

О ЗНАЧЕНИИ РАЗЛИЧНЫХ ФОРМ ФИЛОГЕНЕТИЧЕСКОЙ ПРЕЕМСТВЕННОСТИ

В. И. КРЕМЯНСКИЙ

Из биологического факультета Московского государственного университета

(Поступила 22.IV.1940)

1. ГРАНИЦЫ ТЕМЫ

Здесь не будут излагаться существующие в генетике теории, объясняющие сходство между родителями и потомством. Нет надобности останавливаться также на истории генетической дискуссии, вновь разгоревшейся в последние годы,— в частности, по вопросу о так называемом „наследовании благоприобретенных признаков“. Здесь будет представлена попытка снова привлечь внимание биологов к фактам, которые в своей совокупности очень ясно свидетельствуют о необходимости дифференцированного и исторического изучения проблем преемственности в филогенезе, и объединить вокруг этих фактов гипотезы, по большей части уже высказывавшиеся, но забытые в пылу ожесточенных теоретических битв.

Ничего нового в таком методе изучения, конечно, нет. Еще биологи второй половины XIX в., и между ними одним из первых А. Вейсман (1905), подчеркивали необходимость дифференцированного подхода к явлениям преемственности в филогенезе. Вейсман не смешивал преемственность при вегетативном и при половом размножении. Однако Вейсман все же не распространил свой дифференцированный подход на преемственные связи между поколениями при размножении половом. На таком разграничении остановились почти все другие эволюционисты и генетики (например, Delage, 1895; Тимирязев К. А., 1922; Plate, 1932—1933; Морган, 1936; Мясоедов, 1936). Между тем, филогенетическая преемственность при половом размножении вовсе не исчерпывается связями через посредство гамет. В ходе эволюции многоклеточных организмов, размножающихся путем обособления и слияния гамет,— на основе процессов гетерогамии,— развились многообразные дополнительные, надклеточные средства влияния на онтогенез потомков.

Эти новые средства и пути филогенетической преемственности общеизвестны. Они состоят в вынашивании яиц или семян, в снабжении зародышей запасами и оболочками, в непрерывных физиологических взаимодействиях с зародышами при живорождении,— наконец, в выкармливании детенышней, в экологической их изоляции и в зоопсихологических взаимодействиях с ними,— в зоологическом воспитании. Совершенно

очевидно, что этими надклеточными путями могут передаваться потомству многие изменения тела и поведения родителей, не передаваемые с помощью одних только гамет. Могут ли такие изменения иметь значение для эволюции? Имеет ли теоретическое и практическое значение учет названных дополнений к клеточной „наследственности“ у высших растений и высших животных? Ответы на эти и некоторые другие вопросы, естественно возникающие при указании на бесспорное существование всем известных дополнений к филогенетическим связям гетерогамии, будут ясны после краткого рассмотрения главных типов преемственности, которому необходимо предпослать предварительный анализ понятий.

2. ПРЕДВАРИТЕЛЬНЫЕ ОПРЕДЕЛЕНИЯ

Генетика как самостоятельная наука оформилась недавно; однако она уже успела потерять и заново открыть старую мысль Дарвина о том, что в „наследственности“ следует различать двоякого рода явления: передачу и развитие признаков. Очевидно, в тех случаях, когда потомкам передаются лишь некоторые условия развития признаков, преемственность в воспроизведении признаков имеет место только при наличии зависимости этих условий от природы и деятельности родителей.

Условия развития признаков могут быть внешними или внутренними, и они никогда не могут быть только внешними или только внутренними. Но в генетике установилась не всегда осознанная традиция считать истинной преемственностью исключительно передачу от родителей внутренних условий (факторов) развития признаков потомства — внутренних по отношению к гаметам или по отношению к зародышам в целом. Мы включим в рассмотрение также и те преемственные связи между смежными поколениями, которые охватывают влияния родителей на внешние условия онтогенеза потомков. Совершенно ясно, что при таких влияниях родителей на развитие потомков воспроизводимое в филогенезе сходство должно быть отнесено, в более или менее значительной доле, не за счет „среды вообще“, а за счет предшествующих поколений, т. е. оказывается сходством, преемственно воспроизведенным.

Но считать ли „наследственным“ всякое преемственное воспроизведение в филогенезе старого или нового признака тогда, когда оно установлено только в немногих, непосредственно смежных поколениях? Обычная формулировка наиболее острой генетической проблемы — „передаются ли потомству приобретенные признаки“ — оставляет этот вопрос открытым. Ничем не отражено отношение к этому вопросу также и в наиболее распространенных определениях „наследственности“: „сходство между особями, связанными родством“ (Синнот и Дэнн); „факт сходства признаков и пути их передачи потомству“ (Филиппченко); „сходство между родителями и потомством, поскольку это сходство не зависит от сходства окружения“ (Т. Г. Морган, статья „Heredit“ в Enc. Brit., 1933); наконец, „свойство организмов производить себе подобных“ (Дарлингтон).

Однако на поверку всегда оказывается, что за подобными определениями генетиков скрыто требование непременной длительности преемственного воспроизведения признаков в следующих поколениях (Розенблум, 1926). Все многочисленные, никем не подвергаемые сомнению факты передачи потомству так называемых длительных модификаций объявляются, как правило, не настоящей, „ложной“ наследственностью.

Мало того, весьма часто ослабление нового изменения в потомстве не может быть прослежено по условиям эксперимента или наблюдения:

Известно, что в таких случаях требовалось и применялось испытание на „менделирование“ вновь возникших признаков. Иными словами, за требованием доказать генетическую стойкость благоприобретенных изменений скрывалось, по сути дела, требование доказать, что такие изменения передаются потомству через посредство механизма ядерного деления.

Можно ли сводить все или почти все явления преемственности в филогенезе (при половом размножении) к преемственности хромосом зародышевых клеток? Известно, что именно в этом состоит сейчас главный предмет дискуссии между сторонниками акад. Лысенко и школой Менделя-Моргана. Нетрудно видеть, что генетика названной школы представляет собой в сущности кариогенетику. Напротив, акад. Лысенко и его сторонники отрицают ведущее значение ядерной преемственности, предпочитая говорить пока о зародышевой клетке в целом.

Но, независимо от решения вопроса об относительном значении различных клеточных органелл в процессах передачи потомству клеточных свойств при помощи клеточной преемственности, остается фактом ограничение дискуссии рамками клеточных связей между поколениями. Таким образом, вся генетическая дискуссия попрежнему, как и 80 лет назад, вращается вокруг вопроса о том, что может и что не может быть передано потомству через посредство одних только гамет (или агамет).

Это обстоятельство, разумеется, не случайно. Оно находит свое объяснение в том, что при клеточном (цитогенном) размножении многоклеточных организмов, в частности при всех формах полового размножения, процесс размножения всегда включает в себя образование и обособление зародышевых клеток, а процесс развития новых организмов с этих клеток всегда начинается. Это бесспорно общее явление послужило основой не менее общих для генетиков высказываний об исключительном значении клеточных преемственных связей между поколениями. Узенький клеточный мостик, при всех видах полового размножения, представляется генетикам тем единственным „материальным звеном“, „которое соединяет родителей с потомством“; „через него-то и должно перейти, — прямо пишут, например, Синнот и Дэнн, — все то, что передается из поколения в поколение“. И в умах целого поколения биологов представление о „наследственности“ столь неразрывно связано с понятием о клеточной преемственности, что против такого понимания термина „наследственность“ в настоящее время было бы бессмысленно бороться. Все, что передается потомству помимо зародышевых клеток, тоже называется обычно „ложной наследственностью“ или, в лучшем случае, наследственностью „паратипической“.

Но в первоначальном и наиболее широком понимании „наследственностью“ называлось всякое вообще преемственное воспроизведение сходственных признаков в потомстве. Средства влияния на потомство могут быть самыми различными, и они, конечно, никоим образом не укладываются в узкие „клеточные мостики“ между смежными поколениями. Решение проблемы „наследования благоприобретенных признаков“ и связанной с ней проблемы „переделки природы организмов путем воспитания“ не может быть поставлено в зависимость только от законов клеточной (или даже кариогамной) наследственности. Между тем, в пылу сражений нередко сваливаются в общую кучу самые различные по своей природе способы размножения. Чтобы не повторялись недоразумения с употреблением слова „наследственность“,

целесообразно либо вообще отказаться от этого явно неудачного (А. Томсон, Тимирязев, Лысенко) термина, либо оставить его, в силу укоренившейся традиции, только для обозначения области явлений клеточной преемственности.

Простое слово „преемственность“ мы будем применять и в дальнейшем, чтобы не вводить новых терминов. С этой точки зрения, „наследственность“ в обычном смысле слова мы будем рассматривать лишь как одну из форм филогенетической преемственности.

3. ГЛАВНЫЕ ФОРМЫ ПРЕЕМСТВЕННОСТИ

А. Прямая преемственность

Наиболее простая форма размножения — простое деление такого живого тела, которое при делении теряет в основном только количество, т. е. живого тела, представляющего собой еще только переход к организованной совокупности, относительно простое скопление компонентов. Такими были, вероятно, первичные живые тела; но и в современную нам эпоху сохранились подобные совокупности простых или сложных компонентов, по поводу которых нельзя иногда сказать, что они такое — скопления нерасходящихся после размножения организмов или организмы более высокого порядка (например, колонии некоторых бактерий, некоторые вольвоксовые, колонии некоторых гидроидных полипов и пр.). Правда, размножение большинства из таких мало связанных в единое целое образований уже не всегда происходит путем простого деления; но возможность такого деления, как правило, сохранена, и после деления расходящиеся части вновь восстанавливают утраченное путем простого количественного, увеличения массы или числа компонентов. Легко видеть, что простое деление таких живых образований в сущности не прекращает существования „особи“ и что здесь нет еще отношения „родителей“ и „потомства“. Здесь нет еще, следовательно, различия между онтогенезом и филогенезом — отношение между онтогенезом и филогенезом есть простое тождество: рост переходит в размножение, размножение переходит в простой рост.

Простое деление свойственно также и более организованным, более целостным живым телам, — например, многим одноклеточным. Известно, что при простом делении клетки часть клеточных органелл прямо переходит к образовавшимся в результате деления особям. Такие органеллы часто не исчезают, не перестраиваются, а продолжают существовать непрерывно; непрерывно продолжают существовать и некоторые их благоприобретенные изменения. Нельзя не признать, что такого рода преемственность есть прямая преемственность (это определение более точно, чем предложенное Тимирязевым: „простая наследственность“).

Но чем выше степень организованности, расчлененности живого тела, тем менее возможно простое деление. Мало того, вновь образующиеся путем деления части уже в силу самого факта деления получают не все из того, чем обладала разделившаяся особь (например, только половину пластид или ресничек). Недостающее должно быть восстановлено заново. Размножение поэтому всегда связано с регенерацией, преемственность прямая — с передачей непрямой, с передачей не признаков как таковых, а только условий воспроизведения, развития признаков. Повышение степени организованности живых тел (в интересующем нас отношении) приводит к тому, что развитие их все менее исчерпывается явлениями количественного усложнения.

Чем незначительнее (относительно) отделяемая при размножении часть организма, тем полнее разграничиваются друг от друга развитие индивида и порождение потомства. Почти все бактерии, повидимому, способны образовывать споры. Большинство жгутиковых делится в состоянии движения; но у многих существует чередование периодов развития и размножения, и это было, вероятно, всеобщим явлением, пока, наконец, в одном и том же организме не обособились органы (органеллы) и процессы, поддерживающие в основном жизнь индивида, и органы и процессы, поддерживающие в основном существование вида.

Такое обособление, несомненно, создало в жизни организмов двойственность. За эту двойственность, однако, несколько не ответственны Нэгели и Вейсман. Разумеется, нельзя отрывать друг от друга, например, сому и гонады многоклеточного животного совым размножением; но при всем их единстве (так, соматические органы играют важную роль в процессах порождения потомства, гонады — в индивидуальном развитии) они остаются бесспорными противоположностями. Именно благодаря взаимопроникновению их функций и могла столь отчетливо оформиться противоположность этих функций, и эта противоположность достигает иногда степени прямого, грубого антагонизма: у многих животных и растений процессы порождения потомства вызывают гибель родительского организма. Недостаточно также произнести слово „бегония“, чтобы исчезла действительная обособленность клеток „зародышевого пути“: и у растений, и у животных зародышевый путь в одинаковой мере не существует и существует. Он не существует как независимая ветвь филогенеза клеток, для которых сома — только футляр; но он существует как органический момент жизни особей и вида, не сливающийся с прочими моментами в неразличимом тождестве. У бегонии начало новому организму дает иногда и соматическая клетка, но у всех покрытосеменных, имеющих значение в практике сельского хозяйства (в частности, у пшеницы), существует непрерывная последовательность делений клеток меристемы конусов нарастания (стеблей или также и корней), образующая вполне четко выраженный „зародышевый путь“.

Вместе с тем у большинства растений и у многих низших животных соматические клетки сохраняют возможность участия в размножении; нередко одновременно используются два способа размножения — половой и вегетативный. Но из этого факта следует только один вывод: растения и низшие животные не представляют собой в сущности „неделимых“, многие из них суть тела „индивидуальные“ (Тимирязев). Пресноводную гидру можно протереть через сито, и многие из клеток и групп клеток воспроизведут новые особи. Аналогичные факты известны и для ранних стадий развития многих высших животных (blastomeres, искусственно разъединенные, развиваются порознь в целые организмы). Это означает, что низшие организмы и низшие стадии развития всегда связаны с низким уровнем целостности, организованности, — ничего более, ничего менее. К вопросу о существовании зародышевого пути указанные категории фактов не имеют отношения, если только не превращать обособленность зародышевых клеток в фетиш и во всеобщий закон филогенеза.

Онтогенез и филогенез обособляются наиболее полно тогда, когда многоклеточные организмы становятся все более высокоорганизованными, все более целостными, а их размножение продолжает оставаться процессом размножения и обособления клеток, выбрасываемых затем во внешнюю среду, на произвол судьбы.

В. Клеточная преемственность (в филогенезе многоклеточных)

Вот здесь-то, действительно, единственным материальным звеном, соединяющим смежные поколения, оказываются зародышевые клеточки. Очевидно, что в таких случаях влияние родителей на потомство ограничено теми воздействиями, которые вообще может оказать многоклеточный организм на клетку и клетка — на развитие многоклеточного организма.

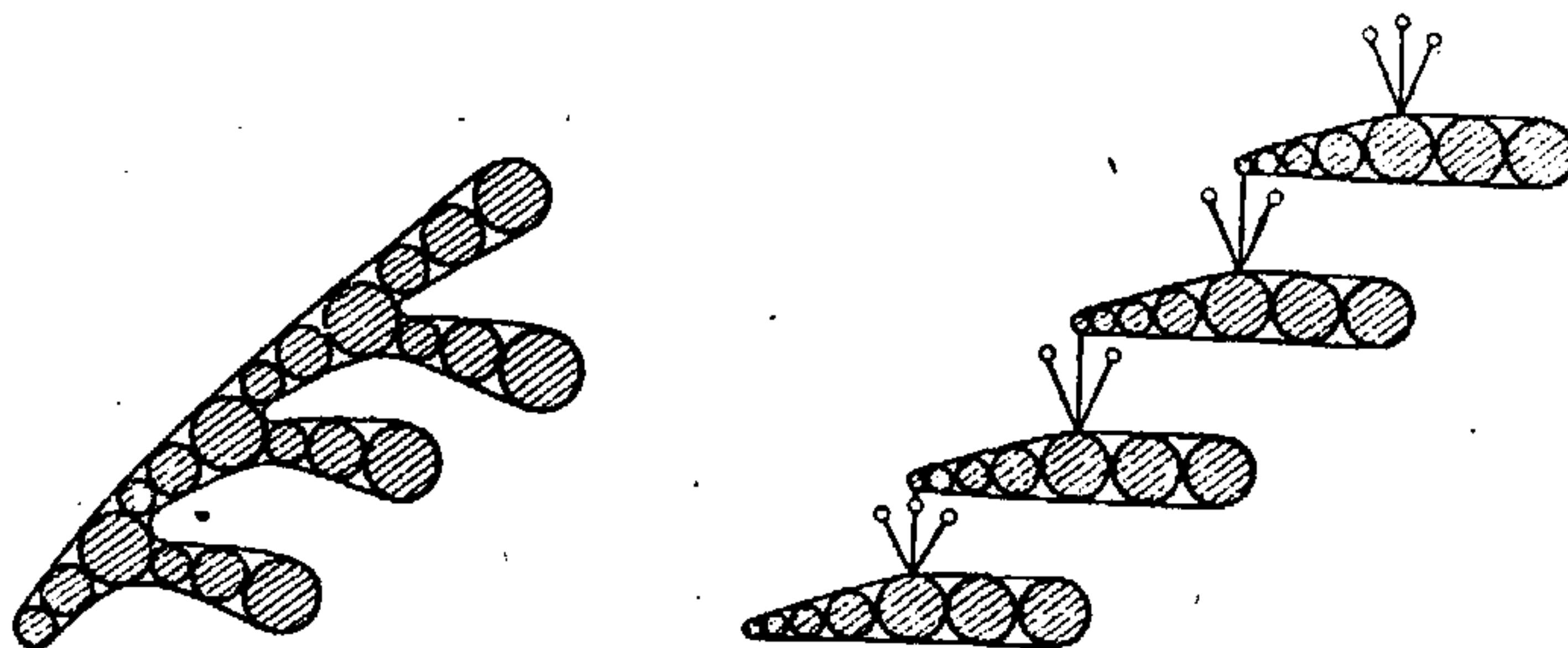


Рис. 1. Структура филогенеза при простом делении (слева) и при клеточном размножении высших растений и животных

Оба вопроса относятся к категории отношений между организованной совокупностью и ее компонентами, между сложно организованным „целым“ и „частью“.

В общей форме подход к этой области проблем давно найден диалектическим материализмом — задолго до того, как над ней стали мучиться и умствовать невежественные в философии биологи и естествоиспытатели буржуазных стран, адепты „организизма“, „холизма“, „эмержентизма“, „эволюционного натурализма“¹. Весь многовековой опыт научного познания заставляет признать необходимость внимательно отнестись к неизбежным различиям между процессами, протекающими в организованной совокупности клеток, и процессами, протекающими в отдельных клетках. Никакого сверхестественного „фактора целостности“, конечно, не существует; целое не больше своих частей, взятых вместе, оно и есть эти части в их реальном единстве; мало того, нельзя познать единство целого, не познав образующих его частей и отдельных взаимодействий между ними; но при всем том остается бесспорной разнокачественность изменений организма или сложного органа в целом — и его клеточных компонентов.

Поэтому невозможно не признать, что изменения признаков организма или системы органов в целом (например, изменения сложных сочленений костей, изменения поверхностей соприкасающихся органов или изменения сочетаний рефлексов) не могут быть равноценным образом отражены в изменениях зародышевых клеток, как бы хитроумно эти клетки ни были устроены. Напротив, в тех случаях, когда изменяются непосредственно клеточные или биохимические признаки

¹ В нашей литературе эти течения освещены весьма неполно. Ознакомиться с ними можно по следующим работам: Ritter and Bailey, 1928; Smuts, 1931; Meyer A., 1935; Morgan C. L., 1925, 1927; Wheeler, 1928, 1929a, 1929b; Sellars, 1922, 1929, 1932; Jennings, 1927, 1930; Parker, 1924; Bertalanffy, 1932; Haldane, 1921, 1931, 1932, 1934.

родителей (например, возникновение иммунитета путем образования антител, изменения пластид, пигментов, часто охватывающие всю ткань данного рода и потому также имеющие значение признаков организма), — в таких случаях, но только в таких, нет никакой принципиальной невозможности равноценного отображения изменений родительского организма в изменениях зародышевых клеток. Разумеется, всякие изменения организма связаны с непосредственно клеточными и биохимическими изменениями и потому, при наличии соответствующих условий, могут действовать на зародышевые клетки; надо, однако, не забывать, что изменения организованной совокупности как целого несводимы к изменениям компонентов (клеток), а только изменения второго типа могут найти себе равноценное, равносущное (адекватное) отображение в изменениях зародышевых клеток.

И факты полностью подтверждают эти теоретические выводы. Никаких готовых зачатков в зародышевых клетках не оказалось. Попытки доказать наличие „адекватной соматической индукции“ через посредство гамет для комплексных изменений (например, условных рефлексов) неизменно терпели неудачу (Мак-Дугалл продолжает, впрочем, публиковать сообщения о своих опытах с крысами, несмотря на все выдвигавшиеся против них возражения). Совершенно ясно, что передаваться через гаметы могут только цитофизиологические и биохимические условия развития способности образовывать те или иные комплексные признаки, — условия, неравносущные не только самим признакам, но и этой способности. В то же время известно, что через гаметы (и особенно через яйцеклетку), действительно, передаются потомству — по крайней мере в смежном поколении — многие важные изменения тела родительского организма, представляющие собой непосредственно-клеточные и биохимические изменения, например, приобретенный иммунитет к некоторым болезням (Needham, 1931), изменения пластид и свойств протоплазмы. На яйцеклетке отражается также простая мощность нутритивных ресурсов материнского организма, что не остается без влияния на развитие потомков (см. след. раздел).

Другой вопрос — какие из компонентов клеток легче изменяются под влиянием клеточных и биохимических изменений родителей; этот вопрос очень важен (так как от лабильности или константности процессов и структур в зародышевой клетке зависит генетическая стойкость передаваемых изменений); но здесь он должен быть оставлен, к сожалению, в стороне. Что касается цитоплазматической (и особенно „пластидной“) преемственности, то относящиеся к ней факты не вызывают сомнений, хорошо известны и не нуждаются в специальном напоминании: в последнее время они оказались в сфере внимания даже и „генной“ генетики.

Вопрос о роли изменений зародышевой клетки в онтогенезе многоклеточного (высокоразвитого) организма решается совершенно аналогично, с помощью тех же бесспорных положений о качественной неоднородности изменений организма как целого и изменений клеток или клеточных компонентов. Факты обязывают признать, что главные признаки высших животных и растений, при развитии из одной клетки, возникают заново в каждом поколении, как результат последовательно

Таблица 1
Зависимость размеров яйцеклеток
от веса лягушки
Rana esculenta (по Нидгэму)

Вес матери, г	Размеры яйцеклеток, мм
34	0,95—0,75
45	1,15—0,95
80	1,25—1,10
120	1,50—1,10

усложняющихся взаимодействий между клетками, тканями и органами, между организмом и средой. Эти возникающие взаимодействия, эти новые внутренние и внешние факторы (условия) развития еще ничем не представлены как таковые в ядре или в протоплазме зародышевой клетки. Пусть даже все ядра всех клеток и синцитиальных образований организма в основном сохраняют свойства ядра зародышевой клетки (что само по себе вероятно, хотя многими оспаривалось); именно эта одинаковость ядерных свойств, при сопоставлении с огромными различиями между клетками, тканями и органами, говорит об ограниченности, о подчиненности роли внутриядерных (и вообще внутриклеточных) процессов во всем развитии сложного многоклеточного организма, в особенности организма с „регуляционным типом“ морфогенеза. Важность этого обстоятельства не осталась незамеченной в кариогенетике (Morgan, 1934), но представители этой генетики, как правило, и до сих пор продолжают называть гены, „частицы“ в хромосомах, главными и контролирующими факторами развития сложного многоклеточного организма. Значит, нельзя не признать, что они продолжают ставить вопрос механистически. Гораздо более ценные в рассматриваемом отношении полу забытые взгляды А. Н. Северцова (Северцов, 1914), развивающиеся сейчас акад. Шмальгаузеном (Шмальгаузен, 1938). Северцов первым из эволюционистов обратил внимание на ограниченность роли зародышевых клеток в онтогенезе многоклеточных животных. Он считал, что главное в развитии таких животных определяется взаимодействиями между тканями и органами. К подобному выводу пришли, опираясь на огромный материал экспериментальной эмбриологии, Дж. Гексли и де-Бер (1936).

Тем не менее и этот второй вопрос не должен решаться огульно, без учета природы самих признаков развивающегося многоклеточного организма. Подчиненное, ограниченное значение клеточных свойств в онтогенезе не мешает зародышевой клетке, действительно, определять важные цитофизиологические и биохимические свойства организма, особенно на самых ранних этапах морфогенеза и на этапе окончательной гистологической дифференцировки тканей. Для растений, развитие которых, часто идет путем последовательного образования органов из меристемы конусов нарастания, свойства и изменения меристематических (следовательно, зародышевых) клеток имеют особенно большое значение¹. Для животных с „мозаичным“ типом дробления и „детерминированным“ развитием значение непосредственно клеточных и биохимических признаков тоже относительно велико; для животных, которым присущ „регуляционный“ тип развития, значение таких признаков относительно менее важно; но в обоих случаях необходимо учитывать не только действительную ограниченность роли изменений гамет, но и их действительное участие в изменениях организма или системы органов в целом. Гетеротрансплантации дают здесь достаточно показательные результаты, равно как и реципрокные скрещивания (например, Correns, 1924, Hamburger, 1936).

¹ Было бы неправильно сводить стадии развития, например пшеницы, к изменениям клеток меристемы конуса нарастания стебля. Вместе с тем, как полагает акад. Лысенко, прохождение первой стадии подготовки растения пшеницы к плодоношению есть, в основном, изменение непосредственно-клеточного характера. Способность проходить стадию яровизации при новых, измененных условиях есть тоже клеточное изменение. А от клеток меристемы одного поколения к меристеме следующего поколения тянется прямая цепь клеточных делений. Следовательно, знаменитый опыт с „кооператоркой“ не может быть опровергнут отрицанием „адекватной соматической индукции“, — но не может быть также и доказательством ее наличия: речь идет здесь об изменениях клеток зародышевого пути, а не об изменениях листьев, корней или растения в целом (Лысенко, 1933).

С. Преемственность при яйцевых и семенных связях

Так обстоит дело тогда, когда единственным связующим звеном между смежными поколениями многоклеточных служит только отдельная клетка.

Поскольку, однако, родители часто продолжают существовать и после образования зародышевых клеток, в ходе эволюции, под направляющим влиянием естественного отбора, развились многообразные способы использования их зрелой мощности для помощи относительно очень слабым зародышам, для лучшего обеспечения развития каждого из потомков.

Но при этом неизбежно должно было происходить расширение взаимодействий, связей между смежными поколениями. В соответствии с этим расширением филогенетических связей возрастали и возможности влияния на зародышей или детенышей в процессе их развития.

Снабжение яйцеклетки дополнительными запасами веществ представляет собой в основном лишь количественное расширение вторично-плазматической преемственности. Но превращение яйцеклетки в яйцо или семя дополняет эту расширенную („материнскую“, „цитоплазматическую“) преемственность влиянием родителей на важные экологические условия эмбриогенеза. Здесь надо отметить изоляцию от среды обитания вида, — что возможно, разумеется, только при дополнительном снабжении зародыша запасами более или менее подготовленной к усвоению пищи.

Ясно, что дополнительное снабжение запасами веществ сверх того, что передается через собственно зародышевую плазму, есть дополнительная возможность цитофизиологических и биохимических влияний на развивающийся организм — влияний со стороны сомы (вегетативных органов) материнского организма непосредственно на сому зародышей (на вегетативные органы прорастающих семенных растений).

Таким образом, на ряду с преемственностью зародышевых клеток, при яйцевых и семенных связях между поколениями устанавливается новая, соматическая, преемственность.

Средство влияния изменений родительского (материнского) организма здесь попрежнему сохраняет, в основном, цитофизиологический и биохимический характер. Поэтому все сказанное относительно ограниченности возможностей адекватной соматической индукции через посредство гамет сохраняет свою силу.

Тем не менее имеющийся материал, при всей его неполноте, заставляет признать, что практическое значение этих дополнительных соматических связей (особенно у растений) весьма велико и вовсе не ограничивается у растений „миллиграммами“ прибавки к урожаю, как выразился однажды акад. Лысенко, когда перед ним (в присутствии нескольких студентов МГУ и проф. Презента) были изложены высказанные здесь положения. Позднее, работой одного из сотрудников акад. Лысенко (Соколенко, 1938) было показано, что не миллиграммы, но центнеры прибавки к урожаю получаются при учете роли эндосперма в развитии злаков; а большее количество и лучшее качество запасных питательных веществ в семени (и не только в эндосперме) зависят, разумеется, от условий развития материнского растения и от его нутритивных ресурсов. П. И. Греков (1939) простым способом увеличивал запасы, находящиеся в распоряжении проростков некоторых сортов пшеницы, приклеивая к срезанной зерновке вторую, лишенную зародыша. В первом поколении общий вес собранных зерен оказался в ряде случаев увеличенным более чем на 50%; во втором поколении (доклад в Институте физиологии растений АН СССР, 1939) общий вес собранных зерен получил — без повторения указанного воздействия на проростки — новое приращение (на 120%). Этот результат

настолько поразителен, что полагаться на него можно будет, конечно, лишь после всесторонней проверки и продолжения опытов, имеющих некоторые методические погрешности.

Но особая способность растений к филогенетически стойким изменениям, приобретенным под влиянием изменений окружающих условий, подтверждалась неоднократно, — например, замалчиваемыми почему-то опытами Лесажа (Lesage). Жеруха (*Lepidium sativum*), выращенная на протяжении двух поколений под парниковой рамой, в определенных условиях, дает потомство, обладающее значительной скороспелостью при выращивании в нормальных условиях, причем это новое свойство без заметного ослабления воспроизводилось в шести поколениях, при высе-вании в различное время и в различных широтах (Lesage, 1926а, 1928, 1929). Накрывание парниковой рамой производилось вначале только для предохранения от попадания дождя, — в опытах по влиянию солености воды на развитие потомства того же растения. Эти опыты остаются, насколько нам известно, единственным вполне точно установленным фактом, относящимся к соматической преемственности у покрытосеменных (Lesage, 1926б).

Оказалось, что соленость воды вызывает у потомства ряд изменений, воспроизводимых по крайней мере в четырех поколениях (дальнейших сведений мы пока не нашли в литературе), но сразу исчезающих при выращивании зародышей, изолированных от семядолей.

Метод исследования преемственности у семенных растений путем контрольного выращивания изолированных от семени зародышей заслуживает широкого применения. Теоретическое значение его понятно; практическое заключается не только в точном выяснении путей влияния на потомство подопытных растений, но также и в новых возможностях гибридизации: нередко гибридные семена бракуются вследствие полной их невсхожести, которая в известной доле может быть следствием отрицательного воздействия триплоидного эндосперма на жизнеспособные сами по себе зародыши. Лайбах (Laibach, 1929) исследовал с помощью такого метода не дававшие проростков гибридные семена льна, получив новый ценный сорт со вполне всхожими в дальнейшем семенами. Методика выращивания зародышей вне семени разработана впервые Дитрихом (Dietrich, 1924).

Наконец, можно было бы привести немалое число косвенных или не вполне проанализированных данных, с достаточной ясностью подтверждающих вывод о существовании и важном значении соматической преемственности у покрытосеменных. Примеры такого рода очень показательны в работах Мичурина (1934). Мало того, здесь следует отметить не только преемственность запасов семени, но и возможность прямых влияний материнского организма на развивающийся зародыш. Все это заставляет подвергнуть сомнению некоторые результаты реципрокных скрещиваний у покрытосеменных, приписываемые без достаточного анализа „цитоплазматической наследственности“. Несмотря на то, что эндосперм, в сущности, до известной степени изолирует зародыш (Schnarf, 1927—1929) от сосудистой системы иуцеллуса, вряд ли можно не согласиться с тем, что материнское растение из поколения в поколение служит у покрытосеменных тем, что Мичурин удачно называл „ментором“. В этом отношении связи между поколениями у покрытосеменных подобны соматическим связям у живородящих животных.

В яйцах животных, напротив, развитие зародышей происходит, как правило, только после выбрасывания яиц.

Эмбриологи не называют яйцо „зародышевой клеткой“. Впрочем, здесь, как и всюду среди живых тел, существует множество переходных

и уклоняющихся форм. Мы не станем останавливаться на их обзоре. Отметим, что и в пределах чисто количественного расширения вторично-плазматической преемственности это расширение придает ей, естественно, еще более ощутимое значение. Но и количественное, казалось бы, изменение запасов желтка сильно меняет характер развития зародышей. Так, сезонное увеличение количества желтка в яйцах рака *Palaemonetes* приводит к выпадению некоторых стадий эмбриогенеза (Жиар, по В. Шимкевичу). Вполне аналогичные факты известны относительно икринок некоторых видов амфибий (Ежиков, по А. М. Сергееву, 1939), у которых, говоря точно, стадии эмбриогенеза не выпадают, а лишь проходятся внутри икринок (Сергеев, 1939). Искусственное уменьшение количества желтка у некоторых костистых рыб приводит к тому, что рыбы остаются карликовыми (С. Г. Крыжановский, любезно разрешивший сообщить неопубликованные данные); у кур, повидимому, существенное уменьшение количества желтка не оказывает такого влияния на развитие эмбрионов и цыплят. Гораздо большее значение имеют биохимические изменения запасов, отложенных в куриных яйцах: мы уже приводили некоторые примеры из сводки Нидгэма (1931). У птиц и рептилий имеет нутритивное значение также и состав одной из оболочек, которая отчасти снабжает эмбрион кальцием (Сергеев, 1940). С другой стороны, неоднократно отмечалась гораздо меньшая податливость животных внешним влияниям; в то же время окружение зародышей оболочками изолирует их в той или иной мере не только от среды обитания вида, но и от влияний со стороны материнского организма (что имеет значение на первых этапах развития яйцеживорождения). Поэтому приходится признать, что изоляция зародышей животных от их среды способствует скорее относительному увеличению роли зародышевой плазмы в онтогенезе, содействует наименее искаженному выявлению заложенных в ней (следовательно, в клетках зародыша) возможностей.

D. Физиологическая преемственность (у живородящих животных)

Живорождение встречается у животных в самых разнообразных систематических группах. В полном изложении следовало бы, конечно, сделать обзор различных форм живорождения и соответствующих им различных связей между материнским организмом и зародышами. Известно, что высшим анатомическим выражением таких связей явилось развитие плаценты, которому предшествовало (у позвоночных) яйцеживорождение, сохранившееся и поныне во многих филогенетических ветвях, — часто обратимое. У беспозвоночных плацента встречается редко, а у насекомых только в виде исключения; среди позвоночных плацента характеризует собой целый класс, имеющий для нас наибольшее познавательное и практическое значение. Но именно поэтому относящиеся к плаценте млекопитающих общие сведения не нуждаются в повторном изложении. Достаточно отметить, что кровь матери, единственный источник питания и важнейшее средство обмена веществ зародыша, отделена от кровеносной системы последнего тканевым барьером. Таким образом, имеет особое значение вопрос о проницаемости плаценты.

Здесь очень важно учитывать то обстоятельство, что у млекопитающих проницаемость плаценты прогрессивно возрастает — как в филогенезе, так и при переходе к поздним стадиям развития плода.

Количество тканевых мембран, изолирующих кровь матери от крови зародыша, различно у различных видов.

С этими различиями почти полностью согласуются данные о проникновении веществ через плаценту, приводимые здесь в несколько видоизмененном извлечении из соответствующей таблицы „Химической эмбриологии“ Нидгэма. Необходимо отметить проникновение гормонов и некоторых высокомолекулярных продуктов межтканевого обмена веществ.

Ясно, что при такой форме соматической (физиологической, гуморальной) преемственности возможности влияния изменений тела матери на изменения тела потомка гораздо богаче, многостороннее, чем при яйцевых связях. Запасных питательных веществ в яйцах млекопитающих становится в ходе эволюции все меньше, пока яйцо не превращается снова в яйцеклетку (дробление и гаструляция), однако, продолжают сохранять следы

<u>Типы плацент</u>	<u>Материнская кровь</u>	<u>Материнский эндотелий</u>	<u>Материнская соединительная ткань</u>	<u>Материнский эпителий</u>	<u>Эпителий зародыша</u>	<u>Соединительная ткань зародыша</u>	<u>Эндотелий зародыша</u>	<u>Кровь зародыша</u>	<u>Примеры</u>
Эпителиохориальная	+	+	+	+	+	+	+	+	Свинья, лошадь
Синдесмохориальная	+	+	+	-	+	+	+	+	Корова, овца, коза.
Эндотелиохориальная	+	+	-	-	+	+	+	+	Собака, кошка
Гемохориальная	+	-	-	-	+	+	+	+	Человек, обезьяна, мышь, крыса, крольчиха (ранн.)
Гемо-эндотелиальная (по Моссману)	+	-	-	-	-	-	-	+	Морская свинка (?), крольчиха (позн.)

Таблица 2. Конструкция плаценты у млекопитающих (по Нидгэму)

приспособления к условиям развития в яйце). Зато все многообразнее и теснее становится физиологическая связь между матерью и зародышем на всем протяжении его развития. В сущности здесь можно было бы говорить о пути доказательства так называемой „мерогенной соматической индукции“. Известно, что продукты тканевого обмена веществ действуют стимулирующим образом на развитие одноименных тканей, проникая через плаценту в большем количестве при усиленном функционировании тканей материнского организма, специфически действующие метаболиты могли бы вызвать тоже усиленное развитие соответствующих тканей зародыша (на подходящих стадиях его развития).

Плацента, однако, допускает в кровь зародыша отнюдь не все продукты тканевого обмена. Не все метаболиты проникают через тканевые барьеры и в кровь матери, а если проникают, то не все из них достаточно устойчивы. Изменения тканевого обмена не могут отобразить вполне адекватно изменения организма или сложного органа в целом. Не могут они, следовательно, и воспроизвести в зародыше соответствующие изменения тела матери. Наконец, усиленное функционирование эндокринных желез матери, как правило, вызывает (временную, но не остающуюся, вероятно, без последствий) гипофункцию и недоразвитие одноименных желез зародыша.

Вместе с тем нельзя не признать, что при наличии прямых физиологических связей между самой матери и самой зародыша возможности в рассматриваемом отношении все же несравненно больше, чем в случаях

	Типы плацент	Протеин	Токсичн. стаблн. и дифтерии	Псевдоглобулины	Антитоксичн. стаблн. и дифт.	Розл. анти- токсичн.	Агглютины	Гемоглобин и протеопигмент	Трипан-блоч	Лептоны	Тироксин	Инсулин	Другие гормоны	Аминокислоты	Солищляты натрия и калия	Иодиды калия и натрия	Фосфор	Соли минер. кислот	Этиловый спирт	Фенол	Эфир	Хлороформ	
Эпите- дилого- риальн.	Животное																						
	Свинья																						
Синесмо- хориальн.	Лошадь																	+					
	Корова																						
Энд- хориальн.	Овца																						
	Коза															+							
Гематориальная	Собака																						
	Кошка	—																					
Гематогориальная	Человек		+																				
	Крьса																						
	Кролик																						
	Морская свинка																						

Таблица 3. Проницаемость различных типов плацент (по Нидгэму)

взаимодействий между сомой и гаметами. Приведенный материал заставляет признать, что здесь по крайней мере следует искать более широких путей филогенетической преемственности, чем при клеточных и яйцевых связях между поколениями.

Здесь расширяется прежде всего зависимость потомства от нутритивных ресурсов материнского организма. Характерно, что в опытах пересадки яйцеклеток одной породы кроликов в матку самок другой породы (Неаре, 1898) эволюционисты и генетики обратили внимание только на отсутствие изменений окраски шерсти и некоторых других признаков, связь которых с особенностями гамет в настоящее время выяснена с достаточной определенностью. Во всех таких признаках пересадка яйцеклеток (как и яичников у кур и морских свинок) не произвела заметных изменений. И ни в одной из ссылок на опыты пересадки яйцеклеток мы не встретили вполне определенного указания автора на значительные изменения в весе и росте крольчат, выношенных приемной матерью более крупной породы, — изменения, сохранившиеся на всем протяжении их постэмбрионального существования. Животноводы уже давно, конечно, научились со вниманием относиться к состоянию здоровья, росту и питательности самок. Существуют также многочисленные данные о несомненном влиянии пищевого рациона беременных на развитие эмбрионов. Некоторые проявления авитаминоза В₁ оказываются воспроизведенными у ближайших потомков (Черкес, 1939), причем преемственность связывается именно с женской линией (Moore and Plymate, 1932). Правда, Мюллер говорит о влиянии „на половые клетки“. Не будет, однако, излишней тенденциозностью отнести критически к указаниям на передачу через зародышевые клетки большинства подобных физиологических изменений сомы млекопитающих.

Так, при обсуждении известных экспериментов, показавших влияние антител, выработанных в крови самки после введения растертого хрусталика, на развитие хрусталиков ее детенышей, ламаркистами игнорировалась вполне очевидная возможность передачи антител через плаценту.

(Т. Г. Морган). Раунтри и его сотрудники долгое время полагали, что обнаруженное ими возрастающее действие инъекций экстракта зобной железы на последовательные поколения крыс (Rowntree etc., 1935, 1938) передается через обе гаметы. Но в последние годы они пришли к заключению, что для передачи этого влияния (выражающегося в поразительной скорости созревания) необходима только женская линия. Остается открытый вопрос о том, передается ли соответствующее (невыясненное по своей природе) влияние через плаценту или через яйцеклетку; здесь возможно, кроме того, участие обоих этих путей. Влияние на потомство удаления зобной железы привело Раунтри и др. (1936) к выводу о необходимости оперирования и самца и самки.

Трудность вопроса — в недостаточности прямых данных. Лишь в немногих случаях удалось показать, что влияния изменений эндокринной системы матери на эндокринную систему зародыша могут быть адекватными. Удаление щитовидной железы у беременных морских свинок вызывает недоразвитие этой железы у зародышей и детенышей в нескольких поколениях (Marza, 1929). На тех же объектах было показано влияние фолликулина, вводимого в кровь беременных самок (Skowron et Skarzynski, 1933), на ускоренное развитие гонад зародышей (самок). Оба случая противоречат результатам аналогичных опытов на других животных и подтверждают, быть может, мнение Моссмана об особом строении плаценты морских свинок. Зато никаких сомнений не вызывает обильный материал, подтверждающий наличие неадекватных воздействий на зародышей со стороны эндокринной системы самки.

И каковы бы ни были физиологические влияния организма вынашивающей самки, они повторяются обычно из поколения в поколение, с неизбежной необходимостью, — также и тогда, когда у зародышей еще не функционируют их собственные эндокринные железы. Следовательно, невозможно не признать, что гормональные и иные гуморальные воздействия материнского организма на зародышей принимают все более активное участие в процессах морфо-физиологического развития потомства. Изменяясь с изменением внешних условий жизнедеятельности матери, физиологические воздействия на зародышей вызывают изменения потомства, по большей части неадекватные, но адекватные в большей доле, чем влияния, передаваемые только через посредство гамет.

Деляж, Шимкевич, Каннингэм (Cunningham), Хамметт (Hammett) и некоторые другие уже высказывали предположение о возможном участии гормонов в процессах передачи потомству благоприобретенных изменений родителей; но все старания были направлены на поиски доказательства влияния гормонов только через посредство гамет (в чем нет, конечно, ничего невероятного). Всем известный прямой путь физиологической преемственности у млекопитающих оставался вне поля зрения эволюционистов. Ведь это — „ложная наследственность“...

Е. Экологическая и зоопсихологическая преемственность

Между тем обязательная для филогенеза „ложная наследственность“ захватила у высших животных не только период эмбрионального развития, но и область постэмбриональных взаимодействий между смежными поколениями.

Если говорить о лактации, то придется признать, что общие возможности влияния на потомство оказываются здесь еще более ограниченными, чем при связях через посредство плаценты. Но как бы ни были ограничены эти связи, они представляют собой несомненное дополне-

ние к связям плацентарным и клеточным; абсолютное же значение физиологических влияний при лактации может быть отнюдь не малым. Показано проникновение в молоко тироксина, витаминов, веществ, вызывающих „предрасположение“ к раку; общеизвестно отражение на составе молока изменений рациона кормящей матери. А если обратиться к физиологическим взаимодействиям между членами семьи насекомых, например некоторых термитов, то придется признать, что там значение экзогенных физиологических воздействий на развитие особей может превышать значение внутренних условий развития, заложенных в яйце (Эшерих, 1910).

Существенным (хотя относительно и небольшим) значением обладают влияния со стороны родителей и членов группы на собственно экологические условия развития детенышей (птенцов), например обогревание, охрана молоди, при выборе определенных элементов среды (мест гнездования, рода пищи — неподготовленной, физиологически, к усвоению или отчасти обработанной).

Экологическая пластиность животных особенно велика в раннем возрасте. Навязывание потомству определенных видов пищи или мест обитания, несомненно, приводит к закреплению преимущественного выбора пищи и мест обитания в последующих поколениях (Промптов, 1938; Мензбир, 1904—1910; Северцов, 1922), например путем образования в каждом поколении одних и тех же „условных рефлексов“. А изменение рода пищи или условий местообитания до некоторой степени видоизменяет и телесную организацию особей; известно, например, влияние пищи на длину кишечника, на орогование покровных тканей частей пищеварительного тракта. Таким образом, некоторые особенности строения и поведения потомков могут воспроизводиться постоянно (но в каждом поколении заново) под направляющим влиянием членов группы, семьи. Здесь следует говорить, очевидно, об экологической преемственности.

Необходимо при этом учитывать, что для животных с относительно шаблонным поведением („инстинктивного“ типа) роль внутренних для организма причин выбора пищи или других экологических условий остается ведущей, — и она никогда не остается незначительной. Но вместе с развитием способности к индивидуальному обучению, зависящей от развития мозга и от мультифункциональности органов воздействия на внешнюю среду (Дорн, 1937; Северцов, 1934), возрастает, напротив, относительное значение внешних преемственных связей между членами семейно-стадной группы. Отметим, что именно групповое объединение особей послужило основой высшего развития пластичности форм внешней деятельности: глубоко не случайно, что все без исключения животные с высокоразвитой способностью к индивидуальному обучению — это животные в меньшей или большей мере семейные, групповые. В свою очередь, способность к обучению обусловила развитие наиболее эффективных средств группового объединения внешней деятельности особей — соответственно, и наиболее эффективных средств преемственных связей в поведении родителей и потомства. У позвоночных здесь должно быть отмечено развитие косвенного и прямого подражания (Guillaume, 1927), развитие зоологического воспитания в собственном смысле этого слова (Jerkes a. Jerkes, 1929); у людей ко всему прибавляется и становится впоследствии главным моментом преемственность общественного производства, языка, культуры. Интересно, что последний тип преемственности признал не кто иной как Т. Г. Морган (1936), что было вдвое мужественно — в генетике и в Америке. Конн (Conn, 1914) посвятил общественной преемственности специальное исследование,

дающее подчас ценный для биологов материал, но лишенное глубины марксистского анализа.

Возможность обширных и все более значительных влияний со стороны поведения родителей непосредственно на поведение детенышей была оценена впервые Ч. Ал. Морганом (1899). Трудно понять, почему Дж. М. Болдуин (Baldwin, 1911) назвал в 1911 г. эту идею одной из своих наиболее оригинальных идей; в 1902 г. (Baldwin, 1902) тот же автор прямо писал, что взял эту идею от Ч. Ал. Моргана.

Приобретенный групповыми животными в процессе онтогенеза поведения навык может быть, таким образом, прямо передан потомству как непрерывно существующий признак, но не через посредство надклеточных физиологических связей или зародышевых клеток, а при помощи зоопсихологической преемственности, образующей, вместе с экологической преемственностью, новую линию преемственности в филогенезе.

Преемственность навыков, обусловливая воспроизведение в потомстве способов функционирования системы органов поведения, обусловливает тем самым и воспроизведение некоторых признаков телесной организации („синотропы“ американских бихэвиористов). Вместе с тем развитие пластичности форм поведения уменьшает зависимость изменений в поведении от изменений в телесной организации; уменьшается, следовательно, также и зависимость морфо-физиологических признаков потомства от передаваемых изменений в навыках.

И все же влияние изменений в навыках на изменения признаков телесной организации не может вообще исчезнуть. Мало того, известно, что наряду с уменьшением роли дефинитивной функции в морфогенезе позвоночных (Машковцев, 1936) происходят и эмбрионализация (Рогинский, 1933; Шмальгаузен, 1938), и запаздывание в развитии органов. Морфогенез многих важнейших органов внешней деятельности все менее завершен к моменту рождения и к началу периода игры — эмбрионального периода поведения. В особенности важна роль внешней деятельности детеныша (и изменений этой деятельности под влиянием членов группы) в развитии структур центральной нервной системы. Таким образом, значение зоопсихологической (и экологической) преемственности отнюдь не ограничивается сферой собственно поведения, внешней деятельности.

И нетрудно видеть, что при достаточном развитии такой преемственности снова возникает единство филогенеза и онтогенеза, обогащенное всем содержанием прогрессивной эволюции полового размножения позвоночных. Это новое отношение между филогенезом и онтогенезом выражается в том, во-первых, что реальным „живым целым“ оказывается уже не многоклеточная особь, а семейно-стадная группа, и в том, во-вторых, что непрерывное существование такого живого целого (более высокого порядка организованности) связано с непрерывной сменой поколений многоклеточных организмов. Наиболее яркое и окончательное отождествление филогенеза многоклеточных и онтогенеза группового объединения произошло при превращении семейной группы одного из видов третичных антропоидов в кровородственную группу людей — род.

Даже столь краткий и неполный обзор позволяет видеть, что у многих растений и животных (с половым размножением) филогенетическая преемственность не ограничивается преемственностью зародышевой плазмы. У таких организмов существует и заслуживает серьезного внимания не только клеточная, но и соматическая (биохимическая и физиологическая), а также экологическая преемственность, дополненная у позвоночных особенно важной зоопсихологической преемственностью.

Сопоставление главных форм преемственности может быть представлено в преобразованной схеме Вейсмана — Вильсона (Вильсон, 1936).

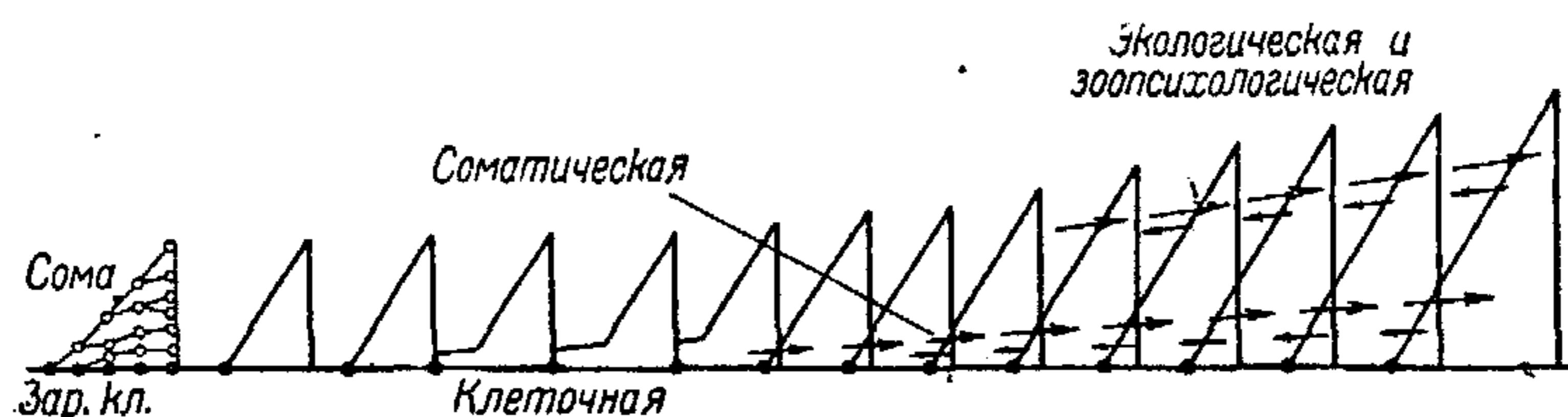


Рис. 2. Главные линии филогенетической преемственности

4. Эволюционное значение дополнений к преемственности гамет

Существование дополнений к „генным“ и вообще клеточным преемственным связям — факт, достаточно хорошо известный. Но именно общизвестность этого факта заставляет с особым вниманием отнести к доказательству его действительного эволюционного значения. Ведь все, что было сказано относительно соматических, экологических и зоопсихологических дополнительных связей между поколениями, — известно; почему же в курсах генетики и общей биологии постоянно встречаются недвусмысленные, черным по белому написанные заявления об исключительной роли гамет в настоящей „биологической наследственности“ при половом размножении? Почему все споры между так называемыми моргано-вейсманистами и так называемыми механо-ламаркистами так упорно сосредоточиваются вокруг преемственных связей через посредство одних только зародышевых клеток? Почему почти совершенно не были использованы те явные возможности адекватной соматической и даже зоопсихологической индукции, какие присущи описанным дополнительным преемственным связям?

Часть вины следовало бы возложить на Дарвина, который заставил химических депутатов от клеток — „геммулы“ — путешествовать сначала в гаметы и только оттуда — в соответствующие ткани потомков. Дарвина интересовало, однако, лишь общее в преемственности при половом размножении, а процессы образования и слияния гамет представляют собой, действительно, то общее, что можно выделить, путем отсечения несходного, во всех формах полового размножения. С этой точки зрения можно было бы и оправдать ограничение поля зрения, если бы исчезающие различия преемственных связей (при половом размножении) сводились по своему значению к простым видовым особенностям.

Но кажется несомненным, что обрисованные ранее различия в формах филогенетической преемственности, даже и при половом размножении, далеко выходят за пределы простой специфичности. Эти различия, в наиболее крупных градациях, по сути дела оказываются этапами прогрессивной эволюции преемственных связей при гетерогамии. Следовательно, ограничение проблемы преемственностью клеток зародышевого пути лишает обсуждение, прежде всего, историчности.

Другим аргументом в пользу такого ограничения служит обычно то обстоятельство, что изменения, передаваемые дополнительными надклеточными (надгенными) путями, это — изменения генетически нестойкие — „модификации“ и „длительные модификации“. В силу своего преходящего характера модификации не имеют, якобы, серьезного эволюцион-

ного значения. Не имеют, по мнению сторонников такой точки зрения, эволюционного значения и соответствующие виды преемственности.

Заметим, что в настоящее время уже не приходится доказывать, что эволюционное значение приобретенных самой (и психикой) изменений может и не быть связанным с их генетической стойкостью. Нестойкие изменения признаков иногда связаны с константными признаками так, что в отсутствии данных „модификаций“ стойкие изменения оказываются гибельными или вообще не воспроизводятся (Кирпичников, 1935). Будучи биологически целесообразными, модификации могут даже и закрепляться — путем „совпадающего“ или „органического“ отбора (Baldwin, 1902; Morgan C. L., „Mental factors“) „генокопий“ (Шмальгаузен, 1938), т. е. путем замены внешних факторов, вызывающих модификации, факторами зародышевой клетки, первичными и внутренними для онтогенеза. Нетрудно видеть, что процессы косвенного и совпадающего отбора генетически стойких изменений признаков должны были иметь место и при превращении необязательных (факультативных) надклеточных преемственных связей в совершенно обязательные, неотъемлемые моменты филогенеза многих растений и животных.

Непостоянство среды обитания вида последователями Вейсмана обычно преувеличивается. Биосфера и „биоценозы“ часто на протяжении целых геологических эпох изменяются в одном и том же направлении; связанные с этими изменениями модификации могут не угасать, а, напротив, усиливаться и наслаждаться друг на друга. Здесь важно, конечно, чтобы процессы косвенного и совпадающего отбора успели привести к невозможности отсутствия модификации или к ее преемственному закреплению путем замены внешних факторов внутренними. Нельзя было бы, однако, отрицать и наличие быстрой изменчивости многих условий среды обитания. С этой точки зрения, расширение филогенетических преемственных связей имеет то значение, что оно до известной степени амнистирует филогенез от среды обитания отдельного поколения. Среда филогенеза в целом оказывается более постоянной благодаря постоянному влиянию родителей на условия развития смежного поколения. Очевидно, что процессы отбора генетически стойких изменений при этом ускоряются.

Но установленное палеонтологией бесспорное ускорение эволюции позвоночных вообще вряд ли может быть объяснено, если ограничиваться учетом только генетически стойких и притом только клеточных изменений. Мы оставляем в стороне вопрос о природе таких изменений. Ускорение эволюции животных возможно, очевидно, при наличии одного из следующих условий: 1) возрастание частоты возникновения новых жизнеспособных изменений, преемственно воспроизводимых в потомстве; 2) уменьшение интенсивности процессов элиминации (которое может перекрывать уменьшение лабильности признаков гамет, пластичности морфогенеза и онтогенеза психической деятельности) и 3) расширение и обогащение средств преемственного закрепления новых изменений в потомстве. Для объяснения ускорения эволюции позвоночных кариогенетика и последователи ее в этом вопросе обращаются к генотипической изменчивости (как это сделал недавно Г. А. Машталлер, 1938) и могли бы опираться также на ослабление элиминации. Но абсолютная частота возникновения полезных изменений хромосом (генов) в филогенезе млекопитающих не возрастает, а уменьшается: взаимозависимость признаков при усложнении морфогенеза возрастает, вследствие чего жизнеспособные изменения генотипа возникают в меньшем числе (Шмальгаузен, 1938), несмотря на ослабляющее вредность мутаций влияние диплоидности (Шапиро, 1938); допустив, тем не менее, одинаковый процент

мутирующих генов (и мутантов с полезными изменениями) в самых различных видах высших и низших позвоночных, все же придется признать неизбежность замедления темпа мутирования (Шапиро, 1938), так как смена генераций у высших позвоночных происходит реже; наконец, особой в популяциях тоже становится все меньше (С. Северцов, 1937). Правда, вместе с этим ослабляется интенсивность элиминации, в основном благодаря „заботе о потомстве“ и высшему развитию способности к обучению — приспособлению посредством быстрых изменений в поведении. Надо было бы решить вопрос о том, какое из этих влияний перевешивает — ускоряющее или замедляющее. Но поскольку у млекопитающих существует третье условие ускорения эволюции, никакое объяснение не может быть полным, если оно игнорируется.

Необходимо вспомнить также, что не только преемственность, но и сама изменчивость эволюционирует в ходе эволюции животных и что она отнюдь не ограничивается изменчивостью гамет или морфо-физиологических признаков. Эту мысль подчеркивал морфолог А. Н. Северцов (1914, 1922), но она оказалась основательно забытой, пока И. И. Шмальгаузен не привлек снова внимание к этому важнейшему моменту. Однако и в работе последнего источники эволюционной изменчивости сводятся, правда, лишь в конечном счете, к тем же мутациям и перекомбинациям генов.

Между тем отбор мутаций может быть совсем обойден при закреплении в потомстве генетически нестойких изменений признаков — благодаря прогрессивному развитию дополнительных связей между поколениями. Так, зародыши (часто и детеныши) млекопитающих (и птиц) еще не обладают внутренними условиями „теплокровности“ и даже теряют то, чем обладали в этом отношении их предки; вместе с тем их развитие из поколения в поколение испытывает на себе модифицирующее влияние высокой температуры, сообщаемой телом матери (у птиц — иногда и отца). Еще более четкие примеры можно привести из области зоопсихологических преемственных связей. Ясно, что при таких связях возможности преемственного закрепления приобретенных признаков в потомстве уже не исчерпываются возможностями косвенного или совпадающего отбора мутаций. Пусть некоторые влияния тела и поведения родителей на потомство всегда остаются генетически нестойкими и не закрепленными совпадающим отбором; зато повторение таких влияний (соответственно — изменений) приобретает в ряде случаев филогенетическую стойкость.

И только при таком расширении средств влияния на потомство для эволюции не пропадает возросшая пластичность признаков телесной организации и поведения. Все более быстрые изменения позвоночных (в ответ на быстрые изменения среды) получают все более полные возможности преемственного закрепления (воспроизведения) в потомстве.

Поэтому прогрессивная эволюция преемственности млекопитающих есть неотъемлемое дополнение к прогрессивной эволюции их изменчивости. Вопрос об эволюционном значении модификаций не может иметь единого ответа для всех и всяких форм животных с половым размножением.

Остается рассмотреть еще одно существенное возражение, нами отмеченное. Возражение это состоит в том, что все влияния родителей (членов группы) на развивающийся организм гораздо менее важны, чем факторы (условия) развития, передаваемые через гаметы: внешние условия лишь модифицируют особенности организма (Conclin, 1923); главные линии развития в онтогенезе всегда определены внутренним, а не внешним.

Напомним, что вопрос о роли зародышевых клеток в онтогенезе многоклеточных был рассмотрен во второй главе. Но можно ли, дей-

ствительно, отрицать тот факт, что внутреннее для зародыша и детеныша (в целом) всегда превосходит по своему значению роль внешних влияний среды?

На этот вопрос тоже нельзя давать огульного, недифференцированного ответа.

Если рассматривать действие какого-нибудь вещества как фактора развития, то его удельный вес в морфогенезе окажется одним и тем же как в случае образования этого вещества в самом организме, так и в случае введения этого вещества извне уже готовым. Например, принципиально равноправно и в действительности одинаково морфогенетическое действие гормона, вводимого в кровь зародыша из организма матери через плаценту, с действием того же гормона, вводимого в кровь зародыша его собственной железой.

Мало того, действие данного внутреннего фактора (например, мутации) часто может быть вполне заменено действием иного по своей природе внешнего фактора развития (например, температуры), как показали опыты по получению „фенокопий“ (и генокопий) и обильные данные экспериментальной эмбриологии.

С другой стороны, когда те или иные изменения внешних условий развития зародышей и детенышей зависят от родителей и повторяются из поколения в поколение с такой же обязательностью, с какой передаются из поколения в поколение изменения ядер и протоплазмы зародышевых клеток, тогда эти „внешние“ условия онтогенеза являются по сути дела „внутренними“ условиями филогенеза.

Следовательно, частные изменения ядер или цитоплазмы зародышевых клеток и отдельные изменения внешних для зародышей и детенышей, но преемственных условий развития (например, изменения соков подвоя или привоя, биохимические изменения соков или крови и молока материнского организма) имеют вполне одинаковое эволюционное и практическое значение. С этой точки зрения представляется глубоко правильной позиция акад. Лысенко в вопросе о вегетативной гибридизации. Что касается генетической стойкости результатов вегетативной гибридизации, то здесь многое еще предстоит, конечно, выяснить. Но у растений уже отмечалась относительная легкость передачи потомству по крайней мере некоторых из благоприобретенных признаков.

Так обстоит дело тогда, когда рассматриваются отдельные, вырванные из общей связи факторы (условия) индивидуального развития. Однако в филогенезе и в онтогенезе всегда действует совокупность факторов (условий), которые могут, разумеется, изменяться и изучаться по-отдельности, но действие которых всегда сочетается с действием целого ряда других более или менее важных факторов (условий) развития.

Здесь дело существенно меняется: внутренние факторы (условия) всегда представляют собой сложившуюся в результате длительнейшей эволюции организованную совокупность, компоненты которой согласованы друг с другом и действуют поэтому сообща, в то время как факторы (условия) внешней среды могут оставаться разрозненными, стихийными. Вот только этой своей организованностью внутреннее и превосходит внешнее; ничего, кроме материи и ее особой организованности, в живых телах нет и не может быть.

Но всегда ли отношение между организованностью внутренних (эндогенных) и внешних (экзогенных) влияний на ход развития организма именно таково? Не ясно ли, что в ходе прогрессивной эволюции организмов и способов обеспечения их развития не могло оставаться постоянным и это отношение? Для многих видов среда развития сама представляет собой организм или организованную группу.

А ведь относительное значение внешнего и внутреннего в развитии по существу и определяется соотношением организованности, т. е. многообразия и согласованности экзогенных и эндогенных влияний на ход развития. Так, судьба клетки в многоклеточном организме определяется не столько ее внутренними процессами, сколько ее местом и функцией в общей организованной совокупности клеток (органов, тканей). Вряд ли придется доказывать также, что развитие одомашненных растений и животных все более зависит именно от внешних для них направляющих воздействий со стороны общества, т. е. со стороны среды, превосходящей многоклеточный организм по своей организованности.

В сфере онтогенеза поведения зависимость от внешних влияний, очевидно, тем больше, чем пластичнее формы поведения данных животных, чем выше их способность к индивидуальному научению. Особая лабильность признаков поведения в онтогенезе высших позвоночных была отмечена в литературе неоднократно (наиболее четко М. М. Завадовским, 1936). Значит, для таких животных внешние условия развития и преемственность этих условий имеют особенно большое значение. Известно, что пластичность форм поведения наибольшей высоты достигает у млекопитающих, пока не превращается, наконец, в главный материал эволюционных изменений (Северцов, 1922), — задолго до возникновения человеческой предистории (которая уже почти целиком проходила в сфере изменений внешней и психологической деятельности людей, внутренней только для общества в целом). Значит, у таких животных, не говоря о человеческом обществе, внешние условия развития индивидов определяют не второстепенное, а самое важное в содержании жизнедеятельности, и преемственность этих условий в конце концов становится более важной для жизни, чем необходимая преемственность внутренних условий морфогенеза.

Изменение в ходе эволюции относительного значения внешнего и внутреннего есть не что иное как превращение внешнего во внутреннее — внешнего для особей данного порядка организованности во внутреннее для живого целого более высокого порядка организованности, — а также и во внутреннее для филогенеза в целом.

Все изложенное заставляет притти к выводу, что в постановке и в решении проблемы „наследования приобретенных признаков“ обеими спорящими сторонами был допущен существенный пробел: не учитывалась ни эволюция филогенетической преемственности при половом размножении, ни эволюция изменчивости за пределами изменчивости гамет (при половом размножении). При дифференциированном и историческом подходе к названной проблеме исчезает большая доля ее спорности. Общего ответа для всех форм полового размножения и для всяких признаков найти нельзя. При постановке задач переделки природы организмов путем воздействия на процесс их развития нельзя не учитывать природу передаваемых признаков, природу путей их преемственного закрепления в потомстве и соотношение между природой признака и природой средства его передачи потомству, доступного данному виду организмов.

РЕЗЮМЕ

Положение Вейсмана об исключительной роли зародышевой плазмы относится не ко всяkim формам полового размножения, а только к таким, при которых зародышевые клетки выбрасываются во внешнюю среду и затем представляются самим себе.

У покрытосеменных растений и у многих животных показано наличие дополнительной соматической (физиологической и биохимической)

преемственной связи между поколениями и, следовательно, дополнительные средства влияния изменений сомы (вегетативных органов) непосредственно на сому потомства.

У многих беспозвоночных и позвоночных, живущих группами (семьями), существует экологическая и зоопсихологическая преемственность. Наиболее развита зоопсихологическая преемственность у животных с наиболее пластичными формами поведения (высшие млекопитающие, особенно обезьяны). Эта преемственность дает возможность прямого и быстрого закрепления приобретенных признаков поведения (и тела) в потомстве.

Указанные формы филогенетической преемственности обычно относят к „ложной наследственности“. Но, благодаря процессам косвенного и совпадающего отбора генетически стойких изменений, эти надгенные связи между поколениями стали во многих ветвях неотъемлемыми элементами филогенеза. Влияния тела и поведения родителей на тело и поведение потомства с помощью прямых дополнительных взаимодействий суть внешние факторы онтогенеза. Но для филогенеза в целом они — внутренние; и они имеют тем большее относительное значение, чем организованнее среда развития зародышей и детенышей. Передаваемые надгенные путями изменения по большей части не обладают генетической стойкостью. Но во многих случаях филогенетической стойкостью обладает повторение воздействий родителей на потомство.

Таким образом, дополнительные преемственные связи между поколениями (при половом размножении) должны приниматься во внимание при решении генетических проблем, имеющих большое теоретическое и практическое значение. При этом необходимо учитывать также и эволюцию изменчивости, выходящую за пределы изменчивости гамет.

Примечание. Следующие работы существенно дополняют или уточняют отдельные моменты статьи:

1. Шмальгаузен И. И., 1940, Пути и закономерности эволюционного процесса (к стр. 442).
2. Тереза С. И., 1940, Проблемы эндокринологии, т. V, вып. 2 (к стр. 438).
3. Крыжановский С. Г., 1940, Зоол. журн., т. XIX, вып. 3 (к стр. 435).
4. Kellog W. N., 1933, The ape and the child (к стр. 439).

ЛИТЕРАТУРА

1. Вейсман А., 1918, Лекции по эволюционной теории, т. I, 1905.
2. Вильсон Э., 1936, Клетка и ее роль в развитии и наследственности, т. I.
3. Гексли Дж. и де-Бэр, 1936, Основы экспериментальной эмбриологии.
4. Греков П. И., 1939, Изв. АН СССР, сер. биол., 5.
5. Дорн А., 1937, Происхождение позвоночных и принцип смены функций.
6. Завадовский М. М., 1936, Динамика развития организма.
7. Кирничников В. С., 1935, Биол. журн., IV, № 5.
8. Лысенко Т. Д., 1938, Переделка природы растений.
9. Машковцев А. А., 1936, Изв. АН СССР, № 5.
10. Машталлер Г. А., 1938, Сов. наука, № 2.
11. Мензбир М. А., 1904—1909, Птицы.
12. Мичурин И. В., 1934, Итоги 60-летних работ.
13. Морган Л., 1899, Привычка и инстинкт.
14. Морган Т. Г., 1936, Экспериментальные основы эволюции.
15. Мясоедов С. В., 1936, Явления размножения и пола в органическом мире.
16. Промптов А. Н., 1938, Зоол. журн., т. XVII, 3.
17. Рогинский Я. Я., 1933, Антропол. журн.
18. Розенблюм И. М., 1926, Ленингр. мед. журн. № 4.
19. Северцов А. Н., 1934, Главные направления эволюционного процесса.

20. Северцов А. Н., 1914, Современные задачи эволюционной теории.
21. Северцов А. Н., 1922, Эволюция и психика.
22. Северцов С. А., 1937, Зоол. журн., т. XVI, 4.
23. Сергеев А. М., 1939, Зоол. журн., т. XVIII, 5.
24. Сергеев А. М., 1940, Зоол. журн., т. XIX (в печати).
25. Соколенко, 1938, Яровизация, 1—2.
26. Тимирязев К. А., 1922, Исторический метод в биологии (или „Наследственность” — см. в сб. „Дарвинизм и селекция”):
27. Черкес Л. А., 1939, Усп. совр. биол., т. XI, 1.
28. Шапиро Н. И., 1938, Зоол. журн., т. XVII, 4.
29. Шмальгаузен И. И., 1938, Организм как целое...
30. Эшерих К., 1910, Термиты.
31. Baldwin J. M., 1911, Le darwinisme dans les sciences morales.
32. Baldwin J. M., 1902, Development and evolution.
33. Bertalanffy L. von, 1932, Theoretische Biologie, Bd. I.
34. Conklin E. G., 1923, Heredity and environment in the development of men.
35. Conn H. W., 1926, Social heredity and social evolution (1 ed. 1914).
36. Correns C., 1924, Gesammelte Abhandlungen zur Vererbungswissenschaft...
37. Delage J., 1895, La structure du protoplasma et les théories sur l'hérédité...
38. Dietrich K., 1924, Flora, H. 4.
39. Guillaume P., 1927, L'imitation chez l'enfant.
40. Haldane J. S., 1934, Philosophy of science, № 1; 1932, The causes of evolution; 1931, The philosophical basis of biology; 1921, Mechanism, life and personality.
41. Hamburger V., 1936, Journ. Exp. Zoöl., vol. 73.
42. Heape W., 1898, Proc. of Roy. Soc. of Lond., vol. 62.
43. Jennings H. S., 1930, Biological basis of human nature; 1927, Science, vol. 65.
44. Laibach E., 1929, Journ. of Hered., 20; 1927, Naturwissenschaft, 15 (34) (zit.).
45. Lesage P., 1926b, C. r. Acad. Sci., Paris, vol. 182, 335.
46. Lesage P., 1929, C. r. Acad. Sci., Paris, vol. 185, 725; 1928, vol. 184, 40.
47. Lesage P., 1926a, Rev. gén. de botanique, 38; 1927, C. r. Acad. Agricole de France, 13; 1928, 14; 1929, 15, 1—5 (посл. три работы — по ссылке).
48. Marza E. et Marza V., 1929, C. r. Soc. Biol., Paris, vol. 101.
49. Meyer A., 1935, Acta biotheoretica, 1.
50. Moore C. a. Plymate H. B., 1932, Amer. Journ. Physiol., vol. 102.
51. Morgan C. L., 1927, Emergent evolution; 1925, Scientia, vol. 37; Nature (London), vol. 119 и vol. 127.
52. Morgan C. L., Mental factors in evolution („Evolution in modern Thought”).
53. Morgan T. H., 1934, Embryology and genetics.
54. Needham J., 1931, Chemical embryology, vol. III; I, II.
55. Parker G. H., 1924, Science, vol. 59.
56. Plate L., 1932—1933, Vererbungslehre.
57. Ritter W. E. a Bailey Edna, 1928, The organismal conception...
58. Rowntree L. G., Clark, Hanson a. Steinberg, 1935, Endocrinology, vol. 19; Trans. Ass. Amer. Physicians, vol. 5, 148.
59. Rowntree L. G. a. Einhorn N. H., 1936. Endocrin., vol. 20, 342; vol. 21, 659.
60. Rowntree L. G., Steinberg A., Einhorn, Schaffer, 1938, Endocrin., vol. 23.
61. Schnarf K., 1927—1929, Embryologie der Angiospermen.
62. Sellars R. W., 1922, Evolutionary naturalism; 1929, Journ. of philosophy, vol. 26; 1932, The philosophy of physical realism.
63. Skowron S. et Skarzynski B., 1933, C. r. Soc. biol., Paris, vol. 112.
64. Smuts J. S., 1931, Science, vol. 74; Nature (London), vol. 128, 718; vol. 134, 1001.
65. Wheeler W. M., 1928, Emergent evolution and development of societies, 1929, Science, 64; 1929, Scientific monthly, Febr.
66. Yerkes Ada a. Yerkes R. M., 1929, The great apes.

ON THE IMPORTANCE OF VARIOUS FORMS OF PHYLOGENETIC SUCCESSION

by V. I. KREMIANSKY

The State University, Moscow

(Received 15.IV.1940)

Summary

In the course of the evolution of heterogamia, diverse supercellular interconnections between parents and offspring have emerged: deytoplasmic (by eggs and by seeds or grains); physiological (by nursing of plant-embryos or by placenta of increasing permeability); ecological and zoöpsychological — by behaviour (which is also the cause of 'synotrops'). These supplementary interconnections between parents and offspring are widely known and widely neglected, as pseudo-heredity, untrue heredity.

Nevertheless, these interconnections have become indispensable for many species owing to the 'organic selection' of embryonic and youngling characters, which depend on the physiological and zoöpsychological activity of the parents.

Such phylogenetic interconnections cannot probably serve as medium for the transference of constant nuclear changes in successive generations. Nevertheless, in many cases it is the repetition of supercellular parental influences which is phylogenetically constant. These influences are environmental as regards the development of organisms. But in phylogensis as a whole they are intrinsic; and the better the environment of embryos and younglings is organized, the greater its comparative importance. The environment of mammalia embryos is a multicellular organism; the environment of some mammalia, bird or insect younglings is an organized group, family or society, — i. e. an organism of higher level. The concept of environment in the development of individuals must be treated historically — in the same manner as the concepts of variability and of heredity.

Thus, the supplementary supercellular (super-genic) interconnections between parents and offspring (in the sexual reproduction of some organisms), must be taken into account in solving significant problems of genetics. Correspondingly, the theory of evolution must take into account some variations of the soma and the behaviour of higher organisms.
