавшаяся из немногих предковых форм, попавших на этот материк в палеогене, испытала сокрушительную конкуренцию со стороны плацетарных «Большой Земли», пришедших туда вследствие возникновения сухопутной связи между Северной и Южной Америкой. Лишь немногие южноамериканские формы могли продвинуться на север и там обосноваться. Зато основная масса разнообразных форм, возникших в Южной Америке в результате успешной и широкой адаптивной радиации, вымерла под давлением конкуренции новых пришельцев с севера. Естественно возникает вопрос, почему же довольно быстро подвергались экстерминации многочисленные южноамериканские плацентарные аборигены? Ведь они эволюировали на огромном пространстве этого материка и происходили от плацентарных предков, близких к предкам иммигрантов с Большой Земли. Ответ на этот вопрос вскрывает один из важнейших факторов эволюционного прогресса. Большинство автохтонных, эндемичных южноамериканских форм не выдержало конкуренции иммигрантов, главным образом, потому, что южноамериканские эндемики развились в условиях сравнительно очень скудного исходного комплекса анцестриальных форм и, что особенно важно, в отсутствии мощных плацентарных хищников. В такой фауне организация животных не могла повыситься до степени, сравнимой с высотой организации их конкурентов, воспитавшихся на материках, населенных множеством разнообразнейших форм, среди которых были всевозможные и очень сильные хищники.

В этой главе мы рассмотрели также вопрос о том, какое значение для прогрессивной эволюции имеет развитие головного мозга, особенно полушарий переднего мозга млекопитающих. Мы нашли, что этот вопрос изучен пока еще довольно слабо. Опытные палеоневрологи, работавшие на Западе, не уделяли должного внимания идее ароморфической эволюции. Да и вообще вся палеоневрология млекопитающих — отрасль еще очень молодая. Однако факты, собранные специалистами, показывают, что эндокраниальные отливы мозговой полости ископаемых млекопитающих представляют огромный интерес для учения об эволюционном прогрессе. Так или иначе, судя по слепком мозго-

вой полости палеоценовых зверей, они обладали лиссенцефалическими признаками — верхняя поверхность их мозговых полушарий была гладкой. История головного мозга самой длинной и наилучше изученной филогенетической линии — линии лошадеобразных свидетельствует о последовательной гирификации полушарий, так же, как отливы головного мозга приматов. Необходимо, однако, остерегаться поспешных выводов из мало изученного материала. Дальнейшие исследования обещают дать много ценных результатов, которые будут вскрывать закономерности, причины и условия совершенствования головного мозга, контролирующего и координирующего всю деятельность животного.

ГЛАВА ЧЕТЫРНАДЦАТАЯ

АРОМОРФОЗ ДРЕВНЕЙШИХ РАСТЕНИЙ СУШИ — СЛОЕВЦОВЫХ И СОСУДИСТЫХ СПОРОВЫХ

Возникновение наземного биоса — результат огромных достижений ароморфической эволюции. Первые шаги в направлении завоевания суши были сделаны, конечно, не животными, а вышедшими из водной среды микроорганизмами и растениями. Поскольку систематические исследования в области эволюционного прогресса растений в настоящее время проходят лишь свою начальную фазу, мы вынуждены ограничиться здесь рассмотрением только тех групп, которые, оставив немалое количество ископаемого материала, были предметом более или менее тщательного, во всяком случае длительного, изучения. Это — относительно крупные растения, некоторые части которых могли сохраниться в ископаемом состоянии.

Выйдя на сушу, никакие таллофиты не могли сразу приобрести характерные свойства сосудистых растений — трахеофитов. Некоторые из таких переселенцев так и остались таллофитами, заняв на суше те участки, где сохранялись и сохраняются до сих пор подходящие для них участки; у других, в силу ароморфической эволюции, развивались приспособления, позволявшие им расширять область своего существования путем освоения условий, характерных для различных наземных местообитаний.

Первые растения, вышедшие из воды на сушу, могли обитать естественно, только на довольно узкой прибрежной полосе в условиях обилия влаги. Пока у них не было конкурентов, которые затрудняли бы их расселение в этой полосе, едва ли они могли претерпевать интенсивную прогрессивную эволюцию. Их ароморфоз, надо думать, протекал в общем медленно и притом примитивными путями. Такие растения суши, существенно уступающие по высоте организации псилофитам — древнейшим сосудистым растениям суши — действительно существовали. Они, по всей вероятности, получили широкое распространение задолго до расцвета псилофитовой флоры, о которой речь будет дальше. Вполне понятно, что, пользуясь очень широким распространением и достигнув относительно высокого, для того времени, уровня организации, они не сразу исчезли после того, как на сцену вышли их конкуренты, гораздо более высоко организованные представители псилофитовой флоры. Мы имеем в виду ту группу растений, которую иногда выделяют в особый тип Nematophyta, помещаемый между водорослями и низшими трахеофитами (У. Ч. Дарра, 1960, стр. 38). Эту группу до сих пор нередко считают загадочной по систематическому положению, строению вегетативных частей и органов размножения, а также по основным экологическим признакам. А. Н. Криштофович (1957, стр. 154) писал, что правильнее выделить их в особый тип, фи-

логенетически связанный с бурыми водорослями. Типичным представителем этой группы считается род Prototaxites. До сих пор известны лишь стволоподобные части этого растения, — как бы «пни», иногда достигающие 1 м в диаметре и более 2 м в высоту (рис. 43). Они образованы рыхлым сплетением трубочек. У некоторых форм трубочки одинаковой толщины, у других различаются трубочки двух «калибров»: более толстые и более тонкие (рис. 44). Диаметр поперечного сечения тонких трубочек — около 4—6 мк, а толстые вдвое или во много раз толще (Давиташвили, 1971). Некоторые исследователи относят нематофиты к бурым водорослям. Однако эти древние растения сильно отличаются от бурых водорослей уже своей прочной консистенцией. В «Основах палеонтологии» отмечается «загадочная устойчивость трубочек, сохраняюшихся в ископаемом состоянии всегда в ненарушенном виде и придающих телу внешний вид древесины» (А. Р. Ананьев и В. П. Маслов. 1963, стр. 190). В. Готан и Г. Вейланд (1964, стр. 63 писали: «Чрезвычайно поразительно, как эти древние формы вообще оказались способными сохраняться в ископаемом состоянии, к чему

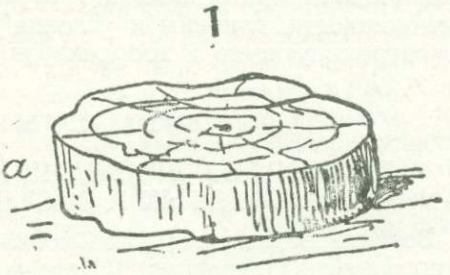


Рис. 43. Prototaxites (Nematophycus) по девона Гаспэ (Канада). Несколько схематизированное изображение поперечного сечения. По Морэ.

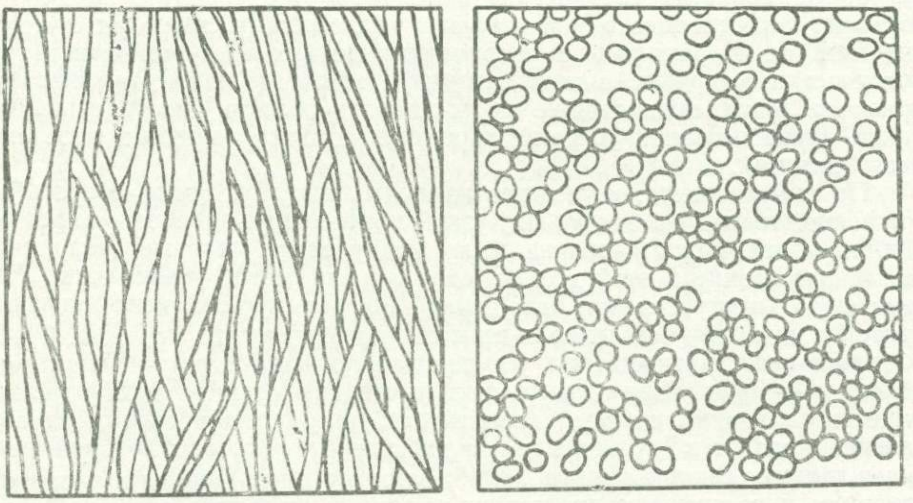


Рис. 44 Prototaxites Lafontii (×110). Девон (жединский ярус). Несколько схематизированные разрезы: слева — продольный; справа — поперечный. По Немейцу.

нынешние водорослеобразные растения, по причине нежности стенок, безусловно не способны (речь идет, конечно, о тех нынеших водорослях, которые не выделяют известкового скелета. — Л. Д.). Поэтому в свежем состоянии их клетки должны были иметь твердую консистенцию, древесинную или хитинозную».

Рассмотрение вопроса о среде, в которой жили нематофиты, привело нас (1971, стр. 57) к выводу, что эти растения произрастали в ближайшей к морю полосе суши при высокой влажности. В этой полосе мог произойти переход от прибрежных морских вод ко влажной низменной суше. При этом некоторые нематофиты могли быть полуводными, — амфибийными растениями.

Нематофиты известны из верхнего силура и девона. Но древнейшие и примитивнейшие их представители существовали, по всей вероятности, и раньше — в течение всего силура и в более раннем палеозое, а может быть и в протерозое.

В пользу того, что некогда существовала особая, нематофитовая, флора, говорят находки ископаемых этой группы в разных областях Европы, Азии и Северной Америки.

Возникновение нематофитов, на наш взгляд, было крупным ароморфозом. Эти первенцы наземной флоры могли жить и в зоне переходной от моря к суше. Развитие прочных стенок трубочек, которые, может быть, были даже хитинозными, а также оразование «стволов» из довольно прочного материала делали эти растения способными жить в полуводных условиях. Филогенетический процесс формирования нематофитовой растительности был связан с совершенствованием вегетативных частей этих организмов в сторону прочности, необходимой для растений суши. Этот процесс делал возможным продвижение растительности к новым, не столь влажным зонам. По-видимому, таким образом создавались своего рода «леса» из растений, еще не утративших основных особенностей таллофитов. Это осуществлялось без коренных морфологических и анатомических изменении организмов — геологически относительно быстро.

Для возникновения первых сосудистых растений, несравненно лучше приспособленных к освоению суши, были нужны гораздо более глубокие изменения морфологических и физиологических свойств. Поэтому сосудистые растения должны были появиться в соответствующей экологической зоне позже нематофитов и подобных им примитивных выходцев из воды. Однако распростарнение древнейших сосудистых должно было иметь роковые последствия для нематофитовой флоры. Так наступил век господства флоры, которую обычно называют псилофитовой, хотя кроме псилофитов она включала в себя и некоторые другие характерные элементы.

Довольно большое разнообразие древнейших сосудистых растений из нижнего девона внушает непредубежденному наблюдателю мысль о том, что они ответвились от разных таксонов более примитивных форм, Г. Н. Эндрьюс (1970), стр. 4х7) пишет, что «сосудистые растения происходят, по-видимому, от некоторых несосудистых по многочисленным эволютивным линиям». Только сосудистые растения могли начать на суше широкую экогенетическую экспансию, ведшую к завоеванию разнообразнейших наземных местообитаний.

Для развития наземных растений, по Толмачеву, дифференцированность их тканей и органов имеет узловое значение. При этом центральное место принадлежит строению этих организмов как сосудистых растений. «Дифференцировка тканей, — говорит Толмачев (1951, стр. 228), — с выделением водопроводящей (одновременно опорной) системы, безусловно явилась ароморфозом первостепенного значения, определившим новые, не мыслимые без него, пути развития растений на суше. Без этого ароморфоза немыслимо было бы и превращение ризоидов в корни...» К. Мэгдефрау (1956, стр. 77) писал о раннем девоне: «Это было время резко выраженной амфибийной растительной

жизни, которая стала возможной вследствие двух гистологических и двух биохимических «изобретений» растений, а именно сосудистых пучков и устьиц, лигнина и кутина».

Только что описанный ход развития древнейших наземных флор — сначала появление относительно примитивных элементов, нематофитов, затем возникновение элементов псилофитовой флоры и вытеснение ею нематофитов — соответствует одному из основных общих законов эволюции биоса, закону В. О. Ковалевского.

Нематофиты изучены весьма недостаточно. Насколько нам известно, не было даже попыток выяснить химический состав их трубочек. До сих пор нет достоверных сведений об их репродуктивных органах. И все-таки нельзя сомневаться в том, что нематофиты были продуктом ароморфической эволюции, которая дала им возможность: не только выжить в полуводной среде, но и выйти на сушу. В пользу этого говорит уже прочность стенок трубочек, как одно из свойств, открывавших перспективы наземной эволюции.

Толмачев (1951, стр. 227—228) высказал и обосновал глубоко верную, на наш взгляд, мысль, что «протекая в своих специфических условиях, эволюция растений должна иметь и свои специфические проявления морфолого-физиологического прогресса». Высшие растения — в основном прикрепленные организмы, во взрослом состоянии неподвижно связанные с субстратом, — в противоположность подавляющему большинству животных. И среди животных немало форм, прикрепленных к субстрату, это — животные «сидячего» бентоса губки, археоциаты, кораллы, мшанки и некоторые другие.

В жизни растений суши наблюдается одна черта, всем им свойственная и чуждая большинству животных. Это — смена поколений, в животном мире наблюдаемая лишь у некоторых относительно низко организованных форм. У растений суши (а также и у некоторых других) каждое поколение, размножающееся половым путем, сменяется поколением бесполым, размножающимся вегетативно. Это среди растений настолько всеобщая правильная смена двух способов воспроизведения, что она должна иметь фундаментальное биологическое значение и представлять важное преимущество перед размножением, осуществляемым лишь по одному из этих двух способов. И как раз это универсально распространенное явление до сих пор не имеет удовлетворительного объяснения. Насколько нам известно, оно и не привлекало к себе должного внимания со стороны ботаников-эволюционистов. Отмечая важность этого вопроса и подчеркивая необходимость его серьезного изучения, мы не можем здесь, в этой книге об ароморфозе в развитии биоса, поставить перед собой задачу разрешения такой загадки. Заметим только, что в данном случае обычный в органическом мире половой способ воспроизведения дополняется бесполым размножением, которое вполне регулярно и неизменно чередуется с половым. Возникновение полового размножения было очень важным ароморфозом, но генезис этого способа уходит вглубь отдаленнейшего прошлого органической жизни. Однако в развитии растительного мира возникло правильное чередование поколений и полевой способ размножения был дополнен бесполым.

У многих, относительно низко организованных, растений суши более видное место занимает половое поколение, а бесполое является малозаметным, незначительным по величине и относительно недолговечным. Таковы мхи. Гаплоидная фаза представлена гаметофитом. Из оплодотворенной яйцеклетки гаметофита вырастает диплоидный спорофит, который не развивается в самостоятельно живущее растение, а остается в связи с гематофитом, от какового и получает питание. На спорофи-

те образуются споры, которые рассеиваются и дают начало новым гаметофитам. Можно высказать предположение, что фаза бесполого размножения обеспечивает реподукцию при затруднительности оплодотворения, которое совершается путем слияния двух гамет, происходящих от разных особей. К тому же особую выгоду может представлять множественность сразу рассеиваемых спор, не нуждающихся в попарном слиянии и не способных к этому.

Толмачев (1951, стр. 228) высказал интересную мысль об «одном преобразовании, типа ароморфоза». «Таковым, — по его словам (там же), — является переход ведущей роли в цепи сменяющихся друг друга разнотипных поколений к спорофиту, при параллельной задержке прогрессивного развития, а затем деградации, гаметофита». Предположение о переходе в развитии споровых растений ведущей роли от гаметофита к спорофиту, без сомнения, заслуживает внимания. В истории растительного мира суши, бесспорно, шансы на ароморфическое развитие складывались решительно в пользу растений, у которых господствующее положение занимал спорофит. Вполне вероятно, что исследователям удастся подойти к объяснению этого любопытного явления. Но нельзя считать доказанным, что из растений с преобладанием гаметофита исторически развивались растения с преобладанием спорофита; и представляется не менее вероятным, что те и другие совершенно самостоятельно развились из огранизмов, не имевших смены поколений в своем жизненном цикле. Можно согласиться с Толмачевым в том, что, если такой переход имел в действительности место, то это было ароморфозом.

Дальнейший ароморфоз представляют случаи перехода от равноспоровости, или гомоспории, к разноспоровости, или гетероспории, — явления, которые очевидно происходили параллельно во многих группах споровых растений. Через гетероспорию эволюция вела к размножению семенами, и такой ход эволюции тоже надо признать ароморфическим. К этому вопросу мы вернемся при рассмотрении восходящего развития от споровых к семенным растениям. А здесь обратимся с некоторым конкретным даным об ароморфозе в эволюции отдельных крупных групп споровых растений.

«Псилофитовой флорой» часто называют комплекс древнейших сосудистых растений, существовавших преимущественно в раннем девоне (по-видимому, в позднем силуре — среднем девоне). Это были еще довольно близкие к таллофитам сосудистые растения, среди которых не было ни одного, которое можно было бы назвать деревом или хотя бы деревцом. Их оси, чаще всего дихотомически ветвившиеся, не были дифференцированы на стебель, корень и листья (рис. 45, и 46). Из низов верхнего девона указывается находка одной формы — Psilophyton princeps (в штате Нью Йорк, США), которая впервые была указана в нижнем девоне Канады.

О. А. Хэг (1967, стр. 341) отмечает, что, несмотря на разнообразие форм, относимых к псилофитам, несмотря на то, что входящие в ее состав таксоны довольно далеки друг от друга, они характеризуются некоторыми общими основными чертами — отсутствием листьев и корней, а также простой стелой. Однако он подчеркивает, что псилофитовые морфологически проще всех других сосудистых растений. Недавно было предложено переименовать тип (филум), или отдел Psilophyta в Rhyniphyta (А. Г. Кронквист, А. Л. Тахтаджян и А. Г. Циммерманн, 1966). Но мы не решаемся заменить старое название филума новым, пока последнее не будет принято специалистами. В новейших обобщающих трудах по палеоботанике (Анберже, 1968 и Буро, 1967)

пока употребляется старый термин. Советские специалисты тоже не перестали пользоваться старым названием (Л. А. Зиновьева, 1970).

Впрочем псилофиты представляют, по-видимому, не филогенетически единый таксон, а ступень в эволюционном развитии отдельных стволов растений, которые в своем прогрессивном развитии приобрели

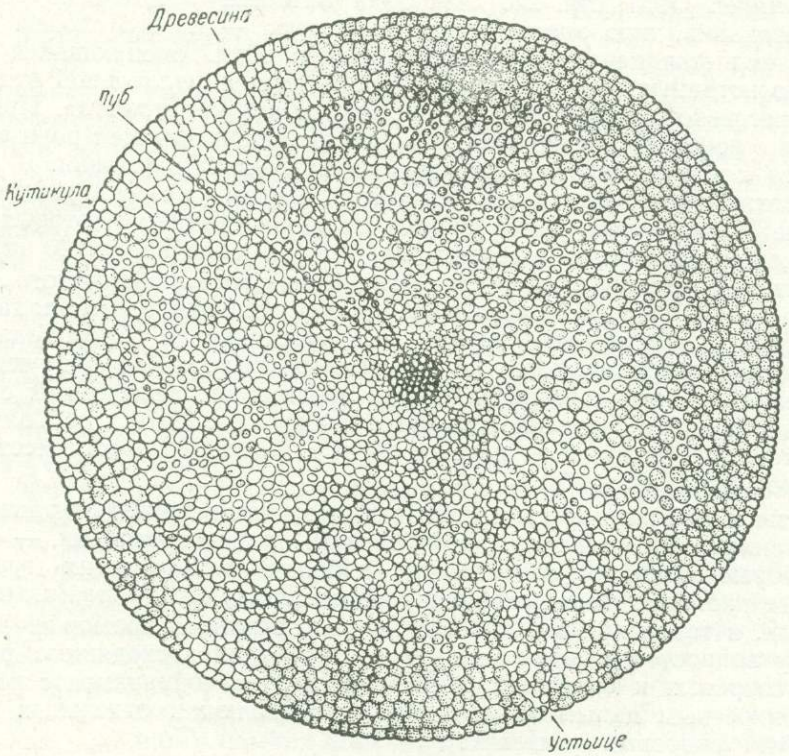


Рис. 45. Поперечное сечение побега псилофита Rhynia major. ×17 По Пиа.

некоторые общие черты, характеризующие определенную высоту организации. Аксельрод (1959, стр. 272) находит, что «псилофитовую» стадию проходили, независимо одна от другой, различные группы водорослевого происхождения, переходившие к жизни на богатых влагой участках суши. Думаем, однако, что таких самостоятельных филогенетических ветвей было очень немного, и весьма вероятно, что эти ветви исходили от одного филогенетического ствола водорослей. Среди ученых существуют значительные разногласия относительно происхождения псилофитов. Во всяком случае происхождение псилофитов и нематофитов от одной группы водорослей представляется весьма невероятным. Как уже сказано, в истории этих двух древнейших групп наземных растений нельзя не заметить закономерность, установленную В. О. Ковалевским в филогенезе различных групп парнопалых копытных.

Все известное о псилофитовой флоре и о современных ей растениях (Давиташвили, 1971, стр. 61), свидетельствует о том, что эта флора представляет собой древнейший крупный этап в эволюции наземной растительности, — продвижение в направлении наземных местообитаний.

Таким образом, в борьбе за освоение суши древнейшие палеозойские растения — представители нематофитовой и псилофитовой флор — испытывали прогрессивную эволюцию. Каждый существенный шаг ароморфоза расширял перспективу увеличения ареалов, занимаемых этими флорами.

Широкой известностью пользуется еще одно очень древнее наземное растение — Baragwanathia, которое считается представителем плауновых. Оно было найдено в Австралии, в слоях, которые первоначально были отнесены к верхнему силуру (лудлову) на основании нахождения в тех же слоях остатков граптолита Monograptus uncinatus. Однако эти отложения принадлежат скорее к нижнему девону. Ананьев (1963, стр. 430) относит этот род к особому порядку Baragwanathiales, куда причисляются еще некоторые роды из нижнего девона. У. Г. Чэйлонер (1967) относит этот род к порядку Drepanophytales. Эта форма, скорее всего, принадлежит к псилофитовой флоре в самом широком смысле слова. Согласно новейшим данным, сосудистые растения появляются в расшифрованной геологической летописи лишь в раннем девоне (Г. П. Бэнкс, 1965).

ГЛАВА ПЯТНАДЦАТАЯ

ЯВЛЕНИЯ АРОМОРФОЗА В РАЗВИТИИ НАЗЕМНЫХ СПОРОВЫХ РАСТЕНИЙ ПОЗДНЕГО ПАЛЕОЗОЯ

Не имея возможности проследить все явления ароморфоза в историческом развитии споровых растений позднепалеозойской флоры, мы остановимся лишь на некоторых чертах эволюционного прогресса наиболее характерных из этих растений, — некоторых плауновых, членистостебельных и папоротниковых.

Все представители псилофитовой флоры — относительно низко организованные растения суши. Это были относительно слабо дифференцированные растения, по состоянию своих частей и тканей стоящие ближе к слоевцовым, чем другие сосудистые растения — ископаемые и нынеживущие.

Однако уже в среднем и особенно в позднем девоне существовали многие группы довольно высоко организованных растений, в частности — плауновые порядков Protolepidodendrales (появляются уже в раннем девоне, широкое распространение получают в среднем и позднем девоне) и Lepidodendrales (некоторые формы этого порядка встречаются в девоне, но большинство ветвей достигает расцвета в среднем карбоне). Древнейшие представители порядка Equisetales известны в девоне, например, Archaeocalamites (с позднего девона). Порядок Sphenophyllales богато представлен в геологической летописи, по-видимому, с начала среднего карбона, но некоторые формы указывались в нижнем карбоне и даже в позднем девоне.

В каменноугольной флоре обильно представлены споровые растения тех групп, нынешние формы которых, как плауны, хвощи и папоротники, в большинстве являются влаголюбивыми. Нелегко изучать отношения растений карбона к влаге, и все-таки многие наблюдения свидетельствуют о влаголюбивом характере типичнейших растений этого периода (Давиташвили, 1971, стр. 63).

Поскольку растения карбона были потомками недавних выходцев из водной среды, мы имеем все основания считать, что эта флора ис-

пытывала тогда первичную экогенетическую экспансию в направлении пространств, относительно менее богатых влагой, и что эти растения были первично-влаголюбивыми. Поэтому можно априори предположить, что в девоне и в позднем палеозое эти растения произрастали в условиях довольно обильного количества воды. Многие морфологические их признаки подтверждают такое предположение.

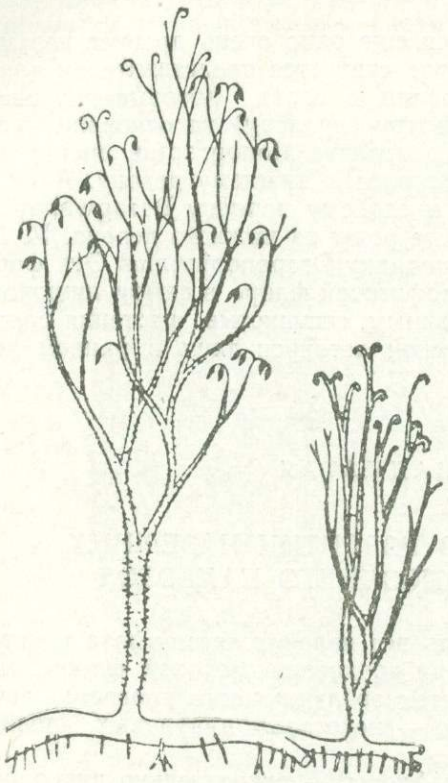


Рис. 46. Psilophyton princeps. Нижний девон. По Доусону, Кидстону и Лангу.

Плауновые карбона достигают огромного разнообразия, рассмотрение которого не может входить в нашу задачу. Отметим лишь некоторые, бросающиеся в глаза черты, указывающие на ароморфическое развитие этих потомков невзрачных первенцов суши — псилофитов и сопутствующих им форм.

Крупные древовидные плауны, к числу которых принадлежат лепидодендроны и сигиллярии, достигают значительной высоты, а поперечное сечение ствола может иметь большой диаметр — до 2 м. Эти растения имели листья, иногда довольно крупные. Корнеобразные органы — стигмарии — также могли иметь внушительные размеры, но по своим функциям видимо, не вполне соответствовали корням голосеменных и покрытосеменных растений. Все это указывает на значительное повышение организации по сравнению с представителями псилофитовой флоры.

Вместе с тем надо отметить черты, которые свидетельствуют о том, плауновые каменноугольной флоры были организованы все же значительно ниже, чем голосеменные и покрытосеменные наземные растения, занявшие господствующее положение в более поздние времена.

В этом отношении замечательно гистологическое строение ствола. На поперечном сечении видна дифференцировка тканей, среди которых выделяются сердцевина, древесина (первичная и вторичная), ткань, принимаемая обычно за луб, различные слои коры (рис. 47). Однако в составе тканей слои коры резко преобладают над всеми остальными, а проводящие ткани занимают очень незначительное место. Отсюда можно заключить, что функция проводящих тканей была еще очень слабой в сравнении с более поздними типами. Наружные слои коры не отбрасывались, как это происходит у нынеживущих деревьев по мере их роста. Таким образом, существовало препятствие к утолщению столба древесины. Опорная же функция выполнялась преимущественно, или исключительно, корой. Деревья более поздних типов, которые могут

беспрепятственно нарашивать слои древесины, несущей у них, к тому же, не только проводящую но и опорную функцию, построены, следовательно, гораздо совершеннее, чем древовидные плауны палеозоя, и организованы выше таковых.

После выхода на сушу растениям приходилось приспособляться к ограниченному количеству влаги: по мере осуществления таких приспособлений они могли проникать во всех более неблагоприятные в

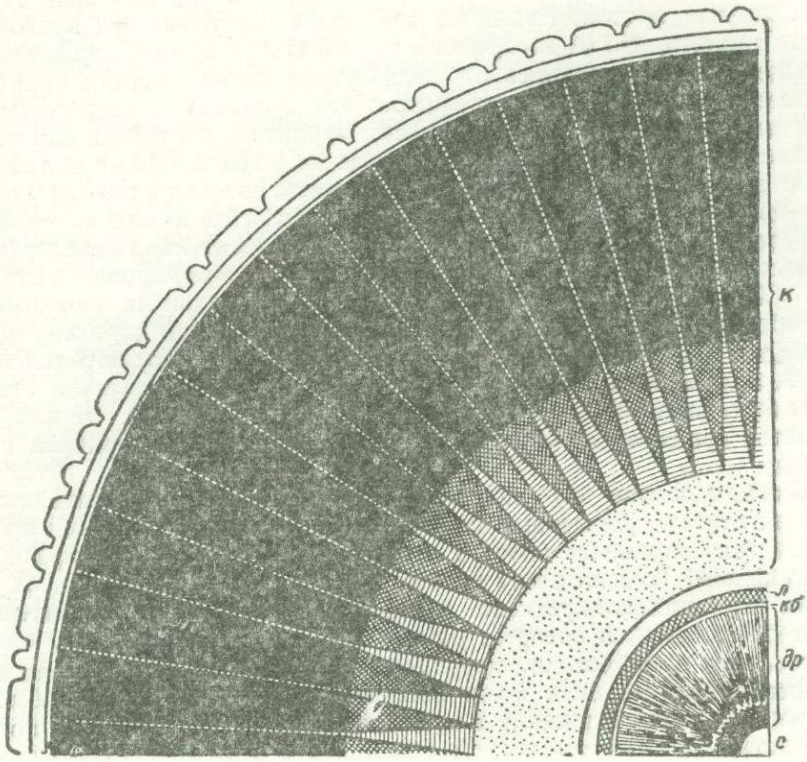


Рис. 47. Lepidodendron vasculare. др—дреесина; к—различные слои коры; кб—камбий; л—луб; с—сердцевина. По Циммерманну.

смысле влажности зоны материковых пространств. Не удивительно, что в относительно ранние времена палеозоя растения должны были приобретать устройства, помогавшие им довольствоваться доступной для них влажностью. По этому поводу Мэгдефрау (1956, стр. 149) сказал, что «ксероморфное» строение листьев каменноугольных растений, особенно плауновых, на первый взгляд не соответствует болотному характеру их местообитаний. Он пишет: «Когда я в одном своем докладе об экологии растений карбона (Галле, 1931 г.) затронул между прочим и этот вопрос, то профессор И. Вейгельт при обсуждении этого доклада предложил очень меткое объяснение этого явления: «Хотя лепидофиты (плауновые. — Л. Д.) произрастали в болоте, но устройство, служившиее для проведения воды в стволе было очень плохим вследствие слабо развитой ксилемы, так что обеспечение листьев водой было недостаточным, что и должно было вести к ксерофилии». Эта особенность у листьев лепидодендронов отмечается также в книге Готана и

Вейланда (1964, стр. 120). Там сказано, что листья у этих растений были мясисто-губчатыми и производят впечатление «ксерофитических». Но тут же отмечается, что «тем не менее лепидодендроны произрастали на сырой почве и жили во влажном климате» (там же).

Вопрос о ксероморфности каменноугольных плауновых рассматривался нами в предыдущих работах, особенно в недавно опубликованной книге (1971, стр. 66—68). Исходя из общей экогенетической концепции и учитывая, что все наземные растения произошли от первичноводных предков и что мир наземных растений в своей эволюции на протяжении геологического времени поступательно продвигался от наиболее влажных местообитаний ко все менее обеспеченным влагой, мы должны принять, что очень древние ксерофиты, например, раннедевонские, существенно отличались от ксерофитов более поздних времен. И тем более — от нынешних ксерофитов: эти древнейшие ксерофиты требовали для успешного произрастания, вероятно, не менее влаги, чем новейшие мезофиты или даже некоторые гигрофиты. Даже псилофиты, жившие в раннедевонскую эпоху в условиях влажности, которой довольствовались бы, вероятно, нынешние гигрофиты, имели «ксероморфный габитус» (Криштофович, 1946, стр. 38). Относительно некоторых ископаемых растений, в том числе псилофитов, Криштофович (там же) писал: «Ксерофитный габитус удерживается несмотря на влажные условия обитания». Так или иначе, общий гигрофильный характер флоры карбона, в частности — плауновых, выражен, конечно, определенно и резко. А количественные показатели ксерофитизма в огромной степени зависят от геологического момента, к которому относятся те или иные ксерофиты: существуют ксерофиты и ксерофиты, — ксерофитизм и ксерофитизм.

Учитывая только что сказанное, мы должны поставить вопрос: можно ли считать развитие у палеозойских наземных растений приспособлений для сохранения влаги и защиты от усыхания ароморфическим, прогрессивным? Точный ответ на этот вопрос зависит, конечно, от тщательного изучения конкретных данных — определенных растительных форм и обстановок, в которых развивались эти формы. Нам, однако, думается, что приобретение ксерофитических адаптаций у представителей позднепалеозойских флор обычно означало ароморфоз. Способность выдерживать снижение влажности против оптимальной, по всей вероятности, давала возможность выживать и в данной конкретной обстановке и в несколько иных экологических условиях. Это означало расширение приспособительных возможностей. Например, форма, преуспевающая на относительно низменных участках, приобретя способность выдерживать немного пониженную влажность, могла селиться и выживать на склонах холмов, где влажность была несколько меньше или она могла иногда понижаться. Но едва ли эволюция приводила к значительной сухостойкости, что требовало бы радикального изменения строения корневой системы, стебля и листвы, в частности — приобретения способности значительного роста древесинного цилиндра в толщину.

Общеизвестно почти горизонтальное положение разветвлений стигмарий, то есть базальных органов лепидодендронов и сигиллярий, самых крупных деревьев карбона. Такое положение этих органов показывает, что они не погружались в грунт на большую глубину. Этим они напоминают корни растений, ныне живущих в сырых, болотистых местах, в резкую противоположность к многим современным растениям, корневая система которых во много раз превосходит высоту надземной части. Незначительная высота стигмарий имеет, следовательно, первичный характер. У нас нет никаких оснований предполагать, что предки

каменноугольных сигиллярий и лепидодендронов имели значительно углублявшиеся корни подобно большинству нынешних деревьев, кустарников и трав. Наличие корней, уходящих вниз на значительную глубину, есть результат длительного эволюционного развития, в течение которого шаг за шагом возрастала способность корней пронизывать более или менее плотный грунт на большую глубину. Эти прогрессивные изменения не только создавали возможность более прочного укрепления растения, но и обеспечивали проникновение корней к грунтовым водам. Таким образом уменьшалась зависимость растения от поверхностных вод и от поступления атмосферных осадков. Все это означает значительный прогресс в строении и физиологической деятельности растений.

Экогенетическая экспансия растительности была сопряжена с ароморфической эволюцией ее основных элементов.

Рассмотрение всевозможных, даже самых разительных, фактов эволюционного прогресса в истории позднепалеозойских наземных растений заняло бы здесь слишком много места. Мы ограничимся ссылкой на некоторые данные из палеобиологической истории наземных растений.

Известно, что ароморфоз охватывает более или именее обширный комплекс тесно взаимосвязанных свойств и что отдельное свойство, как бы полезно оно ни было, если оно не сопряжено с другими адаптациями, не представляет собой результат прогрессивного развития. Но даже на ископаемом материале часто можно убеждаться в том, что бросающаяся в глаза структура, выгодно отличающая одни формы от других, не была изолированным приобретением и связана с другими такими же усовершенствованиями, даже в тех случаях, когда это не удается доказать морфологическими данными. Едва ли не самые импозантные растения позднего палеозоя, лепидофиты, как лепидодендрон и сигиллярия, зачастую достигали значительной высоты порядка 30 м, оставаясь, однако стройными, с вертикальным стволом, деревьями, Это зависело от того, что они обладали мощным слоем коры, затруднявшим свободный рост древесины. Между тем древесина у более высоко организованных сосудистых растений служит не только жизненно важной проводящей тканью, но и опорной тканью. Их стволы чрезвычайно прочны и обильно снабжаются водой, несущей в растворе вещества, преимущественно минеральные, необходимые для роста и жизни дерева. А величественные лепидофиты позднего палеозоя по этим важнейшим свойствам определенно уступали голосеменным древесным растениям, возникшим позже лепидофитов в процессе восходящей эволюции. Лепидофиты были относительно ломки и менее эффективно снабжались восходящей по древесине почвенной водой. Было бы, однако, крайне наивно думать, что древовидные лепидофиты были для своего времени низко организованными растениями. Наоборот, они были продуктами длительной ароморфической эволюции, весьма совершенными организмами, которые существенно расширили доступную им зону обитания по сравнению с ранее появившимися древесными растениями. Ведь древообразные лепидофиты господствовали в лесах на протяжении десятков миллионов лет. Еще нелепее было бы считать их «неудачниками» растительного царства, хотя в конце концов они должны были уступить свое место более совершенным формам той же экологической области.

Считаем нужным отметить, что анольбоморфические пути эволюции, как бы они ни уступали соответствующим ольбоморфическим по совершенству достигнутых приспособлений, никак нельзя считать

«ошибками», «промахами» природы. Надо твердо помнить, что понятия анольбоморфоза и ольбоморфоза являются условными. Анольбоморфическую эволюцию можно признать таковой только при наличии возможности сопоставить ее с ольбоморфической эволюцией в группе организмов, близкой к данной анольбоморфической. О. Абель (1907 и 1929) много писал о «неудачах», «промахах», или ошибках адаптивной эволюции (fehlgeschlagene Anpassungen). Между тем группы форм, эволюировавших по таким «ложным» путям, во многих случаях существовали, расселялись и благоденствовали на протяжении многих миллионов лет! Нам кажется, что понятия «ложных путей» эволюции, «ошибочных приспособлений» могут иметь какую-то кажимость смысла только для тех, кто верит в предначертанный, предопределенный путь — магистральный путь эволюционного прогресса. Думаем, что именно к такому ходу научного мышления можно применить предложенный Абелем термин.

В содержательной главе «Совершенствования в царстве растений» своей книги «Палеобиология растений» Мэгдефрау (1956) приводит данные об эволюционном прогрессе в истории наземных флор. Он указывает на признаки превосходства каламитов типа Calamites над формами рода Asterocalamites (по видимому, более точно — Archaeocalamites). Автор подчеркивает, что род Archaeocalamites вымер уже в раннем карбоне, а более совершенная система проводящих тканей, обеспечивающая гораздо более равномерное водоснабжение, представленная у Calamites, сохраняется, как утверждает автор, у современных хвощей (рис. 48).

Мэгдефрау приводит и другие случаи, которые он толкует как усовершенствование растений в ходе эволюции, например — превосходство лептоспорангиатных папоротников над эвспорангиатными, которые господствовали в палеозое: у последних не было приспособлений к быстрому опоражниванию спорангиев и разбрасыванию спор, что характерно для лептоспорангиатных, достигших наибольшего развития в новейшие времена. Мы, однако, не будем подробно останавливаться на примерах рассматриваемых в книге Мэгдефрау, потому, что при ознакомлении с этими примерами остается несовсем ясным, следует ли считать эти случаи бесспорными явлениями ароморфоза.

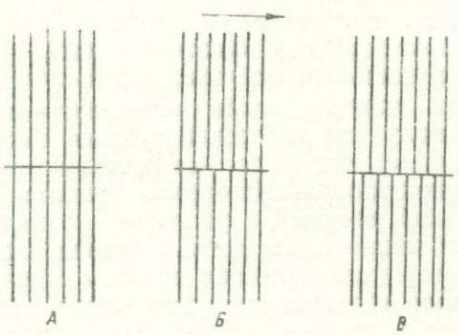


Рис. 48. Схема эволюции расположения продольных ребер на месте стыка междоузлий у палеозойских членистостебельных: археокаламитов (А) и каламитов (Б и В). По Буро

Однако во всех основных группах главных компонентов позднепалеозойских лесов мы усматриваем явные признаки ароморфоза в историческом развитии способов репродукции.

Мы имеем в виду эволюцию от гомоспории (изоспории) к гетероспории. Такое направление развития наблюдается во всех основных группах споровых растений. Мало того, как об этом нам придется говорить в следующей главе, дальнейший ход эволюции приводил к возникновению образований, подобных семени, а затем и формированию настоящих семян.

Приведем некоторые данные, подтверждающие развитие гетероспории в отдельных главных таксонах споровых растений.

В большом типе плауновых примерами возникшей гетероспории могут служить многие виды рода Lepidostrobus (Lep. bertrandi, Lep. masleni, Lep. scotti, Lep. oldhamius) и многие другие формы и виды родов Lepidophyllum, Sigillariostrobus, Mazocarpon, а также Lepidodendropsis devoogtii (все из карбона).

Среди членистостебельных, которые Буро (1964) включает в большой отдел, или тип Sphenophyta, куда он относит в частности порядки Sphenophyllales и Equisetales, гетероспория известна у каменноугольных форм, относимых к роду Calamostachys (Cal. americara Cal. schmai, Cal. tuberculata, Cal. insignis) и у Paracalamostachys (Par. heterospora и Par. striata).

Гетероспория известна также у разных форм, относимых к папоротниковидным. Правда, специалисты нередко отмечают, что она представляет у этих растений редкое явление. В. А. Вахрамеев и М. А. Седова (1963, стр. 529) писали: «Преобладающая часть папоротников принадлежит к изоспоровым растениям, и лишь некоторые из них (водяные папоротники) обладают гетероспорией». Впрочем, несколько далее, те же авторы справедливо указывают, что «для подкласса Noeggerathiidae характерна разноспоровость» (там же, стр. 536). Однако, по мнению Буро (1964), неггератиевые не следует относить к папоротниковидным. Он выделяет эту небольшую группу в совершенно самостоятельный большой отдел (тип) Noeggerathiophyta. Таким образом, гетероспория установлена для папоротников порядка водяных (Hydropteridales), представители которого не известны из отложений древнее юры и встречаются, главным образом, в кайнозое, а также в современной флоре. Можно думать, что дальнейшие исследования откроют гетероскопию и в других группах папоротниковидных.

Таким образом, развитие в сторону гетероспории — явление, широко распространенное среди споровых растений, в разнообразных группах этих растений. Это, естественно, наводит нас на мысль, что гетероспория должна иметь какое-то существенное биологическое значение — представлять собой черту, полезную не в немногих узких экологических нишах, а в весьма разнообразных жизненных обстановках. Вопрос о том, в чем же заключалось преимущество гетероспории перед гомоспорией (изоспории), которая была исходным состоянием в истории этих растений, заслуживает специальных исследований. Можно надеяться, что ботаники и палеоботаники займутся тщательным изучением этого вопроса. А теперь можно высказать лишь некоторые гипотетические соображения о значении перехода от гомоспории (изоспории) к гетероспории в прогрессивной эволюции мира растений.

Споры дают начало гаметофитам, в которых развиваются половые клетки — женские (макрогаметы) и мужские гаметы (мегагаменты). Эти гаметы попарно сливаются и дают зиготу, которая развивается в спорофит — бесполое поколение. Если споры выходят из своих вместилищ, то они могут прорастать только в водной среде. Дальнейшее развитие, вплоть до слияния женской и мужской гамет с образованием зиготы тоже может происходить лишь в воде. Следовательно, при таком ходе развития организмы остаются по необходимости связанными с водой, как со средой обитания. Этим, естественно, ограничиваются перспективы эволюции в направлении овладения суши: даже при влажном климате; если нет водной среды какого-то, хотя бы маленького,

водоема, существование таких растений невозможно. Между тем, поскольку они уже вышли из воды, или, вернее стали почти наземными, дальнейшее освоение новой экологической области — суши требовало изменений процесса размножения. Отсюда возникала такая форма этого процесса, при которой макроспоры остаются связанными со спорофитом, так же как вырастающие из этих спор макрогаметофиты, на которых развиваются вместилища макроспор. Таким образом, макрогамета остается на спорофите. Остается нужным лишь устройство, обеспечивающее доставку микрогамет к макрогаметам, которая осуществляется обычно через разбрасывание первых. Соединение микрогаметы с макрогаметой достигается гораздо легче при таком способе размножения, чем при одинаковой подвижности мужских и женских гамет при изоспории (гомоспории). Достигается, далее, еще одно важное усовершенствование, неразрывно связанное с гетероспорией: зигота остается в органической связи с растением и меньше подвергается опасностям уничтожения, чем зигота, совершенно обособленная от растения: при гетероспории она защищена от многих вредных влияний. Наконец, такой ход развития открывает возможность дальнейшего совершенствования способа размножения, а именно — эволюции в сторону семенного размножения. Но об этом речь будет в следующей главе.

Нет сомнения в том, что развитие в сторону гетероспории, которое отмечается в истории различных групп споровых растений — плауновых, хвощеобразных, папоротникообразных — было ароморфозом. Оно было сопряжено с другими усовершенствованиями.

В некоторых случаях эта эволюция приводила к возникновению образований, подобных семени, или даже настоящего семени. В других случаях ход эволюции обрывался — соответствующие таксоны обычно вымирали, не оставив более высоко организованного потомства.

ГЛАВА ШЕСТНАДЦАТАЯ

ПРОГРЕССИВНОЕ РАЗВИТИЕ ОТ СПОРОВОГО РАЗМНОЖЕНИЯ К СЕМЕННОМУ

Растения, размножающиеся семенами, появились на суше позже споровых, и это было отнюдь не случайно: возникновение семенного размножения было значительным ароморфозом в истории растительного мира. Э. У. Берри писал (1920, стр. 377): «Размножение спорами было и остается существенно водным процессом, а потому зависящим от почти полностью наружных и не подающихся контролю условий. Вследствие развития двух видов спор мегаспоры могли иметь лучшие шансы на выживание, а микроспоры могли продуцироваться в гораздо большем числе, что в результате повышало шансы оплодотворения».

У споровых растений происходило филогенетическое развитие от изоспории, или гомоспории, к гетероспории.

Микроспоры развиваются до микрогамет, а затем микрогаметы сливаются с мегагаметами (яйцеклетками), — и происходит настоящее оплодотворение. Слияние гамет, например у папоротников, возможно благодаря тому, что эти растения растут группами во влажных местах; для оплодотворения необходимо наличие капельножидкой воды.

При ознакомлении с историческим развитием мира растений каждому бросается в глаза определенная направленность эволюции этих организмов. Трудно усомниться в том, что более совершенные формы появлялись позже менее совершенных. Однако современная палеобота-

ника, вооруженная тонкими методами исследования, которые не были известны еще в недавнем прошлом, открывает замечательные факты, не укладывающиеся в простую, грубую схему восходящего развития, которая прежде принималась и палеоботаниками, и необотаниками. С. В. Мейен (1971, стр. 56) пишет: «Преимущество покрытосеменных перед голосеменными, а этих — перед споровыми доказано историей растительного мира, но этим, строго говоря, ограничиваются наши представления о продвинутости и примитивности у высших растений». Далее этот автор отмечает, что оценка примитивности и продвинутости в пределах отдельных групп на основании анализа признаков, а не всей истории растений, уже намного труднее, или, чаще, вовсе невозможна. Так или иначе, необходима большая осторожность в работе по выяснению хода эволюционного прогресса отдельных крупных таксонов мира растений.

Помня это уместное предупреждение, обратимся к некоторым фактам, позволяющим, до известной степени, судить об ароморфозе сосудистых растений, эволюировавших в сторону семенного размножения. Более подробное изучение этого вопроса — дело палеоботаников и необотаников; мы его рассматриваем лишь постольку, поскольку это необходимо для выяснения общих законов ароморфоза растений и всего биоса.

Некоторые растения свидетельствуют об определенном развитии в направлении семенного размножения, хотя они оставались безусловно споровыми. Другие представляют дальнейшее развитие в том же направлении, причем такие формы уже нельзя называть споровыми, хотя они еще не сделались семенными в полном смысле слова. У многих палеозойских форм наблюдается переходное состояние от споровой репродукции к семенной, от споровых растений к голосеменным.

Определенным усовершенствованием широкого значения, настоящим ароморфозом, было историческое развитие наземных растений в сторону гетероспории, или разноспоровости, — производства спор двух видов — мегаспор и микроспор. В высшей степени примечательно, что оно происходило параллельно в развитии различных крупных групп растений.

Развитие гетероспории создавало возможность дальнейшей восходящей эволюции. Следующей ступенью было достижение «предголосеменного» состояния, характерного для многих палеозойских и, по всей вероятности, для некоторых более поздних, даже нынеживущих, растений. В этом отношении выдающийся интерес представляют исследования ботаника Л. Анберже (1944 и 1968). Этот ученый обратил внимание специалистов на тот факт, что у палеозойских форм, обычно относимых к голосеменным, ни в одном случае не доказано присутствие настоящих семян. Семя — оплодотворенная семяпочка, разросшаяся и содержащая зародыш; это — «младенческое» растеньице в состоянии замедленной жизни и защищенное оболочками. Найденные до сих пор «семена» так называемых семенных папоротников (папоротникообразных семенных), или птеридоспермов — всего лишь семяпочки. Птеридоспермы, по Анберже, — ни настоящие споровые, ни настоящие голосеменные: это — растения, занимающие переходное, среднее, положение между теми и другими. Анберже (1968, стр. 385) утверждает, что растояние, отделяющее «семенные папоротники» от голосеменных, невелико: для того, чтобы «семенной папоротник» превратился в голосеменное растение, нужно только, чтобы семяпочки начали оплодотворяться на материнском растении и там же развивались в молодые особи, защищенные прочными оболочками. Это наличие семяпочек вместо

семян, характерных для еще более продвинутых растений, оправдывает введение термина Praephanerogamae («предъявнобрачные»). Поскольку термин Phanerogamae («явнобрачные») вышел из употребления, было бы, по нашему мнению, лучше называть эту группу Praegymnospermae (предголосеменные). Однако это наше замечание не следует понимать как предложение таксономического порядка. Во-первых, подобные предложения должны делать только специалисты ботаники и палеоботаники. Во-вторых, такой таксон не мог бы охватывать все растения, достигшие «предголосеменной ступени», потому что «предголосеменные» существовали, очевидно, в различных группах, не связанных между собой филогенетически. Таким образом, правильнее будет говорить о «префанерогамной», или «прегимносперной» («предголосеменной»), ступени, а не о классе, или ином таксоне, якобы объединяющем все «почти семенные» формы, у которых развитие не доходило до образования настоящего семени. Анберже подчеркивает, что оплодотворение нельзя смешивать с опылением. Оплодотворение происходило у таких форм, по его мнению, после отпадания семяпочек, как это наблюдается теперь у Ginkgo.

В эту крупную группу Анберже включает птеридоспермы (к которым он относит Pteridospermales, Caytoniales. Cycadales, Nilssoniales, Glossopteridales), Cordaitales и Ginkgoales. Такой „таксон" представляется нам достаточно „разношерстным", но прегимносперного уровня достигли, как это признает сам Анберже, также некоторые каменноугольные лепидофиты (Lepidocarpon Lomaxi и Lepidocarpon vestfalicum).

Несколько лет назад Р. У. Бакстер (1963) описал Calamocarpon insignis из среднего пенсильвания США (штаты Айова и Канзас). Вместилища мегаспор, мегаспорангии, находятся на особых, мегаспорангиевых, шишках. В каждом мегаспорангии помещается одна функциональная мегаспора, окруженная стерильной питательной тканью (рис. 49). Буро (1964, стр. 357) пишет, что у сфенофитов (членистостебельных) состояние, напоминающее семя, известно только у описанного Бакстером Calamocarpon. Буро (1964, стр. 357) находит, что эта форма «соответствует очень эволюированному состоянию гетероспории». Анберже (1968, стр. 249) писал о ней: «Эта структура сильно интриговала ботаников. В ней хотели видеть отдаленный прообраз семени». Анберже не решается присоединиться к этому мнению. Ясно, однако, что тут перед нами какой-то существенный шаг к «предсеменному», если не к семенному, состоянию. Находка, описанная Бакстером, пока остается уникальной. Она представляет наибольшее, среди всех изученных членистостебельных, приближение к формированию семени. В то же время каламокарпон показывает, насколько постепенной могла быть эволюция споровых растений к «семенному» состоянию: между настоящими споровыми, уже достигшими гетероспории, и настоящими «предсеменными» могла существовать еще одна, по меньшей мере, переходная форма. Величайшие перевороты в истории органического мира, самые крупные ароморфозы, не были полным отрицанием плавности, постепенности, развития.

Нам кажется правильным говорить о прегимноспермном уровне, которого достигли в верхнем палеозое многие растения в процессе своей восходящей эволюции, связанной с поступательным освоением все новых и новых экологических зон суши. Воззрения Анберже до сих пор, по нашему мнению, не получили заслуженной оценки со стороны необотаников и палеоботаников, но все же подтверждаются другими исследователями. Например, Ф. Стокманс и И. Вильер (1961) писали

о« семенах» птеридоспермов и кордаитов, в которых никогда не были найдены зародыш. Следуя Анберже, эти учены относят такие растения карбона к группе Praephanerogamae, особенность которой состоит в том, что они рассеивают не семена, а макроспорангии, окруженные оболочками.

Велико значение прегимноспермной ступени в филогенезе растений. Еще Б. А. Келлер (1951, стр. 357) писал, что папоротники в своем процессе оплодотворения не отрывались от водной среды, а потому должны были уступить «свое место другим группам, более приспособленным к жизни на суше». О так называемых семенных папоротниках он писал: «У них половое поколение не оторвалось от бесполого, и благодаря этому процесс оплодотворения вступил на путь лучшего приспособления к наземному образу жизни».

Нельзя умолчать о том, что сравнительно недавно Ч. Б. Бекк (1960) установил новый класс растений — класс Progymnospermopsida, или «праголосеменных», к которому были отнесены позднедевонские роды Archaeopteris, Callixylon, а также некоторые другие. До недавнего времени археоптерис считался прапапоротником. В его спорангиях были найдены микроспоры и мегаспоры, характерные для прапапоротников. Между тем оказалось, что ветвящиеся оси с пучками спорангиев археоптериса принадлежали растениям, стволы которых, описываемые под названием Callixylon, имеют микроструктуру, характерную для голосеменных. «В такое необычное сочетание стволов голосеменного типа и спорангиев прапапоротникового облика, — по словам Мейена (1971, стр. 50), — было очень трудно поверить».

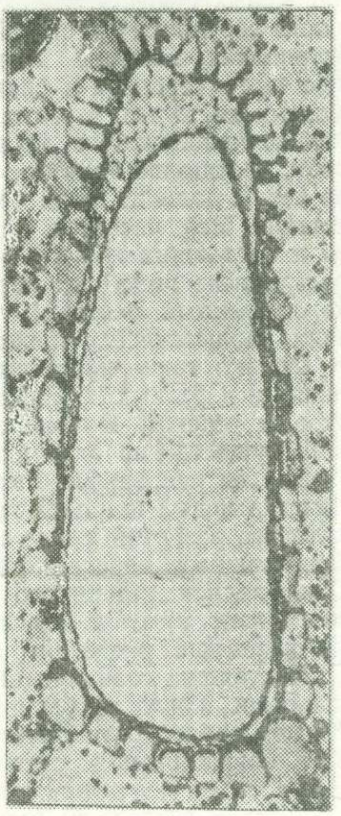


Рис. 49. Calamocarpon insignis. ×50. Мегаспорангий с мегаспорой и питательной тканью. По Бакстеру.

Таксономическое положение археоптериса остается пока что очень спорным. Эндрьюс (1970, стр. 408) находит, что установление связи между археоптерисом и калликсилоном приближает исследователей к решению проблемы перехода от птеридофитов к голосеменным и в то же время говорит о возможности считать эту форму в некоторой степени переходной между псилофитами и семенными растениями!

Так или иначе, едва ли можно сомневаться в том, что работы Бекка и некоторых других исследователей способствуют выяснению путей эволюционного прогресса позднепалеозойских растений. Эти работы помогают нам уяснить себе некоторые существенные черты ароморфоза. В ходе развития мира растений новые, более совершенные группы не возникали внезапно во вполне готовом состоянии, со всеми особенностями, характерными для позднейших и нынеживущих типичных представителей этих групп. Палеоботанические открытия последних

лет показали, что характерные черты голосеменных возникали, формировались не сразу, а довольно постепенно. Это касается и репродуктивных органов и вегетативных частей растений. Следовательно, более совершенные, высоко организованные растения не появлялись сразу, как по мановению волшебного жезла. Ароморфоз не был подобен мгновенному, как deus ex machina, порождению новых классов и других крупных таксонов. Это был естественный процесс, подчиненный только тем факторами, которые ответственны за всякую эволюцию живых существ. Далее, ароморфическое развитие охватывало все группы сосудистых растений, приспособлявшихся к жизни в наземных обстановках, вызывая параллелизм в эволюции. Поскольку те или иные черты строения и физиологической деятельности оказываются выгодными не только в узких рамках специальных обстановок, не только в определенных нишах, но и для очень разнообразных наземных обстановок, то, вполне понятно, что такие морфологические и физиологические черты должны были развиваться у представителей разных групп растений. Это касается, например, формирования «предсемян», а затем и настоящих семян у различных наземных растений. Широкое распространение подобных образований у представителей разных стволов сосудистых растений свидетельствует о прогрессивном значении таких эволюционных процессов.

Однако такие процессы совершались в разных филогенетических линиях и в разных крупных таксонах мира растений далеко не с одинаковым успехом. В этом отношении отдельные классы наземных растений существенно отличаются между собой. В одних случаях успех оказывался умеренным и не приводил к значительным результатам, не открывал новых широких перспектив, совершенно новых путей ароморфического развития к еще более высокому состоянию. В других случаях открывавшиеся перспективы были определенно шире. И, наконец, эволюция вела к выделению особенно перспективных линий, которые в дальнейшем привели к возникновению наиболее высоко организованных наземных растений.

Настоящие голосеменные появились первоначально, вероятно, еще в палеозое, когда их было очевидно мало. Но некоторые «предголосеменные» продолжали существовать и, по мнению некоторых исследователей, сохранились в составе современной флоры.

Полагаем нелишним еще раз подчеркнуть, что, по нашему убеждению, нельзя считать те или иные линии филогенетического развития в восходящем направлении «неудачными». «Неудачный» филогенез — действительно неудачное выражение, особенно если такое прилагательное употребляется по отношению к таксонам, существовавшим многие миллионы лет. Между тем некоторые ученые склонны употреблять такие сбивчивые и странные определения.

К настоящим голосеменным Анберже относит беннеттиты и хвойные. Cycadales он считает «предъявнобрачными», то есть предголосеменными. Тем не менее он (1968, стр. 521) пишет: «Беннетиты имеют столь много черт, общих с с Cycadales, что родственные связи этих двух групп, по-видимому, не могут подлежать сомнению». Анберже думает, что настоящие голосеменные имеют по меньшей мере дифилетическое происхождение: птеридоспермы дали начало беннеттитам, а кордаиты — хвойным (Cycadales он относит к птеридоспермам). Впрочем, беннеттиты, по всей вероятности, представляют собой «сборище» групп различного происхождения, в лучшем случае — лишь «ступень развития». Анберже (1968, стр. 588) признает таксон хвойных, но думает, что и он происходит от разных предковых групп.

Наличие настоящих семян у бесспорно семенных растений было связано с надежным рассеянием, эффективной дисперсией этих диаспор и с длительным сохранением у них всхожести. Эти признаки и другие адаптации репродуктивных органов, а также, вероятно, приспособления других частей к общим условиям наземного существования означали значительное повышение организации таких растений, создававшее возможность расселения голосеменных за пределы экологических зон, доступных предголосеменным и другим растениям более примитивных типов. В силу своих преимуществ голосеменные вытеснили менее совершенные формы из многих, но, конечно, не всех экологических зон.

«Семя, как совершенный орган зародышевой жизни, как возможность развивать и сохранять зародыши от разрушительных климатических влияний, — писал В. Л. Комаров (1933, стр. 189), — дало растениям возможность проникнуть вглубь обширных материковых пространств, оторваться от морских побережий и используя кратковременные влажные периоды, в связи с временами года развить обширные заросли».

Таким образом, возникновение семенных растений — образование семян вместе с сопутствующим им усовершенствованиями — несомненно было очень крупным ароморфозом в истории растительного мира.

ГЛАВА СЕМНАДЦАТАЯ

ПРОГРЕССИВНОЕ РАЗВИТИЕ ПОКРЫТОСЕМЕННЫХ РАСТЕНИЙ

Прослеживание хода ароморфоза в необъятном множестве цветковых растений встречает огромные, иногда почти непреодолимые — при нынешнем состоянии науки, — трудности, зависящие от сущности самого предмета: обилия форм, колоссального их разнообразия при недостаточной обоснованности филогенетических схем и относительной бедности геологической летописи (особенно — ранних этапов эволюции этого типа). Общее представление о новейших исканиях в области эволюционной морфологии покрытосеменных дают некоторые недавно опубликованные работы, в частности — статья Р. Г. Эйда (1971). Современное состояние проблемы эволюции покрытосеменных характеризуется тенденцией к пересмотру старых установок и попытками введения новых способов выяснения хода исторического развития этих растений. Их филогения оказывается гораздо более сложной, пути их эволюционных изменений несравненно более извилистыми, чем это представлялось еще недавно, примерно десятка два лет назад. Но нет сомнения в том, что эта отрасль исследований вплотную подошла к большим открытиям, которые значительно приблизят ее к пониманию действительно существующих филогенетических соотношений. Об этом свидетельствуют многие успехи, достигнутые за последние время, например, — изучение микроскопического строения вторичной ксилемы и выяснение направлений эволюции пыльцевых зерен покрытосеменных.

Быстрое накопление фактических данных, зависящее, главным образом, от палеоботанических открытий, иногда совершенно сенсационных, ведет к радикальной ревизии систематики всех сосудистых растений. Одна за другой предлагаются разные новые схемы подразделения этой обширнейшей группы на крупные таксоны. Об этом свидетельствуют некоторые обобщающие труды видных систематиков и в частнос-

ти такие книги как упомянутое уже нами «Руководство по палеоботанике», издаваемое под редакцией Буро, а также новое издание «Учебника ботаники» Э. Страсбургера и его сотрудников, переработанное группой германских ученых (1971). При всех таких новшествах сохраняется понятие покрытосеменных, хотя прежний отдел голосеменных обычно подвергается жесткой перекройке.

При таком положении вещей мы должны ограничиться здесь лишь очень неполным рассмотрением отдельных явлений ароморфоза в историческом развитии покрытосеменных.

Келлер (1951, стр. 343) писал, что «природа растений стихийно шла в общем по пути прогресса, или усложнения и усовершенствования в реакциях и в организации тела». Прогресс, по Келлеру, обеспечивал растительному миру более полное освоение и более полное использование материальных ресурсов окружающей среды и делал соответствующие приспособления у растений более активными.

С прогрессом связано «овладение более трудными условиями среды, и в частности, повторные попытки выхода из воды на сушу, пока это не привело к развитию необыкновенно богатой и разнообразной высшей наземной растительности» (там же, стр. 344).

Эволюция вышедших на сушу высоко организованных водных растений шла в значительной мере «по пути более полного усвоения солнечной энергии для процесса ассимиляции углерода и преодоления связанных с этим трудностей обеспечения водой» (Келлер, 1951, стр. 351). Келлер указывает на целый ряд признаков относительно высокой организации покрытосеменных по сравнению с голосеменными. Это касается как органов репродуктивных, так и органов вегетативных. Благодаря этому «покрытосеменные растения, — писал Келлер (там же, стр. 358), — проникли в самые разнообразные природные области Земли, вплоть до крайних пределов жизни в пустыне, Арктике, на высотах альпийских гор (...). Пройдя через суровую школу суши, некоторые представители покрытосеменных растений приспособились к жизни в воде, пресной и морской».

Келлер утверждал (там же, стр. 344), — что к числу крупных звеньев и направлений на путях прогресса «надо отнести возникновение крупных деревьев, которые используют более мощные пласты почвы и воздуха» (там же, стр. 344). Этот момент должен быть принят во внимеание при изучении прогресивной эволюции всей наземной растительности. Высота дерева и его способность наращивать толстый, прочный ствол при глубоко внедряющейся в грунт корневой системе связаны с индивидуальной долговечностью, а следовательно и с сопротивляемостью против конкурирующих форм растительности. Эти свойства полезны в самых разнообразных условиях среды и потому определяют прогрессивный характер таких растений.

Замечательный американский палеоботаник-дарвинист Берри (1920, стр. 367) писал о покрытосеменных: «Ангиоспермы, без сомнения, обнаруживают наиболее совершенную приспособленность растительного организма к строго наземному существованию. Ни один другой филум не обладает такой степенью приспособляемости к самым разнообразным обстановкам, причем некоторые покрытосеменные вторично завладели морскими побережьями, а также озерами и текучими водами, между тем как другие сделались паразитами, сапрофитами или эпифитами».

Цветок покрытосеменных растений (рис. 50) является очень важным образованием, и его эволюция имела большое значение в развитии этих наиболее высоко организованных растений суши. «Цветок, привлекая своим ароматом и нектаром насекомых, или выставляя на-

встречу ветру свои пылинки, много способствует, — как писал Комаров (1933, стр. 169), — скрещиванию растений и образованию путем скрещивания новых форм, которые потом благодаря действию естественного отбора становятся основным населением какой-либо соответствующей по своим климатическим и почвенным условиям территории. Иначе говоря, цветок усиливает шансы на скрещивание между различными особями вида, вызывает так называемую амфимиксию, что усиливает пластичность потомства, являющегося наследственно неоднород-

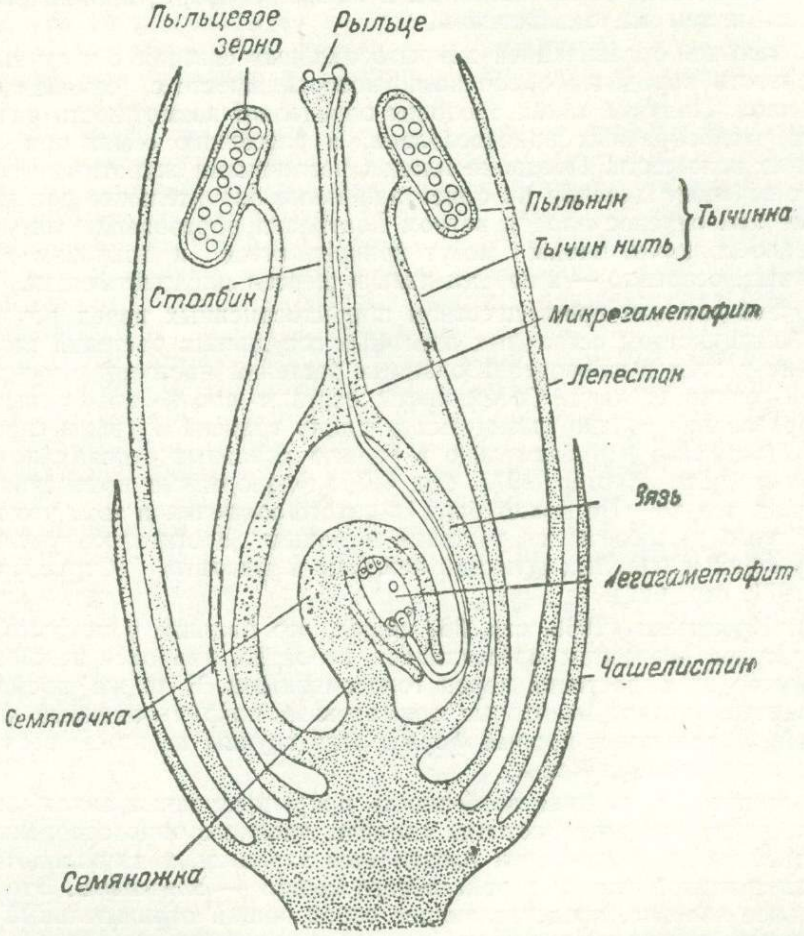


Рис. 50. Схема цветка покрытосеменного растения. По Смиту.

ным. Неоднородность потомства обусловливает действие естественного отбора, а при этом местные условия, как фактор отбора, вызывают соответствующие отклонения, которые и позволяют потомству данных растений выживать при изменившихся условиях».

Итак, Комаров (1933, стр. 170) подчеркивал, что цветок повышает шансы скрещивания между различными особями популяций. Это касается, конечно, прежде всего растений, опыляемых с помощью животных, главным образом насекомых. С этим связано колоссальное разнообразие цветков у покрытосеменных растений. Тут Комаров, без сомнения, имел в виду совершенство приспособлений к перекрестному оплодотворению в условиях суши, образование покровов завязи и плода, под защитой которых образуются настоящие семена.

Мы не можем войти здесь в рассмотрение гипотез генезиса цветков покрытосеменных и подчеркнем лишь, что этот процесс имел существенное значение в общем ароморфозе этих растений. Чашечка (чашелистники) и венчик (лепестки) имели первоначально, по всей вероятности, защитную функцию, но «их последующая история и большое разнообразие в морфологических деталях несомненно являются, — по Берри (1920, стр. 369),—результатом энтомофилии», то есть опыления с помощью насекомых. Этот вопрос мы рассмотрим несколько дальше в связи с коэволюцией растительных и животных форм, принадлежащих к одним и тем же экосистемам.

С высокой организацией покрытосеменных связана с и лучшая защищенность зародыша оболочками, которые вместе с семенем образуют плод. Наличие таких оболочек определяет возможность развития самых разнообразных приспособлений к рассеянию семян при сохранении их всхожести. Поедание плодов различными животными способствует переносу диаспор на более или менее значительные расстояния, так же как перенос плодов ветром благодаря образованию летучек; с помощью колючек, плоды могут прикрепляться к покровам разных животных, особенно — к перьям птиц и шерсти млекопитающих.

Очень важным преимуществом покрытосеменных перед подавляющим большинством остальных наземных сосудистых растений является наличие у этих высокоорганизованных растений настоящих сосудов — трахей вместо трахеид. Специалисты считают вполне возможным, что преобразование сильно вытянутых в длину трахеид в трахеи происходило независимо и параллельно в разных основных стволах покрытосеменных (Страсбургер, 1971, стр. 627). Аналогичные изменения происходили в лубе. «Не может быть никакого сомнения в том, что вследствие этого у древесных растений в общем достигалось улучшение проводящих и опорных функций ксилемы и флоэмы» (Страсбургер и др., 1971, стр. 627).

А. Кронквист (1968, стр. 36) писал, что наличие у покрытосеменных сосудов древесины представляет, вероятно, наиболее важное преимущество этих растений перед голосеменными. В то же время этот автор отмечает, что некоторые примитивные покрытосеменные лишены сосудов, а отдельные водные формы этой группы не нуждаются в сосудах и утратили таковые.

Чрезвычайно важная особенность покрытосеменных заключается в характерном для этих растений явлении двойного оплодотворения. Из оплодотворенной яйцеклетки развивается зародыш, а из оплодотворенной центральной клетки зародышевого мешка — эндосперм. Это замечательное явление, представляющее собой общий отличительный признак покрытосеменных, должно иметь существенное жизненное значение. Оно изучалось многими учеными, особенно ботаниками нашей страны, которые установили много любопытнейших подробностей, связанных с двойным оплодотворением. Совершенно исключается возможность того, что двойное оплодотворение — процесс, бесполезный для цветковых растений. Если это было так, он не мог бы возникнуть и приобрести столь всеобщее распространение среди покрытосеменных. Между тем вопрос о биологическом значении двойного оплодотворения остается мало освещенным.

Итак, суть явления заключается в том, что из оплодотворенной яйцеклетки развивается зародыш, а из оплодотворенной центральной клетки зародышевого мешка — эндосперм (питательная ткань). Два ядра зародышевого мешка сливаются с двумя ядрами мужских гамет, из которых одно соединяется с ядром яйцеклетки мешка, давая

началу зародышу, а другое — с центральным ядром. Анберже (1968, стр. 613) справедливо писал о двойном оплодотворении у покрытосеменных: «это явление еще окутано тайной». В самом деле, всеобщее распространение двойного оплодотворения у покрытосеменных растений, как мы уже сказали, с несомненностью указывает, что оно должно иметь существенное приспособительное значение. Но в чем же его выгода? Не столь давно В. А. Поддубная-Арнольди (1964, стр. 179) писала: «Это явление, вначале поразившее всех своей загадочностью (подчеркнуто нами. — Л. Д.), было названо так потому, что здесь происходит двойное слияние: один из спермиев сливается с ядром яйцеклетки, другой — со вторичным ядром зародышевого мешка или с одним из полярных ядер, если последние не слились».

Е. Н. Герасимова-Навашина (1961) толкует двойное оплодотворение только как результат крайней редукции гаметофита и общих цитологических явлений, ее сопровождающих. Согласно этому воззрению, вследствие сильно выраженной редукции гаметофит теряет свое самостоятельное значение и параллельно с этим приобретает новые свойства. Едва ли, однако, возникновение совершенно нового явления — двойного оплодотворения — можно объяснить как лишь следствие далеко продвинувшейся редукции образований, имевшихся у предков покрытосеменных. И потому Анберже прав, говоря, что это явление, даже при наличии только что приведенного объяснения, остается таинственным. В капитальном труде об общей эмбриологии покрытосеменных Поддубная-Арнольди (1964, стр. 179) пишет: «По мнению некоторых исследователей, спермии при оплодотворении приносят с собой какие-то химические вещества, которые стимулируют яйцеклетку и вторичное ядро зародышевого мешка к дальнейшему развитию. После оплодотворения яйцеклетка и вторичное ядро как бы обновляются, омолаживаются, после чего они становятся способными к активной жизнедеятельности. Из оплодотворенной яйцеклетки впоследствии образуется зародыш, из оплодотворенного вторичного ядра зародышевого мешка — эндосперм. Ядра зародыша имеют диплоидное, а ядра эндосперма триплоидное число хромосом». Эта гипотеза содержит недостаточно обоснованные допущения. Можно, например, спросить, какие это «химические вещества» стимулируют развитие яйцеклетки и вторичного ядра зародышевого мешка; каким образом эта яйцеклетка и вторичное ядро «как бы обновляются, омолаживаются». Но нам представляется правильным, что Поддубная-Арнольди считает нужным поставить вопрос о пользе двойного оплодотворения. Она ссылается на догадку, что после этого двойного процесса возникает способность «к активной жизнедеятельности».

Этот автор (1964, стр. 206) высказывает весьма интересные мысли о значении развития эндосперма в эволюции покрытосеменных: «Физиологические преимущества, связанные с актом тройственного слияния, сказываются на дальнейшем онтогенезе эндосперма. После оплодотворения он получает стимул к росту и становится физиологически активной, жизнеспособной питательной тканью. По-видимому, именно вследствие того, что эндосперм покрытосеменых возникает в результате оплодотворения и имеет двойственную наследственность, он отличается большой приспособляемостью к условиям развития. Первичное ядро эндосперма, как и ядро оплодотворенной яйцеклетки, содержит в себе множество наследственных признаков обоих родителей, в силу чего повышается активность эндосперма, и он получает преимущество перед другими тканями семяпочки в поддержании жизни за-

родыша на самых ранних стадиях развития. Возникновение гибридного эндосперма у покрытосеменных повысило их приспособляемость к внешним факторам и их жизнеспособность, что явилось по-видимому, одним из условий преобладания и широкого распространения этих растений в современно геологическую эпоху» (подчеркнуто нами. — Л. Д.). Нам кажется, что в этих словах содержится очень ценная мысль, заслуживающая дальнейшего развития на основе биологических фактов и имеющая огромное значение для теории ароморфоза. С каких бы позиций мы не подошли бы к этому вопросу, надо признать, что оплодотворение обогащает яйцеклетку; но оно, по-видимому, обогащает и вторичное ядро — необходимый резерв пищи для зародыша. И. И. Презент (1954, стр. 59) называет приобретение высшими растениями суши способности двойного оплодотворения «крупнейшим событием в истории растений». Эндосперм, по словам Презента (там же), — необходимый для развития зародыша «пищевой запас». Образование «пищи» через оплодотворение обеспечивает, по Презенту, гетерогенность «самой пищи» и потому служит дополнительныме рычагом для подъема жизнеспособности. Двойное оплодтворение, по словам этого автора, действенно повышает приспособляемость живых существ к новым условиям жизни; его возникновение должно было иметь значение важнейшего прогрессивного изменения растительных организмов. Эти соображения, представляющие определенный интерес, заслуживают серьезного внимания. Дальнейшее глубокое изучение происхождения двойного оплодотворения у покрытосеменных должно привести к результатам, чрезвычайно важным для науки об эволюции и особенно для учения об ароморфозе. Двойное оплодотворение существует только у покрытосеменных; оно не известно ни у каких других растений, хотя некоторое подобие двойного оплодотворения отмечалось и у немногих других растений. Но в то время, как эндосперм покрытосеменных образуется слиянием трех ядер и характеризуется триплоидным числом хромосом, ткань, возникающая у Thuja, Abies и Ephedra вследствие слияния двух ядер (брюшной канальцевой клетки и спермия), имеет диплоидный набор хромосом. Нет, впрочем, ничего удивительного, в том, что своего рода «прообраз» двойного оплодотворения покрытосеменных существует и существовал также у некоторых растений других крупных таксонов. Аналогичные явления мы отмечали в ароморфической эволюции самых разнообразных групп органического мира.

О значении двойного оплодотворения в эволюции ангиосперм замечательная и плодотворная мысль высказна К. И. Чочиевой (1967, стр. 137). Она высказала предположение, что «именно двойное оплодотворение и было тем важнейшим признаком (свойством) возникновение (приобретение) которого послужило основой и толчком к появлению покрытосеменных растений». С развитием этой особенности она связывает существенное повышение организации, прогресс большой амплитуды, обусловивший необычайный расцвет этих растений и возрастающее господство их в растительном покрове суши. По нашему мнению, это, кажущееся очень смелым, предположение заслуживает самого пристального вниемания исследователей прошлого и нынешнего растительного мира, занимающихся изучением вопросов эволюции живой природы. Возникновение свойственного покрытосеменным эндосперма, действительно, открывало широчайшие перспективы восходящей эволюции в развитии наземных растений.

Автор капитальной монографии «Пол у растений» (1963 и 1965) Джапаридзе (1963) и вслед за ним Чочиева (1967) убедительно опровергают и самым категорическим образом отвергают любопытную, но

противоречащую множеству фактов биологии, идею С. С. Хохлова (1946, 1949 и 1960) о вытеснении полового размножения бесполым в эволюции высших растений. Наличие и широкое распространение бесполого размножения в органическом мире не подлежат сомнению, и в этом смысле исследования Хохлова представляют большой интерес, имеют актуальное значение. Но бесчисленное множество данных биологии растений, животных и протистов дает колоссальный материал, свидетельствующий о том, что эволюция живой природы была бы просто немыслима без полового процесса.

Мы рассмотрели некоторые черты покрытосеменных, явно указывающие на их высокую организацию по сравнению с другими группами семенных растений. Именно высокой организацией Angiosperma объясняется их победоносное распространение по самым разнообразным биотопам всего земного шара. Их роль в вытеснении и экстерминации многих менее высоко организованных растений суши более подробно рассмотрена в нашей книге о причинах вымирания организмов (1969).

Кронквист (1968, стр. 38) признает, что осуществленные в ходе эволюции покрытосеменных изменения древесины и луба вместе с изменениями в репродуктивном аппарате и в механизме опыления вывели ангиосперм на очень широкую и безусловно новую адаптивную зону, вследствие чего они стали доминантной наземной растительностью. Но этот автор находит удивительным, почему некоторые черты, которые в своей совокупности отличают покрытосеменных от голосеменных, должны были развиваться совместно. Впрочем, он отмечает, что такая комплексность отличительных черт покрытосеменных не является абсолютной: у некоторых примитивных форм этой группы нет настоящих сосудов (трахей), у других нет настоящей завязи. Автора смущает и то, почему двойное оплодотворение есть отличительное свойство покрытосеменных. Каждая из этих черт могла бы существовать независимо от других и тем не менее представлять ценное свойство.

Отмечаемая Кронквистом, так же как и другими авторами, например — Толмачевым (1951), сопряженность компонентов ароморфоза безусловно заслуживает особого внимания. Этот вопрос будет довольно подробно рассмотрен нами в одной из последующих глав.

Но никоим образом нельзя думать, что ароморфическим событием было только самое возникновение ангиосперм в «недрах» голосеменных растений. Известно, что в продолжение своего исторического развития покрытосеменные испытывали сложную эволюционную радиацию. При этом филогенетическое развитие каждой из ветвей, радиально расходящихся от исходных предковых групп, тоже содержало элементы ароморфоза, — филогенетические изменения, которые имели селективное значение не в отдельной, более или менее узкой, экологической зоне, в которой жили непосредственные предки данной формы или в которую они вышли из своей предыдущей ниши, но за пределами таких биотопов.

При рассмотрении явлений эволюционного прогресса в развитии организмов бросается в глаза связь между параллелизмом и ароморфозом также в развитии покрытосеменных.

Крупный биолог-теоретик Дж. Л. Стеббинс (1971) думает даже, что параллелизм в истории растений выражен резче, чем в истории животных. Он утверждает, что происхождение некоторых отрядов и классов животных связано с эволюцией структур, которые по существу уникальны. Общеизвестными примерами этого, по его словам, являются крылья насекомых, легкие позвоночных, четырехкамерное сердце у птиц и млекопитающих и позвоночник у позвоночных (там же,

стр. 9). «Таким образом, — рассуждает далее этот автор (там же, стр. 9), — отличительные признаки, появившиеся в процессе эволюции высших категорий, могут быть признаны основными адаптивными передвижками, которые представляют собой случаи адаптивной радиации».

В мире растений основные адаптивные передвижки тоже играли выдающуюся роль в возникновении высших категорий, но тут Стеббинс усматривает важное отличие растений от животных: «у растений, — пишет он (там же, стр. 10), — относительно немногие адаптивные передвижки были уникальными событиями».

Мы не решаемся безоговорочно присоединиться к этому мнению Стеббинса: во всяком случае из «общеизвестных», по его словам, примеров «уникальных» событий в развитии животного мира надо, нам кажется, исключить крылья насекомых и легкие позвоночных; а четырехкамерное сердце у птиц возникло независимо от четырехкамерного же сердца у млекопитающих. Кроме того в различных главах мы привели немало случаев параллелизма в развитии отдельных групп животных. Для решительного ответа на затронутый Стеббинсом вопрос необходимо глубокое специальное исследование — тщательный анализ существующих данных о параллелизмах у растений и у животных. Здесь, однако, важно отметить, что явления параллелизма широко распространены в филогении растений. Стеббинс ссылается на ряд примеров таких явлений. Три филума растений — Rhodophyta, Phaeophyta и Chlorophyta возникли совершенно самостоятельно друг от друга. Подобные семенам структуры, а также связанная с этим гетероспория появлялись независимо и параллельно у плауновых, каламофитов, в нескольких группах Pteridophyta и у настоящих семенных растений. Листья и листообразные структуры тоже, как отмечает Стеббинс, имеют множественное происхождение. Стеббинс утверждает, что большинство таких адаптивных передвижек «повторялось сходным образом в разных эволюционных линиях» (там же, стр. 11). Особенно сильно тенденция в направлении широкого параллелизма выражена у покрытосеменных растений. Теперь это явление, по Стеббинсу, признается одним из главных препятствий к установлению удовлетворительной классификации и к прослеживанию хода эволюции покрытосеменных. Прежде некоторые признаки строения цветка (синкарпия, симпеталия, эпигиния) считались возникшими только раз или очень немного раз в продолжение эволюции покрытосеменных, а потому рассматривались как надежные и достаточные критерии для различения порядков и даже подклассов. Однако по мере накопления знаний сказывалось возможным различать все больше и больше самостоятельных линий, в которых эти признаки возникали совершенно самостоятельно. Здесь автор отмечает факт, важный для учения об ароморфозе. Иногда развитие в некоторых направлениях связано с происхождением высших подразделений покрытосеменных. В таких случаях мы имеем возникновение ступеней, или уровней, эволюции —несомненный ароморфоз. В других случаях аналогичные изменения ведут лишь к образованию мелких таксономических категорий, которые в дальнейшем не развиваются в новые ступени.

Таким образом, в эволюции растений наблюдается связь между параллелизмом в возникновении различных особенностей и ароморфозом.

Поучительный пример ароморфоза некоторых покрытосеменных связан с историческим развитием растительности сухих лугов, степей и

прерий. Довольно подробно этот пример разобран в нашей недавно опубликованной книге (1971). Процесс выхода предков растений этих формаций из леса нельзя представлять себе как стремительный, внезапный акт. После того, как началось развитие в этом направлении и появились первые зачатки формаций нового типа (довольно поздно, в первой половине третичного периода), возникла реальная возможность ароморфической эволюции с последовательным захватом все более трудно доступных участков открытых пространств с относительно низкой влажностью. В только что упомянутой нашей книге мы, опираясь на исследования ботаников, постарались показать зависимость эволюции травянистых растений за пределами лесных формаций от эволюции и экогенетической экспансии некоторых животных. Толмачев (1955), А. И. Проханов (1965а и 1965б) и некоторые другие ботаники убедительно показали связь эволюции покрытосеменных растений, преимущественно злаковых, травянистых равнин, с выпасом травоядных млекопитающих. Эти исследования установили, что, если эволюция животных открытых пространств, особенно млекопитающих, зависела от процесса становления растительности лугов, степей, саванн и прерий, то и формирование таких типов растительности в свою очередь зависело от воздействия животного мира. Тут прежде всего надо иметь в виду эволюцию млекопитающих, вышедших из лесных массивов и в меньшей мере других наземных позвоночных, а также некоторых беспозвоночных, включая насекомых, от которых зависело опыление представителей разнотравья, занимавшего, впрочем, незначительное место в соответствующих формациях. Проханов писал о решающей роли крупных травоядных млекопитающих, но и мелкие звери, особенно грызуны, и некоторые птицы могли принимать заметное участие в устранении высохших остатков растений и в разрыхлении почвы, что было существенно для развития травянистых покрытосеменных. Тут, на наш взгляд, перед нами прямое доказательство того, что «совместная» эволюция, коэволюция различных групп (Эрлих, 1970), может охватывать явления сопряженного ароморфоза организмов столь далеких друг от друга таксонов как классы наземных высших позвоночных, с одной стороны, и покрытосеменные растения, с другой.

В только что рассмотренном случае эволюции растений и животных лугов и степей мы имеем прямое и бесспорное свидетельство взаимозависимости в ароморфозе растений и животных этих открытых пространств. Однако это — лишь частный случай. В восходящем развитии наземного биоса коэволюции принадлежала огромная, во многом ведущая роль. Животные и растения суши эволюировали в теснейшей взаимозависимости, и эта взаимозависимость особенно усиливалась в связи с экогенетической экспансией покрытосеменных.

Исследователи многократно отмечали связь между развитием покрытосеменных и эволюцией теплокровных животных. Так, Берри (1920, стр. 368) писал: «Едва ли можно считать простым совпадением, что эволюция такой группы растений, как покрытосеменные, у которых, например, у хлебных злаков, 30% общего веса растения составляет запас конденсированной в семенах пищи, шла одновременно с эволюцией теплокровных животных». В другой, более поздней работе он (1945, стр. 82) сказал о покрытосеменных: «стало ясным, что их эволюция и быстрое рассеяние в середине мелового периода имели глубокое влияние на эволюцию млекопитающих».

Коэволюция — взаимоприспособление органических форм — есть великий всеобщий закон развития живой природы. Одним из ярких примеров коэволюции является сопряженная эволюция покрытосеменных

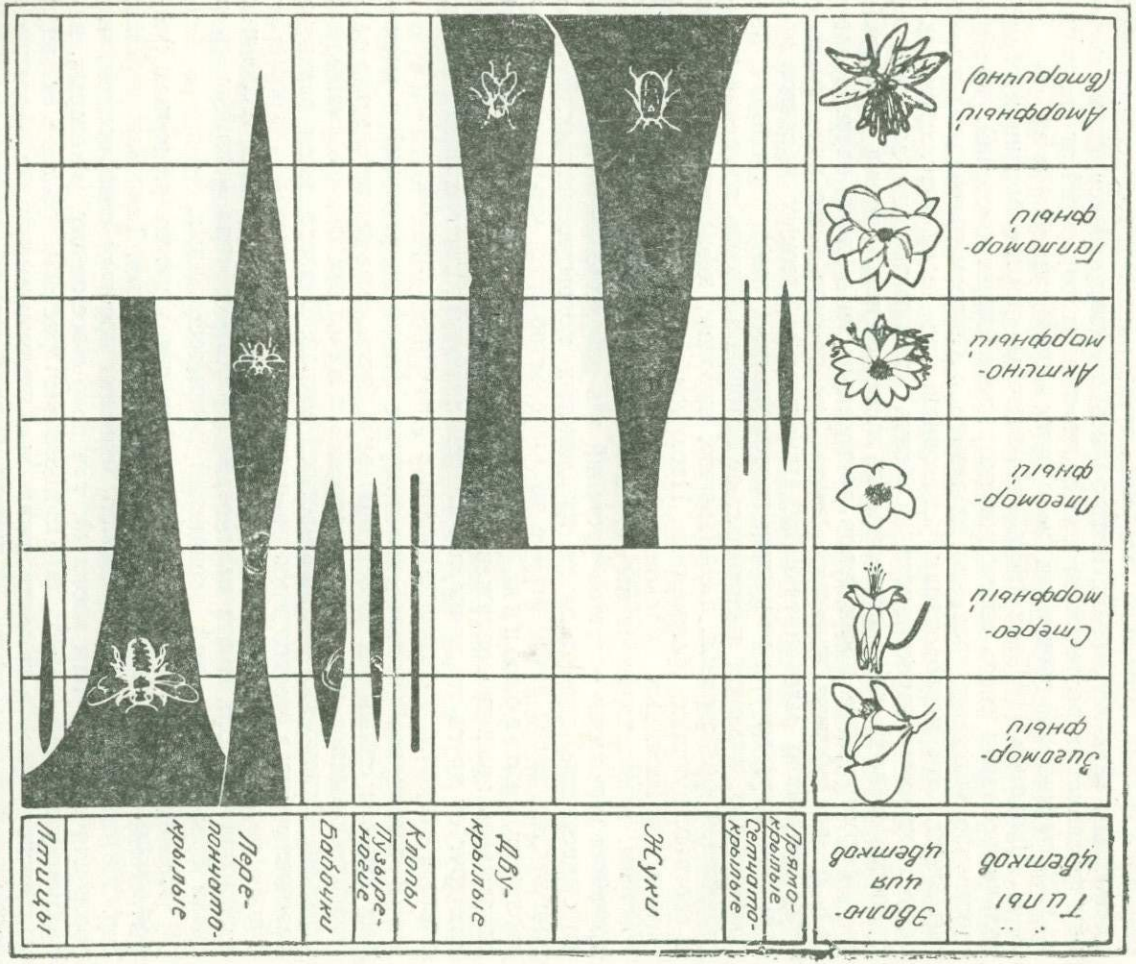


Рис. 51. Численность опылителей на цветках различных типов в современной флоре. На левых столбцах показаны эволюция типов цветков и соответствующая последовательность типов цветков. Черные участки указывают на численность современных опылителей на цветках различных типов. По Леппику.

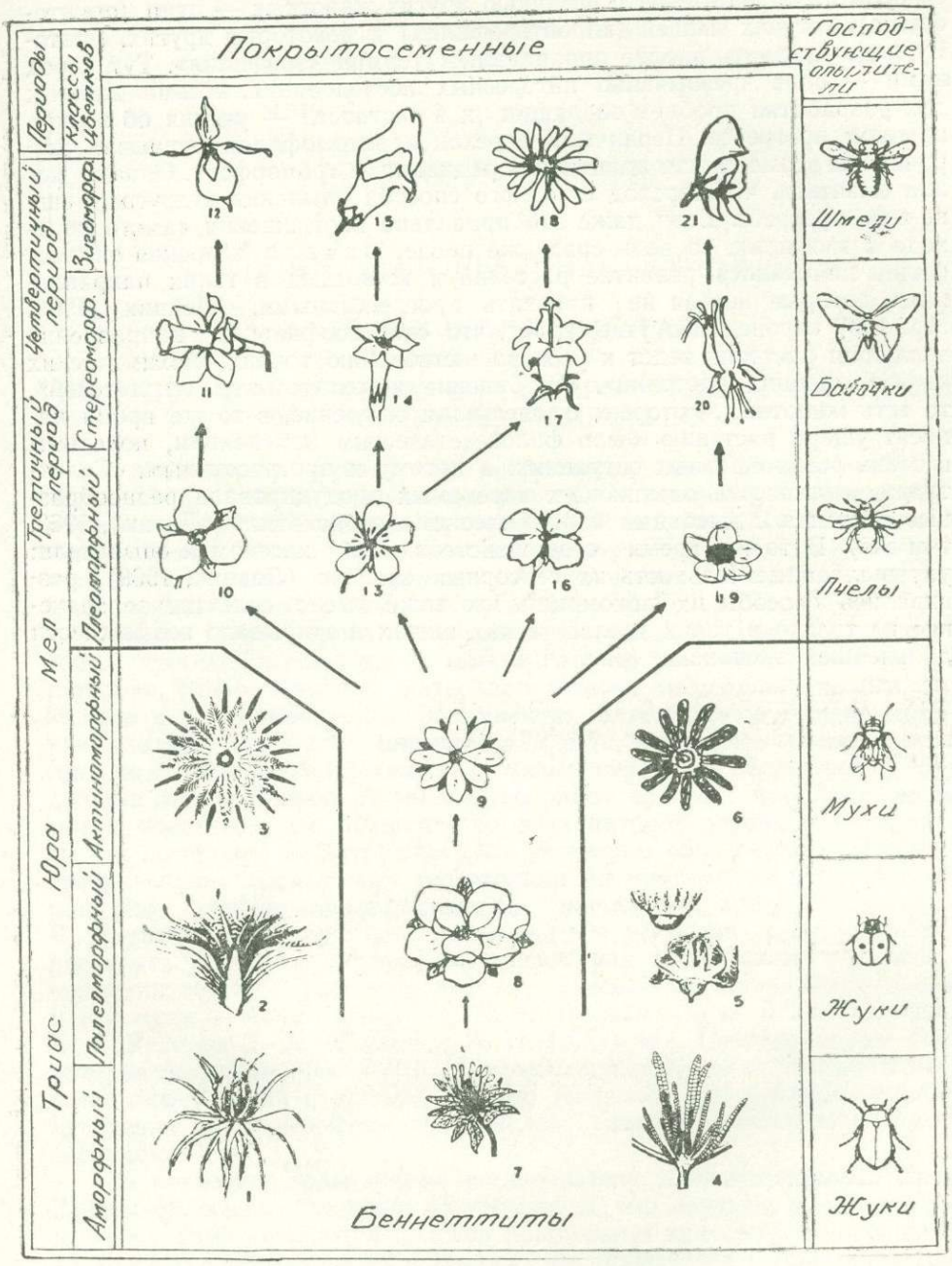


Рис. 52. Схема, поясняющая эволюцию цветка в мезозое и кайнозое. Появление главных типов цветков и их главных опылителей. 1—6 — типы цветков беннеттитов в мезозое; после развиваются типы цветков покрытосеменных — 7—21. По Леппику.

растений и насекомых. Она освещается в работах многих биологов (см., например, Э. Э. Леппик, 1960, 1963, 1969; Л. Ван Дер Пийль, 1961). Энтомофильными были, еще до расцвета покрытосеменных, некоторые голосеменные растения — беннеттиты. Но наряду с энтомофилией существует опыление с помощью других животных — птиц (орнитофилия), летучих мышей (хироптерофилия) и некоторых других. Поэтому надо признать вполне оправданным термин «зоофилия». Тут перед нами — поле чрезвычайно интересных исследований, весьма важных для разработки проблем эволюции и в частности — учения об эволюционном прогрессе. Первичный переход к энтомофилии открывал широчайшие возможности адаптивной радиации и ароморфоза. Однако может казаться, что переход от одного способа опыления к другому еще не есть прогресс. Если даже это правильно в отношении самого перехода к зоофилии, то ведь сразу же после начала освоения энтомофилии начиналось развитие растений и животных в таких направлениях, которые нельзя не признать прогрессивными. Леппик (1963, стр. 100) справедливо утверждает, что «это зоофильное направление эволюции растений ведет к усовершенствованию тонких биохимических свойств высших растений». «Устранение нежелательных опылителей», то есть животных, которые, осуществляя опыление, в то же время наносят ущерб растению, было филогенетическим изменением, полезным в очень разнообразных ситуациях, а потому и прогрессивным. «Селективная активность опыляющих насекомых продуцировала разнообразные растения с высокими биохимическими свойствами» (Леппик, 1963, там же). В то же время совершенствовались насекомые-опылители: улучшалась деятельность их сенсорных органов (Леппик, 1969), развивались способы их локомоции, что тоже имело селективное значение не только в узких экологических нишах и открывало возможности дальнейшей экспансии (рис. 51 и 52).

РАЗДЕЛ ТРЕТИЙ

ОБЩИЕ ВЫВОДЫ И ЗАКЛЮЧЕНИЕ

ГЛАВА ВОСЕМНАДЦАТАЯ

ВЫВОДЫ ОБ ОСНОВНЫХ ЧЕРТАХ АРОМОРФОЗА. СУЩНОСТЬ ЭВОЛЮЦИОННОГО ПРОГРЕССА

В предыдущих главах мы рассмотрели явления эволюционного прогресса в развитии организмов различных основных таксонов органического мира. Мы не ставили перед собой задачи обзора восходящей эволюции всего биоса. Полагаем, что разобранных нами довольно многочисленных примеров достаточно для освещения важнейших вопросов общебиологического учения об аромофозе.

Анализ современного состояния этого раздела науки об эволюции живой природы привел нас к выводу, что он разработан неудовлетворительно, слабо. Крупные материалистически мыслящие биологи, создавшие и развивающие так называемую синтетическую теорию эволюции, уделяют ему мало внимания. Правда, некоторые последователи этих лидеров постнеодарвинизма в нашей стране за последние полтора десятка лет опубликовали множество работ по этой проблеме; но мы могли убедиться, что большинство этих авторов развивает свои тезисы умозрительно, не затрудняя себя изучением современного состояния органического мира и хода его эволции на протяжении всей его истории. Эти ученые, следовательно, не пошли по пути, намеченному Ч. Дарвином и классиками дарвинизма и не сочли целесообразным развивать учение об эволюционном прогрессе в том плодотворном направлении, которое было намечено исследованиями многих дарвинистов, в частности — А. Н. Северцова, И. И. Шмальгаузена, В. Л. Комарова, Б. А. Келлера, Г. А. Шмидта и А. И. Толмачева. Поэтому труды таких авторов не могли привести к познанию сущности эволюционного прогресса, его условий и причин. Все это заставило нас считать разработку учения об ароморфозе неотложной задачей естествоиспытателей-эволюционистов.

За последние годы многие исследователи, преимущественно специалисты-философы, исходили из убеждения, что изучение проблемы ароморфоза надо начинать с поисков правильных критериев эволюционного прогресса. Эти товарищи думают, что необходимо тщательно взвесить значение каждого критерия и установить своего рода иерархию таких критериев, после чего разработка учения об ароморфозе не будет уже представлять серьезных трудностей. Некоторые ученые изучили довольно значительное количество работ, где затрагиваются вопросы учения об эволюционном прогрессе, и отобрали оттуда различные предла-

раемые теми или иными авторами критерии этого явления. Иные из этих авторов набрали десятки различных формулировок таких критериев и постарались установить «вес» каждого из них. Проделав такую работу, они нашли, что ими сделан решающий шаг в познании ароморфоза, как он в действительности происходил на протяжении десятков и сотен миллионов лет в развитии биоса.

Нам кажется, что такой путь изучения эволюционного прогресса не может привести к ощутительным результатам.

По нашему мнению, нужно подойти к этому делу иначе. Необходимо, прежде всего, выяснить, в чем заключается биологическая сущность прогресса в эволюции органического мира. Проанализировав многочисленные случаи прогресса в истории биоса — протистов, растений и животных, мы убедились в том, что прогрессом, или ароморфозом, надо считать такое филогенетическое развитие, которое вызывает расширение приспособительных возможностей организмов и связано с такими наследственными изменениями, которые полезны более чем для одной экологической обстановки. Такие изменения, как это было показано в предыдущих главах на множестве примеров, обычно не только позволяли организмам укреплять свои позиции в занимаемой ими экологической зоне, но и позволяли им и их потомкам проникать в другие экологические зоны и там обосновываться. В этом и заключается самая суть эволюционного прогресса, или ароморфоза. Эти изменения выражались в развитии различных свойств органических форм — морфологических, физиологических, поведенческих. Такое развитие вело обычно к усложнению строения и деятельности организмов, к возникновению механизмов, которые отсутствовали у их непосредственных предков, или к усовершенствованию строения и деятельности механизмов, которые у предшественников были слабыми, малоразвитыми. Таким образом происходило возникновение или совершенствование структур и функций; появлялись и развивались признаки, которые многими исследователями называются «критериями» прогресса. Мы нисколько не склонны отрицать значение изучения таких явлений в эволюции органического мира, но все-таки думаем, что в ароморфозе основное — развитие особенностей, полезных не только в данной экологической обстановке, но и за ее пределами, в различных экологических условиях, расширение приспособительных возможностей, а не эти «показатели», или «критерии» прогресса. Те или иные называемые критерии ароморфоза в различных случаях, действительно, являются своего рода симптомами прогрессивной эволюции.

Позволим себе дословно повторить то, что мы писали в книжке по истории учения об эволюционном прогрессе (1956, стр. 214): «Таким образом, нельзя следовать тем естествоиспытателям, которые в таких проявлениях как интеграция, концентрация, централизация, олигомеризация, интернация и т. д., усматривают при любых обстоятельствах «верный признак» прогрессивного развития».

ЗАКОН АРОМОРФОЗА — ВСЕОБЩИЙ ЗАКОН РАЗВИТИЯ ОРГАНИЧЕСКОГО МИРА

В предыдущих главах было приведено много фактов, свидетельствующих о том, что ароморфоз совершался в эволюции самых разнообразных групп органического мира — микробов, разных филумов беспозвоночных животных (кишечнополостных, плеченогих, моллюсков, иглокожих, членистоногих и др.), всех классов позвоночных и основных таксонов растений. Мы не могли указать ни на один крупный так-

сон биоса, где в течение эволюции не происходил бы ароморфоз. Были приведены бесспорные доказательства того, что четко выраженное прогрессивное развитие должно быть отмечено в истории всех основных групп биоса. Эта особенность в истории живой природы вполне соответствует всеобщему закону экогенетической экспансии жизни на нашей планете — все без исключения формы живых существ используют всякую возможность расширять пространство, занимаемое их популяциями.

Между тем многие ученые пытаются утверждать, что среди живых существ имеются и такие формы, которые совсем не эволюировали на всем протяжении периода своего существования, зафиксированного палеобиологической летописью. Эта концепция оказалась ошибочной. Таких абсолютно «иммобилизованных» форм никогда не было, хотя темпы эволюции различных органических форм весьма разнообразны. Некоторые формы эволюировали очень медленно, причем темпы их эволюции могли сильно варьировать в разные периоды их существования в зависимости от экологической обстановки, в которой они жили. Таким образом, возражение против всеобщности эволюционного прогресса, опирающееся на существование якобы персистентных, или панхронических, форм, оказывается явно несостоятельным.

Другое возражение исходит от преувеличенного представления о внезапности явлений ароморфоза и об их катастрофическом характере Это представление обычно оказывается зависящим от забвения факта неполноты палеобиологической летописи. Редкость переходных форм между крупными таксонами внушает некоторым ученым (преимущественно из числа мало знакомых с палеобиологической историей органического мира) мысль о том, что ароморфозы — всегда очень редкие события, связанные с внезапным появлением новых крупных таксонов — типов, классов, подклассов. Однако, как мы видели, история науки свидетельствует о том, что число установленных точными исследованиями переходных форм постоянно растет; это в значительной мере зависит от интенсификации таких исследований и неуклонного улучшения их методов. К числу лишь недавно открытых переходных форм надо отнести найденные за последнее десятилетие остатки примитивных плацентарных млекопитающих в меловой системе. В предыдущих главах мы неоднократно отмечали трудность проведения границ между таксонами, которые, в своих типичных представителях, считаются резко отличными между собой. Таковы, например, основные группы трилобитов, наружнораковинных головоногих моллюсков, морских ежей, лучеперых рыб, низших тетрапод, а также примитивных сумчатых и плацентарных млекопитающих.

Кроме того, по самой сути эволюционного прогресса, явления ароморфоза далеко не всегда легко отличимы от других явлений эволюции. В дальнейшем нам придется снова остановиться на таких явлениях ароморфоза, которые трудно отграничить от эволюционных явлений, по-видимому, не связанных с повышением организации. В предыдущих главах мы указали на многие такие явления в развитии различных групп биоса, например — головоногих, рыб, динозавров, непарнопалых копытных. В таких «запутанных» случаях некоторые ученые склонны нацело отрицать наличие ароморфоза, поскольку тут не заметно чрезвычайного резкого «прыжка» вверх. Однако отсутствие или неизвестность, таких импозантных пертурбаций в органическом мире никак нельзя признать за доказательство отсутствия ароморфоза: относительно медленные, более или менее постепенные изменения могли вести, и в самом деле вели, и к малым, и к великим ароморфическим преобразованиям. Это было отмечено нами по отношению ко многим

беспозвоночным и позвоночным. Только ученые, склонные к катастрофизму, могут отвергать ароморфическое значение постепенного изменения, в направлении совершенства, многих наземных животных, последовательно эволюировавших в сторону приспособления к самым трудным условиям вневодного существования. Такие же случаи были отмечены нами в эволюции наземных растений. Все эти явления — явно ароморфические.

Надо, далее, помнить, что среди явлений эволюции встречаются и такие, которые могут казаться и чистым алломорфозом, и настоящим ароморфозом. Теоретически вполне мыслимо существование таких переходных форм эволюционого процесса. Было бы наивно утверждать, что ароморфоз обязательно должен быть «чистым», абсолютно отличным от алломорфоза.

Наконец, против всеобщего закона эволюционного прогресса выдвигается и тот аргумент, что из области ароморфических явлений якобы должны быть выброшены случаи, в которых органические формы претерпевали, с одной стороны, восходящее развитие, а с другой, оставались на уровне примитивных стадий эволюции или даже, что бывает часто, испытывали более или менее резко выраженное регрессивное развитие отдельных органов и систем органов. Некоторых эволюционистов продолжает пугать тот тезис, что эволюционный прогресс всегда связан с отставанием в развитии, редукцией и даже исчезновением некоторых органов и их функций. Если в ходе эволюции совершалась редукция частей организма, то как же, недоумевают эти ученые, можно говорить о прогрессивном направлении таких форм?

Между тем такая сопряженность положительных и отрицательных изменений в процессе эволюции правильно оценивалась крупнейшими мыслителями. Она была вполне справедливо подчеркнута Б. Б. Родендорфом (1950). Мы не отрицаем того, что было бы гораздо проще, если бы в эволюции форм совершались лишь одни положительные или одни отрицательные наследственные изменения: это значительно упростило бы задачу изучения эволюции биоса. Но ведь мы уже давно должны были примириться с тем, что природа невнимательна к интересам естествоиспытателей, особенно же тех из них, которые во что бы то ни стало хотят изучать ее механистически. Мы уже говорили о том, как, по нашему мнению, надо преодолевать такие трудности различения прогресса в сложнейших случаях эволюции и еще коснемся этого вопроса несколько дальше в этом разделе.

Итак, явления прогресса распространены в живой природе гораздо шире, чем думают некоторые авторы, которые пишут об этих явлениях. В одной из наших работ (1956, стр. 76) мы высказали мысль, что даже инадаптивная, в понимании В. О. Ковалевского, эволюция может идти по восходящему направлению, то есть быть прогрессивной. Это вызвало недоумение у некоторых читателей. В самом деле, как это инадаптивная, неприспособительная эволюция может быть прогрессом? Однако тут имеется в виду «инадаптивная эволюция по В. О. Ковалевскому». Мы рассмотрели этот вопрос в предыдущих главах. Правда, термин В. О. Ковалевского не может быть признан удачным, как это понимал и сам употреблявший его великий ученый. Речь идет отнюдь не об адаптации в обычном смысле слова, а только о направлении эволюции, которое может оказаться менее перспективным, чем другие направления филогенеза животных той же самой экологической группы. «Инадаптивные» парнопалые копытные существовали миллионы лет и широко расселялись по поверхности суши. В принципе вполне возможно, что их эволюция была прогрессивной в том смысле, в каком следует употреблять это слово. Несколько далее в этом разде-

ле мы еще коснемся вопроса об «адаптивной» и «инадаптивной» эволюции по В. О. Ковалевскому.

Существует еще одна категория наследственных изменений организмов, которая, по мнению некоторых исследователей, исключает возможность эволюционного прогресса. Это — филогенетическое развитие в направлении общего упрощения организации, которое обычно именуется регрессом или даже — по нашему мнению, неправильно — общей дегенерацией. Прогрессивное развитие «регрессивных» форм — это, действительно, звучит как парадокс. А между тем формы, испытавшие редукцию и полную утрату некоторых важнейших частей и органов, могут стать на путь эволюции, ведущий к расширению приспособительных возможностей и освоению многих новых биотопов (конечно, в пределах доступной им экологической области), то есть на путь ароморфоза. Можно привести много таких примеров эволюции из истории головоногих моллюсков, низших ракообразных, круглоротых бесчелюстных рыб, бескрылых птиц, беззубых наземных и водных млекопитающих, покрытосеменных и других организмов.

Таким образом, эволюционный прогресс — общий закон развития живой природы. В пользу этого говорит одно соображение, которое ясно высказывал еще Ч. Дарвин.

Общий состав биоса в своем эволюционном развитии всегда продвигался, в общем, вперед, к подъему организации подавляющего большинства всех компонентов растительного и животного мира, а также всего комплекса микроорганизмов. Именно потому, как это утверждал Дарвин, и как это было нами уже отмечено, органический мир каждого из последовательных периодов был в целом выше биоса предыдущего периода. Так морской биос самого позднего протерозоя — венда и эдиакария был в общем выше морского биоса непосредственно предшествовавших времен и несомненно ниже биоса самого раннего кембрия. Подчеркиваем, что при этом речь идет не об отдельных таксонах, а о всем составе биоса в целом. Только в венде-эдиакарии появляется множество многоклеточных животных разных филумов, но все они — мягкотелые, лишенные скелетных образований, столь важных для жизни морских животных. После, в раннем кембрии, большинство этих мягкотелых бесскелетных форм исчезает, сменяясь принадлежащими к разным филумам формами со скелетом.

Итак, биос в целом подчиняется всеобщему закону эволюции. Это значит, что все формы жизни испытывают эволюцию. Немыслимо представить себе какое-нибудь изъятие из этого закона, — какие-либо формы, которые на всем протяжении геологического времени от момента появления живых форм до настоящего времени оставались бы совершенно неизменными. Этот тезис оспаривается эволюционистами очень редко, но зато очень часто высказывается положение, что в некоторых относительно немногих случаях предки отдельных форм в течение сотен миллионов лет испытывали лишь очень незначительные, ничтожные изменения. В учебниках и ученых трактатах отмечаются примеры таких форм; они чаще всего именуются персистентными, реже — панхроническими. Иногда говорят, что происходит какая-то иммобилизация видов, после которой они перестают изменяться или изменяются лишь в очень узких пределах. Обращаясь к истории эволюционных идей, мы убеждаемся, что наиболее видным и влиятельным выразителем такого взгляда был выдающийся английский биолог-палеонтолог, друг и соратник Дарвина Т. Гексли. Об этих воззрениях замечатель-

ного представителя классического дарвинизма мы неоднократно писали в наших работах (1948, 1956) и потому ограничимся здесь сжатым изложением наших выводов по этому вопросу. Концепция персистентных форм, которую развивал Т. Гексли, неразрывно связана с его отношением к идее эволюционного прогресса.

Даже после опубликования «Происхождения видов» Дарвина Т. Гексли упорно настаивал на том, что факты палеонтологической истории органического мира обычно якобы говорят против развития форм от низшего к высшему в течение геологического времени. «Суммарный итог» изменений органического мира на протяжении его геологической истории казался Т. Гексли «изумительно незначительным». По его мнению, эволюция могла совершаться на протяжении целого ряда геологических периодов без всякого повышения организации. Он ввел понятие персистентных форм. Такие формы, как он утверждал, оставались по существу неизменными в течение очень долгого, в геологическом смысле, времени, во многих случаях — от древнейшего палеозоя до современной эпохи. Уже тогда, когда Т. Гексли защищал эту концепцию, она была в явном противоречии со многими установленными наукой фактами. Возражая против нее, Дарвин, как мы видели, был убежден, что органический мир и отдельные его группы испытывали прогрессивное развитие.

Однако эта неудачная идея пользовалась огромным успехом. Ее усвоили и на разные лады повторяли очень многие ученые — биологи, палеонтологи, геологи. Она превратилась, как это ни странно, в один из «краугольных камней» учения о развитии живой природы. Она почти всегда фигурирует и теперь в соответствующих обобщающих трудах по эволюционному учению, общей биологии, исторической геологии и палеонтологии. Так, о персистентных формах говорит выдающийся палеонтолог О. Шиндевольф (1950) в своей книге «Основные вопросы палеонтологии». Там он, между прочим, утверждает, вопреки фактам, которые были общеизвестными во время подготовки им этой книги, что «среди фораминифер некоторые рецентные роды известны уже в кембрии» (там же, стр. 223).

Знаменитая Lingula, один из родов беззамковых плечоногих, до сих пор фигурирует в научной литературе как род, не изменявшийся от раннего палеозоя до настоящего времени. Это мнение основано на полном неведении внутреннего строения палеозойских лингул, о которых не известно почти ничего, кроме очертаний раковины, продолговатой, с параллельными боковыми краями.

Заблуждение, будто бы Lingula не эволюировала в течение сотен миллионов лет удивительно живуче. Совсем недавно крупный биолог Н. В. Тимофеев-Ресовский (1970, стр. 9) сделал следующее ответственное заявление: «Некоторые популяционные процессы протекают очень медленно (скажем, знаменитый моллюск лингула за последние 300 млн. лет почти не изменился, по крайней мере в отношении тех свойств, о которых мы можем судить по сохранившимся остаткам)». Мы не можем присоединиться к этому заявлению, сделанному на компетентном симпозиуме «Системный подход в современной биологии», который проводился 11 и 12 декабря 1968 г. в Москве в Институте истории естествознания и техники АН СССР. Между прочим, хотя такие слова Тимофеева-Ресовского не встретили, судя по опубликованному отчету, никаких возражений со стороны высокоавторитетных участников симпозиума, все же воздержимся от отнесения лингулы к моллюскам. В качестве персистентных форм приводятся также некоторые другие беспозвоночные — моллюски, ракообразные. Во всех этих слу-

чаях представление о персистентности всецело зависит от незнания строения ископаемых организмов.

Несмотря на то, что идея персистентности крепко держится в науке, в последнее время раздаются решительные голоса против этого удивительно живучего заблуждения. Ф. Лорансьо-Виэйра и Д. Лорансьо (1956, стр. 7), изучающие некоторых палеозойских членистоногих, пришли к убеждению, что представление о персистентности («панхронизме») многих форм зависит от недостаточной их изученности: на раковинах, сохраняющихся в ископаемом состоянии, часто совсем не отражаются существенные изменения внутренних органов, и это может вести к отождествлению форм, значительно отличающихся одна от другой. В самой идее панхронизма эти авторы справедливо усматривают отрицание развития органического мира. Принимать идею существования персистентных, или панхронических, форм значит допускать, что некоторые формы могли существовать вне биоса, вне экосистем и биоценозов, совершенно оторванно от всего остального мира. Существование таких строго изолированных на долгие времена форм представляется нам совершенно немыслимым.

Однако этим мы не хотим сказать, что темпы эволюции различных форм и членов различных биоценозов однообразны, мало изменчивы. Наоборот, темпы видообразования изменчивы, они изменяются в очень широких пределах в зависимости от многих факторов среды.

Сторонники идеи незначительного «суммарного итога» всего процесса эволюции живой природы нередко ссылаются на то, что в течение всей истории органического мира не исчез ни один крупный таксон животных ранга филума (типа) или даже класса и что от ордовика до современной эпохи не появился ни один новый класс животного мира. Если испокон веков развитие происходило внутри одних и тех же типов или даже одних и тех же классов, то это, как думают некоторые ученые, свидетельствует о том, что эволюция на протяжении всего фанерозоя не создала ничего принципиально нового. Такая аргументация должна быть признана неубедительной уже потому, что положение о постоянстве типов и других основных таксонов животного мира на протяжении всего фанерозоя попросту не соответствует действительности. В течение всего времени от венда-эдиакария до современной эпохи происходили существенные изменения в составе живой природы и особенно животного мира.

Некоторые ископаемые микроскопические организмы не могут быть отнесены ни к одному типу (филуму) протистов или растений. О них мы писали в одной из предыдущих работ (1971).

Некоторые формы, находимые в пластах эдиакария и венда, не могут быть отнесены с полной уверенностью ни к одному из классов животных, представленных в более поздних отложениях в современной фауне (Глесснер и Уэйд, 1971).

Не находят себе места в существующих системах органического мира такие вымершие группы как археоциаты, достигшие расцвета уже в раннем кембрии, и рецептакулиты (от верхнего кембрия до девона; может быть и в карбоне).

Археоциат теперь обычно выделяют в качестве особого типа (филума); высказывалась даже идея установления, на основе археоциат, особого подцарства животных (В. Н. Беклемишев, 1964). Это предложение называет особенно интересным В. Н. Шиманский (1971, стр. 311) в своей ценной статье о проблемах систематики вымерших беспозвоночных. Положение рецептакулитов остается темным и, хотя их часто сближают с типом губок, высказываются мнения о принадлежности их к миру растений. М. А. Сушкин (1962), так же как и З. Шпи-

нар(1960), выделяет рецептакулитов в особый класс, условно относя его к губкам.

Недавно был установлен новый класс кишечнополостных Hydroconozoa (К. Б. Кордэ, 1963; Федотов, 1966). Это — очень мелкие организмы кембрия.

Благодаря капитальным исследованиям Р. Козловского и его учеников наука значительно продвинулась вперед в изучении граптолитов, но, даже принимая родственные связи этих полностью вымерших животных палеозоя, трудно отнести их в тот же филум, что и крыложаберных.

Тип иглокожих в нынешнем его понимании —наверняка искусственное объединение. В частности «класс» карпоидей — группа без всяких следов пятилучевой симметрии — должен быть исключен из этого типа.

Козловский (1968) утверждал, что конулярий нельзя отнести ни к одному из филумов современной систематики животных; это значит, что они принадлежат к одному из полностью вымерших типов животного мира.

За последние годы некоторые исследователи предложили выделить целый ряд совершенно самостоятельных классов моллюсков; при этом некоторые из них считаются полностью вымершими еще в палеозое: класс Stenothecoida (ранний и средний кембрий), палеозойский класс Conchiconchia, обширнейший класс Hyolitha (палеозой), класс Matheva (кембрий), класс Xenoconchia (ранний карбон — ранняя пермь) и др. Эти таксоны включаются в тип моллюсков более или менее условно, и вполне возможно, что дальнейшее их изучение выяснит их принадлежность к иным филумам, пока еще не выделенным.

Похожие на рыб древнейшие бесчелюстные первичноводные позвоночные, так же как и своеобразные, лишенные настоящих зубов, архаические челюстные девона — плакодермы (антиархи, артродиры и другие) не могут быть включены в те или иные классы настоящих рыб.

В мире растений нельзя считать окончательно установленным положение в системе таких групп, как некоторые папоротникообразные растения (Filicophyta incertae sedis, — по Буро) палеозоя и мезозоя, а также многие глосеменные. включая сюда беннеттиты и другие вымершие формы.

Таким образом, от бытовавших в науке до недавнего времени остатков старинного представления о неизменности состава типов (филумов) органического мира не остается ровным счетом ничего. В течение геологического времени появлялись, развивались, приходили к расцвету и вымирали многие группы органических форм, иногда представляющие собой крупные таксоны выше класса. Следовательно, нельзя обосновывать положение о якобы незначительном «суммарном итоге» эволюции органического мира, мнимым постоянством крупнейших таксонов биоса на протяжении геологической истории органического мира.

Рассмотрение только что упомянутых примеров приводит нас к одному вопросу, имеющему большое значение для понимания хода ароморфического развития организмов на протяжении всей истории живой природы на Земле. Мы имеем в виду вопрос о принципах различения наиболее крупных отделов мира животных и мира растений. Такие основные таксоны мира (или царства) животных носят в отечественной научной литературе названия типов. Это связано с определенными неудобствами, потому что слово «тип» употребляется очень часто в иных значениях. Поэтому в некоторых случаях мы решаемся пользоваться, наряду с термином «тип» еще словом «филум», — просто во избежание недоразумений, временно, впредь до того времени, когда наша на-

учная общественность остановится на наиболее подходящем названии «типа», или «филума». В ботанике и палеоботанике часто употребляется, для обозначения таких наиболее крупных таксонов растений, слово «отдел». Однако в капитальной сводке «Основы палеонтологии» принят термин «тип». Это означает признание целесообразности единой схемы систематики животных и растений, что, по-нашему мнению, надо признать правильным.

Позволим себе поставить вопрос: чем руководствовались зоологи и ботаники, палеозоологи и палеоботаники, при выделении «типов» («филумов») или отделов? Почему одни крупные единицы классификации организмов удостаивались наименования «тип» (филум) или «отдел», а другие, характеризующиеся комплексом основных признаков, отличающим их от соседних крупных таксонов, считаются лишь классами, или в крайнем случае, подтипами, но не типами (филумами)? В чем заключается главный критерий различения этих высших рангов систематики? Этот критерий мыслится, по нашему мнению, как полная разобщенность единиц ранга типа, отсутствие какого-либо «моста», который соединял бы один такой тип с каким-либо другим. Когда выяснилось, что, несмотря на некоторые черты наружного сходства, разные основные группы, которые включались в тип Radiata (лучистых), резко обособлены одна от другой, этот тип распался на самостоятельные типы, как тип кишечнополостных и тип иглокожих. То же самое происходило с другими типами старой систематики. Например, тип Vermoidea (червеобразные), который именовался также Molluscoidea, или Tentaculata, распался на типы мшанок и плеченогих, когда выяснилось, что эти две группы беспозвоночных резко обособлены одна от другой, а небольшое, существующее между ними сходство не касается «основного плана строения». И. Кратохвил и Э. Бартош (1954) еще недавно считали мшанок и плеченогих классами типа Tentaculata.

Однако с признанием филогенетического принципа систематики положение должно было существенно измениться. Эволюционисты-дарвинисты понимают, что все подразделения животного мира в той или иной мере родственны между собой, что восходящее развитие на протяжении геологического времени должно было вести к возникновению форм, все более высоко организованных и все более разнообразных. Если бы в палеобиологической летописи сохранились все звенья филогенетических цепей, многие типы оказались бы связанными между собой так же, как это наблюдается в отношениях между менее крупными таксонами. Например, тип членистоногих был бы тесно связан переходами с некоторыми червеобразными животными, и это нисколько не мешало бы нам признавать самостоятельность типа членистоногих. Впрочем не столь давно была сделана попытка отнести членистоногих (Arthropoda) в качестве подтипа к типу «членистых» (Articulata) вместе с четырьмя другими подтипами (включая сюда подтип аннелид) на том, очевидно, основании, что между этими четырьмя группами, с одной стороны, и членистоногими, с другой, нет «непроходимой пропасти» (Беклемишев, 1944). Может быть по тем же соображениям в «Основах палеонтологии» Тахтаджян (1963) объединял в один тип папоротниковидных (Pteropsida) три «больших класса»: папоротников (Filices), голосеменных (Gymnospermae) и покрытосеменных (Angiospermae); эти классы, действительно, представляются как бы тремя ступенями, и между каждыми соседними ступениями не замечается «бездна»: они являют картину последовательного развития в одном направлении. Можно думать, что некоторые крупные исследователи воздерживаются от признания самостоятельными типами (филумами) те

крупнейшие таксоны организмов, которые недостаточно резко обособлены от всех остальных и могут быть филогенетически связанными с какими-либо другими крупными таксонами. Такой подход едва ли можно признать правильным. Самостоятельными типами надо признавать не только те крупные группы органических форм, которые, в силу тех или иных причин, кажутся оторванными от остального органического мира, но и те крупные таксоны, которые могут оказаться или даже в действительности оказываются родственными другим таким же таксонам.

Здесь мы очень далеки от намерения произвести ревизию принятых классификаций органического мира, но все же решимся указать на один случай, который показывает, по нашему мнению, необходимость такой ревизии. Мы имеем в виду «класс» головоногих. Он всегда включается в тип моллюсков. Но можно ли помещать в один и тот же тип (филум) моллюсков класса бороздчатобрюхих (Solenogastres), панцирных (Loricata), двустворчатых (Bivalvia) и даже брюхоногих (Gastropoda) в один тип с теми высшими внутреннераковинными головоногими, о которых мы говорили в одной из предыдущих глав? Неправильнее ли думать, что вследствие значительного восходящего развития эти головоногие не могут помещаться в типе моллюсков и что их правильнее рассматривать как принадлежащих к новому типу беспозвоночных животных? Но как бы мы ни ответили на этот вопрос, ясно, что в великом типе или «надтипе» моллюсков в течение фанерозоя эволюция создала такую группу относимых сюда форм, которая отличается от всех остальных членов этого типа или «подтипа» не меньше, чем отличаются между собой общепризнанные типы животного мира. Ароморфоз создавал группы, равноценные любым, самым изолированным типам животных. С неменьшим основанием то же самое может быть сказано и об ароморфозе наземных растений.

Итак, старинный тезис о том, что весь комплекс основных отделов, или типов, органического мира существует искони, и что на всем протяжении геологического времени к нему не прибавлялся (и из него не выбыл) ни один таксон ранга типа (или даже класса), вследствие достижений палеобиологической и биологической «описательной» науки превратился в ненужную ветошь, которая, правда, все еще держится в устаревших учебниках и которой часто пользуются теоретики, занимающиеся вопросами эволюционизма. История органического мира свидетельствует о том, что в течение всего фанерозоя (к которому пора присоединить и часть докембрия) типы, подтипы и классы разновременно появлялись, а некоторые из них тоже в разные моменты исчезали. Эти события происходили в условиях восходящего развития живой природы, и познание их дает неопровержимые доказательства непрерывного интенсивного ароморфоза всего биоса.

АРОМОРФОЗ И АЛЛОМОРФОЗ

Термин «алломорфоз» мы употребляем в самом широком смысле — как название любых приспособительных наследственных изменений, отличных от эволюционного прогресса. В этом смысле всякие эволюционные изменения, не представляющие собой ароморфоза, в том числе и онтогенетические, а также процессы редукции органов и функций, мы причисляем к аллогенезу.

В главах этой книги, посвященных явлениям прогресса в разных филумах беспозвоночных, позвоночных и растений было показано, что единый процесс эволюционного развития нельзя расчленить на совершенно обособленные одно от другого направления, разделенные меж-

ду собой резкими границами. Об этом, как мы видели, свидетельствует множество фактов, установленных исследованиями биологов — неозоологов и палеозоологов, необотаников и палеоботаников. И это вполне соответствует дарвинистскому, подлинно научному пониманию развития живой природы. Некоторые из наших уважаемых коллег считают такой вывод, основанный на фактах естествознания, а не только вытекающий из теоретических соображений, «антинаучным» и идеалистическим. Такое заключение, по нашему мнению, нельзя считать обоснованным. Абсолютных разграничительных линий между отдельными формами эволюционного процесса нет, да и быть не может.

Ход филогенеза любого крупного таксона организмов содержит наряду с моментами прогресса также и моменты алломорфоза. Однако и те моменты, которые мы можем называть ароморфическими, те отрезки эволюционного пути, которые характеризуются ясно выраженным прогрессом, сопряжены с отставанием в эволюции некоторых частей организма и даже с редукцией, если не с исчезновением других органов и функций. При разборе явлений прогресса в предыдущих главах мы встретили много случаев такого рода. Усиление заботы о потомстве обычно связано с сокращением числа потомков. Развитие способности дышать воздухом сопряжено с ослаблением или полной утратой способности жаберного дыхания. Усиление способности локомоции, убыстрение движений связано с ослаблением защитного панциря. Развитие крыльев вызывает ослабление или утрату способности пользоваться передними конечностями для выполнения иных функций. Выгодные для организма изменения органов осуществляются ценой задержки развития или исчезновения других органов. Как же решается вопрос, является ли данный процесс ароморфозом или он представляет собой лишь аллогенез? Единственный возможный ответ на такой вопрос заключается в том, что, если эволюция ведет к развитию свойств, полезных не только в экологической обстановке, в которой живет данная органическая форма, но и в разных других обстановках, если так или иначе расширяются приспособительные возможности живого существа, хотя бы даже ценой ослабления или даже утраты некоторых функций, то такой процесс надо считать ароморфозом. Положительные изменения более или менее расширяют приспособительные возможности, отрицательные же в некоторой степени суживают их. В конечном итоге ароморфозом будет такой ход эволюции, при котором первые изменения преобладают над вторыми. Само собой разумеется, что во многих случаях это установить очень трудно. Поэтому часто оказывается практически безнадежным сопоставлять по высоте организации виды, относящиеся к разным филогенетическим линиям, если эти виды принадлежат к сложно организованным животным и значительно отличаются одни от других по многочисленным чертам структуры и физиологической деятельности, каковы, например, лошадь и корова.

Явления ароморфоза и его закономерности, его причины и условия, при которых он осуществляется, можно изучать только на основе фактического материала соответствующих естественных наук, прежде всего — биологии и палеобиологии. Изучение ароморфоза на основе лишь логического анализа понятий невозможно.

Мы уже отмечали склонность некоторых биологов-эволюционистов различать в истории органического мира короткие моменты ароморфоза и длительные периоды покойного «одноплоскостного» развития. Это — катастрофистская тенденция, наследие антидарвинизма прошлого века.

Действительная история ароморфоза биоса показывает иное. Там, **где эволюция организмов прослежена достаточно подробно, можно установить** постепенность, эволюционное развитие в восходящем направле-

нии. Яркие доказательства этого мы видели, например, в истории лучеперых рыб. Их развитие от хрящекостных (Chondrostei) к костистым (Teleostei) было настолько покойным, что проведение границ между смежными таксонами представляет большие трудности. Почти то же самое устанавливается в древнейшей истории амфибий. Еще один наглядный пример такого же рода представляет собой, как мы видели, история ихтиозавров. Между тем изменения различных органов, связанные с совершенствованием хвостовых плавников у лучеперых рыб, так же как и соответствующие изменения у ихтиозавров, при всей относительной постепенности этих преобразований, были, без сомнения, ароморфическими явлениями. То же самое надо сказать и о процессе увеличения полушарий и других частей мозга у млекопитающих: эти изменения могли протекать без очень резких скачков, относительно плавно, и все-таки были бесспорно ароморфическими. Совершенствование полета у птиц от юрских предков до нынеживущих совершенных летунов тоже, конечно, было ароморфозом, но оно могло совершаться довольно медленно, мелкими скачками. Эти и многие другие факты из истории органического мира показывают, что палеобиологическая наука уже располагает многими фактами, свидетельствующими о том, что ароморфоз совершался не как мгновенный взрыв, а как самое обыкновенное эволюционное развитие. И в то же время вполне понятно, что, как мы уже подчеркивали, скорости эволюции были весьма изменчивы. Едва ли можно сомневаться в том, что во время крупных ароморфических событий эволюция резко убыстрялась — особенно тогда, когда ароморфоз выводил органические формы на «девственную почву», в зоны, где до того не было, или было очень мало, организмов, представляющих данное направление адаптивной радиации.

Иногда тайные и откровенные противники идеи эволюции настаивают на том, что некоторые системы органов могли возникать только во вполне готовом виде, со всеми элементами строения, без которых они не имели бы никакого функционального значения. В качестве якобы убедительного примера такого явления эти ученые приводят глаз позвоночных, думая, что тем самым они выдвигают неопровержимый аргумент против дарвинистского понимания эволюции. Между тем такой аргумент может смутить лишь того, кто не дает себе отчета в скудости наших знаний относительно переходных форм, зависящей от неполноты палеобиологической летописи. Парными глазами обладают головоногие всех основных таксонов. Высокое совершенство глаза многих внутираковинных головоногих общеизвестно. А между тем такое современное головоногое, как Nautilus, характеризуется очень примитивным строением глаз. Этот факт, насколько нам известно, не привлекается для опровержения дарвинистского понимания эволюции. Очевидно в этом случае противники дарвинизма не решаются утверждать, что глаз осьминога не мог развиться из примитивного глаза того типа, который свойствен другим представителям этого класса. Сложно построенные органы разных животных могли развиться путем довольно постепенной эволюции из проще построенных частей их предков. Если в отдельных случаях это представляется невероятным, то надо прежде всего вспомнить о неполноте палеобиологической летописи. Кроме того во многих случаях новые органы возникали эволюционным путем через преобразование старых с изменением функций этих последних. Об этом писал еще Дарвин в окончательном варианте своего «Происхождения видов» (глава шестая).

ПРИЗНАКИ И «КРИТЕРИИ» ЭВОЛЮЦИОННОГО ПРОГРЕССА В ИСТОРИЧЕСКОМ РАЗВИТИИ БИОСА

Сущность эволюционного прогресса в развитии всех основных групп живой природы одна и та же: она сводится к приобретению адаптаций, имеющих селективное значение не только в одной экологической зоне, где происходит видообразование, но и за пределами этой зоны, в различных экологических обстановках. Эта мысль иногда выражается так, что прогрессивная эволюция ведет к расширению приспособительных возможностей. Такая идея прогресса высказывалась очень многими исследователями эволюции органического мира. Она, правда, обычно сопровождалась соображениями о разнообразных «критериях» прогресса — морфологических физиологических, поведенческих.

Такие признаки («критерии») эволюционного прогресса, действительно, существуют, но они не имеют всеобщего характера, не являются универсальными и представляют большое разнообразие в зависимости от таксономического положения и особенностей экологических условий, в которых размножаются, растут и живут соответствующие формы.

В различных главах нашей книги мы ссылались на разнообразные признаки ароморфоза, которые могут считаться симптомами ароморфического развития в соответствующих группах животных, растений или протистов, но не могут быть признаны настоящими универсальными критериями эволюционного прогресса, которых с таким усердием искали многие исследователи.

Считаем уместным подвести здесь итоги и резюмировать окончательные итоги анализа, который был сделан в предшествующих главах этой книги. При этом мы отнюдь не претендуем на исчерпывающую классификацию этих признаков, которую, впрочем, считаем не нужной просто потому, что такие признаки, или «критерии», ароморфоза представляют практически неограниченное разнообразие.

Таким особыми признаками или формами, прогресса являются, например, отмеченные нами существенные эволюционные изменения биохимической деятельности микробов ,клонящиеся к интенсивности разложения органического вещества. Однако совершенствование биохимической деятельности наблюдается, конечно, не только в эволюции микробов, но и в историческом развитии многоклеточных организмов — растений и животных. О таких явлениях в истории растительного мира, которые можно рассматривать как ароморфоз, выражающийся в совершенствовании биохимической деятельности, писали Благовещенский (1936, 1945 и 1966), В. О. Таусон (1947) и Голдовский (1971). Подобные изменения имели, без сомнения, очень широкое значение в жизни и историческом развитии соответствующих групп. Однако мы отмечали аналогичные явления и в истории животного мира. Возникновение и развитие твердых скелетных образований у низших животных, особенно около начала фанерозоя, были также крупными событиями ароморфического характера.

Крупнейшим ароморфическим событием был переход от одноклеточной формы жизни к многоклеточной, не улавливаемый в палеонтологической летописи. Это событие открывало широчайшие возможности экогенетической экспансии и дальнейшего эволюционного прогресса. Однако существенный ароморфоз представляли уже явления возникновения и развития колониальности у одноклеточных организмов независимо от того, какое значение имели эти процессы для генезиса многоклеточных организмов. Достаточно широкие приспособитель-

ные возможности открывались при переходе одиночных водных животных, например, губок, кораллов, предков мшанок к колониальному образу жизни. Это давало им возможность занимать значительные участки на дне бассейнов. Кроме того, многие колониальные формы широко распространялись в качестве пелагических, планктонных, организмов в водной массе бассейнов.

Многие ученые упоминали в числе «критериев» эволюционного прогресса возрастание величины тела в филогенезе (например, Стебнис, 1970). Однако палеобиологам известны многие случаи, в которых увеличение тела невозможно принять за «симптом» прогресса (см., например, Давиташвили, 1936 и 1970). Поэтому было бы совершенно неправильно считать филогенетическое увеличение тела несомненным показателем прогресса.

Такое явление как «олигомеризация», которой столь много внимания уделял В. А. Догель (1954), иногда привлекалось как «критерий» ароморфоза. В действительности же оно может быть признаком прогресса лишь в определенных случаях, для конкретных групп организмов, точнее — для тех или иных отрезков отдельных филогенетических линий. Так, в истории некоторых таксонов членистоногих олигомеризация была, действительно, связана с прогрессивным развитием, с интенсификацией важнейших функций, имеющих широкое общее значение. Но ее никак нельзя считать «критерием» прогресса. Уменьшение числа гомодинамных структур может происходить от весьма разнообразных причин и может зависеть от жизни в самых разнообразных экологических обстановках. Считать это непререкаемым доказательством повышения организации совершенно неправильно. В некоторых случаях филогенез вел к умножению гомодинамных образований. Примером может служить зубная система зубастых китообразных, в которой много зубов.—больше, чем было у исходных предков, а также, у ихтиозавров, гипердактилия, выражающаяся в увеличении числа пальцев и гиперфалангия, то есть увеличение числа фаланг. Таким образом, в филогенезе тетрапод наблюдаются случаи «полимеризации» и притом, по крайней мере, в некоторых случаях они были связаны с некоторым ароморфозом — расширением приспособительных возможностей.

Неправильно также считать абсолютными показателями повышения организации явления «централизации», выражающиеся в перемещении органов от периферии вглубь тела, хотя в отдельных конкретных случаях прогресс мог идти именно по такому пути. Равным образом и интеграция, выражающаяся в слиянии рассеянных по телу некоторых органов в одно компактное целое, не может быть «универсальным критерием» прогресса, хотя именно таким путем возник «головной мозг» высших головоногих, и такой процесс, был, без сомнения, явным ароморфозом.

Поскольку разные группы организмов следуют различным путям прогресса, не удивительно, что в отношении путей ароморфического развития животные во многом отличаются от растений. Особенно резко различны формы ароморфоза в высших таксонах животных и растений. Мы видели, что на это различие впервые обратил серьезное внимание Толмачев. У высших животных, особенно у позвоночных, прогрессивное развитие ведет к совершенствованию органов движения и функций этих органов. В ходе прогрессивной эволюции животных эти органы становятся более мощными, а локомоция — более тонко регулируемой. Многие животные эволюируют в сторону прикрепленного образа жизни. Эволюция прикрепленных бентонных животных, конечно,

не обходится без ароморфических изменений. Однако в таких случаях достижения прогрессивного развития относительно умерены, а открываемые ими перспективы более или менее узки. Примерами могут служит. губки, археоциаты, рецептакулиты, кораллы, плеченогие, мшанки, многие двустворчатые моллюски, и некоторые низшие ракообразные (усоногие), многие граптолиты. Среди позвоночных же господствует тенденция к совершенствованию локомоции. Яркие примеры такого развития могут быть указаны среди первичноводных позвоночных — рыб в широком смысле слова, а также среди четвероногих. Быстротой движений, а также их тонким регулированием, характеризуются многие пресмыкающиеся, в том числе ископаемые морские рептилии, ящерицы, змеи и другие. Еще разнообразнее и тоньше способы локомоции у птиц (полет, бег, плаванье, нырянье и пр.), а также у млекопитающих.

В противоположность животным высшие растения суши развивались, в основном, в направлении все более прочного укрепления и углубления в почву. Таковы, в частности, все древесные формы, особенно же те деревья, которые приобрели способность к глубокому проникновению корнями в почву и в подпочвенный слой. Особое положение заняли травянистые покрытосеменные, которые совершенствовались преимущественно в направлении освоения пространств с относительно низкой влажностью. Таким образом, пути прогрессивного развития биоса весьма разнообразны, и нельзя думать, что признаки ароморфоза животных и растений тождественны. Более того, отдельные систематические группы растений существенно различаются между собой по характеру прогрессивного развития, по признакам ароморфоза. Совершенно то же самое надо сказать и об отдельных крупных таксонах животных.

Среди животных надо отметить наличие «общественных» беспозвоночных, каковы, например, многие насекомые, в популяциях которых существуют специализированные особи, каковые несут различных функции в питании, защите и размножении семей. Развитие таких органических форм шло, несомненно, в порядке ароморфической эволюции, которая вела к широкому распространению таких беспозвоночных.

Таким образом, хотя закон ароморфоза — единый, всеобщий закон, охватывающий весь органический мир, признаки («критерии») эволюционого прогресса весьма разнообразны: он проявляется по-разному в различных группах организмов и даже в пределах одного таксона его признаки могут существенно изменяться в ходе эволюции. Следовательно, попытки подыскать какие-то всеобщие, обязательные для всех организмов «критерии» ароморфоза совершенно безнадежны.

Считаем нелишним еще раз вернуться к рассмотрению того понятия, которое пользуется в настоящее время большой популярностью и которому придается очень большое значение некоторыми теоретиками, изучающими проблему прогресса в живой природе, — понятия магистрального пути прогресса. Это последнее означает, что в развитии живой природы, как и в развитии человечества, якобы существует магистральная линия «неограниченного прогресса», ведущая к высшему существу — человеку. Все остальные филогенетические линии в развитии биоса, по твердому убеждению этих исследователей, не могут быть по-настоящему прогрессивны. Магистраль протягивается на протяжении всей истории органического мира, в течение миллиардов лет, и только она ведет к человеку. Эта филогенетическая линия вела когда-то от доклеточных форм жизни к клеточным, затем, пройдя фазу прокариотов, поднялась на ступень эвкариотов, далее взошла на уро-

вень низших многоклеточных животных, а после пошла прямым восходящим путем через различные уровни до фазы примитивнейших позвоночных и далее, все выше и выше. Так эта линия должна была пройти фазу бесчелюстных, затем последовательные фазы рыбообразных предков человека, включая кистеперых рыб, фазы примитивных тетрапод: амфибий, рептилий, фазы примитивных млекопитающих (Theria), разные фазы приматов. Среди обезьян, конечно, только одна линия вела к человеку, а остальные, боковые, отпадали, как уже не имевшие значения для магистрали, не принадлежащие к ней. Наконец, среди обезьян выделилась одна линия, конечный отрезок магистрали, породивший человека.

Итак, «магистральный прогресс» — одна единственная филогенетическая линия среди всего органического мира, цепь, или нить, протягивающаяся от определенной формы примитивных одноклеточных организмов до Homo sapiens. Трудно понять, какое познавательное значение может иметь такая концепция. Почему все древнейшие прокариоты, жившие миллиарды лет назад, должны быть противопоставлены одной форме прокариотов или одной единственной ниточке, которая принадлежала к филогенетической линии, ведшей к человеку? Чем эта прародительница человека из числа прокариотов, одноклеточных существ, лишенных оформленного ядра, превосходила все остальные многочисленные нити, все остальные равноценные формы жизни? Она, конечно, не имела никаких преимуществ перед многочисленными остальными линиями архейских живых существ, или единственное ее преимущество заключалось в том, что примерно через три миллиарда лет именно от потомства этой привилегированной линии возникли первые люди. Эта концепция могла бы иметь какой-то смысл только в случае, если бы мы верили в предопределение, — в то, что именно одна из многочисленных линий первичных существ несла в себе зачатки будущего человека. Если магистралисты держатся такого взгляда — а он существует у некоторых ученых запада — то надо было бы им прямо заявить об этом, и все стало бы совершенно ясным. Но дело в том, что магистралисты решительно отрицают антропоморфичность своего понимания магистрального прогресса. Если примитивные организмы, которые считаются принадлежащими к магистрали, не содержали в себе зародыша будущего человека, то концепция магистрального прогресса теряет всякое подобие смысла и становится таким же гротескным артефактом, каким была в свое время идея «архетипа», которую развивали Р. Оуен и его единомышленники (Давиташвили, 1948).

РАЗЛИЧИЯ В ПЕРСПЕКТИВНОСТИ АРОМОРФОЗА

Мы убедились в том, что история органического мира содержит великое множество данных о восходящей эволюции и что ароморфоз не есть исключительно редкое явление в жизни органического мира, потому что развитие в восходящем направлении характеризует весь процесс эволюции биоса в целом.

Памятуя основную черту ароморфоза — филогенетическое развитие, открывающее возможности приспособления не только в одной более или менее узкой экологической зоне, а широко за ее пределами, мы должны принять во внимание, что открываемые ароморфозом возможности экспансии живых существ не могут быть во всех случаях равноценными. В одних случаях такие возможности существуют, но экогенетически весьма ограничены: потомство форм, ставших на путь ароморфоза, может претерпевать экспансию лишь в рамках одного узкого типа среды, например, — в морском мелководье в качестве бен-

тонных форм, на древесных растениях в качестве паразитических покрытосеменных, на бедных водой пространствах открытых ландшафтов в качестве растений-ксерофитов или там же — в качестве быстро бегающих травоядных копытных млекопитающих. В других случаях производные формы могут в процессе экогенетической экспансии весьма значительно удаляться от первоначальной родины предков, где эти последние начали изменяться в ароморфическом направлении. Такие ароморфические явления могут быть связаны с совершенствованием деятельности, а следовательно и с усложнением строения, больших полушарий головного мозга млекопитающих, поскольку такие изменения сопряжены с адаптациями, весьма полезными в самых разнообразных обстановках и обычно осуществляются параллельно с другими весьма полезными преобразованиями. Такие широко перспективные ароморфические изменения могли происходить в различные моменты геологического времени во всех основных группах органических форм. Например, среди головоногих палеозоя широко перспективным ароморфозом было, по-видимому, возникновение у них системы воздушных камер, у иглокожих — формирование амбулякральной системы, у насекомых — образование летательного аппарата, сопряженное очевидно с совершенствованием воздушного дыхания. Таких примеров можно было бы указать множество, и немало подобных случаев было отмечено в разных главах нашей книги. При этом для признания ароморфоза широко перспективным совсем не обязательно, чтобы созданные им особенности сохранялись на вековечные времена и были бы ясно выражены в современном нам биосе. Едва ли можно умалять значение широты ароморфоза только потому, что вызванные им структуры и функции, так же, как и формы поведения, с большим успехом просуществовав на протяжении десятков и даже сотен миллионов лет, в конце концов все же исчезли и были заменены другими структурами, функциями и поведенческими свойствами. Такая низкая оценка последствий доминантных ароморфических событий объясняется очевидно резким преувеличением значения тех явлений, которые происходят на наших глазах, и отсутствием исторического подхода к пониманию живой природы.

Из только что сказанного явствует, что существуют различные степени перспективности ароморфоза или, так сказать, ароморфичности эволюционных процессов. Может быть, была бы целесообразна какая-то классификация этих степеней. Мы, однако, воздержимся от попыток такого рода, рассчитывая, что этим, в случае необходимости, займутся авторы, которые будут проводить более детальные исследования такого рода. Мы же ограничимся тут замечанием, что, как это было видно при рассмотрении явлений прогресса у протистов, животных и растений, наблюдаемые в истории биоса явления ароморфоза далеко не равноценны по своему размаху или, как иногда мы выражались (1956, стр. 215), по своей амплитуде. Слабо выраженные формы эволюционного прогресса приближаются по своей сущности к алломорфозу. Между этими двумя явлениями существуют незаметные переходы, что может смущать не эволюционистов, а только катострофистов.

ГЛАВА ДЕВЯТНАДЦАТАЯ

ЗАКОНОМЕРНОСТИ И ПРИЧИНЫ ВОСХОДЯЩЕГО РАЗВИТИЯ ЖИВОЙ ПРИРОДЫ

ПРЕДВАРИТЕЛЬНЫЕ ЗАМЕЧАНИЯ

Дать причины, объяснить эволюцию крупных ступеней и высших таксонов несравненно сложнее и труднее, чем эволюцию в рамках вида,

так называемую микроэволюцию. В ходе наследственных изменений внутри и в процессе образования вида ароморфоз просто неуловим, его нельзя заметить: он обнаруживается при возникновении более высоких категорий, при котором могут резко выступать явления ароморфоза.

Многие постнеодарвинисты правильно подчеркивают, что в развитии высших таксонов действуют совершенно те же факторы, что и при эволюции внутри вида. Эту мысль проводили в своих трудах, например, Симпсон (1944 и 1953), Б. Шэффер и М. К. Гехт (1965) и Бокк (1965 и 1970), Завадский (1971). Бокк (1970, стр. 705) пишет: «Я полностью принимаю гипотезу, что главные эволюционные изменения подчиняются механизмам микроэволюционных видоизменений». Однако он признает, что даже Симпсон (1944 и 1953), развивающий эту основную идею весьма убедительно, не смог дать примеры, которые подкрепляли бы ее должным образом, Бокк (1970, стр. 725) приходит к следующему заключению: «Выдвигаемое синтетической теорией (постнеодарвинизмом. — Л. Д.) допущение, что макроэволюционные изменения могут быть полностью объяснены установленными микроэволюционными механизмами, является широко принятым, но до сих пор на видовом уровне нет подтверждающих это данных». Недавно опубликованная статья этого автора (1970) представляет собой попытку подтвердить положение о единстве факторов «микроэволюции» и «макроэволюции» радиацией птиц подсемейства Psittirostrinae, живущих на Гавайских островах. Однако излагаемые автором интересные данные касаются относительно второстепенных изменений в форме клюва и способов принятия пищи и не могут служить прямым доказательством единства факторов эволюции как внутри вида, так и при формировании крупнейших таксономических категорий, происходящем при участии ароморфоза.

Таким образом, почти все постеодарвинисты, активно работающие в области учения об эволюции, сознают, что на основе «синтетической теории эволюции» пока не удается изучать ход «макроэволюции», включая сюда ароморфоз, и причины «происхождения высших уровней организации». А те ученые этой школы, которые пытаются показать, что ход ароморфоза можно изучать на основании данных исследования микроэволюции, ограничиваются лишь декларациями, более или менее оптимистическими, но не приводят ни одного случая успешного применения такого метода исследования.

СТУПЕНИ ОРГАНИЗАЦИИ КАК ПОКАЗАТЕЛИ ПАРАЛЛЕЛИЗМА В ХОДЕ ВОСХОДЯЩЕЙ (АРОМОРФИЧЕСКОЙ) ЭВОЛЮЦИИ

В ходе эволюции двух или многих близких к другу таксонов при наличии сходных экологических черт нередко возникают параллелизмы в структуре и функциях соответствующих органических форм. Здесь мы рассматриваем не параллелизмы вообще. Существуют параллезмы и параллелизмы. Мы остановимся на параллелизмах, имеющих прямое отношение к прогрессивной эволюции. Такими являются случаи параллельного развития форм различных таксономических групп, приводящие к сходным чертам, которые характеризуют определенные «уровни» организации.

Такое параллельное и обычно более или менее одновременное восхождение двух или нескольких близких одна к другой филогенетических линий можно объяснить приспособлением к совершенствованию

компонентов экосистем в соответствии с дарвиновской идеей общего повышения уровня организации всего биоса с течением геологического времени.

Общие признаки повышения организации мы замечаем в разных группах беспозвоночных — у аммоноидей от девона до мела, у морских ежей палеозоя, юры, мела и третичного периода (в частности у юрских, меловых и кайнозойских так называемых неправильных ежей), у трилобитов от раннего кембрия до конца силура и у многих других беспозвоночных. Еще более наглядным представляется это явление в отдельных рассмотренных нами таксонах ископаемых позвоночных: у лучеперых рыб, ящеротазовых и птицетазовых динозавров, звероподобных рептилий, сумчатых и плацентарных млекопитающих и многих других животных.

Мы видели, что лучеперые рыбы совершенствовались по способности плавать, становились на протяжении геологических веков все более подвижными и ловкими пловцами ,и одновременно развивались существенные черты их поведения и способов питания. От триаса до позднего мела эти рыбы прошли ряд последовательных ступеней в своем восхождении к тому состоянию, какое ныне представляют костистые рыбы. Еще не так давно эти ступени представлялись настоящими таксонами филогенетической классификации лучеперых, а теперь известно, что одни и те же ступени проходили примерно одновременно разные филогенетические линии, которые независимо одна от другой пересекали границы между ступенями. Аналогичное явление установлено в историческом развитии амфибий. Приблизительно то же самое можно сказать о рептилиях. Пресмыкающиеся отрядов ящеротазовых и птицетазовых характеризуются склонностью к двуногому способу передвижения и многими другими общими признаками. Эти отряды возникли независимо один от другого приблизительно в одно и то же время. Их называют динозаврами и часто рассматривают совместно. Между тем их прогрессивные черты, обеспечившие им господствующее место среди позвоночных суши на десятки миллионов лет, развились в результате параллельной эволюции. Не исключена возможность того, что летучие ящеры, обладавшие летательной перепонкой, произошли от разных корней и потому должны быть разделены на два совершенно самостоятельных отряда. Между тем прогрессивный характер всех летающих ящеров в сравнении с исходными формами, давшими им начало, едва ли подлежит сомнению. Следовательно, быть может, и тут перед нами случай параллельного прогрессивного развития. Можно думать, что змеи возникли от разных пресмыкающихся и потому представляют собой своего рода «сборную» группу. Во всяком случае змееобразная форма появлялась у разных ящерицеобразных многократно, и если нельзя относить всех этих змееобразных рептилий к отряду Serpentes, то явления параллелизма тут оспаривать нельзя. Широкая экспансия змей свидетельствует в пользу ароморфического характера этого процесса эволюции.

Рассмотренные нами палеобиологические и эмбриологические исследования показали, что сумчатых и плацентарных млекопитающих нельзя считать связанными между собой преемственно, хотя они характеризуются некоторыми биологически очень важными чертами, которых не было у их предков и которые были приобретены сумчатыми и плацентарными независимо в процессе параллельной эволюции. К числу таких черт принадлежат живорождение, высокий уровень гомеотермии и другие. Оба эти таксона появились, вероятно, почти в одно и то же, в геологическом смысле, время.

В животном мире известно много подобных фактов параллельного эволюционного восхождения разных, но близких друг к другу, таксонов.

Такие же явления отмечаются и в развитии мира растений. Так, в состав псилофитовой флоры входят разные трахеофиты, которые еще недавно обычно относились к одному таксону — Psilophyta. Эти формы принадлежали к числу древнейших сосудистых растений суши и обладали некоторыми весьма существенными общими чертами — морфологическими и физиологическими. Теперь в этом комплексе различаются таксоны, между собой непосредственно не связанные. Их сходственные черты возникли путем параллельной эволюции: но это были такие черты, которые позволили их обладателям обосноваться в определенной полосе суши и вытеснить прежних поселенцев, менее высоко организованных и не имевших той степени приспособляемости к наземной среде, которую приобрели представители так называемой псилофитовой флоры.

Разительный пример параллелизма в процессе ароморфической эволюции представляют растения, занимающие среднее место между типичными споровыми и типичными семенными (голосеменными). Мы уделили немало места ароморфической эволюции этих растений. Это — «почти семенные», или «предголосеменные», растения. Примечательно, что такого «предголосеменного» состояния в своем историческом развитии достигали разные таксоны, довольно далекие один от другого, путем параллельной эволюции. Здесь перед нами хороший пример «параллельного ароморфоза» в мире растений. Впрочем подобных примеров можно было бы указать очень много.

Рассмотренные случаи показывают, что «параллельное восхождение», или «параллельный ароморфоз» — довольно обычное явление в развитии органического мира. Эта черта представляет интерес не только для эволюционной биологии, но и для теоретических основ относительной геологической хронологии.

То чрезвычайно широко распространенное явление, что отдельные филогенетические ветви одного и того же ствола, — одного и того же крупного таксона, проходили аналогичные изменения, одни и те же «ступени» одновременно или почти одновременно (конечно, в геологическом смысле), особенно затрудняло распознавание самостоятельности этих ветвей и способствовало ошибочному отнесению представителей различных филогенетических ветвей к одному и тому же таксону.

РАЗВИТИЕ ФОРМ ЕСТЕСТВЕННОГО ОТБОРА ВСЛЕДСТВИЕ АРОМОРФОЗА

Ведущий фактор эволюции — естественный отбор — испытывает некоторые изменения в процессе эволюции. Вследствие ароморфоза возникают новые формы естественного отбора, которых не было прежде, — до того, как восходящая эволюция не привела к определенному высокому уровню организации. В предшествующих главах приведен фактический материал, иллюстрирующий это положение. Совершенно ясно, что всякого рода аллэстетические особенности развиваются лишь по достижении достаточно высокого уровня организации рецепторов — особенно зрительного и слухового и соответствующих отделов нервной системы. Аллэстетическая адаптивная окраска была бы совершенно невозможной, если бы не было животных, ее воспринимающих. Следовательно, криптическая, апосематическая и сематическая окраски могли возникнуть лишь после того, как ароморфическая эволюция привела

соответствующие филогенетические ветви к достаточно высокому уровню организации органов зрения и нервной системы. Таким образом начинает действовать аллэстетический фактор естественного отбора.

Такой фактор эволюции, как половой отбор, действует только у сравнительно высоко организованных животных. Этот вопрос был довольно подробно рассмотрен нами в книге о теории полового отбора (1961). Крайне любопытно, что очень ценные данные о возникновении такого факотра эволюции, как половой отбор (особая форма естественного отбора), были получены палеобиологическими исследованиями. В очень многих случаях возникновение того или иного органа не может быть объяснено без участия полового отбора, и применение теории полового отбора в таких случаях оказывается просто неизбежным. В книге, посвященной половому отбору, мы высказали мнение о том, что половой отбор действовал в эволюции юрских и меловых аммонитов. Следовательно, аммониты тех периодов были уже достаточно высоко организованы для того, чтобы в их эволюции мог действовать половой отбор. То же самое можно сказать о некоторых других беспозвоночных животных.

В историческом развитии всех классов позвоночных, особенно же наземных терапод, половой отбор был мощным фактором эволюции, что мы попытались показать в нашей книге о теории полового отбора. По нашему мнению, и этот вопрос заслуживает тщательного изучения на достаточно обильном необиологическом и палеобиологическом материале.

Итак, ароморфоз ведет не только к усовершенствованию строения и деятельности организмов, но и к развитию тех форм естественного отбора, как основного фактора эволюции, которых не было у более древних организмов. К числу таких форм отбора относится отбор на аллэстетические признаки всех типов; особенно же своеобразной формой естественного отбора является половой отбор, наиболее активно действующий у гомеотермных позвоночных — птиц и млекопитающих.

ПРОГРЕССИВНАЯ ЭВОЛЮЦИЯ И ЭКОГЕНЕТИЧЕСКАЯ ЭКСПАНСИЯ

Эволюционный прогресс, по самой сути этого явления, ведет к экогенетической экспансии групп, которые испытывают ароморфическое развитие. Поэтому связь между ароморфозом и экогенетической экспансией несомненна. Мы попытались обосновать это теоретическое положение фактами палеобиологии и необилогии в наших прежних работах, особенно же в двух книгах — о причинах вымирания организмов (1969) и о зависимости накопления горючих ископаемых от развития органического мира. Может возникнуть вопрос, всегда ли экогенетическая экспансия зависит от ароморфоза и следует ли считать ароморфоз и экогенетическую экспансию двумя сторонами одного и того же процесса развития биоса. Постараемся ответить на этот вопрос.

Экогенетическая экспансия и эволюционный прогресс — не одно и то же явление: первое из этих явлений есть процесс распространения живых существ путем приспособления ко всем доступным им биотопам, процесс освоения новых местообитаний, второе же — процесс чисто эволюционный, процесс изменения наследственных черт организмов, их морфологических, физиологических и поведенческих особенностей. Отождествлять эти два явления, несмотря на тесную связь между ними, нельзя. Далее, экогенетическая экспансия не всегда связана с ароморфозом и во всяком случае ароморфоз не всегда есть главное

условие экогенетической экспансии. Дело в том, что экогенез может состоять в переходе популяций из одного биотопа в другой, причем в первоначальном местообитании никакие популяции данной формы могут не оставаться. Однако площадь нового биотопа может оказаться обширнее площади первоначального. Это происходило, в частности, при направленном изменении климата и других экологических условий: например, наступившее похолодание может вызвать прохорез данной органической формы в сторону той полосы, климат которой стал благоприятным для нее. Солоноватоводный биоценоз, ютившийся в небольшом лимане морского бассейна с относительно высокой соленостью, после некоторого опреснения этого моря может широко распространиться во всем бассейне, то есть претерпеть экспансию без всякого ароморфоза. Такое явление неоднократно происходило, например, в бассейне Черного моря на протяжении четвертичного периода. Таким образом могут испытывать передвижку целые биоценозы и экосистемы. Такой прохорез может вызываться также ухудшением условий питания, например, вследствие засухи, что может вызвать миграции популяций мелких млекопитающих за пределы ареала, который они до того занимали. Если ареал данной формы расширяется, причем она продолжает обитать на прежнем участке, но в то же время от первоначальной популяции отделяет какая-то часть, которая обосновывается вне данного ареала, в новых экологических условиях, то такой процесс ведет к ароморфозу. Но если популяция почти полностью покидает старый ареал или вымирает на его площади, заняв новый участок, приспособляясь к нему, то такое явление может и не быть ароморфозом. Далее, если расселение организмов не связано ни с какими эволюционными процессами, если форма остается в основном неизменной, заметно расширив площадь своего обитания, то такое явление, конечно, нельзя считать ароморфозом. Таким образом, экогенетическая экспансия может совершаться и без ароморфоза.

Тем не менее можно считать несомненным, что первичная экогенетическая экспансия биоса из той зоны, где он первоначально возник и развивался, последовательно ко все более суровым и малодоступным зонам, совершалась в зависимости от ароморфоза, — от восходящего развития всего органического мира.

Имея в виду историю только растительного мира, Комаров (1954, стр. 326) писал, что процесс развития новых групп шел, с одной стороны, за счет исчезновения старых, а с другой — «за счет овладения новыми территориями, ранее оставшихся пустынными». Этим Комаров метко выразил связь между прогрессом и экогенетической экспансией. Правильно высказался по этому поводу также Дж. Гексли (1929, стр. 35), который писал, что «прогрессивное изменение обычно сажает его обладателя на девственную почву». Формы, появляющиеся на рубеже экологического ареала предкового вида, испытывают некоторую «закалку» в несколько непривычных и потому сравнительно трудных для них условиях «пограничной» зоны, приспособляясь к ним, а также к условиям соседнего, смежного, ареала. Если им удается там обосноваться, то этим уже сделан существенный шаг к завоеванию новой экологической области.

ЗАВИСИМОСТЬ АРОМОРФОЗА ОТ ТИПОВ СРЕДЫ

Организмы эволюируют и испытывают восходящее развитие во всех экологических обстановках, доступных для органической жизни. Но темпы эволюции и ее ароморфичность определенно зависят от ти-

па среды и, в конечном счете, от геологической истории области, населяемой этими организмами. Факты, иллюстрирующие эту зависимость, были приведены в предыдущих главах нашей книги, а теперь нам остается сформулировать некоторые обобщения.

Многие ученые совершенно правильно указывали на то, что экологические условия на суше явно благоприятнее для эволюционного прогресса, чем в морской среде. Это объясняется более широким разнообразием наземной среды по сравнению с морской, где физико-географическую условия относительно постоянны. Кроме того на суше имеются участки особенно трудные для обитания из-за суровости климата и наличия разных, неблагоприятных для жизни, областных или локальных, условий. Далее, для проникновения в наиболее отдаленные и трудные места суши, для развития форм, приспособленных к жизни в таких местах органическая жизнь, впервые образовавшая сплошные поселения в прибрежной полосе моря, должна была пройти очень длинный и сложный экологический путь. Только в результате такого экогенеза могли возникнуть формы и экосистемы, способные существовать в труднейших условиях вновь осваиваемых жизнью участков суши.

Экогенетическая экспансия в сторону наиболее трудных условий континентальной жизни была связана с прогрессивной эволюцией компонентов соответствующих экосистем.

Мы видели, что интенсивность ароморфического развития зависела от характера массивов суши и их размеров. Наиболее эффективно ароморфоз протекал, при прочих равных условиях, на обширных материках. Именно поэтому млекопитающие Южной Америки, не только сумчатые, но и плацентраные, в своем большинстве были относительно быстро вытеснены пришельцам с «Большой Земли», состоящей из Северной Америки, Евразии и Африки. Достижения ароморфоза компонентов островных фаун оказывались еще менее значительными даже в тех случаях, когда эти острова существовали долгое время.

Более или менее заметное обогащение биоса данной области вследствие интродукции новых элементов может существенно изменить условия дальнейшей эволюции и в частности ароморфоза аборигенов. При таком притоке новых форм в состав местных экосистем может произойти значительное убыстрение восходящего развития туземных форм, поскольку они не будут сразу вытеснены иммигрантами.

Из сказанного явствует, что широчайшие возможности ароморфического развития возникли только после того, как растения и животные вышли на сушу. О высоких достижениях прогрессивной эволюции организмов на суше свидетельствуе и тот факт, что многие животные, достигшие высокого уровня организации в ходе приспособления к наземной жизни, могли не только вновь приспособиться к водной жизни, которую вели их отдаленные предки, но и занять там определенное, иногда даже господствующее, место в морской фауне.

При рассмотрении условий ароморфоза различных групп организмов мы убедились в том, что во многих случаях он был связан с определенным характером экологической обстановки.

Ароморфоз, как и всякая эволюция, зависел от темпов изменчивости. Он протекал относительно быстро тогда, когда условия жизни вызывали интенсивную наследственную изменчивость органических форм и когда таким образом возникал достаточно обильный материал для действия естественного отбора в направлении образования новых органических форм. Если изменчивость была низкой, эволюция должна была протекать вяло, и соответственно ароморфоз совершался медленно. Наоборот, при повышенной изменчивости шансы ароморфических явлений возрастали. Мы, однако, отметили, что для усиления ароморфоза осо-

бенно благоприятны, так сказать, крайние стации экологической зоны данной формы, где условия несят переходный характер между этой зоной и соседней и потому несколько более сложны чем нормальные, обычные условия, и потому, могут, с одной стороны, провоцировать более интенсивную изменчивость, а с другой — способствовать адаптации к более разнообразным обстановкам. Поэтому именно в такой переходной полосе между двумя соседними зонами и происходит ускорение эволюционного прогресса.

Мы видели также, что изменения обстановки в сторону, благоприятную для ароморфической эволюции, могут происходить без фактического перемещения популяций данной формы, без проникновения какой-либо ее части в соседнюю экологическую зону: для этого иногда достаточно вселения иммигрантов в основной, занимаемый этой формой участок; очертания этого участка могут оставаться неизменными и при существенном изменении состава его населения. Если при этом пришельцы оказываются чем-либо превосходящими близких к ним аборигенов, эти последние могут испытывать давление отбора, ведущее к ароморфозу.

ВЗАИМОСВЯЗЬ МЕЖДУ КОЭВОЛЮЦИЕЙ И АРОМОРФОЗОМ

Под коэволюцией понимается сопряженная эволюция организмов различных форм, живущих совместно и зависящих одна от другой. Мы не входим тут в оценку этого термина — возможно, что он неудачен и что даже нет надобности обозначать особым термином эволюцию, которую испытывают параллельно организмы, экологически связанные между собой. В каждом биоценозе, в каждой экосистеме организмы разных форм и разных групп в той или иной мере зависят одни от других. В сущности всякую эволюцию можно было бы рассматривать как «коэволюцию». Однако тут мы имеем в виду длительный процесс, в течение которого, организмы, принадлежащие к разным крупным таксонам, приспосабливаются друг к другу. В некоторых случаях такая коэволюция приводит к симбиозу, но чаще симбиоз не возникает, хотя между соответствующими формами устанавливается обязательная для обеих сторон взаимозависимость.

Иногда к явлениям эволюции причисляются эволюционные процессы, приводящие к взаимной, «подогнанности» различающихся одна от другой особей одного и того же вида, входящих в состав одной и той же популяции. Примерами могут служить особи различных полов, причем между особями женского пола и особями мужского пола имеется определенное соответствие: в строении, функциях и поведении: они как бы дополняют друг друга. По нашему мнению, такие эволюционные процессы не относятся к коэволюции: половые различия подчинены одной и той же наследственной основе, или, как теперь часто выражаются, — генетической информации. По той же причине нельзя считать коэволюцией филогенез, ведущий к формированию особей, различного строения и несущих различные функции в пределах популяции одной и той же органической формы, например, — к дифференциации особей у некоторых колониальных Hydrozoa или в семьях колониальных насекомых. Понятие коэволюции, по нашему мнению, должно охватывать только случаи эволюционной коадаптации между различными органическими формами. Внутривидовые же корреляционные зависимости С. А Северцов (1951) обозначил термином «конгруэнция».

В предыдущих главах были приведены случаи, в которых такая

коэволюция была связана с эволюционным прогрессом либо обеих сторон, либо, по крайней мере, одной из них.

Мы видели, что ароморфоз кораллов, приведший этих примитивных животных к способности сооружать рифы, был сопряжен с возникновением симбиоза этих организмов с одноклеточными автотрофными организмами — «водорослями», зооксантеллами. Мы отметили также, что в некоторых случаях более или менее аналогичное явление наблюдается иногда у палеозойских мшанок.

Вполне возможно, что переход некоторых граптолитов от бентонного образа жизни к эпипланктонному, связанный с прикреплением колоний граптолитов к плавучим водорослям, был сопряжен с ароморфозом. На такую мысль наводит нас широкое распространение таких граптолитов. Однако по всему свету были распространены планктонные граптолиты, и возможно, что эпипланктонные формы дали начало планктонным. Эпипланктонные граптолиты не могли бы появиться, если бы эволюция водорослей не привела к возникновению форм, которые могли быть «носителями» граптолитовых колоний. **Здесь перед нами — явный случай коэволюции. Если самый переход** граптолитов от бентонного образа жизни к эпипланктонному, а также возникновение планктонных форм, можно толковать как алломорфоз, то совершенное приспособление граптолитов к эпипланктонному и планктонному образу жизни едва ли могло произойти без всякого участия ароморфического момента. Впрочем, этот вопрос может быть окончательно выяснен лишь путем специальных палеобиолого-геологических исследований.

Однако особенно наглядным примером ароморфоза через взаимное приспособление организмов крупных таксонов, филогенетически очень далеких друг от друга, является восходящая эволюция покрытосеменных растений, с одной стороны, и животных-опылителей, с другой. Явлениям такой коэволюции посвящены многочисленные исследования и в том числе классическая работа Дарвина (1950)

Такие явления изучаются многими современными биологами, им посвятил ряд интересных статей Л. У. Масиор (1971), который в одной из них дал сводку по этому вопросу.

Здесь мы должны только отметить, что такое филогенетическое развитие было связано, без сомнения, с ароморфозом и опылителей, и опыляемых.

То явление, которое часто именуется коэволюцией, имеет всеобщее распространение в органическом мире. Мы ограничиваемся здесь указанием на лишь немногие из наиболее ярких примеров. Из упомянутых в этой книге случаев сошлемся на коэволюцию в прогрессивном развитии хищников и жертв. Ароморфоз хищных млекопитающих, как мы видели, неразрывно связан с ароморфозом фитофатических зверей, служащих добычей плотоядных. Для успешнего преследования жертв, которые при наличии прогрессивно эволюирующих хищников эволюируют тоже прогрессивно в направлении быстрого бега и ловкости движений, и хищники должны были развиваться в сторону совершенствования локомоции, а также способов захвата добычи. В этом ходе коэволюции у тех и других сответственно совершенствуется деятельность нервной системы и особенно головного мозга.

По мере эволюции органического мира на протяжении долгих геологических периодов, в течение многих сотен миллионов лет, возникали все новые и новые связи между группами живых существ, расширялись и укреплялись однажды возникшие связи. Биос становился все более тесно спаянным единством. Это было естественным и неизбеж-

ным следствием развития живого, причем все формы, насколько только могли, в борьбе за жизнь расширяли свои ареалы на поверхности нашей планеты. Когда то, очень и очень давно, она была сравнительно мало заселена, и биос занимал относительно узкую, вероятно, зону в пределах морского мелководья. Затем ареалы ширились, не только входя в соприкосновение друг с другом, но и перекрывая друг друга. Взаимосвязи органических форм становятся все более близкими, и ароморфоз все более и боле зависит от совместного существования компонентов экосистем.

АРОМОРФОЗ И ЗАКОН В. О. КОВАЛЕВСКОГО

Разобранные случаи параллельного развития иллюстрируют явление, которое можно назвать изохронным ароморфическим параллелизмом: сходные черты строения, функций и поведения появляются приблизительно одновременно. Это происходило в среде, где основная масса биоса достигла общего уровня, более высокого, чем уровень, существовавший в предшествующее геологическое время. Около ста лет назад В. О. Ковалевский подметил явления, до некоторой степени аналогичные изохронному ароморфическому параллелизму, но все-таки отличные от него. Мы имеем в виду те явления, которые подчинены закону В. О. Ковалевского. Здесь этого закона мы коснемся лишь постольку, поскольку он имеет определенное отношение к эволюционному прогрессу.

О законе В. О. Ковалевского говорится в разных главах этой книги. Явления, соответствующие этому закону, можно отметить в эволюции не только семейств и несколько более крупных таксонов, но и в истории надотрядов, подклассов и классов, даже филумов органического мира. Суть закона заключается в том, что приобретение и развитие определенной функции реализуются в эволюции разными путями — более простыми относительно легко осуществимыми, и более сложными, труднее осуществимыми, но зато более надежными и более перспективными. Первый из этих способов можно назвать анольбоморфическим, а второй — ольбоморфический путь эволюции реализуется раньше, чем ольбоморфический. Но когда реализуется этот последний, то формы, возникшие по такому способу, должны вытеснить формы, возникшие по анольбоморфическому способу. Эту закономерность В. О. Ковалевский копытных. Однако мы убедились в том, что она имеет самое широкое подметил в историческом развитии некоторых ископаемых парнопалых значение для всего биоса. Она несомненно заслуживает глубокого изучения на материалах из истории органического мира. В этой книге мы сослались на факты, свидетельствующие о том, что по ароморфическому пути могут эволюировать не только ветви, испытывающие ольбоморфическую эволюцию, но и ветви, развивающиеся анольморфически. В самом деле, не только ольбоморфическая эволюция, но и анальбоморфическая может расширять приспособительные возможности, создавать предпосылки для выхода форм, в ходе эволюции, за пределы первоначальной их «экологической родины». Но перспективы дальнейшего развития будут различные, и шире, чем при анольбоморфической. О широком распространении случаев, подчиняющихся закону В. О. Ковалевского, свидетельствуют приведенные нами данные об эволюционном прогрессе биоса.

Некоторые из разобранных нами случаев представляются нам вполне убедительно доказанными, другие остаются лишь более или ме-

нее вероятными предположениями или только интересными гипотезами. Однако анализ этих фактов исторического развития, по нашему мнению, помогает нам осветить некоторые из сторон эволюционного прогресса, как он происходил на протяжении десятков и сотен миллионов лет.

Вернемся к этим данным для того, чтобы уяснить себе связь анольбоморфической и ольбоморфической эволюции с ароморфозом биоса.

В морях палеозоя от кембрия до перми разновременно были широко распространены довольно низко организованные прикрепленные бентонные животные — археоциаты, губки, рецептакулиты, кораллы различных таксонов. Обратимся к кораллам. Мы видели, что, по имеющимся даным, палеозойские тетракораллы не играли существенной роли в создании сколько-нибудь мощных рифовых сооружений. Однако среди них выделились предки шестилучевых кораллов, что произошло, вероятно, отнюдь не в самом конце палеозоя. Это, как мы видели, были более совершенные формы, и они-то смогли дать перспективное потомство рифообразующих кораллов более поздних времен. Такой ход развития в общем соответствует схеме эволюции согласно закону В. О. Ковалевского, хотя тут речь идет не об одном какомнибудь небольшом таксоне, а о крупных единицах систматики животного мира.

Аналогичный ход развития можно усмотреть в эволюции других основных групп беспозвоночных — плеченогих, головоногих, насекомых, морских ежей и других. Почти всюду относительно «упрощенная» эволюция ведет к определенному, обычно длительному успеху, и это продолжается до тех пор, пока не встает новая группа, пошедшая в своем развитии по более трудному пути, требовавшему больше времени, но открывавшему более широкие перспективы экспансии и вытеснения конкурентов.

История позвоночных дает много таких примеров. Бесчелюстные первичноводные позвоночные после долгого периода господства уступили место челюстным, рамфоринхоидеи — птеродактилоидеям, птерозавры «птицам, «инадаптивные» (анольбоморфические) парноиспытные — «адаптивным» (ольбоморфическим) парнокопытным, сумчатые — плацентарным и т. д. Во всех этих случаях анольбоморфическая эволюция совершалась быстрее ольбоморфической, но формы, развившиеся по первому способу впоследствии уступали место формам, возникшим в порядке ольбоморфоза.

Этот закон действует не только в мире животных. Его можно проследить и в истории растений, о чем мы писали в одной из ранних наших работа по вопросам эволюционного учения (1940). Такие соотношения, как мы отметили, существовали в истории ранней наземной растительности (нематофитовая и псилофитовая флоры), а также в истории более поздних растений.

В очень многих, если не во всех, случаях исторического развития по закону В. О. Ковалевского, происходило восхождение организации на более высокую ступень, — прогресс. Мы сочли необходимым отметить, что ароморфоз мог иметь место и в действительности происходил также у организмов, эволюировавших по способу анольбоморфоза, то есть «инадаптивного», по выражению В. О. Ковалевского, развития.

Подчеркнем, что различия между «инадаптивными» и «адаптивными» формами имеют относительное значение. Нет форм «вообще анольбоморфических»: существуют только формы, анольбоморфические, или, по В. О. Ковалевскому, инадаптивные по отношению к другим, ольбоморфическим, формам. Это значит, что «адаптивные» формы тоже могут оказываться «инадаптивными» по отношению к

другим формам, возникшим вследствие еще более перспективного эволюционного развития.

Таким образом, инадаптивные (по В. О. Ковалевскому), или анольбоморфические, пути эволюционного развития нельзя считать просто «неудачными», или ошибочными, как это делает О. Абель (1929), который употребляет выражение verfehlte Anpassungen и fehlgeschlagene Anpassungen («ошибочные приспособления»). Ведь такие приспособления развивались у форм, эволюировавших в течение геологически ощутимых отрезков времени — сотни тысяч и миллионы лет. Они успешно распространялись и прочно занимали соответствующие экологические ниши до тех пор, пока их не замещали более совершенные конкуренты.

Тем не менее нельзя сомневаться в том, что альбоморфические формы были совершеннее, прогрессивнее анольбоморфических. В замещении анольбоморфических форм ольбоморфическими выражается одна из закономерностей эволюционного прогресса, который в течение филогенеза организмов вел ко все более совершенным, все более высоко организованным формам.

АРОМОРФОЗ — КОМПЛЕКС СПАЯННЫХ МЕЖДУ СОБОЙ АДАПТАЦИЙ

Обозрение явлений прогресса в эволюции живой природы показало нам, что некоторые адаптации, входящее в состав ароморфоза, будучи очень характерными для таксонов высокой организации, в то же время встречаются и у органических форм, в возникновении которых прогресс играл ничтожную роль или даже не играл никакой роли. Вспомним, например, живородность многих позвоночных — первичноводных амфибий и рептилий, наличие гетеродонтной зубной системы у некоторых ископаемых пресмыкающихся позднего палеозоя и триаса, а также присутствие настоящих трахей у растений, не достигших уровня покрытосеменных. При изучении таких приспособлений может возникнуть мысль, не происходит ли ароморфоз аддитивным путем, через постепенное, последовательное сложение, накопление полезных черт. Ведь представляется вполне возможным, что такие особенности, как единая нижнечелюстная кость маммалийного типа, дифференцированная зубная система, волосяной покров, теплокровность, живородность и другие, появлялись разновременно в отдельных звеньях единой филогенетической цепи. Более того: последовательное возникновение таких особенностей с их последовательным аддитивным суммированием должно казаться гораздо более вероятным, чем одновременное их образование в виде внезапного ароморфоза, едва ли объяснимого на основе теории естественного отбора. Надо, однако, принять во внимание, что значение подобных адаптаций для ароморфоза далеко не одинаково. Возможно, например, что такие признаки как живородность или дифференцированная зубная система, сами по себе имеют при этом меньшее значение, чем гомеостермия и связанные с нею приспособления. Некоторые особенности, по-видимому, неразрывно связаны с эволюционным прогрессом, но для оценки прогрессивного значения тех или иных изменений совершенно необходимы выяснение взаимоотношений между адаптациями, составляющими ароморфоз, и изучение хода развития данной филогенетической линии. Изменение, которое представляется на первый взгляд имеющим лишь второстепенное биологическое значение, может оказаться важным поворотным пунктом, началом крупного ароморфоза. По всей вероятности, так можно толковать рассмотренные нами первые шаги в ходе приспособления первичноводных позвоночных к жизни на суше. После такого решающего

первого эволюционного шага, представляющего собой ароморфоз, могут следовать дальнейшие ароморфические шаги.

Нам кажется, что ароморфоз нельзя понимать как простую сумму алломорфических изменений. Эти изменения уже в своем становлении тесно спаяны между собой. На протяжении последних десятилетий исследованиями советских и зарубежных ученых устанавливается множество фактов свидетельствующих о том, что наследственная изменчивость организмов охватывает одновременно различные органы и их функции.

Сложная взаимосвязь между изменениями, которым подвергается эволюирующий организм — общий закон эволюции. Ароморфоз не представляет собой исключения и тоже затрагивает изменения многих особенностей сразу. Следовательно, комплексность ароморфоза может иногда возникать с самого начала, не аддитивным способом, не путем последовательного прибавления изменений в ходе эволюционного развития. Но кроме генетической сопряженности между особенностями, составляющими ароморфоз, вполне мыслимо практически одновременное развитие особенностей, составляющих ароморфоз, в силу действия естественного отбора. Этим фактором могут закрепляться разные полезные изменения, возникающие в одно и то же время.

Следовательно, ароморфоз, как комплекс спаянных между собой адаптаций, может возникать различными путями: вследствие последовательного закрепленя этих адаптаций на разных этапах эволюции; вследствие одновременного возникновения генетически связанных особенностей и вследствие одновременного закрепленя отбором адаптаций, одновременно появляющихся, но генетически относительно независимых одна от другой. Как именно протекала прогрессивная эволюция в отдельных конкретных случаях, это может быть установлено лишь тщательным изучением всех данных, касающихся истории соответствующих филогенетических линий. Надо, однако, думать, что ароморфоз осуществляется обычно не путем реализации отдельных, не связанных между собой, изолированных адаптаций, а путем сопряженных изменений различных органов и различных системе органов, — изменений малозначительных, даже незаметных, но, при сохранении соответствующего направления эволюции, способных вести к кардинальной перестройке структур и функций организма.

ХРОНОЛОГИЧЕСКОЕ РАЗМЕЩЕНИЕ ЯВЛЕНИЙ АРОМОРФОЗА

Мы видели, что явления ароморфоза различаются между собой по степеням перспективности, или амплитудам. В одних случаях ароморфоз вел к доминированию или, во всяком случае, распространению форм и групп в относительно узких рамках определенных экологических областей, в которых существуют различные обстановки, ставшие доступными данной группе вследствие ароморфоза. В других случаях ароморфоз обусловливал охват заметно более обширных областей с гораздо большим разнообразием условий обитания. Осуществилась, наконец, и такая форма ароморфоза, как эпиморфоз, которая привела не только к широчайшему охвату всех областей на земном шаре и ко все более расширяющемуся использованию космического пространства, но и к наиболее полному и глубокому проникновению во все мыслимые местообитания на земном шаре. Так формы ароморфоза разнятся между собой по своей мощности и по своим последствиям.

При всем этом совершенно исключается возможность говорить о каком-то генеральном, магистральном пути ароморфоза, который якобы еще миллиарды лет назад был предназначен вести к появлению

венца творения — человека. Такой избранной, главенствующей линии не было и быть не могло. Идея магистрального пути прогресса несостоятельна. Одно из наиболее наивных ее выражений состояло в том, что самое древнее и самое примитивное хордовое, давшее начало всему последующему разнообразию позвоночных и в частности — человеку, было якобы выше любого беспозвоночного, например — высших внутрираковинных головоногих. С такой точки зрения надо было бы признать, что наиболее низко организованный предковый примат позднемеловой эпохи стоит обязательно выше любого, наиболее высоко организованного нынеживущего млекопитающего, например, собаки, слона, дельфина, просто потому, что этот примитивнейший примат шел по «магистральной» линии и был прямым, хотя и очень отдаленным, предком человека.

«Высший» ароморфоз нельзя считать развитием по «магистрали», хотя у человека была, конечно, родословная из его прямых предков, развивавшихся на протяжении миллиардов лет. Возникновение концепции «магистральной» линии прогресса было, вероятно, связано с «усталостью» некоторых ученых от господствующего в нашей философии материализма и с «тягой» к виталистическому пониманию жизни, — эта концепция была взлелеяна в условиях мишурных «побед» различных вариантов идеализма в философской мысли Запада. Подчеркнем, что такой поворот в теоретической биологии был бы совершенно отвергнут не только всеми материалистическими учеными во всем мире, но и деистами типа Ламарка. К идеалистически настроенным ученым, на наш взгляд, можно и нужно относиться с уважением, если они двигают вперед те или иные отрасли естествознания; но ни один естествоиспытатель-материалист (а таких теперь очень много и среди биологов Запада) не может пойти на капитуляцию перед витализмом. Вместо гладкой и ровной восходящей линии реально осуществленный филогенез всегда представляет сложный извилистый путь, отдельные куски которого могут представлять и ароморфозы различных оттенков и преобладание алломорфоза, и даже, как это ни странно, процессы редукции важнейших органов — то, что часто называют не только регрессом, но и «дегенерацией».

Многие из тех случаев, которые были рассмотрены в отдельных главах нашей книги, иллюстрируют только что приведенное положение.

На основании анализа организации некоторых филумов (типов) животных Н. А. Ливанов (1955) пришел к выводу, что чередование фазы ароморфоза с более длительными фазами идиоадаптации — только определенный частный случай эволюции. Возникновение типа иглокожих, как мы уже отметили, было связано с переходом их предков к прикрепленному образу жизни. Ливанов (там же, стр. 388) писал по поводу типа иглокожих: «широко приспособительным является весь комплекс организации типа — он открывает новые пути и возможности, поднимает организацию на новую ступень эволюции». С этой оценкой возникновения иглокожих нужно, по нашему мнению, согласиться. И тем е менее самый факт перехода к прикрепленному образу жизни едва ли можно рассматривать как ароморфоз. Это скорее был алломорфоз, и притом алломорфоз, ведший к значительному упрощению организации (редукция и атрофия органов движения, а также органов чувств). И все-таки этот «регресс» был подготовкой к довольно значительному прогрессу уже после того, как животные стали прикрепленными.

В дальнейшем многие иглокожие, пройдя этап прикрепленного состояния, согласно пельматозойной теории, переходили к «свобод-

ной» жизни, которая выражалась преимущественно в ползании по дну, но изредка и пассивному плаванию («парению») в водной массе морей. Изменения, связанные со способами питания (захвата пищи) и локомоции были уже ароморфозом, хотя само собой понятно, что такой ароморфоз открывал лишь довольно скромные воможности дальнейшего восходящего развития: иглокожие всегда оставались морскими животными, главным образом бентонными, с ограниченными возможностями развития рецепторов.

В некоторой мере аналогичные явления мы отметили и в филогенетической истории плеченогих. Мы говорили, что исходные и плеченогие были прикрепленными животными, но прикрепление ножкой оставляло возможность некоторого колебательного движения заключенного в раковину тела. Переход от подвижного образа жизни двустороннесимметричных червеобразных предков к прикрепленному состоянию не был, сам по себе, ароморфозом. Он был, вероятно, связан с приспособлением к жизни на твердом грунте, подходящем для прикрепления к нему небольших червеобразных животных. В дальнейшем, однако, следовала перестройка всей организации (возникновение и развитие аппарата микрофагического питания в раковине, имевшей первоначально защитное значение и т. д.), которая была ароморфическим развитием.

Сошлемся еще на элементы ароморфоза в эволюции головоногих. Формирование перегородчатой раковины-трубки имело в многом решающее значение и предопределяло некоторые пути дальнейшего развития этих животных. Мы отметили прогрессивное значение эволюции перегородочной линии (линии прикрепления перегородки к стенкам раковины) у аммоноидей от девона до самого позднего мела, хотя адаптивное значение этих структур еще не вполне выяснено. Все древнейшие формы головоногих имели раковину, в которой помещалось мягкое тело животного. У внутреннераковинных раковина не только видоизменяется, но и — в конечном счете — претерпевает сильную редукцию. Так исчезла структура, возникшая в порядке ароморфоза, и служившая этим моллюскам на протяжении десятков миллионов лет. Но этот процесс редукции раковины был связан со значительным ароморфозом — коренным усовершенствованием систем рецепторов (прежде всего — зрения), захвата добычи и ее измельчения, локомоции. Наиболее резко выраженное ароморфическое развитие происходило, по-всей вероятности, лишь в сравнительно недавнее время — в кайнозое.

Нами были приведены доводы в пользу того, что в эволюции змееобразных пресмыкающихся был этап роющего образа жизни, во время которого предки этих животных не только утратили конечности, но и претерпели заметную редукцию зрения. После этого «регрессивного» этапа они испытали определенный ароморфический подъем, что дало им возможность осуществить в довольно короткий срок (в геологической летописи змеи известны только с позднего мела) весьма широкую экогенетическую экспансию.

Примечательную последовательность этапов преимущественно алломорфического и этапов преимущественно ароморфического развития показывает история приматов. Об ароморфозе древнейших, меловых приматов говорить трудно; возможно, что они были лишь очень немногим выше своих непосредственных предков или даже стояли на почти одном с ними уровне организации. Позже происходили существенные изменения, которые, однако, не имели в одинаковой мере ароморфический характер. Прослеживанием этого экогенеза приматов занимаются преимущественно не палеозоологи, а антропологи и палеоантропологи, потому что этот исторический процесс имеет прямое отношение к антропогенезу. Известно, насколько велико было при этом значение дре-

весного этапа в эволюции предков высших приматов. В связи с древесным образом жизни усиливалась и совершенствовалась деятельность рук, совершенствовалось бинокулярное конвергентное зрение. Едва ли развитие брахиации (передвижения по деревьям с помощью рук) можно признать, заметным ароморфозом — это скорее был настоящий алломорфоз, специализация в сторону определенного способа локомоции. Однако этот способ передвижения, так сказать, подготовил предков человека к использованию руки для дальнейшего совершенствования. Следовательно, в данном случае алломорфоз был необходимым подготовительным этапом для наивысшей формы ароморфоза, которую Шмальгаузен назвал эпиморфозом. Вместе с тем важно то, что у предков человека сохранились некоторые примитивные особенности, которые давно исчезли у других плацентарных, в частности — пятипалая конечность, из которой только и могла развиться человеческая рука, имевшая столь большое значение для дальнейшей эпиморфической эволюции человека вплоть до вида Homo sapiens.

Сделаем общие выводы. Существуют различные степени, или амплитуды, ароморфоза. Эволюция организмов никогда не бывает сплошь ароморфической на протяжении значительных отрезков филогенетических линий. История организмов показывает, что даже в эволюции наиболее высоко организованых форм были этапы преобладания алломорфоза или даже упрощения, редукции некоторых важных органов, иногда сменявшиеся ясно выраженным ароморфозом. «Чистые» ароморфозы, по-видимому, были довольно редки.

ПРИЧИНЫ ЭВОЛЮЦИОННОГО ПРОГРЕССА ПЕРЕСТАЮТ БЫТЬ НЕПОСТИЖИМОЙ ТАЙНОЙ

Из широко распространенных в настоящее время эволюционных теорий одни, чисто идеалистические, попросту не считают нужным искать причин ароморфоза (направленность эволюции они считают зависящей от сверхъестественных сил), другие, материалистические, ищут объяснения ароморфоза естественными причинами. Одна из теорий этой второй категории, постнеодарвинизм, или так называемая синтетическая теория эволюции (ее у нас стали называть сокращенно СТЭ), так и не нащупала пути, по которому можно идти к познанию причин восходящего направления в эволюции. Некоторые сторонники СТЭ, как мы видели, пришли к выводу, что биологическая наука не может и не должна заниматься этим вопросом. Другие, считающие нужным изучать причины ароморфоза, ограничиваются попытками доказать возможность таких исследований. Но даже эти представители СТЭ, оптимистически оценивающие возможность выяснения причин ароморфической эволюции, не пытаются показать, какие же именно причины вели эволюцию организмов по пути прогресса и как действовали факторы прогрессивной эволюции живой природы. Некоторые из оптимистически настроенных СТЭ-истов старались нащупать факторы ароморфоза, но эти попытки оказывались явно неудачными. Таким образом, мы убедились, что СТЭ до сих пор никакого причинного объяснения эволюционного процесса не дала.

Постнеодарвинисты нередко категорически настаивают на том, что прогрессивная эволюция всецело зависит от естественных причин и прежде всего от естественного отбора. Мы вполне разделяем это убеждение. Однако дарвинист не может довольствоваться декларированием познаваемости причин эволюционного прогресса и даже разъяснениями путей, по которым должно было осуществляться действие факторов

ароморфоза. Пора приступить к изучению этих факторов и их роли в конкретных условиях существования и эволюции организмов.

Пора дать доказательства того, что причины прогресса в эволюции организмов, либо замалчиваемые, либо лишь робко затрагиваемые приверженцами СТЭ, отнюдь не являются непостижимой тайной. В этой книге мы попытались рассмотреть факторы и условия прогрессивного развития филогенетических линий. Все эволюционные теории, кроме дарвинизма, бессильны объяснить не только восходящее развитие органических форм, но и направленность эволюции вообще. Они оперируют данными генетики, весьма важными для понимания эволюции и ее причин. Некоторые представители этого направления, особенно в нашей стране, пытаются привлечь к этим исследованиям общую теорию систем и другие философские новинки. Но при всем этом они не дают ответа на вопрос: какие движущие силы могли вызвать эволюцию в определенном направлении, ведущую к формированию крупных таксономических единиц? Идея естественного отбора случайных и изолированных наследственных изменений, «изменений вразброс» не может объяснить такие результаты и тем более не в состоянии объяснить причины направленного развития от самых простых форм до самых высокоорганизованных. Иное дело — дарвинизм. Во-первых, это учение дает убедительное толкование эволюционного развития за пределы вида путем естественного отбора групп тех особей популяции данного вида, которые являются носителями наследственных изменений, вызванных воздействием определенных экологических факторов. Тезис о зависимости наследственных изменений от условий среды дает прочную основу исследования причин направленности эволюции. Во-вторых, дарвинизм дает общее решение проблемы причин ароморфоза. Носители наследственных изменений, имеющих селективное значение не только в конкретной экологической нише, но и в разных экологических обстановках, быстро расселяются, занимают относительно обширный ареал (уже в самом начале более обширный), потому что популяция, ставшая на путь прогрессивного развития, продолжая занимать первоначальный, исходный, ареал, по самой сути ароморфоза начинает охватывать и соседние участки.

Здесь мы считаем нелишним поставить вопрос: какие еще другие признаки или «критерии» ароморфоза могли реализоваться в начале ароморфического развития филогенетической цепи? Думать о всевозможных интернациях, интеграциях, олигомеризациях, концентрациях, полимеризациях и прочих признаках, которые в разных случаях характеризуют «продвинувшиеся» по пути прогресса формы, как о якобы р е ш а ю щ и х моментах ароморфоза, отнюдь не приходится. Считать эти явления основными двигателями прогресса может только тот, кто допускает, что в течение долгого времени, на протяжении значительного эволюционного пути, происходило филогенетическое развитие в направлении **будушей** адаптации. А это и есть тот ортогенез, который отвергается приверженцами СТЭ. Остается, следовательно, только то приспособление, которое может быть полезным и подвергаться естественному отбору уже с момента своего появления. Это — тип приспособлений, полезных не только в одной, исходной, нише, но и в разных других соседних нишах.

Следует принять во внимание еще один очень существенный момент. Части первоначальной популяции, испытывая такое изменение, обязательно будут захватывать смежные полосы соседних участков, где оказывается полезной приобретенная ими адаптация. Такой прохорез представляется совершенно естественным и даже неизбежным. Следова-

тельно, эти части популяции, эти группы «колонистов» попадут в условия, несколько отличные от тех, в которых жила и продолжает жить основная масса компонентов популяции. Подобное небольшое изменение обстановки должно было иметь благотворное влияние на эмигрантов, — усиливать их жизненную мощь, жизнеспособность. Не будем здесь касаться вопроса, чем именно вызывается в таких случаях «вигор», аналогичный гибридной мощности, но зависящий тут от некоторого, небольшого изменения условий существования. Эта возрастающая «мощь» периферийного населения, вышедшего за пределы первоначального экологического ареала, усиливает шансы эволюционного прогресса.

Все это делает понятным теснейшую причинную взаимосвязь между ходом ароморфической эволюции и экогенетической экспансией групп органических форм. Определенно направленное восходящее развитие, в процессе которого организмам—протистам, растениям и животным — становились доступными, одна за другой, различные экологические области, происходило во взаимозависимости с великим процессом процессом экогенетической экспансии биоса.

Следовательно, восходящее развитие всего живого, столь загадочное и непостижимо таинственное для постнеодарвинизма, становится полем плодотворных исследований в свете дарвинистского учения об эволюции.

ГЛАВА ДВАДЦАТАЯ

ОБЩЕЕ ЗАКЛЮЧЕНИЕ

В этой книге мы попытались рассмотреть основные вопросы учения об эволюционном прогрессе, или ароморфозе. Восходящая эволюция биоса — очень характерная черта его исторического развития. Видеть в эволюции только процесс образования мелких таксонов, только видообразование значит, по нашему мнению, совсем не понимать значения великого процесса развития биоса. Между тем многие выдающиеся биологи, считающиеся крупными теоретиками-эволюционистами, не идут дальше изучения так называемой микроэволюции, то есть явлений развития внутри вида или даже еще более мелких таксонов. Нам кажется, что, если бы серьезное внимание уделялось исследователями только вопросам изменений внутри вида и образования внутривидовых таксонов, то это в сущности означало бы прекращение исследований в области эволюционного учения. Тем самым был бы нанесен непоправимый ущерб биологической науке.

Мы с удивлением убедились в том, что некоторые довольно влиятельные ученые совершенно откровенно настаивают на необходимости ликвидировать науку об эволюции органического мира. Эти ученые считают необходимым отодвинуть идею эволюции на задний план. Один из представителей этого направления Хайлов (1971, стр. 50) пишет: «Современная биология поставила в один ряд с организмом и видом экологические макросистемы — биоценозы, биогеоценозы, биосферу. Идея видоцентризма (любопытное, по-видимому, ироническое словечко! — Л. Д.) осталась верна лишь в рамках филогении и перестала быть верна как общебиологический принцип. В общей картине жизни предстоит объединить теперь целый ряд биологических и биокосных систем, различающихся по уровню организованности и целостности, по времени возникновения, но не по степени «главенства» или «важности». Это поставило системные задачи в биологии на одно из первых месте, сде-

лало необходимым развитие общей теории биологических систем и определило интерес биологи к общей теории систем».

Постараемся разобраться в только что приведенном отрывке, поскольку он принадлежит одному из ученых, претендующих на роль руководителей передовой биологической науки. Насколько можно понять первую фразу, автор противопоставляет изучению организма и вида — изучение биоценозов, биогеоценозов (экосистем) и биосферы. Далее выясняется, что «организм» и «вид» подводятся автором под идею «видоцентризма», которая признается Хайловым верной лишь в «рамках филогении». Переводя эти фразы с изобретенного автором и его единомышленниками языка («биокосные» системы, «видоцентризм»), можно понять Хайлова так, что он противопоставляет изучение эволюции и филогенетического развития видов — изучению биоценозов, экосистем и биосферы. Ему очевидно невдомек, что биологическая наука не допускает противопоставления филогенетических исследований изучению биоценотических связей между организмами. Обособить изучение «экологических макросистем», анализ связей и соподчинения систем, выяснение исторической (эволюционной) последовательности систем, а также поиски механизмов и движущих сил развития биологических систем, от изучения филогении животных, растений и протистов просто совершенно немыслимо. Изучение «биологических систем» без исследования их компонентов попросту невозможно. Совершенно так же немыслимо познание отдельных форм без выяснения их места в экосистемах и их отношений к другим компонентам этих экосистем. Иначе говоря, нельзя изучать «экологические макросистемы» без познания составляющих их органических форм, так же как нельзя изучать органические формы и их историческое развитие без изучения «экологических макросистем» и их эволюции.

Пропагандируемое некоторыми биологами и философами пренебрежение идеей исторического развития органического мира не может способствовать успехам учения об эволюционном прогрессе. С таких позиций нельзя подходить к этому учению, нельзя рассчитывать на успешную его разработку.

Невозможно также изучать проблему ароморфоза путем логического анализа абстракций, чисто умозрительным путем. В этом направлении у нас делалось много, но малоуспешно.

Некоторые ученые противопоставляют историческому методу в биологии «системный подход», исходя из созданной фон Берталанфи так называемой общей теории систем (Сетров, 1971). Хайлов (1963, стр. 324) писал, что далеко не все новые научные данные и представления самой биологии и смежных дисциплин «могли быть подхвачены классической эволюционной теорией, и ее рост замедлился». Он думает, что «одновременно появились ростки принципиально нового строя синтетического мышления, и, что особенно важно, ему удалось овладеть тем современным материалом, который ускользал от классической теории». Что же представляют эти «ростки»? «Это, — как утверждает Хайлов (там же), — идея организованности живой материи».

Он убежден в том, что эволюционный метод вскрывает и классифицирует лишь филогенетические связи живого и не в состоянии вскрыть другие функциональные связи индивидов с другими индивидами, — связи, в которые организмы вступают в процесс своей жизнедеятельности (там же, стр. 329). С этим склонен согласиться Сетров (1971, стр. 13), который пишет, что «исторический метод рассматривает лишь генетические связи системы, структуру генезиса, а логический метод охватывает связи системы на каждый данный момент, т. е. устойчивую

структуру, экстенсивную». Фон Берталанфи придает большое значение теории открытых систем. По его учению, достижения теоретической биологии будут зависеть, главным образом, от развития этой теории. «Открытой системой называется такая ограниченная система, которая обменивается со средой веществом и энергией» (Сетров, 1971, стр. 44).

В своей книге «Организация биосистем» Сетров пишет (1971, стр. 73): «Теория открытых систем позволяет более точно определить понятие «жизнь», а организм рассматривать как открытую систему, состоящую из большого количества подсистем, генетически (во времени) и пространственно объединенных различными видами иерархий; рассмотрение организма как открытой системы позволяет рационально объяснить и его основное свойство — способность к непрерывному воспроизводству и прогрессивному развитию».

Одним словом, фон Берталанфи и его последователи находят, что передовым подходом в современной биологии является подход системный, связанный с изучением организации, или организованного живого, а «классическая» эволюционная теория бессильна решать проблемы современной биологии. Фон Берталанфи высказывает о теории естественного отбора противоречивые мысли и в общем считает эту теорию недостаточной для объяснения процесса эволюции. По мнению советских продолжателей этого ученого, идея организованности живой материи означает принципиально новый строй научного мышления в области изучения живой природы. Эти «новые идеи», по нашему мнению, нельзя считать плодотворными.

Во-первых, нельзя противопоставлять «классической эволюционной теории» системный подход, — в основе которого лежит какая-то якобы совершенно новая «идея организованности живой материи». Для естествоиспытателей, исходящих из принципов диалектического материализма, идея диалектического развития живой природы была и останется основой понимания живого. Но никто из таких ученых никогда не считал, что исторический метод во всех направлениях изучения живого, во всех биологических дисциплинах, является главным, ведущим методом. Сам Сетров (1971, стр. 16) пишет, что «эволюционное учение, будучи теорией, не может обойтись и без системного подхода, поскольку вынуждено опираться на знания экстенсивной структуры и функциональных связей изучаемых систем». Учение об эволюции, действительно, опиралось и опирается на познание строения и функциональной деятельности организмов; оно нуждается в безусловно всестороннем изучении организмов.

Во-вторых, учение об эволюции наиболее убедительно и особенно ярко выясняет процессы диалектического развития природы, и потому никакая биология не может обойтись без метода эволюционизма. Это, в сущности, признает и сам Сетров. По этому поводу позволим себе привести дословно одну фразу, несовсем складно им построенную, но ясную по смыслу: «Результаты эволюционной теории являются основой для установления причинных связей организма и других биологических систем, что и определяет роль эволюционной теории в других отраслях биологии как основы проникновения в них исторического метода» (Сетров, 1971, стр. 16).

В-третьих, несмотря на усиленную пропаганду принципов общей теории систем как самим фон Берталанфи и его ближайшим окружением, так и нашими отечественными приверженцами этой философии, которые, надо по справедливости отметить, все же вносят некоторые второстепенные коррективы в тезисы самого фон Берталанфи, эти идеи

имеют ничтожно малое применение в биологии. Это вынуждены признать сами поклонники общей теории систем. Так, Сетров (1971, стр. 17) пишет: «Основные понятия и принципы системного анализа остаются еще чрезвычайно абстрактными и потому имеющими незначительный круг теоретических и практических приложений. Между тем более содержательное (сравнительно с понятием системы) понятие организации фактически не разрабатывается». В этом отношении исключение представляют, по Сетрову, сборник под редакцией В. П. Боголепова (1968) и одна монография В. И. Кремянского (1969). В книге Кремянского, по словам Сетрова, «справедливо отмечается, что основные понятия и принципы организационного анализа биологических систем и здесь остаются неразработанными». При таком состоянии рассматриваемой теории едва ли можно ожидать, что она принесет в ближайшее время значительную пользу биологической науке. Что же касается применения этой теории к изучению эволюции организмов, то такие попытки делались довольно редко и, насколько нам известно, оставались совершенно неудачными. Кроме того нельзя игнорировать тот факт, что подавляющее большинство советских и зарубежных биологов, изучающих вопросы эволюции, совершенно не прибегало и не прибегает к помощи общей теории систем и подчиненной ей теории организации биосистем. Об этом красноречиво свидетельствует вся мировая научная литература последних лет.

Как бы мы ни оценивали философию фон Берталанфи в целом и отдельные ее моменты, частично, по-видимому, положительные, бесспорной является ее общая тенденция — умалять значение принципа развития живой природы. Эта тенденция воспринимается некоторыми материалистически мыслящими философами и естествоиспытателями как нечто совершенно новое, как переворот, как революция в понимании органического мира. Но, независимо от добрых намерений сторонников этой философии, совершенно ясно, что она в сущности представляет возврат к чему-то очень старому, к додарвиновским представлениям об органической жизни, — правда, не путем полного отрицания эволюции, а только через оттеснение ее на задворки науки как ненужной ветоши, якобы захламляющей поле научных исследований. Невозможно в конце XX века вернуться к тезису о неизменяемости органических форм, но можно, и нужно, как думают последователи философа фон Берталанфи, сдать идею эволюции жизни в архив науки.

Таким образом, некоторые философы и биологи допускали существенные ошибки в оценке исторического метода. Они развивали мысль о том, что в настоящее время на первый план в теоретической биологии должно быть выдвинуто изучение вопросов, не имеющих прямого отношения к историческому методу и эволюционному учению; классическая же эволюционная теория, по их мнению, утратила то великое значение, которое она имела в прошлом. Этот подход к методологии теоретической биологии надо признать неправильным. Перед наукой об эволюции стоят задачи огромной важности. Одной из центральных проблем этой науки является проблема эволюционного прогресса, или ароморфоза. Мы видели, что эта проблема представляет очень большие трудности, и теперешнее ее состояние никак нельзя назвать удовлетворительным.

Здесь, однако, будет уместно подчеркнуть, что мы воздерживаемся от общей оценки идей, развиваемых фон Берталанфи и распространяемых, с известными поправками, некоторыми советскими естествоиспытателями и философами. Мы только утверждаем, что нам не известны никакие, сколько-нибудь успешные попытки применения этих идей

в биологии вообще и в науке об эволюции в частности. Это вовсе не значит, что мы считаем допустимым пренебрежение произведениями фон Берталанфи и других философов, занимающихся общей теорией систем. Более того, мы думаем, что фон Берталанфи иногда высказывал интересные мысли, безусловно заслуживающие внимания биологов. Умаление значения трудов этого философа, конечно, недопустимо. Мы никак не можем согласиться с его оценкой дарвинизма, но не можем также отбрасывать ее как совершенно нелепую. Дело в том, что он отождествляет дарвинизм с постнеодарвинизмом, и в этом заключается его главная ошибка. Фон Берталанфи (1949), как почти все антидарвинисты нашего времени, признает естественный отбор фактором эволюции, которая, однако, происходит, по его мнению, путем ортогенеза, то есть развития, зависящего от особых «непременных законов». Поэтому близок к истине Сетров (1971, стр. 71), который находит, что позиция фон Берталанфи относительно теории естественного отбора, «двойственна и противоречива». По нашему мнению, фон Берталанфи понял, что восходящую эволюцию всего биоса, ее прогрессивный характер, невозможно полностью свести к отбору полезных мутаций из кромешного хаоса совершенно беспорядочных наследственных изменений, характер которых совершенно не зависит от условий среды. Он «отвергает дарвинизм как механистическую теорию» (Сетров, 1971, стр. 71), но он не догадывается, что такая характеристика справедлива только в отношении постнеодарвинизма, а не дарвинизма. Такое понимание эволюции привело его к «частичному» принятию теории ортогенеза, то есть к признанию участия чуда в развитии живой природы. Мы не раз отмечали в наших работах (1966), что признание хотя бы «скромной» доли чуда среди факторов эволюции равносильно идеалистическому, виталистическому ее пониманию. Так или иначе, фон Берталанфи нашупал слабую сторону современного постнеодарвинизма и дал во многом справедливую его критику.

Все это показывает, что высокомерное отношение к фон Берталанфи и другим, зарубежным и отечественным, сторонникам таких концепций, как общая теория систем, «теория организованности» и т. д., совершенно недопустимое уже в принципе, практически затрудняет изучение истинных движущих сил эволюции. Беспристрастный научный анализ этих теоретических построений способствует выяснению существа эволюционного прогресса, разработке учения об ароморфозе, которое является, так сказать, основным ядром эволюционистского понимания развития биоса.

Итак, совершенно бесспорно огромное значение проблемы восходящей эволюции для биологии в целом, для всех основных направлений биологического исследования. Поэтому резкое повышение интереса к этой проблеме у многих работников советской науки — необиологов, палеобиологов и философов — является безусловно оправданным.

Вполне понятно, что эта проблема привлекает внимание и других естествоиспытателей. Здесь, однако, считаем нужным резко подчеркнуть ее значение для геологии.

Рассмотренный в этой книге материал содержит многочисленные данные, показывающие, что отдельные единицы геологического времени — эры, периоды, эпохи и даже более мелкие — характеризуются определенными ступенями ароморфической эволюции. Это мы наблюдаем в истории различных типов и классов беспозвоночных (например, кораллов, головоногих моллюсков, морских ежей и других таксонов иглокожих, трилобитов), затем различных таксонов первичноводных позвоночных, бесчелюстных, антиархов, артродир, различных групп лучеперых рыб), а также таксонов низших примитивных наземных позво-

ночных (лабиринтодонтов и разнообразных рептилий), птиц и, наконец, различных млекопитающих. В каждом классе более высоко организованные таксоны появляются и получают широкое распространение после близких к ним менее высоко организованных. Таким образом, признаки высоты организации имеют существенное значение для выделения геохронологических единиц, для относительной геологической хронологии. Благодаря такому геохронологическому распределению ступеней, различающихся по высоте организации, изучение групп организмов с точки зрения учения об ароморфозе имеет большое значение для исторической геологии и стратиграфии.

В процессе восходящей эволюции всего биоса надо различать ароморфоз отдельных филогенетических линий и ароморфоз целых биотических ассоциаций, так сказать, всеобщий прогресс в историческом развитии. Вес биос одного исторического момента в целом выше биоса предыдущего (в пределах определенного экологического типа среды, — морской области, отдельно от континентальной или наземной) и ниже последующего. Это было прекрасно понято Дарвином, который подчеркивал такую закономерность.

Существуют признаки повышения организации всего морского биоса, как и всего наземного биоса. Одним из признаков прогресса биоса является замена громоздких адаптаций более легкими, иногда — постоянных структур сезонными. Это мы старались показать в нашей книге о половом отборе (1961). Аллэстетические перигамические признаки, например, динозавров были постоянными и громоздками. У птиц они сезонны и более легкие (брачное оперенье). У оленей рога сбрасываются. Это есть усовершенствование общего, широкого значения, а потому — ароморфоз.

Таким обрпазом, в интенсивной разработке вопросов теории эволюционного прогресса остро нуждаются как теоретическая биология, так и историческая геология.

Некоторые авторы, писавшие немало об эволюционном прогрессе, исходят из того ошибочного представления, что изучение этой характернейшей черты развития органического мира — дело легкое и не требующее серьезных усилий. Как мы видели, дело дошло до того, что один из активных деятелей науки приписывал великому Дарвину высказывания, которых нет у Дарвина и взяты этим деятелем науки из работы одного советского автора. Таким способом заниматься проблемами эволюции нельзя. Для успеха в этом деле необходима прежде всего упорная, серьезная, добросовестная работа.

В нашей книге мы постарались привлечь для разработки вопросов ароморфической эволюции довольно большой и разнообразный материал. Тем не менее эта книга в лучшем случае есть лишь один из первых шагов в направлении систематического изучения проблемы ароморфоза. Основная же работа в этой области — впереди. Ее, надеемся, будут проводить специалисты по различным биологическим наукам. Можно думать, что в эту работу включатся и палеобиологи, потому что именно они располагают наиболее богатыми материалами, анализ которых позволяет раскрывать пути и закономерности восходящего развития биоса.

Накопленные необиологами и палеобиологами данные по морфологии, физиологии и этологии различных групп организмов представляют собой благодарный материал для изучения эволюционного прогресса. Этот материал использован в нашей книге лишь в незначительной степени—только для выяснения общих основных закономерностей и причин ароморфоза. А между тем следовало бы исследовать с этой точки

зрения и все остальные крупнейшие таксоны протистов, растений и животных. Без этого многое в истории восходящего развития биоса останется неизвестным. Сошлемся здесь на один пример, показывающий необходимость тщательного анализа имеющихся сведений о некоторых важнейших группах организмов для освещения ароморфоза в их филогенезе. Мы имеем в виду подкласс Cephalaspides к асса Cephalaspidomorphi — предмет классических исследований Э. Стеншо, который изучил эту группу древних рыбообразных (верхний силур низы верхнего девона) почти с такой же степенью морфологической детальности, с какой изучены современные первичновидные позвоночные. Это оказалось возможным благодаря тому, что полости и каналы хрящевого черепа так же, как внутренняя полость черепа, слуховые капсулы и обонятельная ямка у цефаласпидов выстланы тонким костным слоем. «Тонкая препаровка иглами под бинокуляром и метод сериальных пришлифовок позволили реконструировать нервную, кровеносную и дыхательную системы головы и плечевого пояса» (Обручев, 1964, стр. 94). Наличие этого тонкого костного слоя, была у цефаласпидов общим законом. У более поздних рыбообразных он совершенно отсутствовал. Чем же можно объяснить эту своеобразную особенность строения цефаласпидов? Ведь этот тонкий костный слой представляется как будто излишним, особенно при наличии мощного наружного костного покрова. Можно понять, что у более поздних рыбообразных этот слой должен был отсутствовать, ибо он стеснял бы движения тела животного и препятствовал бы его гибкости. Но почему он возник и сохранялся у всех цефаласпидов? Эта постоянная особенность у представителей данного подкласса могла развиваться и удерживаться только как приспособление весьма широкого значения, то есть путем ароморфоза. В чем состояло адаптивное значение этой особенности цефаласпидов, мы не знаем. Насколько нам известно, ни один из специалистов не дал объяснения генезиса этой черты строения с позиций теории естественного отбора. Поиски такого объяснения — дело будущих исследований.

Биологическое иследование подробных, кажущихся загадочными, образований рецентных и особенно ископаемых организмов делает теперь большие успехи в расшифровке селективного значения этих структур. Это — основной и главный путь освещения ароморфоза в историческом развитии органического мира.

ЛИТЕРАТУРА

Абель О. Abel O. 1907. Die Aufgaben und Ziele der Paläozoologie. Verhandl. k. k. Zool.—Botan. Ges. Wien, 68—77.

Абель О. Abel O. 1929. Paläobiologie und Stammesgeschichte. Jena.

Аверьянова Т. М. 1960. Признаки арогенной популяции (на основе работ Е. Н. Синской). — Пробл. прогрессивн. развития в живой прир. и технике. Тезисы докл. на симпозиуме 28—30 окт. 1969, Л., 40—42.

Аксельрод Д. Axelrod D. 1959. Evolution of the Psilophyte paleoflora.—Evolution, 13, № 2. 264—275.

Аллуато Ж. Alloiteau J. 1952. Classe de scyphozoaires.—In: Piveteau J. (sous la direction de). Traité de paléontologie, t. J, 399—407.

Ананьев А. Р. 1963. Порядок Baragwanathiales.—Основы палеонтологии. Водоросли, мохообразные, псилофитовые, плауновидные, членистостебельные, папоротники. М., 430—431.

Ананьев А. Р., Маслов В. П. 1963. Тип Phaeophyta. Бурные водоросли. Систематическая часть.—В кн. „Основы палеонтологии". Водоросли, мохообразные, псилофитовые, плауновые. членистостебельные, папоротники. М., 189—192

Анберже Л. Emberger L. 1944. Les plantes fossiles. Paris.

Анберже Л. Emberger L. 1968. Les plantes fossiles 2-e édition, Paris.

(Аноним) 1969. Institute geologist discovers ancient marine symbiosis.—The researcher. Univ. of Oklahoma. Research Institute, 10, № 5.

Антони Ж. Anthony J. 1956. Rêflexions sur le champ et les limites de la paléoneurologie.—Colloq. Internat. Centre nat. rech scient., LX, 41—49, Paris.

Аппльби Р. М. Appleby R. M. 1961. On the cranial morphology of Ichthyosaurus.—Proc. Zool. Soc. London, 137, № 3, 333—370.

Астафьев А. К. 1969. Надежность и прогрессивная эволюция. — Пробл. прогрессивн. развития в живой прир. и технике. Тезисы докладов на симпозиуме 28—30 окт. 1969 г., Л., 43—46.

Астафьев А. К., Пушкин В. Г. 1970. К вопросу об эволюции сложных систем. — Теорет. вопросы прогр. развития живой природы и техники (Материалы симпозиума). Л., 29—47.

Базсер Ф. А. Bather F. A. 1915. Studies in Edrioasteroidea. IX. The genetic relations in other Echinoderms.—Geol. Mag. Decade VI, 2, VIII, № 614, 393—403.

Бакстер Р. У. Baxter R. W. 1963. Calamocarpon insignis, a new genus of heterosporous, petrified calamitean cones from the American Carboniferous.—Amer. Jour. Bot., 50, № 5, 469—476.

Баргхурн Э. С., Мейншейн У. Г., Шопф Дж. У. Barghoorn E. S., Meinschein M. G.. Schopf J. W. 1965. Paleobiology of a Precambrian shale.—Science. N. Y., 148, 461—472.

Баргхурн Э. С. Шопф Дж. У. Barghoorn E. S., Schopf J. W. 1966. Microorganisms three billion years old from the Precambrian of South Africa.—Science, N. Y., 152, 758—763.

Бекк Ч. Б. Веск С. В. 1960. Connection between Archaeopteris and Callixylon.—Science. 131, 1524—1525.

Беклемишев В. Н. 1944. Основы сравнительной анатомии беспозвоночных М.
Беклемишев В. Н. 1964. Основы сравнительной анатомии беспозвоночных., 1. Проморфология. М.
Беллэрс А., Ундервуд Г. Bellairs A. D. A. and Underwood G. 1951. The origin of snakes.— Biol. Rev., 26, 193—237.
Бендукидзе Н. С., Чиковани А. А.. 1962. Подкласс Hexacoralla. Шестилучевые кораллы.—Основы палеонтологии. Губки, археоциаты, кишечнополостные, черви. 357—422.
Берри Э. У. Berry E. W. 1920. Paleobotany: a sketch of the origin and evolution of floras.—Ann. rep. Smithsonian institution, 1918, Washington, 289—407.
Берри Э. У. Berry E. W. 1945. The beginning and history of land plants—In: Berry E. W. The origin of land plants and four other papers. Johns Hopkins Univ. studies in geology, № 14, 9—92, Baltimore.
Беррилл Н. Дж. Berril N. J. 1955. The origin of vertebrates. Oxford.
Берталанфи Л. Фон. Bertalanffy L. von. 1949. Das biologische Weltbild-Bern.
Бир Г. де. Beer G. de. 1954a. Archaeopteryx and evolution.—Nature.
Бир Г. де Beer G. de. 1954b. Archaeopteryx lithographica, London.
Благовещенский А. В. 1939. Биохимическая эволюция растений в связи с изменением качества ферментов. — Успехи совр. биологии, XI, 2, 320—322.
Благовещенский А. В. 1945. Биохимические факторы естественного отбора у растений. Журн. общ. биол., 6, № 4, 217.
Благовещенский А. В. 1966. Биохимическая эволюция цветковых растений, М.
Боголепов В. П. (ред.) 1968. Сборник «Организация и управление». М.
Бокк У. Дж. Bock W. J. 1965. The role of adaptive mechanism in the origin of higher level of organisation.—Syst. zool., 14, 272—287.
Бокк У. Дж. Bock W. J. 1969. The origin and radiation of birds.—Ann. N. Y. acad. Sci., 167, № 1, 147—155.
Бокк У. Дж. Bock W. J. 1970. Microevolutionary sequences in macroevolutionary models.—Evolution, 24, № 4, 704—722.
Бринк А. С. Brink A. S. 1963. The taxonomic position of the Synapsida—South African journal of Science, 59, 153—159.
Бройли Ф. Broili F. 1927. Ein Rhamphorhynchus mit Spuren von Haarbedeckung, —Sitzungsber. Bayer. Akad. Wiss., math.—naturw. Abt., 49—65.
Броновский Дж. Bronowski J. 1970. New concepts in the evolution of complexity—Synthese, 21, № 2, 228—246.
Букановский В. М., Васильев В. А., Григорьев Г. С., Любинская Л. Н. 1959. Проблемы развития в природе и обществе. — Пробл. философии, 164—166.
Бунстра Л. Д. Boonstra L. D. 1962. The dentition of the titanosuchian dinocephalians.—Ann. South Afr. Mus., 46, 57—112.
Бунстра Л. Д. Boonstra L. D. 1963. Diversity within the South African Dinocephalia.—South Afr. Jour. Sci., 59, 196—206.
Буро Э. Boureau E. 1964. Traité de paléobotanique. 3. Sphenophyta, Noeggerathiophyta. Paris.
Буро Э. Boureau E. 1967. Traité de paléobotanique. 2. Psilophyta. Bryophyta, Lycophyta, Paris.
Беккер Р. Т. Bakker R. T. 1971. Dinosaur physiology and the origin of mammals, —Evolution. 25, No. 4,636—658.
Бэнкс Г. П. Banks H. P. 1965. Some recent additions to the knowledge of the early land flora.—Phylomorphology, 15, № 3, 235—245.
Ван Вален Л., Слоан Р. Э. Van Valen L., Sloan R. E. 1965. The earliest primates,—Science, 150, 3697, 743—745.
Ван Вален Л., Слоан Р. Э. Van Valen L., Sloan R. E. 1966. Thé extinction of nultituberculates—Syst. Zool. 15, № 4261, 261—278.

Ван Дер Пийль Л. Van der Pijl. 1961. Ecological aspects of flower evolution, 11. Zoophilous flower classes.—Evolution, 15. 44—59.

Вахрамеев В. А., Седова М. А. 1963. Класс Filices. Папоротники. Общая часть.—„Основы палеонтологии".—Водоросли, мохообразные и др. М. 526—542.

Вишаренко В. С. 1969. О некоторых трудностях теории арогенеза. Тез. докл. на симпоз. «Пробл. прогр. разв. в живой прир. и техн..», Институт истории естествознания и техники АН СССР, Л., 47—50.

Волкова Н. А. 1965. О природе и классификации микрофоссилий растительного происхождения из докембрия и нижнего палеозоя. — Палеонт. ж., № 1, 13—25.

Вологдин А. Г. 1946. О микробиологическом происхождении некоторых месторождений полезных ископаемых Казахстана. — Изв. Каз. фил. АН СССР, серия геол., вып. 8.

Вологдин А. Г. 1966. Остатки протомедуз из низов карагасской свиты Восточного Саяна. — Докл. АН СССР, т. 167, № 2, 434—436.

Волтсое Г. Voltsoe H. 1956. Sea snakes.—In: The Galathea deep sea expedition, 1950—1952.

Воробьева Э. И. 1966. О моно- или полифилетическом происхождении тетрапод. — Зоол. ж., т. 45, вып. 9, 1355—1368.

Воробьева Э. И., Обручев Д. В 1964. Osteichthyes. Костистые рыбы, Основы палеонтологии Бесчелюстные, рыбы, 167.

Вьюшков Б. П. 1957. Об эволюции териодонтов. Ежег. всесоюзн. палеонт. об-ва, т. 17, 317—320.

Габуния Л. К. 1959. К истории гиппарионов. М.

Габуниа Л. К. გაბუნია ლ. 1967. ძუძუმწოვართა ისტორიაში ევოლუციური პროგრესი. Эволюционный прогресс в филогенезе млекопитающих (груз., с рус. и франц. резюме).—Общие вопросы эволюционной палеобиологии, III, 59—91, Тбилиси.

Габуния Л. К. 1969. Вымирание древних рептилий и млекопитающих, Тбилиси.

Гарретт П. Garrett P. 1970. Phanerozoic stromatolites: noncompetetive ecologic restriction by grazing and burrowing animals.—Science, 169, 3941, № 171—173.

Гексли Т. Huxley T. H. 1859. On the persistent types of animal life.—Proc. Roy. Inst. of Great Britain, III (1858—1862), 151—153 (June 3, 1859). Notice of the meetings of Royal Institution of Great Britain.

Гексли Т. Huxley T. H. 1862. Geological contemporaneity and persistent types of life.—Quart. Journ. Geol. Soc., 18, XL—LIV.

Гексли Дж. Huxley J. 1929. Essays of a biologist. London.

Гексли Дж. Huxley J. 1942. Evolution. The modern synthesis. London.

Гексли Дж. Huxley J. 1953. Evolution in action. London.

Гексли Дж. Huxley J. 1954. The evolutionary process.—In: Evolution as process. (Ed. by J. Huxley, A. C. Hardy, E. B. Ford). London, I—23.

Гексли Дж. Huxley J. 1957. The three types of evolutionary process. Nature, № 4584, 454—455.

Гексли Дж. Huxley J. 1958. Evolutionary processes and taxonomy with special reference to grades. In: Ol. Hedberg (ed.) Systematics of today. Uppsala—Wiesbaden. Uppsala Universitets ärassrifet, 6, 21—39.

Гексли Дж. Huxley J. 1960. The emergence of darwinism.—In: S. Tax (edit.). Evolution after Darwin. Vol. I. The evolution of life. Univ. Chicago Press. Chicago, 1—21.

Гентер Г. Gunter g. 1956. Origin of the tetrapod limb.—Sciencef 123, 495—496.

Георгиевский А. Б. 1969. Значение преадаптации для прогрессивной эволюции. Тез. докл. на симпоз. «Пробл. прогр. разв. в живой прир. и техн., Институт истествозн. и техн., Л., 51—54

Георгиевский А. Б. 1970. К истории преадаптационизма в СССР. — Материалы годичной конфер. Ленингр. отд. Советского нац. объединения истории и философии естествозн. и техники, окт. 1970, Л., 111—113.

Георгиевский А. Б. 1970. Некоторые философские аспекты проблемы преадаптации. — Филос. пробл. эвол. теории (материалы к симпозиуму), ч. III. М., 27—28.

Гептнер В. Г. 1965. Структура систематических групп и биологический прогресс. — Зоол. ж., 44, № 9. 1291—1308.

Герасимова-Навашина Е. Н. 1961. Цитологические вопросы двойного оплодотворения. — В сб. «Морфогенез растений», М., 431—435.

Гехт М. К. 1965. Hecht M. K. The role of natural selection and evolutionary rates in the origin of higher levels of organization.—System. zool., 14, 301—317.

Глесснер М. Ф. Glaessner M. F. 1961. Precambrian animals.—Scient Amer., 204, № 3, 72—78.

Глесснер М. Ф., Уэйд М. Glaessner M. F., Wade M. 1966, The Late Precambrian fossils from Ediacara, South Australia.—Paleontology 9, pt. 4, 599—628.

Глесснер М. Ф., Уэйд М. Glaessner M. F., Wade M. 1971. Praecambridium—a primitive Arthropod.—Lethaia, 4, 71—77, Oslo.

Голдовский А. М. 1969. Закономерности биохимических изменений организмов при их морфологическом усложнении в ходе эволюции. — Пробл. прогрессивн. развития в живой прир. и технике. Тезисы докладов на симпозиуме 28—30 окт. 1969, Л., 55—57.

Голдовский А. М. 1970. Значение гипобиоза и анабиоза в арогенной эволюции, матер. годичной конфер. Советского нац. объединения истории и философии естеств. и техники, декабрь, 1970, Л., 113—114.

Голдовский А. М. 1971. О всестороннем использовании наличного материала организмов в ходе эволюции. — Жур. эволюционной биохимии и физиологии, 7, № 3, 327—333.

Голтон П. М. Galton P. M. 1970. Ornithischian dinosaurs and the origin of birds.—Evolution, 24, № 2, 448—462.

Гослин У. А. Gosline W. A. 1965. Teleostean phylogeny,—Copeia, № 2, 186—194.

Готан В., Вейланд Г. Gothan W., Weyland H. 1964. Lehrbuch der Paleobotanik. Berlin.

Гоффштеттер Р. Hoffstetter R. 1955. Squamates de type moderne.—In: Piveteau J. (sous la direction de). Traité de paléontologie. Paris, V, 606-662.

Грассе П. П. Grassé P. P. 1959. Les incertitudes des doctrines évolutionnistes. Revista de Univ. Madrid, 8, Nos. 29—30, 275—294.

Грегори Дж. Т. Gregory J. T. 1952. The jaws of the Cretaceous toothed birds, Ichthyornis and Hesperornis.—Condor, 54, 73—88.

Грин М. Grene Marjorie. 1969. Notes on Maynard Smith's "Status of neo-Darwinism",—Towards a theoretical biology. 2. Sketches, an CUBS symposium, edited by C. H. Waddington, 97—98.

Грюнер Дж У. Gruner J. W. 1922. The origin of sedimentary iron formations. The Biwabik Formation of the Mesabi Range.—Econ. Geol. 17. 407—460.

Грюнер Дж. У. Gruner J. W. 1924. Algae believed to be Archaean.—Jorn. Geol. 31, 146—148.

Грюнер Дж. У. Gruner J. W. 1925. Discovery of life in the Archaean. Jorn. Geol. 33, 151—152.

Давиташвили Л. Ш. 1936а. Палеонтология. Учебник для ВТУЗ-ов и ВУЗ-ов. 2-ое изд., значит. дополненное и перераб. М.

Давиташвили Л. Ш. 1936 б. К изучению закономерностей изменения величины тела в филогенетических ветвях. — Проблемы палеонтологии. I, М., 179—198.

Давиташвили Л. Ш. 1940. Закон Владимира Ковалевского. — Палеонт. обозрение, вып. 2, 10—15.

Давиташвили Л. Ш. 1941. Курс палеонтологии.

Давиташвили Л. Ш. 1947. Эволюционный прогресс и палеонтологическая история органического мира. — Бюлл. Моск. Об-ва исп. прир., отд. геол., 22(5), 23—49.
Давиташвили Л. Ш. 1948. История эволюционной палеонтологии от Дарвина до наших дней. М.
Давиташвили Л. Ш. 1949. Курс палеонтологии. 2-ое изд. М.-Л.
Давиташвили Л. Ш. 1951. В. О. Ковальский. М.
Давиташвили Л. Ш. 1956. Очерки по истории учения об эволюционном прогрессе. М.
Давиташвили Л. Ш. 1958. Краткий курс палеонтологии. М.
Давиташвили Л. Ш. 1961а. Теория полового отбора. М.
Давиташвили Л. Ш. 1961б. Значение учения об эволюционном прогрессе для палеонтологии и исторической геологии. — Сорок лет советской палеонтологии 1917—1957). Тр. IV сессии Всесоюзного палеонт. об-ва, М., 167—178.
Давиташвили Л. Ш. 1961в. Учение об эволюционном прогрессе и задачи современной биологии. — Тр. Ин-та палеобиологии АН ГССР, 6, 3—34.
Давиташвили Л. Ш. 1966. Современное состояние эволюционного учения на Западе. М.
Давиташвили Л. Ш. 1968. Вопросы методологии в изучении эволюции органического мира. Тбилиси.
Давиташвили Л. Ш. 1969. Причины вымирания организмов. М.
Давиташвили Л. Ш. 1970. Изменчивость организмов в геологическом прошлом. Тбилиси.
Давиташвили Л. Ш. 1971. Эволюция условий накопления горючих ископаемых в зависимости от развития органического мира. М.
Дарвин Ч. Darwin Ch. 1882. Origin of spcies, 6-th edition. London.
Дарвин Ч. Darwin Ch. 1903. More letters of Charles Darwin (edited by F. Darwin and A. S. Seward). London.
Дарвин Ч. 1939. Сочинения, т. 3, Происхождение видов путем естественного отбора. М.-Л.
Дарвин Ч. 1950. Различные приспособления, при помощи которых орхидеи опыляются насекомыми. — Сочинения, т. 6, 69—254.
Дарра У. Ч. Darrah W. C. 1960. Principles of paleobotany, Leiden.
Дешазо К. Dechaseaux C. 1955. Ichthyopterigia.—Traité de paléont. 5, 376—408.
Дешазо К. Dechaseaux C. 1956a. L'encèphale de mammifères volants.—Colloq. interat., Centre nat. rech. scient., 1955, 60, Paris, 51—58.
Дешазо К. Dechaseaux C. 1956b. Moulages endcraniens naturels de microchiroptères fossiles.—Ann. paléontol., 42, 119—137.
Дешазо К. Dechaseaux C. 1959. Les adaptations de vertébrés marins et le mystère de leurs origines, Physiologie, Significations des resemblances.—Nature, № 3295, 493—497.
Дешазо К. Dechaseaux C. 1962. Nouveaux aspects de l'histoire paléontologique du cervau des mammifères euthériens. (Primates exclus).—Colloq. interat. Centre nat. rech. scient. № 104, 461—466.
Джакоби М. Jacoby M. 1965. The evolution of South America's mammals.—Animals, 7, № 13, 340—351.
Джапаридзе Л. И. 1963 и 1965. Пол у растений. Часть первая, 1963, часть вторая, 1965, Тбилиси.
Джерисон Г. Дж. Jerison H. J. 1968. Brain evolution and Archaeopteryx—Nature, 219, № 5161, 1381—1382.
Джерисон Г. Дж. Jerison H. J. 1969. Brain evolution and dinosaur brains.—Amer. natural., 103. № 934, 575—589.
Джерисон Г. Дж. Jerison H. J. 1970. Brain evolution—new light on old principles.—Science, 170, № 3963, 1224—1225.

Джордж. Т. H. George T. Neville. 1962. The concept of homeomorphy (A centenary lecture).—Proc. geologists', assoc., 73, № 1, 9—64.

Добжанский Т., Бэзиже Э. Dobzhansky Th.. Boesiger E. 1968. Essais sur l'évolution. Paris.

Догель В. А. 1954. Олигомеризация гомологических органов как один из главных путей эволюции животных. Л.

Елиас М. К,, Кондра Г. Э. Elias M. K., Gondra G, E. 1957. Fenestella from the Permian of West Texas.—Geol. Sos. Amer. Mem. 10.

Ефимов Ю. И. 1969. Эпиморфоз и «неограниченный прогресс». — Пробл. прогрессивн. развития в жив. прир. и технике. Тезисы докл. на симпозиуме 28—30 окт. 1969, Л.

Ефремов И. А. 1946. О подклассе Batrachosauria — группе форм, промежуточных между земноводными и пресмыкающимися. — Изв. АН СССР, Отдел биол. наук. № 6, 615—638.

Жуков Н. И. 1969. Информационный критерий прогресса в живой природе. Тез. докл. на симпоз. «Пробл. прогр. разв. в живой прир. и технике», Институт ист. естествозн. и техники АН СССР, Л., 61—63.

Завадский К. М. 1958. К пониманию прогресса в органической природе. Сб. «Пробл. разв. в прир. и обществе», М.-Л.

Завадский К. М. 1966. Основные формы организации живого и его подразделения. В сб.: «Филос. проб. соврем. биол.», М.-Л., 29—47.

Завадский К. М. 1967. Проблема прогресса живой природы. — Вопр. философии, 9, 124—136.

Завадский К. М. 1970. К проблеме прогресса живых и технических систем. — В кн.: «Теоретические вопросы прогресса живых и технических систем», Л.

Завадский К. М. 1971а. Синтетическая теория эволюция и диалектический материализм. — Филос. пробл. эвол. теории (материалы к симпозиуму), ч. II, М., 4—3.

Завадский К. М. 1971б. К исследованию движущих сил прогресса. — Журн. общей биологии, № 5, 515—529.

Завадский К. М., Миклин А. М. 1968. Критерии арогенности и критерии высоты организации. — Мат. годичн. конфер. Сов. нац. объединения историков естествозн. и техники, Л., 70—71.

Завадский К. М., Ермоленко М. Т. 1969. Движущие силы арогенеза. — Тез. докл. на симп «Пробл. прогр. разв. в жив. прир. и технике», Институт истории естествозн. и техники АН СССР, Л., 64—69.

Заморский А. Д. 1969. Полимеризация систем как условие прогресса. — Сб. «Пробл. прогр. разв. в живой прир. и технике», тез. докл. Ленингр. симпоз. 28—30 окт. 1969 г.

Зиновьева Л. А. 1970. К вопросу о происхождении псилофитов и мохообразных — Уч. зап. Перм. ун-та, № 206, 119—126.

Зо-Белл К. Zo-Bell C. E. 1946. Marine microbiology. A monograph on hydrobacteriology. Waltham, Mass.

Ильичев В. Д. 1961. О критерии и движущих силах прогресса в органической природе. — Научные докл. высшей школы. Философские науки № 4, 100—107.

Ильичев В. Д. 1968. Адаптации слуховой системы птиц и их роль в эволюции. Журн. общ. биол., 29, № 1, 31—47.

ИтонТ. Г., Стюарт П. Л. Eaton T. H., Stuart P. L. 1960. A new order of fishlike Amphibia from the Pennsylvanian of Kansas.—Kansas Pub. Mus. Nat. Hist., 12, 217—240.

Йонг Ч. М. Younge C. M. 1931. The significance of the relationship between corals and zooxanthellae.—Nature, 1—7.

Йонг Ч. М. Younge C. M. 1940. The biology of reef-building corals.—Brit. Mus. (Nat. hist.). Great Barrier Reef Exped. 1928—1929. Sci. Repts, I, № 13, 353—391.

Йонг Ч. М. Younge C. M. 1960. Ecology and physiology of reef-building corals.—In: Buzzati-Traverso A. A. (edited by). Perspectives in marine biology. Berkley and Los Angeles, 117—132.

Казьмерчак И. Kaźmirczak J. 1968. Sur une algue ordovicienne conservant le thalle organique.—C. R. Acad. Sci. Sèr. D., 266, Paris, 2147—2648.

Кайо Л. Cayeaux L. 1936. Existence de nombreuses bactéries dans les phosphates sédimentaires de tout âge. Conséquences. G—R. des séances de l'Acad. des sciences. Paris, 203, № 23, 1198—1200.

Капралова Т. И. 1969. Понятие о биотническом прогрессе (по работам В Франца). — Тез. докл. на симпоз. «Пробл. прогр. разв. в живой прир. и технике», Институт истории естествозн. и техники АН СССР, Л., 70—73.

Капралова Т. И., Лукина Т. А. 1970. К вопросу о биотехническом прогрессе (по работам В. Франца и О. Г. Шиндевольфа. — Теорет. вопросы прогресс. развития живой природы и техники (мат. симпоз.) Л., 65—74.

Каррол Р. Л. Carroll P. L. 1969. Problems of the origin of reptiles.—Biol. Rev., 44, 393—431.

Кейз Э. Ч. Case E. C. 1951. The dilemma of the paleontologist.—Contrib. from Mus. paleont. Univ. Michigan, 9, № 5, 173—215.

Келлер Б. А. 1951. Избранные сочинения. Основы эволюции растений. М., 294—495.

Киелан-Яворовска З. Kielan-Jaworowska Z. 1966. Polychaete jaw apparatuses from the Ordovician and Silurian of Poland.—Palaeontologia polonica. Warszawa.

Киелан-Яворовска З. Kielan-Jaworowska Z. 1968. Preliminary data on the Upper Cretaceous eutherian mammals from Bayn Dzak, Gobi desert,—Palaeontologia polonica, № 19, Results of the Polish-Mongolian palaeontol. expeditions, I,. 171—191.

Киелан Яворовска З. Kielan-Jaworowska Z. 1970. New Upper Cretaceous multituberculate genera from Bayn Dzak, Gobi desert.—Palaeontologia polonica, № 21, Results of the Polish—Mongolian palaeont. expeditions, II, 35—49.

Кист А. Keast A. 1968a. Evolution of mammals on southern continents. I. Introduction: the southern continents as background for mammalian evolution.—Quart. Rev. Biol., 43, № 3, 225—233.

Кист А. Keast A. 1968б. Australian mammals: zoogeography and evolution.—Quart. Rev. Biol.. 43, No. 4, 373—408.

Клауд П. Э. Cloud P. E. 1969. In: E. T. Drake (ed.) Evolution and Environment. —Yale Univ. Press. New Haven, Conn., 21—41.

Клауд П. Э., Грюнер Дж. У., Гаген Г. Cloud P. E., Gruner J. W., Hagen H. 1966. Carbonaceous rocks of the Soudan iron formation (early Precambrian).—Science, 148, 1713—1716.

Клеменс У. А. Clemens W. A. 1968. Origin and early evolution of marsupials.—Evolution, 22, № 1, 1—18.

Козловский Р. Kozlowski R. 1956. Sur quelques appareils mascicateurs des Annélides Polychetes ordoviciens.—Acta Paleont. Pol., 1, 3, 165—210.

Козловский Р. Kozlowski R. 1966. On the structure and relationship of graptolites.—J. Paleont., 40, № 3. 489—501.

Козловский Р. Kozlowski R. 1968. Nouvelles observations sur les conulaires. Acta palaeont. polonica, 13, № 4. 497—531.

Кольцов Н. К. 1933. Проблема прогрессивной эволюции. Биол. ж. 2, 4—5, 475—500.

Комаров В. Л. 1933. Происхождение растений. М.

Комаров В. Л. 1945. Учение о виде у растений. — Избр. соч., 1, М.-Л.

Кондаков Н. И. 1967. Введение в логику. М.

Кондра Г. Э., Елиас М. К. Condra G. E., Elias M. K. 1944. Study and revision of Archimedes. — Geol. Soc. America, spec. paper, 53.

Кордэ К. Б. 1963. Hydroconozoa—новый класс кишечнополостных животных.—Палеонт. журн. № 2, 20—25.
Кратохвил И., Бартош Э. Kratochvil J., Bartoš E. 1954. Soustava a jména Živčichu, Praha.
Кремянский В. И. 1969. Структурные уровни живой материи. М.
Криштофович А. Н. 1946. Эволюция растительного покрова в геологическом прошлом и ее основные факторы. — Материалы по истории флор и растительности СССР, вып. 2, 21—86, М.-Л.
Криштофович А. Н. 1957. Палеоботаника. 4-ое изд., Л.
Кромптон А. У. Crompton A. W. 1968. The enigma of the evolution of mammals.—Optima, 18, № 3. 137—151.
Кронквист А. Cronquist A. 1968. The evolution and classification of flowering plants. Boston.
Кронквист А. Г., Тахтаджян А. Л., Циммерманн А. Г. 1966. Высшие таксоны Embryophyta.—Бот. ж. 51. № 5, 629—634.
Кун О. Kuhn O. 1967. Die fossile Wirbeltierklasse Pterosauria. Krailling bei München.
Ле Грос Кларк У. Э. Le Gros Clark W. E. 1959. The crucial evidence for human evolution.—Proc. Amer. Philos. Soc. 103. № 2, 159—172.
Леппик Э. Э. Leppik E. E. 1960. Early evolution of flower types.—Lloydia. 23, № 3, 72—92.
Леппик Э. Э. Leppik E. E. 1963. Fossil evidence of floral evolution.—Lloydia, 26, № 2. 91—115.
Леппик Э. Э. Leppik E. E. 1969. Directional trend of floral evolution—Acta biotheoret. 18, № 1—4. 87—102.
Ливанов Н. А. 1955. Пути эволюции животного мира. М.
Лиллегравен Дж. А. Lillegraven L. A. 1969. Latest Cretaceous mammals of upper part of Edmonton formation of Alberta, Canada.—University of Kansas Paleontol. Contrib. Vertebr. № 12.
Лолл Р. С., Райт Н. Э. Lull R. S., Wright N. E. 1942. Hadrosaurian dinosaurs of North America.—Geol. Sos. Amer., spec. paper, № 40.
Лорансьо-Виэйра Ф., Лорансьо Д. Laurentiaux-Vieira F., Laurentiaux D. 1956. Sur une difficulté de la paléontologie: l'homéomorphie.—Bull. trimestr. inform. C. E. D. P. 8, № 31.
Лукин Е. И. 1969. Главные этапы прогрессивной эволюции животных и геологическая история Земли. — Пробл. прогрессивн. развития в живой прир. и технике. Тезисы докл. на симпозиуме 28—30 окт. 1969 г., Л., 78—79.
Мак-Доуэлл С. Б. Mc. Dowel S. B. 1970. Evolution by Theodor H. Eaton, Jr. W. W. Northon, New York.—Quart. Rev. Biol.. 45. № 4, 393—394.
Манадеева Р. Ш. 1962. К вопросу о содержании категории «эволюция». Сб. «Некоторые философские вопросы биологии и медицины», Томск, 62—73.
Марш Ч. О. Marsh C. O. 1874. Small size of the brain in Tertiary mammals. —Amer. Jour. Sci. (3), 8. 66—67.
Марш Ч. О. Marsh C. O. 1877. Introduction and succession of vertebrate life on America.— amer. Jour. Sci. (3), 14. 333—378.
Марш Ч. О. Marsh G. O. 1880. Odontornithes: a monograph on the extinct toothed birds of North America.—Rept. Geol. Explor. 40 th parallel.
Марш Ч. О. Marsh C. O. 1885. Dinocerata: a monograph of an extinct order of gigantic mammals.—Monographs U. S. Geol. Surv., 10.
Маршал К. Г. А, Мей Дж. У., Перрет К. Дж. Marshall C. G. A., May J. w., Perret C. J. 1964. Fossil microorganisms: possible presence in Precambrian shields of Western Australia.—Science. 144, 290—292.
Масиор Л. У. Masior L. M. 1971. Co-evolution of plants and animals—systematic insights from plant-insect interaction.—Taxon, 20, № 1, 17—28.

Маттей Р. Matthey R. 1954. Quelques rèflexions sur le problème de l'évolution. —Scientia, 6, v. 89, N. D. 6, Sèr. 6, 200—202,

Махендра Б. К. Mahendra B. C. 1938. Some remarks on the phylogeny of the Ophidia.—Anat. Anz., 86. 347—356.

Мейен С. В. 1971. Современная палеоботаника и эволюционная теория. — Природа, № 1, 48—57.

Мейер Ф. Meyer F. 1954. Problématique de l'évolution. Paris.

Мейншейн У. Г., Баргхурн Э. С., Шопф Дж. У. Meinschein W. G., Barghoorn E. S., Schopf J. W. 1964. Biological remnants in a Precambrian sediment.—Science, 145, 262—263.

Миклин А. М. 1967а. О понятии «неограниченного» прогресса. — Вопр. филос., 9, 137—146.

Миклин А. М. 1967б. К определению понятия прогрессивного развития живого. — Вестник Ленингр. ун-та. Философия, № 5, 58—65.

Миклин А. М. 1969а. Критерии прогрессивного развития в живой природе и технике. — Пробл. прогрессивн. развития в живой природе и технике. Тезисы докл. на симпозиуме 28—30 окт. 1969 г., 27—28.

Миклин А. М. 1969б. Информационный критерий высоты организации и прогрессивного развития живого. — Пробл. прогрессивн. развития в живой прир. и технике. Тезисы докл. на симпозиуме 28—30 окт. 1969 г., Л., 82—86.

Миклин А. М. 1970а. О критериях прогресса живой природы и техники. — Теоретич. вопросы прогрессивного развития живой природы и техники, Л., 101—126.

Миклин А. М. 1970б. К оценке взглядов И. И. Шмальгаузена на морфологический прогресс. — Матер. годичной конфер. Ленингр. отдел. Советского нац. объединения истории и философии естествозн. и техники, декабрь 1970 г., Л., 123—124.

Миклин А. М. 1971. О некоторых философских аспектах теории арогенеза. — Мат. к симпоз. «Философ. пробл. эволюц. теории», ч. II, Ин-т философии АН СССР, сект. философ. вопросов соврем. ест-я, М., 163—170.

Миллар Р. Г. Millar R. H. 1966. Evolution in ascidians.—In: Barnes H. (ed.) Some contemporary studies in marine science. London, 519—534.

Миронова И. П. 1962. К пониманию прогресса в биологии. — Некоторые философские вопросы биологии и медицины, Томск, 47—61.

Мирошников Л. Д., Кравцов А. Г. 1965. Позднекембрийские сифомедузы Сибирской платформы. — Ежегодник Всесоюзн. Палеонт об-ва, 1957—1964, Л., 17.

Молевич Е. Ф. 1963а. О прогрессивном развитии в живой природе. — Научн. докл. Высшей школы, № 2, 65—73.

Молевич Е. Ф. 1963б. Прогрессивное развитие живой природы и его критерии (автореферат), Свердловск.

Молевич Е. Ф. 1965. К вопросу о критерии органического прогресса. — Вопр. философии, № 8, 67—77.

Молевич Е. Ф. 1969. Общее и особенное в явлениях прогрессивного и регрессивного развития в живой природе. — Пробл. прогрессивн. развития в живой природе и технике. Тезисы докл. на симпозиуме 28—30 окт. 1969 г., Л., 87—89.

Морочник С. Б. 1966. Развитие и прогресс (полемические заметки) — Вопр. философии, № 6, 46—54.

Мэгдефрау К. Mägdefrau K. 1956. Paläobiologie der Pflanzen. Jena.

Нестурх М. В. 1970. Происхождение человека. 2-ое изд., М.

Никитенко М. Ф. 1969. Эволюция и мозг. Минск.

Нопча Ф. Б. Nopcza F. B. 1907. Ideas on the origin of flight.—Proc. Zool. Soc. London, 223—236.

Нопча Ф. Б. Nopcza F. B. 1923a. Eidolosaurus und Pachyophis, zwei neue Neocom-Reptilien.—Palaeontogr., 65, 99—154.

Нопча Ф. Б. Nopcza F. B. 1923б. On the origin of fight.—Proc. Zool. Soc. London, 463—477.

Обручев Д. М. 1964. Ветвь Agnatha. Бесчелюстные. — Основы палеонт. Бесчелюстные. Рыбы, 37—116.

Олсон Э. К. Olson E. C. 1962. Late Permian terrestrial vertebrates, U. S. A. and U. S. S. R.—Trans. Amer. Phil. Soc., new ser. 52 (2).

Олсон Э. К. Olson E. C. 1965a. The evolution of life. London.

Олсон Э. К. Olson E. C. 1965b. The origin of higher levels of organization. Summary and comment.—Syst. Zool., 14, № 4, 337—342.

Остром Дж. Г. Ostrom J. H. 1970. Archaeopteryx: Notice of a „new" specimen. —Science, 170, 537—538.

Паттерсон Б., Паскуаль Р. Patterson B., Pascual R. 1968. Evolution of mammals on southern continents. 5. Tre fossil mammal fauna of South America. —Quart. Rev. Biol., 43, № 4. 409—451.

Пивто Ж. Piveteau J. 1962. Le cérébralisations chez les primates.—Colloq. internat. Centre nat. rech. scient. Paris, 467—470.

Поддубная-Арнольди В. А. 1964. Общая эмбриология покрытосеменных растений. М.

Пономаренко А. Г. 1969.. О некоторых критериях прогрессивного развития в живой природе. Тез. докл. на симпоз. «Пробл. прогр. развития в живой прир. и техн.», Ин-т ист. ест. и техн. АН СССР, Л., 90—93.

Пономаренко А Г. 1971. Роль системно-структурных взглядов в формировании представлений о прогрессивном развитии органического мира. — Мат. к симпоз. «Философ. пробл. эволюции. теории», ч. II. Ин-т философии АН СССР (сект. философ. вопросов современ. ест-я, М., 179—183.

Презент И. И. 1954. Двойное оплодотворение и жизненность. — Изв. АН СССР, сер. биол., № 1, 59—73.

Проханов А. И. 1965а. Возникновение двудольных многолетних трав. — Труды Моск. об-ва испыт. природы. 13, 111—123.

Проханов А. И. 1965б. Травяные равнины и лозейшие пустыни, их природа и происхождение. Бюлл. Моск. об-ва испыт. природы, 13, 124—154.

Пушкин В. Г. 1969. Самоорганизующиеся системы и проблема прогресса. — Пробл. прогрессивн. развития в живой прир. и технике. Тез. докл. на симпозиуме 28—30 окт. Л., 29—33.

Радинский Л. Б. Radinsky L. B. 1969. The early evolution of the Perissodactyla.—Evolution, 23, 308—328.

Расницын А. П. 1969. К вопросу о причинах морфофункционального прогресса. — Пробл. прогрессивн. развития в живой прир. и технике. Тез. докл. на симпозиуме 28—30 окт. 1969 г. Л., 94—98.

Расницын А. П. 1971. О несводимости макроэволюционных процессов к микроэволюции. Мат. к симпоз. «Философск. пробл. эволюц. теории», ч. II. Ин-т философии АН СССР, сект. философ. вопросов соврем. ест-я, М., 171—178.

Ренш Б. Rensch B. 1947. Neuere Probleme der Abstammungslehre, die transspezifische Evolution. Zweite Aufl. Stuttgart.

Ренш Б. Rensch B. 1954. Neuere Probleme der Abstammungslehre. Die transspezifische Evolution. Zweite Aufl. Stuttgart.

Ренш Б. Rensch B. 1955. Phylogenetic increase of body-size and its correlative consequences.—Bull. Nat. Inst. India, № 7, 157—158.

Ренш Б. Rensch B. 1959. Trends towards progress of brains and sense organs.— Cold Spring Harbor Simposia on quantitative biology, 24, 291—303.

Ренш Б. Rensch B. 1960a. Gerichtete Entwicklung in der Stammesgeschichte.— Nova Acta Leopoldina, № 143, 101—115.

Ренш Б. Rensch B. 1960b. The laws of evolution. In: Evolution after Darwin. The Univ. of Chicago Press, v. I. The evolution of life. Edited bu S. Tax, 95—116.

Ригби Дж. Кейт, Rigby J. Keith, 1957. Relationships between Acanthocladia guadalupensis and Solenopora texana and the bryozoan-algal consortium hypothesis.—Journ. Paleont., 31, № 3, 603—606.
Рис У. Дж. Rees W. J. 1965. Cnidaria and their evolution.—Nature, 207, № 4995, 359—361.
Роадс Д. Ч. Морз Дж. У. Roads D. C., Morse J. W. 1971. Evolutionary and ecologic significance of oxygen deficient marine basins.—Lethaia, 4, 413—428.
Родендорф Б. Б. 1950. Прогрессивное развитие в эволюции. — Вестник АН СССР, № 6, 53—58.
Ромер А. Ш. Romer A. S. 1960. Vertebrate-bearing continental Triassic strata in Mendoza region, Argentina.—Bull. Geol. Soc. Amer., 71, 1270—1294.
Ромер А. Ш. Romer A. S. 1962. The fossiliferous Triassic deposits of Ischigualasto, Argentina.—Breviora, Mus. Comp. Zool., № 156, 1—7.
Ромер А. Ш. Romer A. S. 1966a. The Chanares (Argentina) Triassic reptile fauna. I. Introduction.—Breviora, Mus. Comp. Zool., № 247, 1—14.
Ромер А. Ш. Romer A. S. 1966б. Vertebrate paleontology. Chicago and London.
Ромер А. Ш. Romer A. S. 1967. Major steps in vertebrate evolution.—Science, 158, № 3809, 1629—1637.
Ромер А. Ш. Romer A. S. 1968. Notes and comments on vertebrate paleontology. Chicago and London.
Ромер А. Ш., Прайс Л. И. Romer A. S., Price L. I. 1940. Review of the Pelycosauria.— Geol. Soc. Amer. Spec. Papers. № 28.
Рут К. У. Root K. W. 1949. Aquatic respiration in the musk turtle.—Physiological zoology, 22, № 2, 172—178.
Руткевич М. Н. 1965. Развитие, прогресс и законы диалектики. — Вопр. философии, № 8, 25—34.
Рюдеманн Р. Ruedemann K. 1947. Graptolites of North America.—Geol. Soc. America, Mem. 19.
Северцов А. Н. Sewertzoff A. N. 1931. Morphologische Gesetzmässigkeiten der Evolution. Jena.
Северцов А. Н. 1939. Морфологические закономерности эволюции. М.-Л.
Северцов С. А. 1951. Проблемы экологии животных, т. 1. О конгруэнциях и понятии целостности вида. М., 30—57.
Сен-Сейн П. Saint-Seine P. 1955. L'évolution des actinoptérygiens.—Colloq. internat. Centre nat. rech. scient., 60, Paris, 27—34.
Сетров М. И. 1971. Организация биосистем. Л.
Сзалай Ф. С. Szalay F. S. 1968. The beginnings of primates.—Evolution, 22, № 1, 19—36.
Симкис К. Simkies K. 1962. Viviparity and avian reproduction.—Ibis, 104, 216—219.
Симонс Э. Л. Simons E. L. 1969. The origin and radiation of the primates.—Ann. N. Y. Acad. Sci., 167, № 1, 319—331,
Simposium: The origin of higher levels of organisation. Washington, S. D., 22 Aug. 1963. „System. sool", 1965, 14, 245—342.
Симпсон Дж. Г. Simpson G. G. 1944. Tempo and mode in evolution. New York.
Симпсон Дж. Г. Simpson G. G. 1946. Fossil penguins.—Amer. Mus. Nat. Hist. 87, Art. I.
Симпсон Дж. Г. Simpson G. G. 1949a. The meaning of evolution. New Haven.
Симпсон Дж Г. Simpson G. G 1949b. Rates of evolution in animals. In: Genetics, palaeontology and evolution (edited by Jepsen, Mayr and Simpson). Princeton, 205—228.
Симпсон Дж. Г. Simpson G. G. 1953. The major features of evolution. New York.

Слоан Р. Э., Ван-Вален Л. Sloan R. E., Van Valen L. 1965, Cretaceous mammals from Montana.—Science, 1948, 220—227.

Сошкина Е. Д. 1962. Подкласс Tetracoralla. Четырехлучевые кораллы. Общая часть. — Основы палеонт. Губки, археоциаты, кишечнополостные, черви. 286—305.

Стеббинс Дж. Л. Stebbins G. L. 1966. Processes of Organic Evolution. —Englewood Cliffs: Prentice—Hall, Inc.

Стеббинс Дж. Л. Stebbins G. L. 1968a. Integration of development and evolutionary progress. In: Population Biology and Evolution. Ed. by Lewontin R. S. New York, 17—66.

Стеббинс Дж. Л. Stebbins G. L. 1968б. The basis of progressive evolution The University of North Carolina Press, Chapel Hill.

Стеббинс Дж. Л. Stebbins G. L. 1971. Relationships between adaptive radiation, speciation and major evolutionary trends. Taxon, 20, № 1, 3—16.

Стокманс Ф., Вильер И. Stokmans F., Williere Y. 1961. Les fougères à graines du houiller ont—elles des grains.—Naturalistes belg. 42, № 8, 363—376.

Страсбургер Э., Нолль Ф., Шенк Г., Шимпер А. Ф. В. Strasburger E., Noll F., Schenk H., Schimper A. F. W. 1971. Lehrbuch der Botanik. 30. Auflage, Jena.

Суинтон У. Э. Swenton W. E. 1958. Dinosaur brains,—New scientist, 4, № 93, 707—709.

Сушкин М. А. 1962. Класс Squamiferida (Сквамифериды). В справочнике «Основы палеонтологии», том «Губки, археоциаты, кишечнополостные черви», 81—83.

Тайлер С. А. Баргхурн Э. С. Tyler S. A., Barghoorn E. S. 1954. Occurence of structurally preserved plants in Pre-Cambrian rocks of the Canadian shields.—Scien ce, N. Y., 119, 606—608.

Татаринов Л. П. 1964. Отряд Ophidia. Змеи. — Основы палеонт. Земноводные, пресмыкающиеся и птицы. М., 484—485.

Татаринов Л. П. 1965а. О формировании признаков млекопитающих у высших териодонтов. — Палеонт. ж. № 1, 3—12.

Татаринов Л. П. 1965б. Происхождение земноводных. — Природа, № 12, 25—31.

Таусон В. О. 1947. Наследство микробов. М.-Л.

Тахтаджян А. Л. 1951. Пути приспособительной эволюции растений. — Бот. ж. № 36 (3), 231—239.

Тахтаджян А. Л. 1954. Вопросы эволюционной морфологии растений. Л.

Тахтаджян А. Л. 1963. Основы палеонтологии. Покрытосеменные.

Тахтаджян А. Л. 1966. Система и филогения цветковых растений. М.-Л.

Тейяр-де-Шарден П. Teilhard de Chardin P. 1956. Une défence de l'orthogénèse.—Colloq. interat. Centre nat. rech. scient. 1955, Paris, 109—11.

Терехин Э. С. 1969. Эволюция паразитных покрытосеменных растений (к проблеме регресса). — Пробл. прогрессивн. развития в жив. прир. и технике. Тез. докл. на симпозиуме 28—30 окт. 1969 г., Л., 99—100.

Тимофеев Б. В. 1966. Микропалеофитологическое исследование древних свит. М.-Л.

Тимофеев Б. В. 1969б. Сфероморфиды протерозоя. Тезисы докл. XV сессии Всесоюзн. палеонт. общ-ва Л., 50—84.

Тимофеев Б. В. 1969б. Сфероморфиды протерозоя. Л.

Тимофеев Б. В., Рудавская В. А. 1965. К познанию морфологии докембрийского фитопланктона. — В сб.: Всесоюзный симпозиум по палеонтологии докембрия и раннего кембрия (Тезисы докл.). Новосибирск, 72—73.

Тимофеев-Ресовский Н. В. 1970 (Выступление на симпозиуме). Материалы симпозиума «Системный подход в современной биологии», 93.

Тимофеев-Ресовский Н. В., Воронцов Н. Н., Яблоков А. В. 1969. Краткий очерк теории эволюции. М.

Тобиас Ф. В. Tobias Ph. V. 1965. Early Man in East Africa.—Science. 149, 22—33.
Толмачев А. И. 1951. О приложении учения А. Н. Северцова об ароморфозе к исследованию филогении растений. — Бот. ж., 35, № 3, 225—230.
Толмачев А. И. 1955. К истории развития растительности открытых ландшафтов земного шара. 2-ая научная сессия Сектора палеобиологии АН ГССР 17—18 мая 1955 г. план работы и тезисы докладов, Тбилиси, 11—19.
Уоллс Г. Л. Walls G. L. 1940. Ophthalmological implications for the early history of snakes. —Copeia, 1—8.
Уоллс Г. Л. Walls G. L. 1942. The vertebrate eye and its adaptive radiation.—Cranbook Institute of Science. Michigan.
Уэллс Дж. У. Wells J. W. 1954. Status of invertebrate paleontology. 1953.—Bull. Museum Compar. Zoology, 112, No. 3, 109—123.
Уэстолл Т. С. Westoll T. S. 1943. The origin of the tetrapods—.—Biol. Rev. 18: № 2, 78—98.
Уэстолл Т. С. Westoll T. S. 1962. A crucial stage in vertebrate evolution: fish to land animal.—Rroc. Roy. Inst. Gr. Brit.., 38, № 6, 600—618.
Федотов Д. М. 1966. Эволюция и филогения беспозвоночных животных. М.
Фелл Г. Б. Fell H. Barraclough. 1963. The evolution of Echinoderms.—Annual Rep. Smithsonian Institution, 1962, 457—490.
Фишер А. Г. Fischer A. G. 1965. Fossils, early life and atmospheric history.—Proc. National Acad. Sci., 53, № 6, 1205—1253.
Хайлов К. М. 1963. Проблема системной организованности в теоретичесткой биологии. — Жур. общей биол., №5, 324—332.
Хайлов К. М. 1971. Исследование биологических систем и развитие общей картины живой природы. XIII Международный конгресс по истории науки. Материалы по истории химии и биологии, М., 50—51.
Хозацкий Л. И., Юрьев К Б. 1964. Летающие ящеры. — Основы палеонтологии Земноводные, пресмыкающиеся и птицы. М., 589—603.
Холл Дж. Б. Hall J. B. 1971. Evolution of the Prokaryotes.—J. theor. biol. 30 429—454.
Хохлов С. С. 1946. Бесплосеменные растения. — Ученые записки Саратовского ун-та, 16, № 1, 3—74.
Хохлов С. С. 1949. Перспективы эволюции высших растений. Саратовский гос. пед. ин-т. Ученые записки. XI, Саратов.
Хохлов С. С. 1960. Эволюция чередования поколений у высших растений. Сборн. совещания АН СССР, Л., 23—27.
Хэг О. А. Höeg O. A. 1967. Psilohyta In: Boureau E. (sous la direction de). Traité de paléobotanique. Tome II, Paris, 190—352.
Хюне Ф. Huene F. 1936. Kurze Uebersicht über die Geschichte der Vertebraten. Paläont. Zeitschr., Bd. 18, 198—201.
Хюне Ф. Huene F. 1956. Paläontologie und Phylogenie der niederen Tetrapoden. Jena.
Цейнер Ф. Е. Zeuner F. E. 1955. The time rates of organic evolution.—Bull. Nat. Inst India, № 7, 376—289.
Цейнер Ф. Е. Zeuner F. F. 1958. Dating the past. Fourth edition. London.
Чейлонер У. Г. Chaloner W. G. 1967. Lycophyta. In: Boureau E. (sous la direction de). Traité de paléobotanique. Tome II, Paris, 435—802.
Чернышева Н. Е. 1960. Класс Trilobita. Трилобиты. Осн. палеонтологии. Членистоногие, трилобитообразные и ракообразные. М., 17—53.
Чочиева К. И. 1967. К вопросу об эволюционном прогрессе в историческом развитии растений. — Общие вопросы эвол. палеонтологии. II I Тбилиси, 126—141.
Шарман Г. Б. Sharman G. B. 1970. Reproductive physiology of marsupials.—Science, 167, № 3922, 1221—1228.
Шаров А. Г. 1971. Новые летающие рептилии из мезозоя Казахстана и Киргизии. — Палеонт. ин-т., Труды т. 130, 104—113.

Шевырев А. А. 1967. Проблема древнейших организмов. — Итоги науки. Стратиграфия и палеонтология, 1966, М., 54—79.

Шиманский В. Н. 1971. Некоторые проблемы систематики вымерших позвоночных. —Современные пробл. палеонт. М., 309—331.

Шиндевольф О. Schindewolf O. H. 1950. Grundfragen der Paläontologie. Stuttgart.

Шишкин М. А. 1970. Происхождение Anura и теория «лиссамфибий». — В сб. «Материалы по эволюции наземных позвоночных», 30—44.

Шмальгаузен И. И. 1939а. Пути и закономерности эволюционного процесса. М.-Л.

Шмальгаузен И. И. 1939б. Дарвинизм и неодарвинизм. — Успехи совр. биологии, II, № 2, 204—216.

Шмальгаузен И. И. 1946. Проблемы дарвинизма. М.

Шмальгаузен И. И. 1964. Происхождение наземных позвоночных. М.

Шмидт Г. А. 1946. О явлении прогрессивного развития в эволюции. — Жур. «Природа», № 6, 17—23.

Шмидт Г. А. 1959. Естественный отбор как общий неспецифический фактор эволюционного прогресса. — Изв. АН СССР, сер. биол., 879—888.

Шмидт Г. А. 1967. Изменение эмбриогенеза как предпосылка прогрессивной эволюции млекопитающих. — Архив анатомии, гистологии и эмбриологии, т. 52, вып. 7.

Шмидт Г. А. 1968. Типы эмбриогенеза и их приспособительное значение. М.

Шмидт К. П. Schmidt K. P. 1950. Modes of evolution discernible in the taxonomy of snakes.—Evolution, 4, № 1, 79—86.

Шопф Дж. У. Schopf J. W. 1970. Precambrian micro-organisms and evolutionary events prior to the origin of vascular plants.—Biol. Revs. Cambridge Phil. Sos., 45, № 3, 319—352.

Шпинар З. Spinar Z. 1960. Základy paleontologie bezobratlých. Praha.

Шэффер Б. Schaeffer B. 1956. Evolution in the Subholostean fishes.—Evolution, 10, № 2.

Шэффер Б. Schaeffer B. 1965. The role of experimentation in the origin of higher levels of organisation.—Syst. zool., 14, № 4, 318—336.

Шэффер Б. Schaeffer B. 1969. Adaptive radiation of the fishes and the fish-amphibian transition.—Ann. N. Y. Acad. Sci. 167, № 1, 5—17.

Шэффер Б., Розен Д. Э. Schaeffer B., Rosen D. E. 1961. Major adaptive levels in the evolution of the actinopterygian feeding mechanism.—Amer. Zool., I, 187.

Шэффер Б., Гехт М. К. Schaeffer B., Hecht M. K. 1965. The origin of higher levels of organisation. Introduction and historical résumé.—System. Zool., 14, № 4, 245—248.

Эдингер Т. Edinger T. 1926. Ann. Mag. Nat. Hist. (ser. 9) 151.

Эдингер Т. Edinger T. 1941. The brain of Pterodactylus.—Amer. Jour. Sci., 239, № 9, 665—682.

Эдингер Т. Edinger T. 1948. Evolution of the horse brain.—Geol. Soc. Amer. Mem., 25.

Эдингер Т. Edinger T. 1951. The brains of the Odontognathae.—Evolution, 5, № 1, 6—24.

Эдингер Т. Edinger T. 1956а. Objets et résultats de la paléoneurologie.—Ann. paléontol. 42, 97—116.

Эдингер Т. Edinger T. 1956б. Objets et résultats de la paléoneurologie.—Colloq. interat. Centre nat. rech. scent. 1955, 60, Paris, 35—39.

Эйд Р. Г. Eyde R. H. 1971. Evolutionary morphology: distinguishing ancestral structure from derived structure in flowering plants.—Taxon, 20, № 1, 63—73.

Эль-Туби М. Р., Камал А. М., Хаммуда El-Toubi M. R., Kamal A. M., Hammouda 1965. The origin of Ophidia in the light of the developmental study of the skull—Zeitschr. f. zool. Systematik und Evolutionsforsch., Bd. 3, 94—102.

Эндрьюс Г. Н. Andrews H. N. 1970. Classe des Progymnospermopsida. Généralites.—In: Boureau E. (sous la direction de), Traité de paléobotanique. Paris, 407—408.

Эрлих П. Р., Ehrlich P. K. 1970. Coevolution and the biology of communities.—Biorhem. Coevolut, Proc. 29 th Ann. Biol. Colloq. 1968, Corvallis, Ore, I-II.

Эрлих П. Р., Холм П. У. Ehrlich P. R., Holm P. W. 1963. The process of evolution, New York.

Эрлих П. Р., Холм Р. У. 1966. Процесс эволюции. Перевод с английского. М.

Юсуфов А. Г. 1969. Изменение форм размножения и способности к регенерации в ходе прогрессивной эволюции растений. — Пробл. прогр. разв. в жив. природе и техн. Симпозиум 28—30 окт. 1969 г. 101—108.

Яблоков А. В. 1966. О понимании прогресса в органической природе — Биол. МОИП, отд. биол., 71, № 3, 148.

Яблоков А. В. 1968. О разных формах прогрессивного развития в органической природе. — Пробл. эволюции, I (под ред. Н. Н. Воронцова) Сибирское отд. АН СССР, Новосибирск, 98—115.

Яблоков А. В. 1969. О концепциях прогресса в живой природе. — Пробл. прогрессивного развития в живой прир. и технике. Тез. докл. на симпозиуме 28—30 окт. 1969 г., Л., 104.

Яковлев Н. Н. 1911. Существуют ли коралловые рифы в палеозое? — Изв. Геол. Ком., 30, № 10, 847—857.

Ярвик Э. Jarvik E. 1960. Théorie de l'évolution des vertébrés. Traduction de J.—P. Lehman. Paris.

Ярвик Э. Jarvik E. 1964. Specialization in Early Vertebrates.—Ann. Sol. Zool Belg., 94, II—95.

მოძღვრება ევოლუციური პროგრესის შესახებ (არომორფოზის თეორია)

„ევოლუციის სინთეზური თეორიის“, ანუ პოსტნეოდარვინიზმის, ჭომაგნი არჩევენ მიკროევოლუციას და მაკროევოლუციას. ისინი გულდასმით სწავლობენ მიკროევოლუციის პროცესებს — მემკვიდრებით ცვლილებებს სახის შიგნით, მაგრამ სამაგიეროდ, მხოლოდ გაურკვეველ მოსაზრებებს გამოთქვამენ ხოლმე მაკროევოლუციის მოვლენების შესახებ, ევოლუციის კანონზომიერებების შესახებ სახის ფარგლებს გარეთ. არსებითად კი, სახის შიგნით მიმდინარე ევოლუცია — არ არის ევოლუცია ამ სიტყვის საკუთარი მნიშვნელობით, და თუ ასეთი პროცესი მჭიდროდ არ არის დაკავშირებული ევოლუციასთან, რომელსაც ერთი სახიდან მეორემდე მივყავართ, მაშინ მიკროევოლოციური კვლევა-ძიება ვერ ჩაითვლება ევოლუციური მოძღვრების შემადგენელ ნაწილად. ყველა იმ პროცესიდან, რომელსაც პოსტნეოდარვინისტები მაკროევოლუციას აკუთვნებენ, ევოლუციური პროგრესის მოვლენები ყველაზე ძნელი ასახსნელია სინთეზური თეორიის საფუძველზე. ამრიგად, ევოლუციური პროგრესის პრობლემა, რომელიც ევოლუციური მოძღვრების ბირთვს წარმოადგენს, საკმაოდ სუსტადაა გაშუქებული პოსტნეოდარვინიზმის წამყვანი ავტორების შრომებში.

უკანასკნელი თხუთმეტი წლის მანძილზე ჩვენს ქვეყანაში ბევრი ავტორი სწავლობს ბეჯითად — უპირატესად ფილოსოფოსი — ევოლუციური პროგრესის პრობლემას. რაიმე არსებით მიღწევას მათი შრომები არ წარმოადგენს, რადგან ავტორები ეყრდნობიან, ძირითადად, აბსტრაქციებსა და ფილოსოფიურ ცნებებს და გონებაჭვრეტით (სპეკულაციურად) ცდილობენ საკითხის გადაჭრას, ხოლო ნეობიოლოგიისა და პალეობიოლოგიის მონაცემებს — მორფოლოგიურ, ფიზიოლოგიურ და ეტოლოგიურ მასალებს, აგრეთვე სათანადო ფორმების გეო-ქრონოლოგიური გავრცელების მონაცემებს, იყენებენ ძალიან შეზღუდული რაოდენობით. ცნებათა ასეთი წმინდა ლოგიკური, სემანტიკური ანალიზი კი ვერ მიგვიყვანდა ორგანული სამყაროს არომორფოზის კანონების გახსნამდე. ამრიგად, პრობლემა გადაიქცა ერთგვარ გამოცანად, რომლის მეცნიერული შესწავლა საერთოდაც კი მოექცა ეჭვის ქვეშ.

სხვადასხვა მკვლევარის მიერ წამოყენებული იყო ევოლუციური პროგრესის ათობით „კრიტერიუმი“. თუმცა ასეთი „კრიტერიუმები“ მრავალ შემთხვევაში მართლაც დაკავშირებულია აღმავალ ფილოგენტურ განვითარებასთან, მაგრამ არც ერთი მათგანი არაა საყოველთაო და სავალდებულო არომორფული ევოლუციის ყველა შემთხვევისათვის. ერთადერთი ნიშანი, რომელიც საერთოა აღმავალი ევოლუციის ყველა შემთხვევისათვის, მდგომარეობს იმაში, რომ ასეთი განვითარება — ეს არის ადაპტაცია, სასარგებლოა არა მარტო ერთ ეკოლოგიურ ნიშაში ან ზონაში, არამედ, სხვა პირობებშიაც. ამაშია სწორედ პროგრესული ევოლუციის ძირითადი არსი და არა მისი ერთ-ერთი კრიტერიუმი მხოლოდ.

რიგ თავში განხილულია პროგრესი ორგანიზების ცალკეული ჯგუფების ისტორიულ განვითარებაში: მიკრობებში, კამბრიულისწინა რბილტანიან ცხოველებში, ღრუნაწლავიანებში, მხართფეხიანებში, ტრილობიტებში, ხავსელებში, თავთფეხიანებში, უკბილო თევზებში, პრიმიტიულ ყბაპირიანებში, სხივფარფლიანებში, უმდაბლეს ტეტრაპოდებში, ფრინველებსა და ძუძუმწოვრებ-

ში, ზედაპალეოზურის სპოროვანი მცენარეების ზოგიერთ ხმელეთის ჯგუფში, შიშველთესლიანთა წინამორბედ ფორმებში, შიშველთესლიან და ფარულთესლიან მცენარეებში.

წიგნის უკანასკნელ ნაწილში, რომელიც ოთხ თავს მოიცავს, ფორმულირებულია ზოგიერთი დასკვნა და განზოგადება არომორფიზმის მოვლენების ბუნებისა და მიზეზების შესახებ და ორგანული სამყაროს აღმავალი ევოლუციის შესახებ. პროგრესული ევოლუცია, ისევე როგორც ნებისმიერი სხვა ევოლუციური პროცესი, დამოკიდებულია ვარიაციათა ბუნებრივ შერჩევაზე. ასეთი ვარიაციები, მეტწილად, გაჩნდება ხოლმე სათანადო ეკოსისტემის პერიფერიაზე, იქ, სადაც საარსებო პირობები, ჩვეულებრივ, უფრო მკაცრია, ვიდრე ბიოტოპების ცენტრულ ნაწილებში; საარსებო პირობები ამ ადგილებში გართულებულია უახლოესი ეკოლოგიური ზონების მჭიდრო მეზობლობით, რის გამოც ადაპტაციებს შედარებით ფართო დიაპაზონის პირობებისადმი განსაკუთრებით მაღალი სელექციური ღირებულება ენიჭება.

L. SH. DAVITASHVILI

THE PROBLEM OF THE EVOLUTIONARY PROGRESS (THE THEORY OF THE AROMORPHOSIS)

Summary

The proponents of the „Synthetic theory of evolution", or post-neo-Darwinism, distinguish between microevolution and macroevolution, and while they are scrupulously studying the processes of microevolution (hereditary changes inside of a species), they are only vaguely referring to the macroevolutionary phenomena and the laws governing the processes of the evolution beyond the limits of species. However, the evolution within a species is not evolution in the strict sense and if such a process is not closely connected with a speciation, an evolution from one species to another species, the microevolutionary studies cannot be regarded as an integral part of the doctrine of evolution. Of all the processes included by post-neo-Darwinists into the macroevolution the processes of the evolutionary progress are most difficult to be explained on the basis of the „Synthetic theory of evolution". Thus the problem of evolutionary progress, or aromorphosis, being the very core of Evolution, is rather poorly elucidated in the works of the leading authorities admitting the post-neo-Darwinism.

During the last fifteen years many authors in this country, mostly philosophers, were diligently studying the problem of evolutionary progress. Their papers, dealing mainly with abstractions and phylosophical notions, were not much successful because of a speculative approach with too little analysis of factual data of both neobiology,and paleobiology -- of the morphological, physiological, and ethological materials and of geochronological distribution of the forms concerned. Such a purely philosophical treatment of the subject could not possibly have led to the disclosure of the laws of aromorphosis of the organic world. The problem has thus converted in a sort of a biological enigma scarcely accessible by scientific research.

Scores of criteria of the evolutionary progress have been brought forward by many investigators, but while such features are in many cases really connected with the evolutionary advance, none of them are universal and necessary for all cases of the aromorphic evolution. The only general characteristic of all the cases of the upwardly directed historical development of organic beings consists in that such process is the adaptation useful not only in one particular ecological zone, but likewise in other sorts of environment. This is the very essence of the progressive evolution and not merely one of its criteria.

In a series of chapters the writer discusses the progress in evolution of different groups of organisms such as microbs, the Pre-Cambrian soft-bodied animals of the Ediacarian, coelenterates, brachiopods, bryozoans, cephalopods, jawless fishes, primitive gnathostomes, actinopterigians, lower tetrapods, birds and mammals, various taxa of land-dwelling lower plants (Nemathophytes,

psilophytes, various groups of Late Paleozoic spore plants, pregymnosperms, gymnosperms and angiosperms etc.)

In the last section, containing three chapters, some generalisations are formulated relative to the nature and causes of the phenomena of aromorphosis and the upward evolution of the organic world. Progressive evolution depends, as does evolution in general, on the natural selection of the variations. Such variations appear predominantly on the periphery of the respective ecosystems where conditions of life are complicated due to the close vicinity of the next neighbouring ecologic zones and where adaptations to wide range of conditions have especially high selective value.

УКАЗАТЕЛЬ АВТОРОВ

Абель О. 178, 230, 276, 289
Аверьянова Т. М. 64, 289
Аксельрод Д. 224, 289
Аллуато Ж. 111, 289
Ананьев А. Р. 220, 289
Анберже Л. 83, 223, 233—236, 241, 289
Антони Ж. 212, 289
Апплби Р. М. 177, 289
Аршавский И. А. 71
Астафьев А. К. 62, 64, 289
Базсер Ф. А. 135, 139, 289
Бакстер Р. У. 234, 235, 289
Баргхурн Э. С. 102, 103, 105, 289, 297, 300
Бартош Э. 257, 296
Бекк Ч. Б. 235, 289
Беклемишев В. Н. 255, 257, 290
Беллэрс А. 180, 290
Бендукидзе Н. С. 123, 290
Берг Л. С. 35
Берри Э. У. 83, 140, 232, 238, 240, 245, 290
Беррилл Н. Дж. 147, 290
Берталанфи Л. фон 61, 84, 87, 233—286, 290
Бир Г. де 186, 187, 290
Боголепов В. П. 285, 290
Благовещенский А. В. 86, 260, 290
Бринк А. С. 164, 171, 174, 290
Бокк У. Дж. 188, 189, 191, 266, 290
Бройли Ф. 177, 290
Броновский Дж. 34, 35, 290
Букановский В. М. 37, 290
Бунстра Л. Д. 165, 290
Буро Э. 223, 230, 231, 234, 238, 256, 290
Бэзижэ Э. 28, 294
Бэккер Р. Т. 167, 290
Бэккер Р. Т. 167, 290
Бэтсон В. 34
Ван Вален Л. 204, 290, 300
Вандель А. 40
Ван Дер Пийль Л. 284, 291
Вартпатрикова Э. Г. 7
Васильев В. А. 37, 290
Вахрамеев В. А 231, 291
Вейгельт И. 227
Вейланд Г. 220, 228, 292
Вильер И. 234, 300
Вишаренко В. С. 79, 291
Волкова Н. А. 105, 291
Вологдин А. Г. 102, 291
Волтсое Г. 185, 291
Воробьева Э. И. 157, 158, 291
Воронцов Н. Н. 66, 74
Вьюшков Б. П. 163, 291
Габуния Л. К. 176, 194, 214—216, 291
Гаген Г. 102, 295
Гайэтт А. 27, 28, 86
Гарретт П. 110, 111, 291
Геккель Э. 11
Гексли Дж. 7, 0, 19—28, 30, 32, 52—54, 56, 57, 61, 66, 67, 80, 83, 85, 86, 93, 270, 291
Гексли Т. 7, 11, 13, 14, 253, 254, 291
Гентер Г. 162, 292
Георгиевский А. Б. 76, 77, 87, 291
Гептнер В. Г. 66, 83, 292
Герасимова-Навашина Е. Н. 241, 292
Гехт М. К. 32, 266, 292, 302
Глесснер М. Ф. 105, 106, 255, 292
Голдовский А. М. 80, 83, 260, 292
Голтон П. И. 168, 180, 188—190, 292
Гольдшмидт Р. 40
Гослин У. А. 151, 292
Готан В. 220, 227, 292
Гоффштеттер Р. 179—181, 292
Грассе П. П. 28, 292
Грегори Дж. Т. 191, 292
Григорьев Г. С. 37, 290
Грин М. 35, 292
Грюнер Дж. V. 102, 292, 295
Гукер Дж. Д. 16
Давиташвили Л. Ш. 27, 36, 38, 40, 41, 50, 65, 102, 113, 122, 124, 127, 149, 193, 210—212, 216, 217, 220, 224, 225, 262, 264, 292, 293
Дальк А. 40.

Дарвин Ч. 6, 12—17, 26, 27, 31, 65, 69, 82, 87, 93, 96, 107, 249, 253, 254, 260, 273, 287, 293
Дарра У. Ч. 219, 293
Девис В. Д. 141
Дешазо К. 175, 179, 210—212, 293
Джакоби М. 209, 293
Джапаридзе Л. И. 78, 242, 293
Джерисон Г. Дж. 172, 175, 187, 188, 210, 293
Джордж Т. Н. 130, 294
Добжанский Т. 28, 61, 294
Догель В. А. 262, 294
Долло Л. 83, 167, 181
Елиас М. К. 122, 125—127, 294, 295
Ермоленко М. Т. 51, 52, 294
Ефимов Ю. И. 80, 81, 294
Ефремов И. А. 164, 294
Жуков Н. И. 63, 294
Завадский К. М. 8, 36—39, 41—54, 56—64, 67—69, 74, 76—78, 80, 81, 83—88, 91, 266, 294
Заморский А. Д. 58, 294
Зиновьева Л. А. 224, 294
Зо-Белл К. 103, 294
Ильичев В. Д. 192, 294
Итон Т. Г. 160, 294
Йонг Ч. М. 122, 124, 294, 295
Казьмерчак Я. 111, 195
Камал А. М. 180, 302
Капралова Т. И. 59, 60, 87, 295
Каррол Р. Л. 163, 164, 295
Квалиашвили Г. А. 7
Кейз Э. Ч. 212, 295
Келлер Б. А. 235, 238, 249, 295
Киелан-Яворовска З. 212, 295
Кист А. 205, 206, 295
Клауд П. Э. 102, 111, 295
Клеменс У. А. 195, 197, 199, 205, 295
Ковалевский В. О. 12, 69, 173, 176, 194, 200, 202, 216, 222, 224, 252, 253, 274—276
Козловский Р. 112, 113, 256, 295
Кольцов Н. К. 65, 89, 90, 295
Комаров В. Л. 237, 239, 249, 270, 295
Кондаков Н. И. 65, 295
Кондра Г. Э. 122, 125, 126, 294, 295
Кордэ К. Б. 256, 296
Кравцов А. Г. 111, 297
Кратохвил И. 257, 296
Кремянский В. И. 285, 296
Криштофович А. Н. 219, 228, 296
Кромптон А. У. 169, 170, 173, 296
Кронквист А. Г. 223, 240, 243, 296
Кун О. 174, 296
Ламарк Ж.-Б. 278
Лартэ Э. 209
Ле Гросс Кларк У. Э. 204, 296
Леппик Э. Э. 246, 248, 296
Ливанов Н. А. 278, 296
Лиллегравен Дж. А. 197—200, 296
Лолл Р. С. 170, 173, 296
Лорансью Д. 255, 296
Лорансью-Виэйра Ф. 255, 296
Лотси Я. П. 34
Лукин Е. И. 79, 296
Лукина Т. А. 59, 60, 87, 295
Любинская Л. Н. 37, 290
Мак-Доуэлл С. Б. 212, 296
Манадеева Р. Ш. 57, 58, 296
Марш Ч. О. 191, 210, 212, 296
Маршал К. Г. А. 102, 296
Масиор Л. У. 273, 296
Маслов В. П. 220, 289
Маттей Р. 35, 297
Махендра 180, 297
Мейншейн У. Г. 102, 105, 289, 297
Мейен С. В. 233, 235, 297
Мейер Ф. 30, 185, 297
Мелещенко Ю. 63
Мелик-Шахназарова Т. Т. 7
Миклин А. М. 8, 47—50, 52—54, 56—58, 64, 67—69, 74, 81—85, 87, 93, 294, 297
Миллар Р. Г. 147, 297
Миронова И. П. 57, 297
Мирошников Л. Д. 111, 297
Молевич Е. Ф. 36, 39—41, 61, 297
Морз Дж. У. 108, 109
Морочник С. Б. 61, 297
Мэгдефрау К. 221, 227, 230, 297
Мэй Дж. У. 102
Невилл Т. 294
Неймайр М. 12
Нестурх М. В. 204, 297
Никитенко М. Ф. 214, 297
Нолль Ф. 300
Нопча Ф. Б. 180, 188, 189, 297, 298
Норденшельд Э. 18
Ноюи Л. дю 31
Обручев Д. В. 288, 291, 298
Олсон Э. К. 32, 61, 74, 77, 83, 164, 298
Осборн Г. Ф. 211
Остром Дж Г. 185, 297
Оуэн Р. 264
Павлов И. П. 214

Паскуаль Р. 207
Паттерсон Б. 195, 207, 298
Перрет К. Дж. 102
Пивто Ж. 131, 212, 298
Поддубная-Арнольди В. А. 241, 298
Пономаренко А. Г. 67—71, 298
Презент И. И. 242, 298
Проханов А. И. 245, 248
Пушкин В. Г. 61—63, 289, 298
Радинский Л. Б. 201, 298
Райт Н. Э. 173
Райт С. 52
Расницин А. П. 71—76, 87, 298
Ратиани Р. В. 7
Ренш Б. 10, 24, 25, 27—29, 32, 73, 74, 86, 100, 298
Ригби Кейт Дж. 126—128, 299
Рис У. Дж. 122, 299
Роадс Д. Ч. 108, 109, 299
Родендорф Б. Б. 83, 252, 299
Розен Д. Э. 153, 302
Ромер А. Ш. 60, 83, 147, 149, 151, 152, 155, 157, 160, 163, 164, 167, 169, 171, 174, 177, 180, 191, 299
Рудавская В. А. 104, 300
Рут К. У. 184, 299
Руткевич М. Н. 37, 299
Рюдеманн Р. 113, 299
Северцов А. Н. 7, 10, 11, 24, 27, 36, 39, 41, 42, 45, 49, 57, 65, 66, 69, 71, 81, 85—89, 93, 98—100, 144, 156, 249, 299
Северцов С. А. 7, 272, 299
Седова М. А. 231, 291
Сен-Сейн П. 153, 176, 177, 299
Серебровский П. В. 66
Сетров М. И. 87, 283—286, 299
Сзалай Ф. С. 204, 299
Симкис К. 194, 299
Симонс Э. Л. 204, 299
Симпсон Дж. Г. 6, 29, 30, 40, 54, 61, 73—75, 83, 191, 213, 266, 299
Слоан Р. Э. 204, 290, 300
Соболев Д. Н. 35
Сошкина Е. Д. 123, 300
Стеббинс Дж. Л. 32—34, 61, 243, 244, 262, 300
Стеньшо Э. 148, 288
Стокманс Ф. 234, 300
Страсбургер Э. 237, 240, 300
Стюарт П. Л. 160, 294
Суинтон У. Э. 172, 300
Сушкин М. А. 255, 300
Тайлер С. А. 102, 300
Татаринов Л. П. 7, 156, 160—162, 166, 180, 300
Тахтаджян А. Л. 49, 85, 86, 223, 257, 300
Твенгофель У. Г. 117
Тейяр-де-Шарден П. 35, 300
Терехин Э. С. 78, 300
Тимирязев К. А. 11
Тимофеев Б. В. 104, 300
Тимофеев-Рессовский Н. В. 66, 74, 254, 300
Тобиас Ф. В. 204, 300
Толмачев А. И. 83, 93, 221—223, 243, 245, 249, 262, 300
Ундервуд Г. 180, 290
Уоддингтон Ч. Г. 82
Уоллс Г. Л. 180, 301
Уэйд М. 105, 255, 292
Уэллс Дж. У. 124, 301
Уэстолл Т. С. 156, 162, 301
Федотов Д. М. 133, 137, 256, 301
Фелл Г. Б. 135, 136, 301
Фишер А. Г. 110, 301
Франц В. 59, 60, 85
Хайлов К. М. 282, 283, 300
Хаммуда Г. Г. 180, 302
Хозацкий Л. И. 176, 301
Холден Дж. Б. 66
Холл Дж. Б. 102, 301
Холм Р. У. 30, 303
Хохлов С. С. 243, 301
Хюне Ф. фон 56, 91, 92, 164, 177, 301
Цейнер Ф. Е. 10, 301
Циммерман А. Г. 223, 227
Чейлонер У. Г. 225, 301
Чернышева Н. Е. 112, 119, 301
Чиковани А. А. 123, 290
Чочиева К. И. 242, 301
Чэпмэн Д. 122
Шарман Г. Б. 198, 301
Шаров А. Г. 174—177, 301
Шевырев А. А. 104, 302
Шенк Г. 300
Шиманский В. Н. 255, 302
Шимпер А. Ф. 300
Шиндевольф О. 40, 59—61, 85, 87, 254, 302
Шишкин М. А. 157, 302
Шмальгаузен И. И. 11, 18, 45, 52, 55, 60, 66, 68, 69, 80, 81, 85, 89, 93, 94, 144, 160, 161, 162, 204, 249, 280, 302
Шмидт Г. А. 46, 83, 93, 198, 199, 216, 249, 302
Шмидт К. П. 179, 302
Шопф Дж. У. 102—105, 289, 297, 302
Шпинар З. 255, 302
Шэффер Б. 32, 153, 154, 266, 302

Эдингер Т. 175, 176, 187, 191, 210—215, 302
Эйд Р. Г. 237, 302
Экизашвили Ц. И. 7
Экснер М. 172
Эль-Туби М. Р. 180, 302
Эндрьюс Г. Н. 221, 235, 303
Эрлих П. Р. 30, 245, 303
Юрьев К. Б. 176, 301
Юсуфов А. Г. 78, 303
Яблоков А. В. 12, 61, 64—69, 74, 81, 83—85, 87, 303
Яковлев Н. Н. 123, 303
Ярвик Э. 157, 158, 161, 303

УКАЗАТЕЛЬ ТЕРМИНОВ

Автоторфные микроорганизмы 105, 125, 126
Адаптация 11, 23, 25, 33, 46, 81, 229, 265, 272, 276, 277, 281
Адаптивная зона 98, 243
— радиация 22, 25, 32, 33, 57, 156, 171, 176, 205, 217, 218, 248, 260
— редукция 202
— ценность 70
— эволюция 202, 230
«Адаптивно нейтральные особенности» 77
Аддитивный типогенез 144, 276
Аксолотль 160
Аллантоидная плацента 199
Аллантоис 163
«Аллогенез» 43, 58, 89, 273
Алломорфоз 33, 43, 45, 89, 173, 182—184, 193, 217, 252, 258, 259, 265, 278—280
Аллэстетизм 268
Амбулякральная пластинка 138
— система 139, 265
Амбулякральное поле 137
Амбулякральные ножки 138
— поры 138
Аммонитовая перегородочная линия (у аммоноидей) 131
Аммониты 185
Аммоноидеи 40, 132, 143, 279
Амниоты 144, 160, 163, 164, 179, 184
Амплитуда ароморфоза 40
Амфибии (земноводные) 34, 55, 80, 158, 194, 267, 276
Амфимиксис 239
«Анагенез» 24—28, 32, 56
Анамнии 144, 179
Анаэробные условия 103
Аннелиды 112
Анольбоморфоз 202, 229, 230, 275, 276
Антиархии 286
Антидарвинизм 18, 77, 87, 259
Антропогенез 40, 68, 204, 279
«Антропозой» 42
Антропология 279
Антропоморфизм 22, 32, 264
Антропоцентризм 24, 30, 56, 67, 79
Апт 123
Аптихи 185
Аристотелев фонарь 139—141
«Арогенез» 42, 43, 45—47, 49, 51, 58, 63—65, 68, 77, 79, 80, 86, 87
«Арогенная» эволюция 46
Ароморфоз 8, 10, 24, 27, 28, 31, 34, 41, 42, 45—47, 49, 50, 54, 56—58, 65, 67, 69, 72, 73, 79—81, 83, 85, 88, 92, 94, 98—101, 107, 109, 115, 118, 121, 122, 127, 129—131, 133, 135, 136, 141—145, 149, 153—155, 159, 162, 166, 171—173, 175, 177, 179, 182—185, 189, 192—194, 202, 214—219, 221, 223, 234—238, 242, 243, 248, 252, 258, 260, 261, 263—266, 269—277, 279, 280, 287, 288
«Арохимоз» 45, 86
Артродиры 286
Архей 17, 105, 107
Археоптерикс 186, 187
Археоциаты 262, 275
Архозавры 170, 185, 186, 189
Ассимиляция углерода 238
Астрапотерии 207, 208
Афферентный синтез 69
Ашгильский ярус 111
Аэробные условия 103
Бактерии 103
Баланоглоссус 40
Баррем 123
Батиальная область 132
Бауриаморфы 163
Бельтиогенез 28
Беннеттиты 256
Бентос 108, 111, 113, 115, 151, 262, 273, 279
Беспозвоночные 133
Бесчелюстные 33, 155
Бинокулярное зрение 279
Биогеоценоз 66, 282
Биогермы 123
«Биокосные» системы 283
Биологическая эффективность 22
Биологический прогресс 11, 41, 65, 66
Биостратономия 142

Биосфера 282, 283
«Биотехнический» прогресс 59, 60, 66
Биотические условия среды 132
Биотопы 41, 94, 107, 120, 132, 140, 146, 155, 179, 184, 243
Биоценоз 113, 115, 127, 179, 255, 270, 272, 282, 283
Бипедальная локомоция (бипедализм) 169, 183, 188, 189
Бифилетизм 236
Блок генов 72
Брахиация 97, 279
Брокизм 211
Брюхоногие 76
Бурые водоросли 10, 127
Вегетативное размножение 78
«Век медуз» 106
Венд 54, 55, 104, 105, 107, 148, 253, 255
Взрыв формообразования 217
Вивипария 194
«Вигор» 281
Вид 46, 75, 283
«Видоцентризм» 282, 283
Видовой ареал 98
Витализм 19, 35, 278, 286
Внутрираковинные головоногие 133, 143, 279
Водное дыхание 185
Водные биотопы
Водоносная система 138
Водоросли 106, 110, 111, 125
Воздушная камера 265
Волосяной покров 276
Восхождение психизма 28
Всхожесть 240
Вторичная ткань 226
«Вторичночетвероногие» 169
Высота организации 22, 49
Гаметофит 222, 223, 231, 241
Ганглий висцеральный 133
— педальный 133
— церебральный 133
Ганоидные 151, 154
Ганоидные чешуи 99
Гаплоидная фаза 222
Гастралии 187
Гаструляция 33
Гексакораллы 123
Генетика 7, 35, 46, 47, 281
«Генетическая информация» 32—34, 47, 272
Генетический дрейф 26, 51, 52
— полиморфизм 46
Генотип 48
Гены 33, 34
Гетеродонтная зубная система 165, 276
Гетерозиготность 46
Гетероспория 223, 230—232, 244
Гетероторфные организмы 107
Гетероцеркальный хвостовой плавник 151—154, 161, 177
Гигрофиты 228
Гидрозои 122
Гидроидная (полипоидная) фаза 122
Гинецей 33
Гипердактилия 262
Гиперфалангия 262
Гипуралии 152
Гирификация 213, 218
Гироцефалические животные 213
Головной мозг 23, 183, 204
Головоногие 40, 127, 130, 260
Голосеменные 240, 257
Голотурии 136, 137
Гомеорезис 52
Гомеостазис 52
Гомеотермия 23, 98, 144, 163, 166, 167, 170, 171, 177, 182—184, 189, 216, 267, 276
Гомоспория 223, 230, 232
Гомоцеркальный хвостовой плавник 152—154, 178
Гониатитовая перегородочная линия (у аммоноидей) 131
Горгонопсии 166
Граптолиты 40, 113, 114, 256, 263, 273
Граптолоидеи 113
Гребневики 121
Губки 262, 275
Дарвинизм 26, 35, 60, 77, 82, 157, 260, 280, 281, 286
— классический 69
Двойное оплодотворение 240, 242
Двоякодышащие 156
Двуногая локомоция (см. бипедальная локомоция)
Девон 55, 112, 113, 132, 142, 149, 161, 225, 267, 288
Дегенерация 22, 79, 184, 191, 253, 278
Деградация 180
Деизм 278
Дельфины 68, 179
Диалектический материализм 11, 19, 22
Диаспора 237, 240
Дизаэробная среда 109
Дивергенция 25, 26
Диверсификация 25, 35, 129
Дидельфиды 197
Динозавры 167, 170—172, 182, 183, 197
Диноцефалы 164, 165
Диплоидия 241
Диплоидный спорофит 222

Дифилия 157
Дифицеркальный хвостовой плавник 152
Дифференциация 16
ДНК (Дезоксирибонуклеиновая кислота) 32, 34, 63, 72
Докембрий 104—109, 111, 148, 258
«Доходность» 59
Древесина 226, 228, 240
Древолазание 188
Естественный отбор 6, 12, 14—16, 22, 23, 26, 28, 29, 31, 33—35, 41, 51, 62, 71, 75, 76, 109, 158, 193, 200, 217, 239, 263, 271, 276, 277, 280, 281, 284, 286, 288
Жаберное дыхание 259
Живородящие рыбы 194
Живорождение (живородность) 267, 276
Заврисхии 165, 167, 182
Зародышевые оболочки 144
Зародышевый мешок 240
Звероподобные 169, 172, 267
Звуковые анализаторы 192
Зигота 231
Змееобразные пресмыкающиеся 279
Змеехвостки 136
Змеи 179, 180, 263, 267, 279
Зоарий 125
Зооскантеллы 124, 127, 273
«Зоофилия» 248
Золенгофенские плитчатые известняки 185
Зоопланктон 114
Зооспора 125
Зубная система 276
Иглокожие 47, 135, 146, 257, 278, 286
Идеализм 12, 70, 286
Идиоадаптация 11, 25, 28, 43, 45, 50, 88, 98, 173, 179, 182, 189, 278
«Избыточность» 52, 62—64
— регулятора 48
— системы 49
Изменчивость 7, 76, 217, 271, 272
Изоляция 26, 79
Изоспория 230—232
Изохронный ароморфический параллелизм 274
Иммигранты 207
Иммобилизация 253
Инадаптация 275
Инадаптивная редукция 202
Инадаптивная эволюция 252
Инволютные головоногие 131
Интеграция 262, 281
Интенсивное видообразование 98
Интенсификация 71
Интенсификация изменчивости 217
Интерамбулякры 140
Интернация 281
Инфаунальный вид 108
Инфравидовая эволюция 73
Ихтиозавры 177, 179, 184
Кайнозой 111, 112, 185, 191, 192, 267, 279
Каламофиты 244
Камбий 33
Карбон (Каменноугольная система) 55, 132, 142, 161, 225, 235
Катастрофизм 40, 251, 259, 265
Квадрупедальная локомоция 169
Кембрий 55, 104, 108, 110, 111, 267
Кистеперые рыбы 34, 55, 63
Кишечнодышащие 146
Кишечнополостные 122, 257
Кладогенез 24—27, 56
Класс 258
Клон 73
Колониальные организмы 261
Кольчатые черви 112
Конвергентное зрение 204
Конгруэнция 272
«Конкуренционная высота» 15, 16
Конкуренция 16, 172, 183, 205, 207, 218, 219, 275, 276
Консорциум 125
Конституционная борьба 52
Консументы 106, 107, 109—114, 121
Конулярии 256
Концентрация 281
Копытные 207
Кораллы 124, 262, 273, 275
Костистые рыбы 63, 80, 134, 151, 267
Коэволюция 272
Красные водоросли 127
Критерии прогресса 48, 50, 66, 69, 261
Крыложаберные 146, 256
Ксерофилия 227
Ксерофитизм 228
Ксилема 227, 237, 240
Ктеноидные чешуи 99
Кутин 222
Лабильность поведения 51
Лабиринтодонты 177, 286
Ланцетник 20, 146
Лацертилии 181
Легочные альвеолы 99
Лейас 178
Лепидодендроны 226
Летучие ящеры 267
Лигнин 222
Лиссенцефалические звери 213
Литоптерны 207
Локомоция 116, 134, 138, 140, 170, 171, 176, 183, 192, 214, 259, 262, 263, 278, 279

Луб 226, 240
Лучеперые рыбы 40, 99, 151, 155, 267, 286
Лучистые 257
«Магистраль» 19, 37, 39, 54, 55, 57, 58, 69, 84, 87, 230, 263, 264, 277
«Макроарогенез» 45, 47
«Макроароморфоз» 54
Макрогаметофиты 232
Макрогаметы 231
Макромутация 40
Макроспоры 232
Макрофагия 137, 140
Макроэволюция 5, 6, 47, 51, 54, 73, 74—76, 82
Материализм 12, 278
«Мегаарогенез» 45, 54, 86
Мегагаметы 213
Мегаспорангии 234
Мегаспоры 233, 234
Мегаэволюция 6, 54, 73—75
Медуза 111
Медузоидная стадия 122
Межвидовая борьба 52
«Межпопуляционная гибридизация» 52
Мезозой 14, 111, 112, 124, 127, 132, 166, 172, 185, 192—194, 196, 156
Мезофиты 228
Мел (меловой период) 172, 173, 177, 191, 194, 196, 197, 200, 206 218, 267, 278, 279
Метаболизм 124
Метагенез 122
Метаморфизм 104
Метод поиска и остановки 3
«Метод проб и ошибок» 73
Методология 6
Механистический материализм 31
«Микроаккумулятивность» 51
«Микроарогенез» 45, 86
«Микроароморфоз» 54
Микробы 100, 109
Микроорганизмы 102, 103, 105—107, 114
Микропигидиальные трилобиты 119
Микропопуляция 46, 52
Микроспоры 233
Микрофагия 130, 136, 137, 148, 279
«Микрофилогенез» 74
Микроэволюция 5, 46, 47, 51, 54, 74—76, 82, 265
Митохондрии 33
Млекопитающие 23, 80, 97, 143, 173, 174, 195, 197, 263, 267
Многобугорчатые 196
Многощетинковые черви 111
Модификация 46
Мозговые полушария 202, 265
Моляризация 173, 201
Монофилия 144, 152, 157, 163
Морская трансгрессия 205
Морские бактерии 103
Морские ежи 40, 136, 137, 267, 286
— звезды 136, 137
— млекопитающие 134
— птицы 134
— рептилии 134
«Морфотехнический» прогресс 66
Морфофизиологическая дегенерация 11
Морфофизиологический прогресс 66, 71
Морфофункциональный прогресс 71
Мочеточники 198
Мутабильность 46
Мутагенез 45
Мутагенные факторы 41
Мутационизм 18
Мутационная изменчивость 72
Мутация 18, 28, 29, 32, 33, 35, 286
Мутирование 29
Мшанки 263, 273
Мюллеров канал 198
«Надежность» 48, 62—64
Наружнораковинные головоногие 130, 131
Насекомые 24, 33, 185
«Наследственная информация» 72
Наследственность 7, 276
Наутилоидная перегородочная линия (у головоногих) 131
Негэнтропия 47
Нектон 106
Нематоды 111
Нематофиты 225
Необиология 5, 12, 47, 52, 103
Необратимости эволюции закон 82
Неоген 186, 218
«Неограниченный» прогресс 19, 23, 56, 57, 65—67, 80, 81, 143
Неодарвинизм 18
Неокатастрофистские концепции 40
Неоком 173
Неоламаркизм 70
Неоморфогенез 51
Неопаллиум 212, 215
Неотения 146, 147
Неполнота палеобиологической летописи 260
Неурокраниум 175
Низшие узконосые обезьяны 204
Ниша экологическая 26, 236, 243, 276
Новая кора 212,
Номогенез 74, 87
Норийский век 132
Обертон 77

Обонятельная ямка 288
Обратно-гетероцеркальный плавник 177
«Общая дегенерация» 88
«Общая теория систем» 64, 281, 284—286
«Общий регресс» 78
«Ограниченный прогресс» 23, 24, 55, 65, 92, 115,
Одноклеточные 100
«Одноплоскостная» эволюция 39
Однопроходные 205
Околочелюстной поясок 141
Окостенение 151
Окраска адаптивная 268
— апосематическая 268
— криптическая 268
— сематическая 268
Олигомеризация 262, 281
Ольбоморфоз 203, 229, 230, 275
Онтогенез 44, 53, 79, 115, 161, 258
Онтомутация 40
«Органический прогресс» 54, 85
Ордовик 75, 110, 111, 113, 114, 255
Орнитисхии 166, 167, 182
Орнитоподы 167, 173
Орнитофилия 248
Орогенез 60
Орогенетическая фаза 79
Ортогенез 6, 70, 281, 286
Остракодермы 149, 151
Осьминог 20, 260
Отделенная гибридизация 52
Открытая система 283
Относительная геологическая хронология 268
Палеоантропология 217
Палеобиология 5, 9, 12, 47, 52, 103, 107, 129, 138, 267
Палеоген 218
Палеогеография 142
Палеозой 14, 15, 110—112, 115, 120, 129, 140, 147, 151, 177, 227, 236, 254, 256, 267, 273, 276
Палеоневрология 212, 214, 218
Палеонтологическая летопись 261
Палеонтология 279
Палеоэкология 47
Пантотерии 196
Панхронизм 251, 253, 255
Папоротники 225, 235, 257
Папоротниковые 225
Папоротникообразные 232, 256, 257
Паразитные покрытосеменные растения 78
Паразиты 172
Параллелизм в эволюции 154, 158, 164, 168, 75, 182, 201, 233, 236 240, 243, 244, 267, 268
Параллельный ароморфоз 268
Паукообразные 33
Педоморфоз 146, 147
Пелагические морские лилии 185
— организмы 262
Пеликозаврии 167
Пенсильваний 160
Пептоны 103
Первичная ткань 226
Первичноводные позвоночные 144, 151, 155, 177
Перегородочные линии у головоногих 131, 132
Перигнатический поясок 141
Пермь (пермский период) 130, 132, 142, 164—166
Персистентные формы 23, 26, 27, 251, 253—255
Пиннипедии 198
Пиротерии 207, 208
Планктон 104, 106, 113, 114, 136, 262, 273
Пластинокожие 149
«Пластичность» эволюционная 41, 50, 54, 57, 160
Плауновые 47, 225, 227, 231 232, 244
Плацентарные 39, 169, 173, 186, 198—200, 205, 207, 218, 267
Плейстоцен 208
Плеченогие 114, 115, 129, 130, 262, 279
Пневматические кости 176
Подвид 75
Подтип 258
Пойкилотермия 144, 171
Покрытосеменные растения 78, 257
Полигения 52
Полимеризация 42, 58, 62, 63, 281
Полиплоидия 52
Полифилия 144, 152, 157, 158, 163
Половой отбор 6, 193, 269
Положительная обратная связь 70
«Полуводная среда» 156
Полухордовые 147
Популяция 46, 47, 52, 64, 73, 75, 76, 85, 94, 113, 124, 192, 203, 251, 263, 270, 272, 281
Породообразующие организмы 127
Постнеодарвинизм 12, 18—20, 26—31, 34, 35, 38, 39, 49, 51, 52, 59, 60, 64, 58, 70, 74—76, 78, 82, 83, 87, 211, 249, 266, 280, 282, 286
«Праголосеменные» 235
«Праиглокожие» 145

«Праптица» 188, 189
«Преадаптация» 18, 76, 77, 87, 156, 181
Прегимноспермия 235
«Предголосеменные» 236, 237, 268
Предпраптица 189
Предплод 199
Предсемя 236
Предъявнобрачные 236
Пресмыкающиеся 143, 177, 184, 194
Приматы 24, 39, 97, 203, 278, 279
Принцип классификации 65
Приспособительная радиация 131
Прогнозирование эволюции 85
Прогресс техники 42
Призводительность 59
Прокариоты 101, 102, 263
Протеины 103
Протерозой 47, 104—108, 253
Протисты 17
Протобионты 67
Протобиосфера 42
Прохорез 94, 270, 281
Прямохождение 80
Псевдопланктон 113
Псилофитообразные 47
Псилофиты 219, 225, 268
Птерозавры 170, 174—177
Птицетазовые 167, 169, 171, 183, 190, 267
Птицы 23, 143, 170, 172, 174, 186, 188, 193, 194
Сальтация 40, 60, 144
«Самоорганизующая система» 62
«Сверхадаптация» 29
«Сверхмагистраль» 42
«Сверхспециализация» 60
Селекция 46, 182
Сенсорные органы 154
«Сервосистема» 44
Сердцевина 226
Сероводородное заражение 113
Сессильные (сидячие) формы 147
Сигиллярии 226
Силур 110, 112—114, 130, 142, 149, 225, 288
Симбиоз 124—126, 272
Симбионт 124—127, 162
Симмегродонты 196
Симпеталия 244
Синезеленые водоросли 104
Синкарпия 244
Синтетическая теория эволюции 12, 28, 29, 32, 35, 65, 69, 70, 87, 181, 249, 266, 280
Скачок в доказательстве 68
Сколекодонты 112
Слоевцовые 225
Слуховые капсулы 288
Сосудистые растения 33, 219, 222, 236, 240
Спермии 242
Специализация 22—26, 51, 54, 56, 98, 211, 279
Спинная струна 154
Спириферoиды 130
Спорангии 230
Стабильность 23
Стазигенез 25, 26, 56
Стела 223
Стенобионтные животные 54, 68
Стереоспондильные лабиринтодонты 161
Стигмарии 226, 228
«Стратегия» (в биологии) 48
«Стратифицированная стабильность» 34
«Страхующие структуры» 62, 63
Стрекательные клетки 121, 122
Строматолиты 110
«Структурные стадии» 153
Сублитораль 113
Сумчатые 169, 196, 198—200, 203, 105, 267
Супрабранхиальный орган 152
Сфероморфиды 104
Сцифомедузы 111
Таллофиты 219
Тафономия 142
Тахителия (тахителическое развитие) 57
Теленцефализация 112
Телеология 74
«Телогенез» 89
Теломорфоз 43, 45, 89
Теория неизбежного прогрессивного развития (прогрессионизм) 13
— организации биосистем 285
— организованности 286
— систем 47
Теплокровные 166, 184, 276
Терапсиды 164, 165
Терии 197
Териодонты 163
Терморегуляция 22
Тетракораллы 123
Тетраподы 172
Тип (как таксон) 15, 258
Типолиз 60
Типострофизм 60, 87
Титанозухии 165
Травянистые покрытосеменные 263
«Трансспецифическая эволюция» 5, 73
Трахеи 240, 276
Трахеиды 240
Трахеофиты 219, 268
Третичный период 111, 267
Триас 123, 132, 164—167, 175, 177, 267, 276
Триконодонты 196

Трилобиты 24, 115—117, 119, 120, 267, 286
Триплоид 241
Трихомы водорослей 104
Трофобласт 199
«Тупик эволюции» 25
Укороченно-гетероцеркальный плавник 152
«Ультрамагистраль» 91
«Ультрастабильность» 72, 73
«Управляющая система» 71
Ургонская фация 123
Уронеуральные элементы скелета 152
Усоногие 263
«Устойчивость» 48
Устьица 222
Фанерозой 104, 106—108, 110, 255, 258, 261
Фенотип 46, 52
Физиология 17, 287
Филогенез 20, 45, 50, 55, 65, 77, 121, 134, 142, 145, 154, 159, 164, 172, 182, 183, 197, 217, 224, 235, 237, 259, 262, 276, 282, 283, 288
Филогенетическая классификация 137, 144, 145, 154, 164, 177, 267
Филогенетическая линия (или цепь) 131
Филогенетическая система 158
Филум 15, 25, 100, 121, 129, 130, 135, 142, 143, 145, 253, 255—258, 278
Фильтровальщики 147, 148
Финализм 19, 30, 31, 40, 76, 77, 85
Фиссипедии 198
Фитофагические животные 137, 165, 166, 183, 201, 207, 273
Флоэма 240
Функция 252, 277
Хвостовые плавники 161
Хвощеобразные 225, 232
Хироптерофилия 248
Хитин 103, 112
Хитоново-фосфатные раковины 112
Хитиновая кутикула 112
Хитинокластические бактерии 103
Хищные 207
Хлоропласты 33
Хордовые 135, 147
Хорион 163
Хромосомы 33, 72, 142
Хрящекостные рыбы 151, 153
Цветковые растения 33, 78
Цельнокостные рыбы 151
Ценогенез 11, 88
Централизация 262
Центральная нервная система 202
Цератитовая перегородочная линия (у аммоноидей) 131
Циклоидные чешуи 99
Цинодонты 163
Челюстнеоротые 149
Четвертичное оледенение 206
Чешуя ганоидная 154
— ктеноидная 154
— циклоидная 154
Численность популяции 29
Членистоногие 257, 262
Членистостебельные 225
Членистые 257
Шестилучевые кораллы 123
Эвкариоты 102, 263
Эволюционизм 36, 59
«Эволюционная перспективность» 51
Эволюционный прогресс 5, 8, 25, 38, 41, 42, 44, 59, 67, 85
Эволюция пыльцы 237
«Эвриадаптивность» 77, 86
Эвриптериды 24, 149, 151
Эвритермия 22
Эдиакарий 54, 55, 104—107, 109, 148, 253, 255
Эдмонтон 197,
Экогенез 7, 135, 145, 204, 228, 270, 271, 279
Экогенетическая экспансия 7, 8, 17, 41, 97, 98, 108, 128, 156, 157, 171, 184, 221, 226, 229, 245, 251, 261, 265, 269, 270, 271, 279, 282
Экологическая зона 94, 101, 137, 162, 165, 182, 200, 201, 216, 217, 221, 234, 261, 264, 272
«Экологическая макросистема» 283
— ниша 68, 60, 98, 182, 214, 217, 231, 281
Экологический ареал 200
«Экологический прогресс» 65, 66
Экология 133, 162
«Экономичность» структуры 49
Экосистема 109, 182, 183, 195, 209, 211, 240, 255, 267, 270—272, 274, 282, 283
Экстерминация 194, 197
Эктосоматические органы 69
Элевация 86
Элиминация 52
Эмбриогенез 199, 203
Эмбриология 267
«Эмбриональное приспособление» 88
Эндемики 218
Эндобионтные виды 108
Эндогенные структуры 79
Эндокраниальный отлив 175, 187, 214, 215, 218
Эндосперм 240—242

Энергетика организма 71, 72
«Энергия жизнедеятельности» 98
Энтомофилия 240, 248
Энтропия 32
Эобионт 17, 42, 54, 56, 80
Эоцен 75,
«Эпигенез» 68, 244
Эпиморфоз 55, 80, 81, 94, 217, 277, 280
Эпипланктон 114, 273
Эпоха 286
Эра 286
Этмоидальные камеры 211
Этология 6, 17, 162, 287
Эффективность 59
«Эффекторные механизмы» 69
Южноамериканские млекопитающие 207
Юра 123, 172, 173, 177—179, 267
Ядрышко 33
Ящерицы 263
Ящеротазовые 167, 169, 171, 183, 267

УКАЗАТЕЛЬ ЛАТИНСКИХ НАЗВАНИЙ

Abies 242
Acanthocladia 127
Acanthocladia guadalupensis 128, 128
Actinopterigii 151
Amphibia 91
Anatosaurus 172, 173
Anchilophus 201
Angiospermae 243, 257
Ankylosauria 168
Ankylosaurus 168
Anoplotherium 203
Antozoa 123
Anura 157, 158
Archaeocalamites 225, 230
Archaepteris 235
Archaeopteryx 168, 174, 185, 186, 190
Archaeopteryx lithographica 186
Archimedes 125
Archosauria 167
Arthropoda 257
Articulata 257
Artiodactyla 202
Asterocalamites 230
Asteroidea 136
Asterozoa 136
Aves 168
Axinaspsis 148
Balanoglossus 147
Baragwanathia 225
Baragwanathiales 225
Batrachosauria 164
Battilaria minima 110
Bivalvia 258
Boreaspis 148
Borhyaena 209
Bothryocidaris 137, 139
Bothryocidaris pahleni 138
Bothryocidaroida 137
Brontotherioidea 201
Brooksella 111
Calamites 230
Calamocarpon 234
Calamocarpon insignis 234, 235
Calamostachys 231
Cal. americana 231
Cal. insignis 231
Cal. solmai 231
Cal. tuberculata 231
Callixylon 235
Camptosaurus 173
Canis 211
Canis familiaris dingo 207
Canoidea 211
Carnosauria 168
Caytoniaues 234
Cephalaspides 288
Cephalaspidomorphi 148, 288
Ceratopsida 168
Ceraurus pleurexanthemus 116
Ceritidea costata 110
Chalecostomi 152
Chalicotherioidea 201
Chasmotherium 201
Chironex fleckeri 122
Chlorophyta 244
Chondrostei 151—153, 260
Cimolestes 198
Cimolestes cerberoides 200
Cimolestes magnus 197, 198, 200
Cnidaria 121
Coelenterata 121
Coelophysis 168, 190
Coelurosauria 168
Colodon 201
Compositae 32
Conchiconchia 256
Copepoda 103
Cordaitales 234
corpus striatum 187
Crocodilia 168
Crossopterygii 156, 157
Ctenophora 121

Cycadales 234, 236
Daedicurus 208
Daphoenus 211
Dasyurops 207
Dasyurus 207
Deperetella 201
Deroceras agrestis 100
Dicotyles 203
Dinichthys 150
Dipnoi 156
Diprotodon 207
Drepanophylales 225
Echinoidea 136
Echinozoa 136
Echinus 139
Elephas columbi 29
Eleutherozoa 139
Eobacterium isolatum 103
Eoharpes 120
Eohippus 213
Ephedra 242
Epihippus 201
Epitriplophus 201
Equisetales 225, 231
Equoidea 201
Equus 213, 215
Errantia 112
Euninea 112
Euparkeria 168, 190
Eutheria 216
Fabrosaurus 168
Fenestella 126
Filices 257
Filicophyta incertae sedis 356
furcula 187
Gastropoda 258
Ginkgo 234
Ginkgoales 234
Gloeocapsomorpha 111
Glossopteridales 234
Gryptodon 208
Gymnospermae 257
Gypsonictops 198
Hesperornis 191
Heterodontosaurus 168
Hexacoralla 123
Hipparion 215
Hipparion eldaricum 215
Hippidium 208
Hoelaspis 148
Holostei 151—153
Holothurioidea 136
Homo sapiens 31, 54, 81, 131, 204, 264, 280
Hydroconozoa 256
Hydrozoa 272
Hydropteridales 231
Hyolitha 256
Hypsilophodon 168, 173, 190
Hyracotherium 212
Ichthyornis 191
Ichthyosaurus quadriscissus 178
Ichthyosaurus trigonum posthumus 178
Ichthyostega 156, 161
Ichthyostegopsis 156
Iguanodon 173
Inostrancevia 165
Kiaeraspis 63, 148
Labyrinthodontia 158
Lacertilia 179
Latimeria 133
Leguminosae 32
Lepidocarpon Lomaxi 234
Lepidocarpon vestfalicum 234
Lepidodendrales 225
Lepidodendron vasculare 227
Lepidodenropsis devoogdii 231
Lepidophyllum 231
Lepidostrobus 231
Lep. bertrandi 231
Lep. masleni 231
Lep. oldhamius 231
Lep. scotti 231
Leptictidae 198
Lingula 114, 143, 254
Lloydolithus 120
Lophiotherium 201
Loricata 258
Macrauchenia 208
Mammalia 91, 194, 196
Marsupialia 216
Mattheva 256
Mazocarpon 231
medulla oblongata 187
Megaceros 29
Megatherium 208
Merychippus 213, 215
Mesohippus 213, 215
Metatheria 216
Metazoa 106
Milodon 208
Miohippus 215
Mixosaurus nordenskjöldi 178
Molluscoidea 257
Monograptus uncinatus 225
Nautilus 260
Nemathophycus 220
Nematophyta 219
neopallium 215
Neornithes 192

Nilssoniales 234
Noeggerathiophyta 231
Olenus gibbosus 119
Ophidia 179
Ophiuroidea 136
Orchidaceae 32
Ornithischia 167, 168
Ornithopoda 168, 173
Ornithosuchus 168
Orohippus 215
Osteolepiformes 157
Osteostraci 148
Palaeoniscus 151
Palaeoryctidae 198
Palaeosaurus 168, 190
Palaeotherium 201
Paracalamostrachys 231
Par. heterospora 231
Parahippus 215
Paramecium 100
Parasalenia gratiosa 139
Pareiasaurus 165
Pelmatozoa 135
Perissodactyla 201
Phaeophyta 244
Phanerogamae 234
pharynx 147
Phenacodus 207
Pholidechinus 141
Pinacoceras metternichi 132
Pisces 91
Placentalia 216
Placodermi 149
Pliohippus 213, 215
Podopterygidae 174
Podopteryx mirabilis 174
Polychaeta 112
Porolepiformes 157
Porolepis 157
Praegymnospermae 234
Praephanerogamae 234, 235
Praeproavis 189
Praetunicata 147
Proavis 188, 189
Procerberus 198
Progymnospermopsida 235
Protolepidodendrales 225
Prototaxites 220
Prototaxites Lafontii 220
Protozoa 24, 102
Protungulatum 198
Pseudosuchia 174
Psilophyta 223, 238
Psilophyton princeps 223, 226
Psittirostrinae 266
Pteranodon 193
Pteridophyta 244
Pteridospermales 234
Pterodactylus elegans 175
Pteropsida 257
Pterosauria 164, 168, 175
Purgatorius 204
Pycnosteus tuberculatus 140
Quadrupeda 100
Radiata 257
Reptilia 91
Rhinocerotoidea 201
Rhodophyta 244
Rhynchocephalia 171
Rhynia major 224
Rhyniophyta 223
Rhinoceroidea 211
Saurischia 167, 168
Sauromorpha 91, 158
Sauropoda 168
Scleromochlidae 174
Scleromochlus 174
Scyphozoa 122
Serpentes 179, 267
Sigillariostrobus 231
Solenogastres 258
Solenopora texana 126—128
Sordes pilosus 17
Sphenacodontia 164
Sphenodon 171
Sphenophyllales 225, 231
Sphenophyta 231
Squamata 179
Stegosaurus 168, 169, 172
Stenothecoida 256
Strongylocentrotus 141
Srongylocentrotus droebachiensis 141
Struthiomimus 168
Subholostei 152
symphysis Meckelii 180
Tapiroidea 201
telencephalon 212
Teleostei 151, 152, 260
Tentaculata 257
Tetracoralla 123
Thecodontia 168
Therapsida 164, 194
Theria 196, 200, 216, 264
Theromorpha 91, 158
Theropoda 168
Thoatherium 208
Thylacoleo 207
Thylacosmilus 209

Thuja 242
Toxodon
Triarthrus becki 116
Triceratops 168
Trilobita 112
Trinucleus 120
Tyrannsaurus 170
Tyrannsaurus rex 168
Urodela 157, 158
Vermiporella fragilis 111
Vermoidea 251
Xenoconchia 256

ОГЛАВЛЕНИЕ

Предисловие 5
Введение 8

Раздел первый

Современное состояние проблемы эволюционного прогресса . . . 18

Глава первая

О нынешнем состоянии проблемы эволюционного прогресса в трудах западных биологов-постнеодарвинистов 18

Глава вторая . . . . . .

Нынешнее состояние учения об эволюционном прогрессе в отечественной научной литературе 36

Глава третья

Заключительные соображения о современном состоянии проблемы эволюционного прогресса и о перспективах ее дальнейшей разработки 81

Раздел второй

Явления эволюционого прогресса в историческом развитии органического мира 93

Глава четвертая

Эволюционный прогресс и его различные проявления 93

Глава пятая

Вопрос об эволюционном прогрессе в мире древнейших микроорганизмов . 101

Глава шестая

Вопрос об эволюционном прогрессе в истории морских многоклеточных организмов раннего палеозоя 110

Глава седьмая

Вопрос об ароморфозе в историческом развитии кишечнополостных и мшанок 121

Глава восьмая

О явлениях ароморфоза в историческом развитии плеченогих, головоногих и иглокожих 128

Глава девятая

О явлениях ароморфоза в развитии первичноводных позвоночных . . . 143

Глава десятая

О вопросах эволюционного прогресса в становлении и развитии амфибий . 155

Глава одиннадцатая

О явлениях прогресса в эволюции пресмыкающихся 163

Глава двенадцатая

О явлениях прогресса в эволюции птиц 185

Глава тринадцатая

О некоторых явлениях ароморфоза в истории млекопитающих . . . 194

Глава четырнадцатая

Ароморфоз древнейших растений суши — слоевцовых и споровых сосудистых 219

Глава пятнадцатая

Явления ароморфоза в развитии наземных споровых растений позднего палеозоя 225

Глава шестнадцатая

Прогрессивное развитие от спорового размножения к семенному . . 232

Глава семнадцатая

Прогрессивное развитие покрытосеменных растений 237

Раздел третий

Общие выводы и заключение

Глава восемнадцатая

Выводы об основных чертах ароморфоза

Сущность эволюционного прогресса 249
Закон ароморфоза — всеобщий закон развития органического мира . 250
Ароморфоз и алломорфоз 258
Признаки и «критерии» эволюционного прогресса в историческом развитии биоса 261
Различия в перспективности ароморфоза 264

Глава девятнадцатая

Закономерности и причины восходящего развития живой природы . . 265
Предварительные замечания 265

Ступени организации как показатели параллелизма в ходе восходящей (ароморфической) эволюции 266
Развитие форм естественного отбора вследствие ароморфоза . . . 268
Прогрессивная эволюция и экогенетическая экспансия 269
Зависимость ароморфоза от типов среды 270
Взаимосвязь между коэволюцией и ароморфезом 272
Ароморфоз и закон В. О. Ковалевского 274
Ароморфоз — комплекс спаянных между собой адаптаций 276
Хронологическое размещение явлений ароморфоза 277
Причины эволюционного прогресса перестают быть непостижимой тайной . 280

Глава двадцатая

Общее заключение 282
Литература 289
მოძღვრება ევოლუციური პროგრესის შესახებ (არომორფოზის თეორია) . . 304
Problem of the evolutionary progress (the theory of aromorphosis) 306
Указатель авторов 308
Указатель терминов 311
Указатель латинских названий 318

Лео Шиович Давиташвили

УЧЕНИЕ ОБ ЭВОЛЮЦИОННОМ ПРОГРЕССЕ

Напечатано по постановлению Редакционно-Издательского Совета Академии наук Грузинской ССР

*

Редактор издательства Л. К. Кобидзе

Техредактор Э. Б. Бокерия

Сдано в набор 15.6.1972; Подписано к печати 7.12.1972

Формат бумаги 70×108¹/₁₆; Печатных л. 28.53; Уч.-Издат. л. 29.24

УЭ 01194 Тираж 1500 Заказ 1721

Цена 2 руб 69 коп.

საქ. სსრ მეცნ. აკადემიის სტამბა, თბილისი, 60, კუტუზოვის ქ., 19.
Типография АН Груз. ССР, Тбилиси ,60, ул. Кутузова, 19

გამომცემლობა „მეცნიერება“, თბილისი, 60, კუტუზოვის ქ., 19
Издательство «Мецниереба», Тбилиси, 60, ул. Кутузова, 19

440