

---

## ТЕОРИЯ ЭВОЛЮЦИИ

---

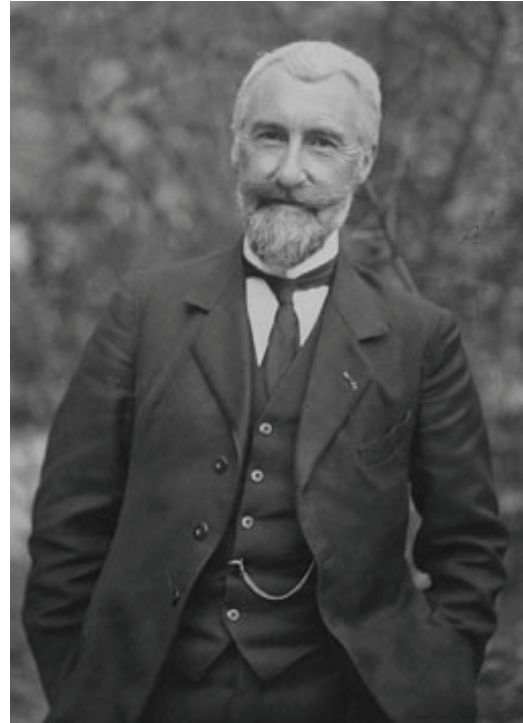
Мы продолжаем знакомить читателей с концепциями, давно вошедшими в золотой фонд мировой эволюционной мысли, но которые в нашей стране в течение десятилетий подвергались остракизму по идеологическим, а затем корпоративным мотивам. Ниже представлена известная теория преадаптации, выдвинутая Л.Кено в 1901 году и развитая им в ряде последующих работ. По этой теории, приспособительные особенности организмов возникают не под действием ламарковских факторов или естественного отбора, а вследствие того, что особи с безразличными или лишь минимально полезными в среде их обитания признаками попадают в условия, где обладание этими признаками становится чрезвычайно благоприятным для жизни. Иными словами, в природе широко распространена предварительная адаптация (преадаптация) к различным условиям. По мнению Л.Кено, предполагаемая ламаркизмом и дарвинизмом причинная связь между условиями среды и адаптацией к ним в действительности отсутствует. Преадаптивные признаки возникают как случайные вариации, а прогрессивная эволюция и образование основных групп организмов обусловлены экологической экспансией и занятием новых ниш.

Позднее Л.Кено соединил представление о преадаптации с мутационной теорией Г. де Фриза, приняв, что преадаптированные признаки возникают путем мутирования. Однако в итоговых своих работах он пришел к выводу о том, что мутационизм Г. де Фриза и его школы дает удовлетворительное объяснение эволюции лишь на уровне видов и подвидов. Для макроэволюции, возникновения таксонов высокого ранга мы вынуждены искать причины иного рода. В качестве таковой Л.Кено признал макромутации (не используя этого термина), сопряженные с возникновением инстинктов, которые определяют функционирование возникающих в результате этих мутаций новых органов. В итоговом варианте своей теории Л.Кено поднялся до философских обобщений, причем нашел смелость выйти за рамки господствовавшей материалистической и позитивистской биософии своего времени. Строение возникших в результате макромутаций органов и их функционирование определяется, по Л.Кено, особым свойством живого, которое он назвал «зародышевой изобретательностью», а затем – «антислучайностью», понимая под ней нематериальный фактор, родственный сознанию и разуму. Этот фактор, по представлениям Л.Кено, определяет прогрессивный и направленный, ортогенетический характер эволюции. Нетрудно видеть здесь параллель с «энтелехией» в понимании Г.Дриша, хотя и разработанную с меньшей философской глубиной.

Люсьен Клод Кено (1866–1951) – выдающийся биолог и генетик, один из пионеров возрожденного менделизма, был профессором факультета наук университета г. Нанси и членом Института Франции. Ниже публикуется его статья с изложением основных идей теории преадаптации, переведенная для популярного естественноисторического журнала «Природа», выходявшего в начале XX столетия под редакцией Н.К. Кольцова и Л.А. Тарасевича.

В помещенной вслед за очерком Л.Кено статье Д.Н. Соболева развиты некоторые положения, высказанные им в книге «Начала исторической биоге�етики»\*. В этой небольшой работе он выступает, в частности, как пионер идеи о влиянии резких изменений содержания кислорода и углекислоты в атмосфере на ход эволюции организмов. Одним из первых, если не впервые, подчеркивает эволюционную роль кризисов в развитии биот. О приоритете Д.Н. Соболева в этих вопросах склонны забывать многие современные исследователи.

Редколлегия



Люсьен Клод Кено

---

\* Соболев Д.Н. Начала исторической биоге�етики. – М.: ГЕОС, 2013. – 203 с. (Библиотека журнала «Lethaea rossica. Российский палеоботанический журнал». Вып. 1).

# Теория предварительной приспособленности<sup>1</sup>

*Л. Кено*

При изучении животных и растительных видов приходится констатировать, что они оказываются приспособленными к особенностям той среды, в которой они обитают. Условия существования живо отражаются на их нравах, строении и физиологических свойствах. Например, у крота, ведущего подземный образ жизни, передние лапы превращены в удобнейшие орудия для рытья; необычайно чувствительная мордочка вытянута вперед, играя роль разведчика; продолговатое, цилиндрическое тело, покрытое короткой шерстью, прекрасно соответствует тем галереям, в которых роется животное; маленькие глаза прикрыты кожей и отлично защищены от травматических повреждений. Крот так великолепно приспособлен к условиям своей среды, что не выносит воспитания в неволе. Даже при самом лучшем питании он погибает через несколько дней, не находя, может быть, привычной ему влажной атмосферы и постоянной температуры.

Приспособленность всего живущего к окружающей среде есть явление универсальное, а простой здравый смысл говорит нам, что иначе и быть не может. Если бы животное или растение, изучаемое нами ныне, не было бы приспособлено, оно уже давно исчезло бы и мы не могли бы его изучать.

Всегда делались попытки разгадать происхождение приспособления. На этот вопрос давались различные ответы сначала теологами, потом учеными. Вначале долгое время признавалось, что Творец сотворил своими Божественными руками каждый вид, дал ему надлежащие органы, строго соответствующие назначенному для него образу жизни, и каждому из них определил его место в природе. Католические богословы, упорно восстававшие против трансформизма, придали в конце концов этой формуле несколько смягченный вид так называемого ограниченного трансформизма Исидора Жоффруа Сент-Илера. Они считают, что Творцом были созданы прототипы всех больших групп животного царства, а по естественным законам развились вторичные подразделения, детали, то, что мы называем родом и видом. Таким образом, эти вторичные приспособления, и с их точки зрения, не имеют непосредственно Божественного происхождения.

Соответствие между средой и организмом является почти всеобщим, так что трудно сомне-

ваться в том, что приспособленность развивается под влиянием вечно действующих сил природы, одних и тех же в минувшие эпохи и в наши дни. Но очень трудно дать себе ясный в деталях отчет в характере этих сил и способа их действия.

Первым по времени является очень простое и порой соблазнительное объяснение Ламарка. За исходный пункт он принимает изменяющее и непосредственно приспособляющее действие на организм внешних факторов. Творческое влияние потребности выражается следующим афоризмом: «Потребность творит необходимый орган, а упражнение его укрепляет и увеличивает».

Например, птица, которую потребность в пище, поддерживающей ее жизнь, связала с водой, передвигаясь и поддерживаясь на воде, раздвигает пальцы ног. Кожа, соединяющая основания пальцев, благодаря их постоянно повторяющемуся раздвиганию, приобретает привычку растягиваться. Так с течением времени и получились те широкие перепонки между пальцами ног у уток и гусей, которые мы видим ныне. Береговые птицы, наоборот, напрягали силы, чтобы вытянуть и удлинить свои ноги, дабы не утонуть в прибрежной тине, и, таким образом, превратились в голенастых птиц. Их шея также вытянулась в результате постоянных усилий клевать корм, не замачивая тела. Змеи приобрели привычку ползать по земле и прятаться в траве, и тело их вследствие ежедневных усилий вытягиваться, проползая в узких местах, приобрело значительную длину. В то же время ноги их остались без употребления – и совершенно исчезли. Аналогичным образом объясняется и происхождение летательной перепонки у летающей белки Цейлона и Суматры, которая натянута у нее по бокам тела от передних до задних ног. Когда обыкновенная белка прыгает с более высоких веток на более низкие, она широко растопыривает ноги и старается распластаться, чтобы представить большую поверхность сопротивления воздуху и тем самым замедлить падение. Кожа на боках ее тела, благодаря частому употреблению, привыкает сильно растягиваться. В

<sup>1</sup> Пер. с франц. Р. Гальперина. Печатается в современной орфографии по изданию: Кено Л. Теория предварительной приспособленности // Природа. – 1914. – Ноябрь. – С. 1291–1303. Оригинальный текст статьи опубликован в журнале «Scientia».

конце концов, таким образом, и получилась летательная перепонка «летающей белки».

Точно так же благодаря тому, что жвачные бодались своими головами, костные и роговые образования на их лбах превратились в рога. Улитки, стремясь ощупать предметы, находящиеся на их пути, старались коснуться этих предметов какой-нибудь точкой передней части головы, непрерывно посылая сюда нервные и питательные токи. Благодаря этому нервы передней части головы, постепенно развиваясь, выступали вперед, и таким образом получились щупальца.

Эти объяснения Ламарка, переданные мною его собственными словами, кажутся теперь уже неправдоподобными, и я не думаю, что современный биолог соблазнится их принять в таком виде.

Разберем наиболее простой пример – плавательную перепонку на ногах водных птиц и млекопитающих, в высшей степени характерное приспособление, встречающееся с большим постоянством у амфибий, рептилий, птиц и млекопитающих, обитающих на воде и под водой. К тому же значение этого приспособления для плавания совершенно ясно. Если даже оставить пока в стороне остающийся еще спорным вопрос о наследовании благоприобретенных особенностей, в частности, о наследовании результатов упражнения<sup>2</sup> – все же приходится спросить, возможно ли, чтобы усиленное раздвигание пальцев привело к развитию перепонки между ними. Существуют плавающие формы, у которых плавательных перепонок нет. Правда, это – исключения, но и этих исключений достаточно для того, чтобы показать, что потребность и усилие не могли бы привести к таким результатам, какие приписывает им Ламарк. Такова водяная курочка (*Callinula chloropus*), которая очень хорошо и с замечательной быстротой плавает, имея в то же время совершенно свободные пальцы с зачатками плавательной перепонки. Таков же водяной пастушок (*Rallus aquaticus*), водяная крыса (*Microtus amphibius*), не имеющая и следов перепон-

<sup>2</sup> Не трудно видеть, что вся теория Ламарка относительно роли в эволюции животного царства «упражнения и неупражнения органов» неизбежно предполагает, что результаты этого упражнения или неупражнения передаются по наследству. Отсюда ясно важное значение «вопроса о наследовании благоприобретенных свойств», так горячо обсуждающегося в последнее время. Однако в пользу признания этого наследования собрано еще слишком мало подтверждающих фактов, наиболее веские из которых добыты интересными работами П.Камерера над саламандрами и лягушками (см. статью П.Камерера в «Природе» 1912 г., февраль). *Прим. пер.*

ки. Бобр (*Fiber* и *Neofiber*) имеет их в виде рудиментов. Водяное насекомоядное *Crossopus* имеет по краям ног только бахрому из шерсти, а плавательной перепонкой не обладает. Трудно понять, почему фактор ламаркизма для этих, также плавающих форм, не имел уже значения.

С другой стороны, перепонка, соединяющая пальцы в разных степенях развития, имеется на ногах некоторых береговых и болотных птиц из групп аистовых (*Ciconiformes*) и ржанковых (*Charadriiformes*). У кулика-сороки (*Haematopus*) и улитов (*Totanus*) только два пальца наполовину соединены, у аиста три передние пальца соединены перепонкой, простирающейся то до половины, то до трети их длины. У *Recurvirostra* перепонка развита до  $\frac{3}{4}$  перепонки типичной лапчатой ноги. Наконец, у фламинго (*Phoenicopterus*) ноги по строению перепонки похожи на ноги уток. Конечно, эти большие птицы могут иногда более или менее хорошо плавать, самостоятельно держаться на воде. Но этот способ передвижения – не их специальность. Вспугнутые – они улетают или убегают. Проголодавшись – ищут пищу в мелких местах или на берегу. Ясно, что для этих птиц объяснение Ламарка еще менее пригодно, чем для форм, свободно и постоянно живущих в воде, но имеющих лишь малоразвитые перепонки.

Наконец, образования, аналогичные плавательным перепонкам водных птиц, встречаются и у совершенно сухопутных животных, предков которых тоже нет оснований считать водяными животными. Так, например, обыкновенные куры имеют следы «плавательной» перепонки. Также известно, что у всех мохноногих пород голубей «коррелятивно» (т.е. в постоянном соотношении с признаком мохноногости) развивается участок между третьим и четвертым пальцами.

Собаки также имеют слегка лапчатые ноги. Размеры межпальцевой перепонки изменяются смотря по породе. Они достигают максимума у ньюфаундлендов (водолазов), перепонка которых достигает до 3-й фаланги пальцев. Ее рассматривали также как результат «продолжительного влияния воды на пальцы конечностей» (Ch. Martins). Но если даже водолазы и любят купаться (как большинство собак с длинной шерстью) и легко плавают, возможно ли, чтобы в течение 200–300 лет, в продолжение которых развивалась эта порода, ее образ жизни произвел такое действие, которое ему приписывается?

Гораздо правдоподобнее допустить, что ньюфаундленды обладают как плавательной перепонкой, так и пристрастием к воде с того момента как возникла эта порода путем какого-нибудь скрещивания, детали которого неизвестны.

Возражения, подобные приведенным выше, могут быть выдвинуты против каждого случая, приводимого Ламарком, просто внимательным изучением данных сравнительной морфологии. Следовательно, происхождение приспособленности нужно искать не в творческом влиянии потребности и усилия.

Объяснение, даваемое Дарвином, совершенно иное: по его мнению, приспособление развивается постепенными переходами; каждый этап развития данного органа оказывается почему-либо полезным для его обладателя и дает ему превосходство в борьбе за существование. Постепенному накоплению маленьких изменений из поколения в поколение и обьязано своим развитием окончательное приспособление. Такие группы индивидуумов, прогрессируя, постепенно вытесняют отставшие, переходные формы, представленные, конечно, небольшим числом экземпляров, а потому и обреченные на полное исчезновение.

Семейство белок, например, представляет все переходы от обыкновенной белки, которая ловко прыгает и лазает, до летающей белки, обладающей развитой летательной перепонкой, позволяющей ей скользить по воздуху на большие расстояния. Небольшое увеличение складки кожи на боках и сплюснутости хвоста давало животному известное преимущество, так как прыжки его становились более легкими, а это помогало ему спастись от хищников и уменьшало опасность при падении. Наиболее одаренные в этом отношении легче выживали более долгое время, чем менее одаренные, оставили больше потомства, и таким образом благоприятная вариация усиливалась с каждым поколением – до современного состояния у летающей белки. Жираф, по Дарвину, обязан своим высоким ростом тому, что в голодные периоды постоянно сохранялись наиболее высокие экземпляры, способные обгладывать листья с более высоких ветвей. Очень маленькая разница в росте, например, в сантиметр доставляла животному добавочную пищу и позволяла ему дожить до лучших дней. Развитие роста, кроме того, было выгодно для защиты животного от множества хищников. Глаза крота не приносили ему, ведущему подземную жизнь, никакой пользы; они даже стесняли его, являясь объектом опасных заболеваний и постоянных повреждений благодаря жизни в узких норах. Поэтому предки кротов, у которых благодаря случайным изменениям оказывались меньшие глаза, – от срастания ли век или от зарастания шерстью, – оказывались в более выгодном положении. Таким образом, к недостатку упражнения (фактор ламаркизма) прибавилось дейст-

вие отбора этих лучше одаренных индивидуумов.

Отвечая или пытаясь ответить критике поднятой его идеями (особенно критике Майварта), Дарвин много раз старался доказать, что между исходным органом и органом, хотя бы очень сложно приспособленным, всегда можно найти все степени *полезных* переходов. Достаточно вспомнить педицеллярии иглокожих, развившиеся, вероятно, из гранул покровных игл, китовый ус, развившийся из фильтрационных пластинок, подобных пластинкам на клюве утки широконоска (*Spatula clypeata*), ряды ног в семействе лошадиных, делающихся все более быстроногими, рога оленей, исполняющие различные защитные функции, переход от жизни на деревьях и воздушной жизни (прыгающие животные – прыгающие животные с летательной перепонкой – летающие животные, подобные летучим мышам) и т.д.

Когда человек хочет усовершенствовать полезное свойство домашних животных, он производит искусственный отбор и таким образом подражает отбору естественному.

Ясные, всюду приложимые объяснения Дарвина имели большой успех, и казалось, что проблема приспособленности была окончательно разрешена. Несомненно, что имеются все переходы от едва лишь достаточной согласованности приспособления с образом жизни, до совершенного соответствия, например, между прыгающей обыкновенной белкой и планирующей по воздуху летающей белкой; между формами типа землеройки и типа крота, одинаково ведущих подземный образ жизни, но в различной степени; между обычными жвачными и жирафом и т.д. Но в настоящее время уже кажется достаточно сомнительным, чтобы процесс постепенного изменения протекал именно так, как представлял себе Дарвин. Трудно допустить, чтобы сравнительно небольшие различия в размерах органов, которые могут существовать между экземплярами одного вида, могли бы иметь решающее значение в борьбе за существование, обеспечивая выживание или способствуя гибели тех или иных индивидуумов. К тому же новейшие исследования в области наследственности показали, что легкие флуктуации вокруг средней формы вида, вообще говоря, не передаются по наследству. Поэтому даже сильнейший естественный отбор не произведет никакого усиления изменения. Приведенные соображения заставляют по меньшей мере сомневаться в справедливости Дарвиновского объяснения.

Но это еще не все. Теории Дарвина и в другом отношении можно сделать не менее важный уп-

рек. Она позволяет нам понять, как приспособление, только-только достаточное, совершенствуется до степени крайней специализации; позволяет понять каждый шаг полезного усовершенствования (например, ряды ног в семействе лошадиных, рога оленей, клыки и размеры мастодонта). Здесь наблюдается лишь усовершенствование, так сказать, на месте, животное становится все лучше и лучше приспособленным к остающейся неизменной среде. Но теория эта становится плохо приемлемой, когда дело касается таких органов, полезность которых проявляется лишь тогда, когда они достигли конечной стадии усовершенствования. Таковы, например, электрические органы рыб, самостоятельно развившиеся у скатов, сомов и угрей. Они играют защитную роль. Но промежуточные стадии их развития, наверно, не могли приносить никакой пользы. То же самое относится до светящихся органов насекомых и других подобных образований. В итоге классическое объяснение Дарвина, по меньшей мере, не полно.

Я не знаю, возможно ли в настоящее время создать полную теорию приспособления, которая объясняла бы сразу и происхождение приспособления и его усовершенствование. Мне хотелось бы только обратить внимание на попытку хотя бы частичного разрешения этой проблемы.

При рассматривании животных и растений, живущих в определенной среде, видно, что органы их вполне соответствуют особенностям условий их жизни, – т.е. оказываются приспособленными. Спрашивается – *не обладали ли виды эти приспособлениями еще прежде, чем они вошли в данную среду?* Может быть, приспособления эти носили тогда индифферентный характер, не приносили животному или растению никакой пользы, но как только существо, обладавшее ими, попало в новые условия, они оказались ему решительно необходимыми и обеспечили ему возможность существования в этих новых условиях. По справедливому мнению Давенпора, «строение в таких случаях существовало и раньше, чем вид встретил среду, которая соответствовала его строению; приспособление является результатом отбора не структуры, соответствующей данной среде (теория Дарвина и Уоллеса), а, наоборот, среды, соответствующей данному строению». Или, выражаясь нагляднее: не потому ньюфаундленды плавают ловко и много, что лапы у них с перепонками, а потому, что, обладая такими лапами, они могли приобрести привычку к водному образу жизни легче, чем другие собаки.

Я назвал *предварительно-приспособленными* или «преадаптивными» свойствами, или, короче

говоря, *предварительным приспособлением*, безразличные или полупользные особенности, имеющиеся у вида и способные превращаться в явные приспособления при изменении образа жизни – изменении, ставшем возможным лишь благодаря существованию этих предварительных приспособлений.

Следующий пример пояснит, что такое «предварительное приспособление».

В Лотарингии встречаются соляные лужи и ручьи, образованные натуральными источниками, прорезывающими соленосные слои и остатки солончаков; концентрация соли очень изменчива в зависимости от места и времени года: вода, едва солоноватая зимой, может стать в разгаре лета насыщенной солью. Эта среда населена мелкой и малочисленной фауной, произошедшей, очевидно, из соседних пресных вод. Из числа обитателей соленой воды упомяну только колюшку (*Gasterosteus aculeatus*), довольно многочисленную здесь и здесь же размножающуюся. Эта рыбка достигает здесь больших размеров, чем в соседних пресных ручьях, и представляет некоторые отклонения в числе костных чешуй пластинок, которые отчасти прикрывают бока животного. Была ли эта способность долго жить в соленой воде переменной концентрации и это специальное приспособление к среде приобретено медленным процессом акклиматизации и отбора? Нисколько. Колюшка одарена одной способностью, которая оставалась неизвестной до тех пор, пока ее не обнаружил эксперимент – способностью переносить внезапные изменения солёности. Колюшек действительно можно быстро перенести из пресной воды в морскую или обратно, не убивая их; некоторые экземпляры, правда, погибают, но большинство выживает неопределенно долгое время. Если бы такой же эксперимент сделать с другими пресноводными рыбами, они, наверно, умерли бы через несколько минут. Это явление есть явление особого рода; оно стоит в связи с известной сопротивляемостью кровных тканей осмотическому давлению. На это ясно указывает то обстоятельство, что колюшка может жить как в глицерине, так и в растворе сахара 10 на 100 (Седлецкий). В обычных условиях живущей в пресной воде колюшке эта способность безразлична; она бесполезна, приобретена случайно, но она получает важное, решающее значение тогда, когда колюшке представляется случай занять солоноватую или соленую воду. Тогда эта способность становится *предварительным приспособлением*.

Клюв птиц, который кажется так хорошо приспособленным к определенной пище, иногда оказывается *предварительно приспособленным* и к

другим пищевым режимам. Так, кеа (*Nestor notabilis*), попугай высоких гор Новой Зеландии, питавшийся плодами и насекомыми, вскоре после ввоза на эти острова овец превратился в хищную птицу. С 1868 года он начинает нападать на живых овец и пожирать мясо, причиняя совершенно такие же повреждения, как и настоящие хищные птицы. Он нападал также на кроликов. Видели даже, как он нападал на лошадь. Другой попугай Новой Зеландии – кака (*Nestor meridionalis*) не совершил этой эволюции и остался плодоядным.

Вот третий пример, несколько более специального характера, чем предыдущие. У животных пресных вод встречается одно обычное, если не необходимое приспособление к среде, заключающееся в том, что у них имеются большие малочисленные яйца в противоположность большому количеству мелких яиц у родственных морских форм. После оплодотворения эти яйца проходят «прямое развитие», т.е. из них вылупляются существа, отличающиеся от родителей только размерами и могущие вести сейчас же такой же образ жизни. Известны, например, крупные яйца раков (*Potamobius*, *Cambarus*), пресноводных крабов (*Potamon*), пресноводных креветок (*Palaemon*), брюхоногого моллюска *Paludina vivipara* и т.д. Наоборот, из мелких яиц морских животных развиваются плавающие личинки, ведущие более или менее долго пелагический образ жизни, которые должны пройти сложные превращения, чтобы приобрести окончательную форму вида. Легко можно видеть основания этого приспособления. Для морских животных существование пелагических личинок, свободно плавающих в открытом море, не связано ни с какими затруднениями. Совсем не то мы видим у обитателей пресных вод. Так как проникновение морских животных в пресные воды может совершаться только через устья больших рек, то плавающие личинки относились бы при этом быстрым течением назад в море. Таким образом, личинки рисковали бы в момент метаморфоза очутиться в не подходящей для них среде; поэтому животным пресных вод очень выгодно иметь прямое превращение, так как благодаря этому животное может постепенно подниматься по реке и утвердиться в ее верховьях, не рискуя быть уничтоженным. Это тем более вероятно, что оба обитателя пресных вод, имеющие в виде исключения пелагические личинки – креветка *Atyephyra desmaresti* и моллюск *Dreissensia polymorpha*, завоевавшие области современного географического распространения лишь в сравнительно недавнее время, занимают очень часто рукава и проливы, течение которых слишком слабо, чтобы уносить их личинки.

Много раз говорилось, что крупная величина яйца пресноводных животных есть приспособление ламарковского типа, т.е. обусловлено прямым влиянием новой среды на яйца уже *после распространения этих животных в пресной воде*. По-моему, этому трудно поверить. Гораздо проще, мне думается, видеть здесь результат предварительного приспособления. В самом деле, крупные яйца с прямым развитием, как у пресноводных форм, имеются и у некоторых морских ракообразных: у омара, у *Nephrops norvegicus* (обе формы близкие родственники речного рака *Astacus*), у многих видов *Thalassiniidae* и *Alpheidae* (один вид именно последних, *Alpheopsis haugi*, найден в реке, в 200 километрах от устья). Морские немертины рода *Prostoma* имеют также прямое развитие, и единственная пресноводная немертина принадлежит именно к этому же роду. Из других животных, подобно живородящей пресноводной ракушке *Paludina*, также живородящие *Littorina rudis* и *Littorina neritoides*, населяющие прибрежную зону, обдаваемую брызгами прибоя, в то время как *Littorina bittorea*, обитательница более глубоких вод, откладывает яйца, из которых выходят пелагические личинки. Вполне допустимо предположить, что из всех животных, которые устроились в устьях рек, распространиться в пресные воды могли лишь те, которые уже имели крупные яйца и прямое развитие<sup>3</sup>.

Мне было бы легко привести еще много других примеров предварительной приспособленности, если бы я не боялся слишком растянуть свое изложение. Я позволю себе отослать читателя к своей книге («La genèse des espèces animales». Paris: Alcan, 1911), в которой разобрано значительное количество примеров предварительного приспособления к глубоководной жизни, к сухопутной, к подземной жизни, к новой пище, предварительного приспособления защитного характера, предшествующего появлению врага, против которого оно может быть направлено, и т.д. Можно принять, как общее правило, что минимальные приспособления, только-только позволяющие виду жить в данной среде, иными словами, для этой среды совершенно необходимые, появляются еще у предков в качестве предварительного приспособления. Их можно встретить то там, то здесь у видов, населяющих соседние области или соседние среды, но заселенные ра-

<sup>3</sup> Величина яиц и способ их развития связаны между собой, так как из крупных яиц, в которых отложено много питательного материала, животное может вылупиться в более развитом состоянии, чем из яиц мелких, бедных питательным материалом. *Прим. Л.Кено.*

нее данной среды. Там они носят характер особенностей индифферентных, полуполезных, и появились они там случайно, как случайные вариации, и нет основания искать их объяснения у Ламарка или у Дарвина. Но благодаря присутствию этих предварительных приспособлений данные виды могут покинуть их привычные условия местообитания и перейти в новые, еще никем не занятые. Здесь они оказываются защищенными от всякой конкуренции, начинают размножаться и могут стать родоначальниками различных новых групп.

Конечно, приспособления, вначале только что достаточные, впоследствии могут усложняться и усложняться, но тут мы подходим уже к другой самостоятельной проблеме, которой я не хочу здесь касаться. Я ограничиваюсь этим кратким очерком предварительного приспособления, достаточным, по-моему, для плодотворного приложения его как к животному, так и растительному царству.

Любопытно, что Дарвин первый привел самые определенные примеры предварительного приспособления. Но ему не пришло в голову сделать из них соответствующие выводы, и поэтому те две страницы, на которых он говорит об этих примерах, остались незамеченными. Вот первый пример: «Изменения, определяемые климатом, пищей, корреляциями, половым подбором и т.д., помимо работы естественного отбора могут сперва не представлять для вида никаких преимуществ и становятся полезными лишь для потомков, попадающих в новые условия существования или при изменении образа жизни. Как на хорошее приспособление, облегчающее роды у млекопитающих, указывают на присутствие швов на черепе их новорожденных (благодаря этим швам череп может несколько изменять свою форму при прохождении по узким родовым путям).

Но так как такие же швы имеются на черепах молодых птиц и рептилий, выходящих, как известно, из яиц, то ясно, что эти швы образовались просто по законам роста и только у высших млекопитающих оказались полезными при родах».

Второй пример заимствован из растительного царства: «Лазающие пальмы Малайского архипелага поднимаются по самым высоким деревьям при помощи чудесно устроенных крючков, собранных на концах ветвей, несомненно, самым удачным образом. Но такие же крючки имеются у многих деревьев, не умеющих лазать. У этих колючих форм, распространенных в Африке и Южной Америке, их крючки служат защитой растениям от травоядных млекопитающих. По-

добно этому и крючки пальм могли первоначально развиваться с таким же назначением и только потом уже оказались полезными и приспособленными к новому употреблению – когда дерево после ряда изменений стало лазающим».

В сорокалетний период, последовавший за появлением гениальной книги Дарвина, внимание ученых было всецело приковано к многочисленным проблемам, поднятым ею: действие естественного отбора, полезное значение мельчайших структурных подробностей, наследование благоприятных признаков и т.д. И я не знаю никого, кто бы попытался развить идеи, заключенные в двух вышеизложенных страницах. Лишь в 1901 году, если не ошибаюсь, я формулировал – сознаюсь, под влиянием Дарвина – теорию предварительного приспособления, а в 1903 году Морган в своей книге «Эволюция и приспособление» и Давенпор в своем чрезвычайно интересном исследовании над населением отмелей высказали совершенно аналогичные идеи. Морган говорит: «Происхождение всякой формы не имеет ничего общего ни со средой, ни с полезностью; и форма является независимой от среды. Раз появившись, она сохраняется в подходящих условиях». Де-Фриз замечает, что «среда только выбрала соответствующие формы среди массы других и не имеет никакого отношения к их происхождению». Банта (1907 г.) по поводу пещерных животных замечает, что «они попадают в пещеры, так как находят здесь условия, подходящие к их структурным и физиологическим свойствам. Приспособление развивается благодаря выбору среды, соответствующей их структуре и физиологии. Эти животные потому и живут в пещерах, что их глаза дегенерировали, а кожа потеряла пигмент еще прежде, чем они вошли в пещеры». Возможно, что в трудах других новых биологов найдутся аналогичные взгляды. Например, в «Tetraplasy» Осборна (1912 г.) я нахожу фразу, определенно толкующую о предварительном приспособлении и которая тем интереснее, что автор ее – решительный ламаркист. «При изучении развития бургорков на коренных зубах, кажется, что эти образования предшествовали тем функциям, которым они могли служить».

Таким образом, при недостаточности классического объяснения приспособления действием естественного отбора и употреблением – вполне естественно говорить о приспособлении, предшествующем вступлению в среду. Понятие предварительного приспособления согласуется, таким образом, с понятиями мутации и теории Менделя; эти три концепции, дополняя друг друга, могут стать тремя основаниями новейшего учения об эволюции органических форм.

# Диастрофизм и органические революции<sup>1</sup>

*Д.Н. Соболев*

## I

Учение Кювье о революциях, или переворотах на земной поверхности, вызывавших вымирание организмов, нашло свою антитезу в ламарковой теории автогенной, однозначно детерминированной эволюции, дифференцируемой лишь разнообразием условий жизни. Мною была сделана попытка синтеза этих двух мировоззрений, так как я рассматриваю историю органического мира как определенно направленный, но круговой процесс, как эволюцию, многократно прерываемую революциями. Эволюция есть органический рост, т.е. ассимиляция вещества, синтез и накопление живой материи, проявляющееся в увеличении размеров и размножении живых систем с соблюдением закона наследственности. Их дифференцировка и усложнение являются, может быть, производными роста и могут обуславливаться усложнением состава синтезирующегося живого вещества или механо-физиологической обстановкой роста.

В определенных термодинамических и физико-химических пределах живое растет всегда, если получает достаточное и подходящее питание в самом широком смысле этого слова, т.е. не только минеральное, водное и органическое, но и газовое и энергетическое. Установлено, что живая система определенной конструкции может расти только до известного предела. Одноклеточный организм дорастает до определенной величины, и для того, чтобы продолжать дальнейший рост живого, должен делиться, причем рост сменяется временной убылью. Жизнь, однако, пошла в обход этого препятствия росту индивидуума, кооперировав одноклеточные живые системы в многоклеточный организм. Но и многоклеточные индивидуумы не перерастают установленного предела, достигнув которого они останавливаются в росте, затем стареют, растрачивая при этом накопленные запасы, и, наконец, умирают. Однако природа в своем стремлении синтезировать все более крупные живые построения перескакивает и через это препятствие. Дознано геосторически, что в длинном ряду поколений, сменявших друг друга при благоприятных условиях, потомки оказываются крупнее предков. Но, разумеется, на земле и этому филогенетическому росту есть непреходимый пре-

дел, положение которого нам в точности неизвестно.

Неизвестна нам доподлинно и причина роста: у нас нет еще достаточной, научно разработанной теории органического роста, т.е. теории эволюции. Его важный экономический смысл заключается, по-видимому, в уменьшении, при увеличении объема, удельной поверхности, непосредственно соприкасающейся со средой обитания, и в увеличении таким путем внутренней мощности, т.е. способности к активному воздействию на среду и автономности или наибольшей степени независимости от внешней среды. В росте проявляется стремление к самосохранению живой системы и агрессивность по отношению к окружающему: тенденция уподобить себе и сконцентрировать на малом пространстве возможно большее количество деятельного живого вещества. Как правило, хотя и не строгое, крупные системы существуют (живут) дольше мелких.

Но увеличение размеров, как бы ни было оно, быть может, выгодно организму, осложняет проблему питания внутренних частей, так как последнее должно доставляться извне. Некоторые (ср. М.С. Мильман) думают, что затруднения с питанием и кладут предел росту. У одноклеточных ядро, как внутренний орган, раньше протоплазмы испытывает недостачу питания, подвергается ряду регрессивных (атрофических) преобразований, делится, что влечет за собой деление всей клетки, которое составляет также регрессивное – обратное росту – явление, так как сумма обеих дочерних клеток в момент их образования меньше величины клетки-матери перед началом деления. После этого отступления рост снова вступает в свои права.

У многоклеточных затруднение питания, в связи с увеличением объема тела и соответственным относительным уменьшением наружной поверхности, компенсируется ростом внутренних питающих поверхностей. В этом биологический смысл филогенетического роста, усложне-

<sup>1</sup> Печатается в современной орфографии по изданию: *Соболев Д.Н.* Диастрофизм и органические революции // Природа. – 1927. – №7/8. – С. 566–582.



ния и усовершенствования органов питания, дыхания, кровообращения... При нормальной, или положительной, эволюции этот более интенсивный рост внутренних поверхностей, по сравнению с наружной, морфологически проявляется обычно как complication первых, выражающаяся в образовании складок. Прекрасную живую модель этих отношений дает нам изменяющаяся онто- и филогенетически раковина амmonoидей. Наблюдаемое во многих прогрессивных рядах увеличение ее размеров и все более тугое закручивание спирали, заканчивающееся перекрытием последним оборотом всех предыдущих, обозначает уменьшение наружной удельной поверхности, а интенсивный рост внутренних перегородок ведет к их все более сложному изгибанию, что находит свое выражение в усложнении лопастной линии, которая, таким образом, представляет подлинную автоматическую запись процесса их прогрессивного органического роста, степень которого определяется в данном случае отношением скоростей роста внутренних поверхностей и наружной.

Части и органы животного растут не все с одинаковой скоростью и не одновременно. М.С. Мильман стремится доказать, что из них позднее всех других останавливаются в росте, т.е. дольше всего растут, органы, питающие тело кислородом: легкие, артерии, сердце, затем питающие его твердой и жидкой пищей – кишки; медленнее растут более отдаленные от источника питания части: скелет, мышцы, мозг и т.д. Недостаток питания и служит, по Мильману, первопричиной остановки роста, а затем старческой атрофии и, наконец, смерти. Ж.Леб констатирует, что смерть животных наступает вследствие прекращения дыхания, так как с остановкой окислительных процессов начинается гидролиз, т.е. разложение тканей, процесс противоположный тем, которые протекают в живом и состоят в преобладании синтетических реакций над гидролитическими.

А.А. Малигонов и его сотрудники в своих исследованиях по вопросам биологии сельскохозяйственных животных с большой наглядностью изобразили морфологический эффект этого неравномерного роста органов. Вследствие разновременного роста частей, взрослое животное обладает иными их соотношениями, иным сложением, чем молодое, а это последнее отличается от эмбриона. Наш русский скот вследствие хронического недокармливания обнаруживает в своей анатомии многочисленные признаки инфантильности, недорослости по сравнению с западноевропейским, от которого он отличается рядом индексов, определяющих отношения размеров

различных частей. Подобные исследования ставят на вполне реальную и твердую почву выяснение значения разностадийного роста для изменения морфологической конституции животных не только в онто-, но и в филогенезе. Хотя организм располагает хорошими аппаратами, регулирующими рост частей соразмерно с органическим ростом целого, однако органы все же сохраняют известную степень самостоятельности в своем росте. Всякий орган или часть организма, которой удастся обеспечить себе достаточное питание, растет не всегда в том масштабе, какой диктуется интересами целого.

Таким путем в организме может возникать недостаточная слаженность частей, некоторая дисгармоничность строения, или дискорреляция, наиболее ярким примером которой может служить гипертрофия тех или иных органов у некоторых животных, например, спинных щитов у стегозавров, рогов у ирландского оленя, бивней у мамонта. Но нет сомнения, что помимо этих бьющих в глаза несоразмерностей у многих (а вернее сказать – у всех) организмов имеются не столь очевидные дискорреляции, которые, однако, могут оказаться многозначительными. Б.А. Домбровский выяснил «органические противоречия» в конституции современных слонов, затрудняющие у них удовлетворительное отправление соответственными органами функций дыхания и могущие стать для них фатальными.

Так самовольный рост органов может создать в живой системе недостаточно целесообразный подбор<sup>2</sup> частей, делающий ее функционирование менее совершенным. В частности, он может нарушить нормальное питание тех или иных важных органов и вообще расстроить правильную систему питания, что может в конце концов привести к естественному вымиранию таких негармонично сконструированных форм, которое будет подобно естественной смерти индивидуума.

Но как индивидуум редко доживает до своей естественной смерти, так же точно, по видимому, редко и естественное вымирание. При благоприятных условиях существования, при обеспеченном питании перерост одних частей организма и недорост других еще не грозят ему гибелью. Но при ухудшении жизненной обстановки и в частности питания первыми будут вымирать формы, подготовленные к тому естественным внутренним процессом старения, если

<sup>2</sup> Полагал бы, что между терминами «отбор» и «подбор», часто смешиваемыми, следует делать различие, разумея под первым отбор форм (например, «наиболее приспособленных»), а под вторым – подбор частей одной и той же формы. *Прим. Д.Н. Соболева.*

только они не сумеют ликвидировать своих внутренних разногласий и не будут в состоянии помолодеть.

Существенное ухудшение режима питания отзовется, хотя и не в одинаковой мере, не на одних только сильно дискоррелятных формах, но и на тех, у которых несогласованность менее резко выражена, а также и на формах более или менее нормальной конституции. В филоморфогенезе многих ветвей мы наблюдаем процессы, которые, по-видимому, легче всего объяснить подобным недоеданием (в широком смысле). Они начинаются обращением органического роста, которое проявляется как недорост, обратная эволюция, или молодение типа. Прекрасную природную модель явления и здесь представляют аммоноидеи. В критические моменты своей истории, в полную противоположность тому, что с ними происходит при органическом росте (см. выше), они или их отдельные ветви обнаруживают наклонность к увеличению удельной поверхности раковины путем уменьшения ее объема (например, карликовые гониатиты клименийевых слоев) и раскручивания спирали и к уменьшению интенсивности роста внутренних поверхностей (перегородок), что влечет за собой упрощение (меньшую степень расчленения) шовной линии.

Такое обращение развития сопровождается часто появлением уклончивых форм, со сложением, более или менее аномальным для данной ветви, или же приводит к возникновению новых типов морфоорганической конституции, способных при данной обстановке к возрождению и положительному органическому росту (образование климений из гониатитов в верхнем неодевоне), что, однако, удастся не всем, так как значительное число форм при этом вымирает. Мы не можем не видеть в этом большой аналогии с подготовительными к размножению клеток хроматиновыми редукциями и процессом кариокинеза: хотя «этот процесс является залогом будущего роста, он сам по себе дегенеративен и часто не оканчивается размножением, а смертью клетки» (Мильман).

Фаза положительного органического роста каждой ветви, вплоть до его остановки, может

быть названа ее эволюцией, фаза же недороста, имеющая часто катастрофический характер и могущая приводить или к вымиранию, или к преобразованию конституции, необходимому для нового роста, составляет органическую революцию.

Каждая ветвь организмов делает свою историю – эволюцию и революцию – самостоятельно, но только до известной степени. Земной органический мир должен рассматриваться не как случайный комплекс независимых форм, а как единое целое, части которого хотя и не столь тесно связаны, как органы отдельного индивидуума, но все же состоят между собой в тесных коррелятивных отношениях. Несоразмеренный с целым органический рост, например, чрезмерное усиление какой-либо группы организмов, и здесь может создать дискорреляции, уменьшающие прочность и устойчивость наладившегося строя жизни (так, господство и усиление могущества человека все более нарушает установившееся до него равновесие в живой природе), а кризис одной группы может отозваться и на многих других.

В истории органического мира мы действительно наблюдаем сопряженность кризисов многих ветвей, одновременно переживающих свои революции, сливающиеся таким образом в более общие потрясения. Самые значительные из них являются великими революциями мирового масштаба, во время которых совершается упадок или вымирание очень многих групп организмов и за которыми следует обновление биоса. Замечательно, что каждый раз при этом обязательно вымирают или переживают кризис господствовавшие до того классы организмов, и на месте их возникают новые, с измененной, биологически более высокой, питательной системой и с повышенной энергией к захвату новых областей и сред обитания – к всестороннему завоеванию земли.

И здесь дискоррелятность земного населения требовала коренной перестройки его социальной структуры, по-видимому, лишь в моменты общеземного изменения жизненной обстановки и в первую очередь пищевой конъюнктуры.

## II

В течение довольно длинного ряда лет в своих работах и лекциях я устанавливаю связь между кризисами жизни и земными революциями (см. «Природа», 1915). Величайшие потрясения в истории животных, сопровождавшиеся великими вымираниями морских и наземных форм, наступали каждый раз при приближении эпохи боль-

шого диастрофизма: каледонской, герцинской, киммерийской, альпийской. Великие преобразования земной растительности сопровождали окончание каждой из этих эпох (исключая альпийскую), тогда как животный мир в эти моменты переживал тоже заметные, но менее значительные изменения.

Древнейшая эра животной жизни – эопротерозойская – ввиду слишком малого количества ее памятников не может быть биократически охарактеризована. Во всяком случае, господство принадлежало тогда какому-либо классу (или классам) беспозвоночных. Эпохой альгонкского диастрофизма (ятулийский период) начинается неопротерозойская эра, которая по господству в ней типа членистоногих могла бы быть названа артрократией, точнее же – эрой трилобитов.

Она оканчивается кризисом трилобитовой фауны и великим вымиранием в конце ордовики, при наступлении первой фазы каледонского диастрофизма (около границы между ордовиком и готландием). Эта фаза вызвала к жизни первых трахеатных членистоногих (скорпионы и многоножки – с готландия), т.е., по-видимому, первых наземных животных, а незадолго до нее (в ордовики) появляются на земле первые позвоночные в виде класса рыб.

Эопалеозой, так как в нем между позвоночными господствуют исключительно рыбы, знаменует эру ихтиократии, а частнее – эру панцирных рыб, ограниченных в своем геологическом распространении пределами эопалеозоя (готландий–девон). Вторая фаза каледонской складчатости (пограничье между готландием и девоном и начало девона), делящая эру пополам, наряду с вымиранием некоторых форм в конце готландия, в общем менее значительным, чем в конце ордовики, совпадает с возникновением рыб, частично пользовавшихся для дыхания плавательным пузырем: кистеперых и двоякодышащих (с девоном).

Великая органическая революция конца девона, наступившая в связи с приближением эпохи герцинского (карбон-пермского, главным образом карбонового) горообразования, ознаменовалась вымиранием панцирных рыб, кризисом кистеперых и двоякодышащих, а вместе с тем первым появлением (в самом конце девона) земноводных, перемежающих жаберное дыхание с легочным, первых позвоночных, отважившихся на частичное завоевание суши, но не порвавших еще с водной средой. В карбоне появляются и первые легочные гастроподы, а что касается членистоногих, то, пережив жесточайший кризис своих водных представителей (почти полное вымирание трилобитов) в конце девона, с эпохи герцинского диастрофизма, они, в лице пышной фауны карбоновых насекомых, завоевывают воздух.

Начинающийся этой эпохой неопалеозой (карбон–триас) характеризуется господством древних амфибий – именно крытоголовых, или стегоцефалов, т.е. является амфибиократией.

Окончание герцинского диастрофизма перед серединой эры, связанное с вымиранием довольно большого числа различных форм, между прочим с окончательным довымиранием трилобитов и гигантострак, совпало с первым появлением позвоночных с определенно установившимся воздушным дыханием и независимостью от водной среды – рептилий, и именно тероморфных, просуществовавших с верхнего карбона до конца эры и являющихся во вторую ее половину господствующей группой наряду со стегоцефалами, и ринхоцефалов, существующих с пермского периода поныне.

Великое вымирание конца триаса – времени наступления первой фазы киммерийского диастрофизма – наряду с общим потрясением строя жизни нацело вывело из него господствующей эры – стегоцефалов и тероморф, заставив последних перед своим концом (в конце триаса) произвести из себя тип организации более высокий, между прочим и в отношении органов газового питания, – первых теплокровных животных с волосатым покровом, гораздо менее, чем рептилии, зависимых от среды, – млекопитающих, пока, правда, только бесплacentных. Время их господства, однако, еще не пришло. Еще ранее их появления и вымирания тероморф, в триасе, начинает разворачиваться богатая фауна разнообразных порядков других, частью продолжающих существовать и теперь, частью мезозойских рептилий: ихтиозавров, завроптеригий, динозавров и, по-видимому, даже птерозавров – первых позвоночных, поднявшихся в воздушную среду. Этот важный момент (конец триаса или начало юры) хронологически связан с началом киммерийского диастрофизма.

Почти безраздельное между позвоночными владычество класса рептилий, настоящая герпократия, отличает мезозойскую (эонеозойскую) эру, продолжавшуюся от первой фазы киммерийского до приближения альпийского диастрофизма (юра–мел). Рептилии захватили тогда все доступные среды обитания: поверхность суши, воду и воздух. Однако мезозойские драконы не были вполне совершенными летунами. Лишь в середине эры перед окончанием киммерийского орогенеза, около начала его второй фазы, в конце юры, происходят от рептилий (но не от птерозавров!) вполне хорошо воздушно-приспособленные позвоночные – птицы, отличающиеся, кроме того, от своих предков более совершенным кровообращением (теплокровность!) и теплым перьевым покровом, обеспечивающими им (как и млекопитающим) возможность существования в самых разнообразных климатах. По окончании киммерийского горообразования (в

мелу) птичья организация более устанавливается, но до самого конца эры, по-видимому, не окончательно закрепляется, сохраняя некоторые архаические черты (зубастые птицы).

Уже в конце мела, в виде так называемой лямбийской революции, дает себя знать, по-видимому, профаза альпийского диастрофизма, падающего главным образом на третичный период, в особенности на его середину (миоцен). Великая органическая революция конца мела уничтожила мезозойских рептилий и с начала третичного периода передала их место новым владыкам земли. Кенозой (неокенозой) есть и поныне продолжающаяся эра господства млекопитающих, в особенности плацентарных (с третичного периода) и птиц, т.е. териорнитократии, и вместе с тем эра небывалого захвата биосом атмосферы – аэрозой, так как помимо птиц самым богатым и разнообразным классом животных являются в наши дни насекомые. И млекопитающие, частично переселившись с суши в воду, также уже с третичного периода пробуют летать (рукокрылые), и замечательно, что и нынешний царь природы – человек – в своем стремлении к захвату земли, занявши сушу, покорил сначала море, а ныне хочет владеть и воздухом.

Эра млекопитающих еще продолжается, но в конце палеогена, т.е. непосредственно перед наступлением главной фазы альпийского горообразования, имело место частичное, но довольно заметное вымирание среди млекопитающих. Вообще современная фауна млекопитающих беднее третичной, и есть основания предполагать, что ближайший приступ диастрофизма разразится большой катастрофой в их истории и, может быть, в первую очередь покончит с владычеством человека.

Смена флор на земле дает несколько иную картину, чем смена фаун.

Древнейшая эра растительной жизни – эра слоевцовых, или таллократа, продолжается приблизительно до середины девона, т.е. до окончания каледонской складчатости, и сменяется здесь эрой господства папоротникообразных – птеридократией, оканчивающейся в середине пермского периода одновременно с прекращением герцинского орогенеза. Начинаясь с этого момента эра господства голосеменных – гимноспермократа – заканчивается несколько ранее середины мелового периода, по завершении второй фазы киммерийского диастрофизма, после чего наступает продолжающаяся до сих пор эра преобладания покрытосеменных, т.е. ангиоспермократа.

### III

Установленные эмпирически хронологические соотношения дают все основания думать о причинной зависимости между мировыми органическими революциями и диастрофизмами, и в общей форме эта связь понятна, так как диастрофизмы производят существенную пертурбацию жизненной обстановки в пределах всех сред обитания, изменяя и сушу, и море, и атмосферу с ее климатом и метеорологией, и следовательно не могут не затрагивать и всего земного населения, все части которого находятся в состоянии подвижного равновесия между собой и с окружающей средой.

Однако более определенно связи между биогенезом и орогенезом все еще мало выяснены. Мы можем только сказать, что ни изменения в очертаниях суши и моря, или в земной гипсометрии, ни крупные перемены климата, ни борьба за существование в обычном, наиболее популярном смысле этого слова, сами по себе и взятые в отдельности не могут почитаться дирижирующими факторами вымирания. Более важными, по-видимому, являются вызываемые диастрофизмами химические изменения среды обитания.

Веские соображения по этому вопросу высказывает академик А.П. Павлов. Как известно, диа-

строфические эпохи отличаются усилением вулканической деятельности. Некоторые газообразные продукты извержений ядовиты. В отравляющем действии вулканических газов, в особенности хлористого водорода и сернистого газа, А.П. Павлов и усматривает один из основных факторов вымирания: «Можно думать, что животные, очень мало стойкие к изменениям состава среды (stenoletria) погибали раньше, при первых проявлениях деятельности подземных сил, несколько более стойкие переживали начальные эпохи катастроф, но в ослабленном состоянии и окончательно вымирали лишь в эпоху завершительных катастроф. Еще более стойкие животные (euyletria) переживали и эти катастрофы, и по их миновании некоторые из них достигали роскошного развития и становились характерными представителями фауны в наступающую затем новую эру».

Эта оригинальная точка зрения заслуживает большого внимания, хотя, как это признает и сам ее автор, и не исчерпывает вопроса о причинах вымирания. Многие явления и при ее свете остаются неясными, и наиболее крупным фактом, не укладывающимся в рамки гипотезы отравления в изложенной ее форме, следует признать

неодновременность кризисов в истории животного населения и растительного покрова. Тогда как величайшие вымирания животных совпадают с началом или даже приближением земных революций, существовавшая к этому моменту растительность не только не чувствует угнетения, но, наоборот, как бы стимулируется в своем росте диастрофизмом (особенно главными его эпохами) и погибает только после его прекращения. Богатейшие залежи каменного угля карбона (отчасти и нижней перми) и третичные бурые угли – памятники этого преуспевания. Даже и второстепенные диастрофизмы, как киммерийский, проявляются в усилении угленакпления.

Если оставаться на почве гипотезы химического изменения среды вулканизмом диастрофических эпох, тогда создается впечатление, что какие-то вулканические продукты, ядовитые для животных и способствующие их вымиранию, оказываются очень благоприятными для растительности. Очевидно, это не хлористоводородная кислота и сернистый газ, и очевидно, что эта гипотеза, если использовать заключающуюся в ней плодотворную мысль, должна быть изменена и поставлена на иную, более широкую биогеохимическую базу.

Конечно, нельзя отрицать, что продукты вулканических извержений, и при том не одна только хлористоводородная кислота и сернистый газ или другие в наиболее популярном смысле слова «ядовитые» вещества, но в не меньшей степени и различные соли, поглощаемые гидросферой, поскольку они преобразуют ее состав, изменяя концентрацию гидроксильных и водородных ионов, и ранее установившееся равновесие между солями одно- и двухатомных катионов – условия, к которым столь чувствительно морское население (Ж.Леб), – могут оказать воздействие на его судьбы, хотя нам и неизвестно, достигали ли в действительности эти изменения при наступлении диастрофических эпох такой величины, чтобы вызывать необходимость коренного преобразования жизненных форм. Во всяком случае, они не уясняют ни одновременности вымирания морских и наземных животных, ни разновременности кризисов в развитии растительного и животного мира. Решения этих проблем следует, по-видимому, искать в изменениях химического состава не гидросферы, а атмосферы и в вызываемых этим переменах режима газового питания.

Еще Дюма и Буссенго (1840) трактовали живое вещество как придаток атмосферы (цит. по Вернадскому). При посредстве солнечной энергии оно строит себя из и при посредстве газов атмосферы – кислорода, углекислоты, воды, соединений азота и серы. И хотя через него поми-

мо атмосферы непрерывно течет также гидросфера и химические элементы стратисферы, но среди явлений жизни газовый обмен организмов – их дыхание, – несомненно, должен быть поставлен на первом месте. Как подчеркивает акад. В.И. Вернадский, «дыхание регулирует растекание жизни в биосфере, так как оно определяет размеры организмов, их способность к размножению». «Газовый обмен дальше определяет взаимоотношения между количествами неделимых каждого вида, могущих существовать одновременно. Ибо, как мы знаем, количество газа биосферы, находящееся в распоряжении живого вещества, ограничено, и для основного для жизни свободного кислорода особенно. В природе должна идти, говоря образно, борьба организмов за существование в форме борьбы за газ, «борьба» за нужный для подавляющего их числа свободный кислород».

В.И. Вернадский указывает на тесную связь газового обмена организмов с газовым обменом планеты. «Все количество газов, таких, как свободный кислород и углекислота, которые находятся в атмосфере, состоит в динамическом равновесии, в вечном обмене с живым веществом». Условия этого равновесия, определяемого жизнедеятельностью автотрофных зеленых и гетеротрофных организмов, нам известны. Зеленые растения, потребляя и расщепляя углекислоту, являются единственными в природе поставщиками свободного кислорода, тогда как многочисленные природные процессы, сопровождающиеся окислением, переводят его в связанное состояние. Животные, потребляя создаваемый растениями кислород, поставляют углекислоту, необходимую растениям, но ядовитую – при ее избытке – для самих животных.

Установившееся при современной геологической обстановке подвижное равновесие между растительным и животным миром соответствует подвижному равновесию между кислородом и углекислотой в атмосфере и его регулирует. И если бы какие-либо геологические события, изменив газовый обмен планеты, пошатнули это равновесие, несомненно это вызвало бы соответствующую перестройку органического мира и притом отразилось бы неодинаково на растительности и на животном населении, так как, если животные вынуждены вести борьбу за кислород, недостаток которого понижает их жизнедеятельность, то растения с не меньшей энергией должны бороться за углекислоту, увеличение количества которой им благоприятно, но вредно для животных.

Но земные диастрофизмы с сопровождающим их усилением вулканизма как раз и представля-

ют такие геологические процессы, которые производят сдвиг установившегося ранее равновесия в газовом обмене планеты. Главнейшими вулканическими газами являются  $\text{CO}_2$ ,  $\text{SO}_2$  и  $\text{N}_2$ , а кроме них,  $\text{H}_2$  и  $\text{CO}$ , а также  $\text{HCl}$ ,  $\text{CH}_4$ ,  $\text{H}_2\text{S}$ ,  $\text{NH}_3$  и, по-видимому, пары воды (вопрос об их присутствии все еще остается несколько спорным). Большая часть этих веществ относится к биогенным газам первостепенной важности, как углекислота, вода, азот, аммиак, сероводород. Другое важное обстоятельство заключается в том, что некоторые из этих газов горючи и действительно горят при извержениях, потребляя кислород и давая воду и углекислоту. Вулканические извержения повышают содержание в атмосфере углекислоты и, вероятно, воды и, может быть, несколько понижают количество кислорода.

Мы не знаем, достаточно ли велико было увеличение количества углекислоты и предполагаемое уменьшение количества кислорода, чтобы вызвать при наступлении диастрофических эпох кислородный голод и угнетающе подействовать на животных, но для растений повышение содержания в атмосфере углекислоты и воды (?), несомненно, было благоприятно, ставя их в условия изобильного газового питания. Этим легко объяснить, почему диастрофические эпохи были временами усиленного углеобразования и почему при наступлении диастрофизмов существовавшая к их началу флора проявляла тенденцию не к вымиранию, а к развертыванию заложенных в ней потенциалов органического роста.

Но усиленное расходование углекислоты, перевод больших ее количеств в живое автотрофное вещество и в мертвые залежи угля, быстро уменьшало ее свободные запасы, и эта убыль могла и не компенсироваться дыханием животных, из которых многие были не только производителями, но и крупными потребителями углекислоты, необходимой им для постройки их известковых скелетов. И вероятно, не случайность, что мощные скопления скелетов гигантских фораминифер – фузулиновые (и швагериновые) и нуммулитовые известняки – приурочены ко времени двух великих орогенных периодов: карбон-пермского и третичного. Режим избытка углекислоты мог поддерживаться только ее поставкой извне, и коль скоро ослабевающий с окончанием диастрофизма вулканизм переставал удовлетворять установившемуся повышенному на нее требованию, легко мог наступать кризис углекислоты, углекислый голод, вызывавший кризис флоры.

С этой точки зрения одним из важнейших факторов вымирания как животных, так и растений был бы газовый голод.

При приближении каждой диастрофической эпохи в связи с усилением энергии вулканических процессов увеличивавшееся в атмосфере количество углекислоты (и некоторое уменьшение количества кислорода?) нарушало нормальный газовый обмен наземных и водных животных и создавало для них газовый кризис, с которым не все в состоянии были успешно справиться. Но он мог продолжаться недолго – лишь до тех пор, пока зеленая растительность не успевала в полной мере использовать новую конъюнктуру. С того момента, когда она вбирала в круговорот жизни повышенный запас углекислоты и начинала выделять соответствующее количество кислорода, газовый голод животных прекращался и сменялся режимом довольства, так как автотрофное живое вещество в избытке доставляло им не только кислород, но и нужные органические соединения.

Режим усилившегося круговорота углекислоты и расцвета наземной растительности в условиях влажного гумидного климата, повышая энергию процессов химического выветривания, сопровождавшихся тоже потреблением углекислоты, а также кислорода и воды, и доставлял в море большое количество карбонатов кальция и магния, которые эксплуатировались морскими обитателями для строительных надобностей. Прекращение усиленной поставки углекислоты к концу диастрофических эпох создавало, как выше указано, углекислый голод и обусловленный им кризис флоры, отражавшийся косвенно и на благосостоянии животного мира (второстепенные кризисы), находящегося в полной зависимости от растительного и могущего в моменты кризисов и угнетения растительности оказаться также в состоянии недокармливания, как вследствие понизившейся интенсивности общего газового обмена биосферы, так и по причине меньшего накопления органических питательных веществ зеленой растительностью.

Итак, голод можно считать ближайшей причиной органических революций.

В условиях голодания животные оказываются очень чувствительными к физическим воздействиям, между прочим и к температуре. И, по-видимому, не холод, как часто думают, а излишнее тепло грозит им при этом более скорой гибелью. Ж.Леб показал, что продолжительность жизни живых систем, лишенных возможности нормально развиваться, гораздо короче близ верхней температурной границы, чем при более низких температурах. Средняя продолжительность жизни голодающей (получающей только воду) мухи *Drosophyla* при  $34^\circ\text{C}$  – 2,1 дня, при  $19^\circ\text{C}$  – 4,1 дня, а при  $10^\circ\text{C}$  – 11,9 дня. Напомним,

что эпохи великих вымираний – в конце ордовичия, девона, триаса и мела – во всяком случае не были холодными, а скорее жаркими.

Нет основания сомневаться, что животные, ослабленные недостаточным питанием, будут более болезненно, чем нормальные, реагировать и на другие изменения физико-географической обстановки, производимые диастрофизмами. Всегда существующая известная дискоррелятность биоса обостряет катастрофу. При обострившейся борьбе за газ в первую очередь страдают при этом классы, своим чрезмерным усилением создающие эту дискорреляцию, а также формы, питающие органы которых, прежде всего органы питания и кровообращения, менее совершенны (например, слоны; см. выше), и вообще те, у которых питание и рост частей не соразмерены должным образом с интересами целого, формы дискоррелятные, с внутренними органическими несогласиями, стоящие на пути к

естественному вымиранию, или же слишком приспособившиеся к определенным условиям существования, если только они не сумеют найти обратного пути из тупиков эволюции, в которые они зашли. Иногда это возвращение дает им возможность возрождения.

Ход жизни на земле в значительной мере определяется соотношениями между газовым обменом земли, зеленых растений и животных. Земля «дышит», поглощая своей поверхностью кислород, углекислоту и воду атмосферы и выдыхая из своих недр (наряду с другими газами) воду и углекислоту, вытесняемую на глубинах кремнекислотой. Дыхание земли влияет на биение пульса жизни, а болезненное обострение энергии земного дыхания в диастрофические эпохи вызывает перебои. Многое при этом отмирает, но перенесшая кризис и помолодевшая жизнь в революции обретает новые возможности к дальнейшему органическому росту.