

Библиотека журнала  
«Lethaea rossica. Российский палеоботанический журнал»

---

*Выпуск 9*

**Ю. М. ВЕРМЕЛЬ**

**ЭСКИЗЫ О ФАКТОРАХ,  
НАПРАВЛЯЮЩИХ ЭВОЛЮЦИЮ**

Репринтное воспроизведение издания 1931 года

Москва  
ГЕОС  
2022

УДК 575.8  
ББК 26.323  
В 16

**Вермель Ю.М. Эскизы о факторах, направляющих эволюцию. – М.: ГЕОС, 2022. – 138 с.**

**ISBN 978-5-89118-852-5**

В книге рассматриваются общие методологические предпосылки, принципы систематики и методы изучения эволюции организмов. Особое внимание уделено эволюции конечностей позвоночных животных. Доказывается недостаточность изоляции и естественного отбора как факторов, направляющих их эволюцию.

Книга предназначена для биологов, эволюционистов, философов, историков науки, студентов биологических специальностей вузов, а также широкому кругу лиц, интересующихся проблемами эволюции органического мира.

© И.А. Игнатъев, Ю.В. Мосейчик (составление), 2022  
© Н.Е. Соколова, Б.С. Кузин (воспоминания), 2022  
© Ю.В. Мосейчик (макет), 2022

## От составителей

История публикуемой книги – трагична, как и судьба ее автора – Юлия Матвеевича Вермеля (1906–1938). Потомственный интеллигент, талантливый ученый-зоолог, эволюционист ламаркистского толка, самостоятельный философ-кантианец, он закончил в 1924 году Московский университет. В 1926–1932 годах работал в Научно-исследовательском институте им. К.А. Тимирязева, а затем в 1933–1935 годах – в лаборатории экологии НИИ Зоологии МГУ. Весной 1935 года был арестован как классовый и идейный враг органами ОГПУ, осужден и погиб в конце лагерного срока.

История советской биологии 1920–1930-х годов хранит немало мрачных, драматических страниц, нередко скрывааемых (причем до сих пор!) в угоду политической конъюнктуре или господствующему течению. История подавления генетики в СССР, гибель Н.И. Вавилова и его соратников, недолгая монополия лысенкоизма – сегодня известны многим. Но это лишь одна сторона трагической истории эпохи «советизации биологии», нанесящая тяжелый ущерб отечественной и мировой науке и покалечившая при этом многие десятки человеческих судеб.

Гораздо менее известна другая ее сторона, связанная с ликвидацией российского ламаркизма и репрессиями против его адептов. Популярный в конце XIX и в начале XX столетий неоламаркизм был полностью «вычищен» из отечественной науки к середине 1930-х годов. И к этому, мягко говоря, недостойному делу, как выясняется, были причастны многие известные генетики и неодарвинисты.

Жертвой последнего акта этой трагедии и пал Ю.М. Вермель.

В начале 1930-х последним оплотом российского ламаркизма оставалась сплоченная группа зоологов из Научно-исследовательского института им. К.А. Тимирязева в составе Е.С. Смирнова, Б.С. Кузина и автора переиздаваемой книги – Ю.М. Вермеля.

Как вспоминает в своих мемуарах известный генетик, академик Н.П. Дубинин<sup>1</sup>, «этот институт находился в системе Коммунистической академии, сыгравшей большую роль в развитии нашей культуры. Она была создана в 1918 году и до 1924 года называлась Социалистической академией. 26 ноября 1926 года ЦИК СССР утвердил устав Коммунистической академии. Перед академией ставились следующие задачи: а) разработка вопросов марксизма-ленинизма; б) борьба с буржуазными и мелкобуржуазными извращениями марксизма; в) борьба за строгое проведение точки зрения диалектического материализма как в обществоведении, так и в естественных науках и разоблачение пережитков идеализма. Работой

---

<sup>1</sup> Дубинин Н.П. Вечное движение. – М.: Политиздат, 1973. – С. 101–104.

Академии руководил президиум из 11 человек». С 1936 года Коммунистическая академия была ликвидирована, а указанные функции бескомпромиссной идеологической борьбы переданы Академии наук СССР, поскольку, как интеллигентно пишет Н.П. Дубинин, «широкое развитие получила работа Академии наук СССР и параллельное существование второй академии было признано нецелесообразным».

«Научно-исследовательский институт им. К.А. Тимирязева – продолжает свой рассказ Н.П. Дубинин, – был создан в 1923 году во главе со знаменитым цитологом и эмбриологом растений Сергеем Гавриловичем Навашиным. <...> Наряду с конкретными исследованиями перед институтом были поставлены задачи участвовать в становлении марксистских взглядов в естествознании». В письме заведующего Главнауки руководству института подчеркивалась необходимость «строгости подчинения работ института интересам спайки естествознания с марксизмом и обеспечение участия всех работников института в активной пропаганде естественнонаучных основ материализма». Необходимость борьбы за марксистскую методологию в естествознании была специально подчеркнута в решении президиума Коммунистической академии в ноябре 1924 года. О.Ю. Шмидт был одной из центральных фигур во всем этом деле».

В 1929 году в состав Тимирязевского института перешла лаборатория генетики под руководством А.С. Серебровского, в состав которой входил и тогда молодой Н.П. Дубинин.

«Перед переводом лаборатории А.С. Серебровского в институт им. К.А. Тимирязева, – вспоминает Дубинин, – центральные позиции по биологии в этом институте занимала группа ламаркистов в составе Е.С. Смирнова, Б.С. Кузина и Ю.М. Вермеля. Они не признавали достижений генетики. Это было время, когда институтом в целом руководили воинствующие механисты, такие, как Г.Г. Босэ, С.С. Перов, А.К. Тимирязев и А.И. Варьяш».

Беспощадная борьба за научное доминирование началась почти сразу, и немедленно приняла откровенно идеологический характер. «Столкновение генетиков под руководством А.С. Серебровского с ламаркистами, выступавшими во главе с Е.С. Смирновым, имели ожесточеннейший характер. В них завязывались узлы не только научных, но и философских основ биологии, поскольку вопрос о ламаркизме был одним из центральных пунктов разногласий среди марксистов, которые занимались методологическими вопросами биологии. <...> Задачей генетиков-дарвинистов было вскрыть научную необоснованность и механистическую, антидиалектическую сущность ламаркизма. <...>

Группа ламаркистов в Тимирязевском институте внешне была очень колоритной. Профессор Смирнов был главой и вождем группы. Умный, выдержанный, высокий, худощавый, с надменным лицом, он представлял собой опасного противника. <...> Б.С. Кузин, бритоголовый, крепкий, молчаливый, с неизменной трубкой в зубах. <...> Ю.М. Вермель, краса-

вещ, с матовым лицом, длинными волосами, в черной шляпе, с черным длинным плащом, перекинутым через плечо, с тростью, блиставшей серебром, и со страшным перстнем, на котором изображен череп. Он всячески стремился выделиться из окружавшей его толпы.

Схватки ламаркистов с А.С. Серебровским были захватывающими».

Борьбу генетиков и шире – дарвинистов с ламаркистами едва ли правильно представлять в манихейском духе, как схватку сил света и тьмы, прогресса и реакции. Как отмечает Э.И. Колчинский, «более или менее беспристрастный подход к архивным материалам и опубликованным в те годы работами свидетельствует, что все участники дискуссий были детьми своего времени и использовали в борьбе против своих идейных противников нередко одни и те же методы и приемы. И ламаркисты, и дарвинисты в равной степени прибегали к идеолого-политическим и философским аргументам в отстаивании своих взглядов, да и с этической точки зрения действия отдельных представителей того или иного лагеря вызывают сходные оценки»<sup>2</sup>. Сказано мягко, интеллигентно, сглаживая углы. И с этим можно согласиться, но лишь с определенными оговорками. На «победителях» подобных дискуссий лежит особая ответственность, прежде всего морального свойства, за судьбу «побежденных», особенно если та была скреплена страданиями и кровью.

С другой стороны, следует всегда быть осторожнее с логическими кванторами общности, вроде «всех» участников дискуссий. Как известно, такие общие суждения опровергаются одним контрпримером. И в данном случае ярким тому доказательством является Ю.М. Вермель. Кантианец по своим философским взглядам, индивидуалист до мозга костей, он не прятался и не жонглировал марксистскими лозунгами и догмами, не пытался подстроиться под господствующее течение. Он думал, что удастся остаться и закрепиться на твердой почве научной методологии, но ошибся – власть предрержавшим нужна была не научная истина, не внешняя лояльность, а марксистское религиозное единомыслие. Иноверцев и еретиков ждала незавидная участь...

Настоящее переиздание первой и единственной книги Ю.М. Вермеля – дань его светлой памяти.

\* \* \*

Текст книги воспроизводится репринтным способом по изданию: *Вермель Ю.М. Эскизы о факторах, направляющих эволюцию.* – М.: Госиздат, 1931. – 126 с. (Тр. н.-и. ин-та зоологии [МГУ]. Т. 4. Вып. 3.). После текста помещен список опечаток, отмеченных самим автором в экземпляре книги, подаренном им А.А. Захваткину.

В конце настоящего издания публикуются воспоминания людей, близко знавших Ю.М. Вермеля.

---

<sup>2</sup> *Колчинский Э.И.* В поисках советского «союза» философии и биологии (дискуссии и репрессии в 20-х – начале 30-х годов). – СПб.: Дмитрий Буланин, 1999. – С. 93.



## ЧАСТЬ I

### Методологические предпосылки (о принципах систематики и методах изучения эволюции)

„Il n'y a aucune chose existante de laquelle on ne puisse demander quelle est la cause pourquoi elle existe“.

Descartes.

#### § 1

Основное положение, принимаемое в этой работе без специального анализа, состоит в том, что эволюция организмов существует, т. е., что предки всех, или подавляющего большинства, современных форм были в каком-либо отношении иными, чем они.

Я напомню только, что главным его обоснованием являются данные палеонтологии, приводящие к нему по следующему рассуждению: раньше организмы были иными, чем теперь; но они происходят только друг от друга путем размножения; следовательно, они изменялись, т. е. претерпевали эволюцию.

#### § 2

Факторами эволюции я называю все условия, определяющие ее наличие и характер.

Нужно различать два вида факторов: вызывающие и направляющие эволюцию.

Факторы, вызывающие эволюцию группы, это — те, благодаря которым некоторая систематическая группа вообще возникает. (Объем этой группы может быть очень различен; поэтому говорят о „расообразовании“, „видообразовании“, „родообразовании“ и т. д.)

Каждая органическая форма представляет собою известное целое и ее эволюция сводится к изменению всей совокупности ее свойств. Однако, в настоящее время у нас нет метода, который позволял бы с помощью какого-нибудь одного параметра характеризовать это единство. Поэтому практически приходится рассматривать организм, как комплекс большого количества „признаков“. Последние выбирают более или менее произвольно, но, конечно, всегда имеют

в виду, что каждому признаку соответствует некоторая реальная особенность организма.

Разные органические формы отличаются друг от друга неодинаковыми наследственными признаками и сохраняют их в известной мере постоянными, благодаря однообразному характеру их размножения. Отсюда следует, что возникновение какой бы то ни было группы требует совпадения двух факторов: 1° агента, вызывающего наследственную изменчивость; 2° фактора, создающего генетическую изоляцию вариантов.

Факторы, направляющие эволюцию группы, отличаются тем, что благодаря им некоторая систематическая группа приобретает свои специфические особенности, т. е. именно одни признаки, а не другие. (Я буду иметь в виду не только морфологические особенности, но вообще все признаки, свойственные каждому индивиду данной группы: физиологические черты, свойства онтогенеза, инстинкты и т. д.)

Существует три фактора, от которых может зависеть характер возникающей формы: 1° конституция исходного предка; 2° агент, вызывающий наследственную изменчивость („возбудитель изменчивости“); 3° процесс, выделяющий среди многих наследственных вариаций определенный структурный тип („сортирующий процесс“). Этот фактор потому может быть назван направляющим эволюцию, что с его помощью признаки, свойственные отдельным вариантам некоторой группы, могут приобретать у потомков этой группы систематическое значение. Он может совершаться: а) при помощи селекции, когда происходит вымирание одних вариантов при сохранении других, и б) путем изоляции, когда выделение определенных вариантов не основано на вымирании других, а происходит иным путем (пространственная, экологическая, физиологическая изоляции).

Легко понять, что факторы, вызывающие и направляющие эволюцию, могут совпадать и не совпадать. Возможны три случая: 1) фактор, вызывающий эволюцию, также и направляет ее, — если он специфичен; 2) фактор, вызывающий эволюцию, не направляет ее, — если он не специфичен; 3) фактор, направляющий эволюцию, ее не вызывает, — такова конституция предка или статическое условие филогенеза.

### § 3

Среди факторов, направляющих филогенез, только конституция имеет необходимое значение, т. е. оказывает влияние во всех решительно случаях. Два остальных фактора могут действовать независимо друг от друга. Таким образом, возможны следующие четыре типа эволюции.

1° Направляющее влияние имеет только конституция. Это имеет место, если агент, вызывающий изменчивость, неспецифичен, а изменчивость не дает материала для сортировки вариантов; последнее же происходит либо в том случае, когда измене-

ния принимают у всех индивидов данного вида одно и то же направление, либо тогда, если изменчивости предшествует изоляция, а в каждой изолированной группе индивидов возникает один тип вариации, внутри которого выделять уже нечего.

2°. Направляющее влияние имеют конституция и возбудитель изменчивости. Последний в этом случае специфичен и вызывает изменчивость, не дающую материала для сортировки вариантов.

3°. Направляющее влияние имеют конституция и сортирующий процесс. Здесь возбудитель изменчивости неспецифичен и вызывает многообразные вариации. Отсюда видно, что сортировка является фактором, направляющим эволюцию лишь тогда если *изменчивость предшествует ей*.

4°. Направляющее влияние имеют конституция, возбудитель изменчивости и сортировка вариантов. Возбудители специфичны, но их много и они вызывают в сообщаящихся между собою группах индивидов разные изменения; сортировка же нарушает сообщение и превращает группы вариантов в систематические группы.

Некоторые из этих случаев филогенеза будут подробнее рассмотрены в части 2, главе 5.

#### § 4

Внутри каждой группы организмов можно изучать специальную и общую картину эволюции.

Первая сводится к тому, что выражает генеалогические отношения всех представителей данной группы в виде родословной схемы (не обязательно классического „родословного древа“, — возможен „родословный газон“ и др.). Таким же образом и причины филогенеза выясняются для каждой отдельной группы.

Наоборот, общая картина эволюции не передает действительной связи форм, но улавливает лишь общие закономерности, имевшие приложение в филогенезе данной группы.

Мы получаем положения приблизительно следующей формы: „большинство (или все, некоторые) из представителей группы А испытали в своей эволюции изменения  $\alpha, \beta, \gamma$  под влиянием причин  $x, y, z$ “

Общие закономерности могут быть выделены на основе изучения генеалогических отношений (путем индукции); но, как будет показано дальше, их можно изучать и прямо.

#### § 5

Цель предлагаемых исследований состоит в изучении факторов, направляющих филогенез отдельных признаков, при чем они будут касаться только общих принципов эволюции. Однако, они не стремятся исчерпать в систематической форме все главные

стороны проблемы, но пытаются лишь выделить отдельные закономерности на специальном материале. Поэтому они называются „эскизами“.

Для внешней формы изложения я избрал афористический метод, по которому сочинение является фрагментарным по форме, но методическим по содержанию (Кант).

В общих отделах работы материал изложен частично по аналитическому (регрессивному) методу, при котором сначала выставляются положения, а потом аргументация. Это кажется здесь удобным, так как изложение касается предпосылок, т. е. положений, предшествующих исследованию.

В специальных частях работы применен только синтетический (прогрессивный) метод изложения, состоящий в том, что от вопроса восходят к выводу.

Я должен предупредить, что если мою аргументацию я иногда веду в духе геометрических доказательств, то это не значит, что я претендую на такую же точность, как в геометрии: к сожалению, в биологии таковая невозможна. Поэтому следует помнить, что этот прием я применяю лишь для удобства изложения, ибо он не дает возможности „утеряться“ ни одной посылке и позволяет читателю всегда добраться до ее корня.

## § 6

Изучение эволюции встречается с весьма большими трудностями, так как здесь предмет нам не дан непосредственно. Особенно это относится к проблеме факторов эволюции. Однако мы знаем, что очень многие научные открытия, материал которых тоже не мог быть изучен прямо (напр., в астрономии и геологии), сделаны при допущении, что причины явления видны в его результате.

Причины органической эволюции также должны быть видны в ее следствиях: во внешних свойствах организмов, в их отношениях друг к другу, в обстоятельствах их жизни, в их геологическом распределении и т. д. В мои задачи не входит исследование о том, что дает нам убеждение в правильности постулата причинности, но я хочу указать, что ничто не может удержать нас от его применения. Это объясняется тем, что мы сознаем в себе стихийную способность открывать с его помощью истины. Даже в том случае, когда закрадывается сомнение в его правомочности, его все-таки пробуют применять и получают, обычно, удовлетворительный результат.

Подобный процесс хорошо символизирован Бергсоном: „Если вы никогда не видали плавающего человека, вы мне скажете, быть может, что плавать невозможно, ибо, чтобы выучиться плавать, нужно начать с того, чтобы держаться на воде и, следовательно, уже уметь плавать. Рассуждение, действительно, всегда будет приковывать меня к твердой земле. Но если попросту, без боязни, я брошусь в воду, как-ни-

как, я продержусь сначала на воде, отбиваясь от нее, и мало-по-малу я приспособлюсь к этой новой среде, я научусь плавать“ (6/173).

### § 7

Методика изучения факторов эволюции проходит три ступени. Во-первых, составляется представление о путях эволюции. Мы получаем знание либо генеалогических отношений, либо общих принципов эволюционного пути. Во-вторых, мы высказываемся о причинах, вызывающих образование наследственных изменений. Для этого мы эмпирически (главным образом экспериментально) изучаем причины наследственной изменчивости в онтогенезе современных форм, либо а priori выставляем гипотезу. В-третьих, мы сопоставляем материалы первой и второй ступени исследования. Здесь мы задаемся вопросом о том, можно ли для объяснения известных принципов эволюционного пути применить те же факторы, которые мы обнаружили в онтогенетических изменениях (или о которых мы составили гипотезу).

В зависимости от того, насколько будут соответствовать друг другу такие данные, мы сможем говорить, с известной долей вероятности, что в эволюции действовали те же самые или другие факторы, чем обнаруженные или предположенные нами. В идеале, мы должны были бы выразить вероятность нашего суждения численно. Такие построения никогда не будут иметь полной достоверности, но другого метода, повидимому, не может быть.

### § 8

В настоящей (первой) части этих „Эскизов“ будет более подробно разработана методика для изучения общих принципов эволюционного пути. О двух других ступенях исследования будет речь во второй части в связи со специальным материалом.

Основной прием первой из указанных задач состоит в сравнении организмов друг с другом, а также в сравнении различных условий окружающей их обстановки. Этим достигается понимание сходства и различия между нашими объектами. Каждое сходство и различие должны иметь свою причину: кто мог бы указать на сходство, относительно которого я не мог бы спрашивать о его причине? Но так как мы полагаем организмы развивающимися, то мы можем видеть в их сходстве и различии проявления законов эволюции.

Мы получаем знание о том, каким образом связаны друг с другом различные признаки в их эволюции, какова частота их образования, в каком отношении они находятся ко внешней среде и т. д.

Последний момент кажется мне особенно важным. Я полагаю, что при исследовании факторов эволюции большое эвристическое значение должна иметь гипотеза о том, что эволюция организмов зависит от внешней среды, понимаемой в широком смысле слова.

Мы должны исследовать, отражают ли организмы во всех своих состояниях и отношениях к окружающим явлениям следы развития под влиянием внешней среды (той, которая их окружает в исследуемый момент, или той, которая окружала их когда-либо раньше).

Я не буду разбирать эмпирических обоснований этого принципа, но укажу только, что в настоящее время он является, повидимому, единственно возможной рабочей гипотезой. Дело в том, что мы можем идти только от неизвестного к известному. Но мы не знаем почти ничего положительного о мыслимых (возможных в принципе) внутренних двигателях эволюции. Что же касается внешних причин, то в существовании их мы уверены, и известная их роль в эволюции несомненна.

### § 9

Я указывал, что нам предстоит устанавливать закономерности эволюции. Но „закон“ получает свое применение только там, где имеется, по крайней мере, два явления. Свойства единицы мы можем лишь регистрировать, но не передавать в форме закона (т. е. более или менее общего суждения).

Поэтому для нашей цели имеет большое значение объем и характер группы, с которой мы орудуем, ибо на основании этого мы судим, в какой мере находимые законы общи и каков их объективный смысл. Таким образом, мы сталкиваемся с вопросом о выборе группы и, следовательно, с проблемами систематики.

В сущности, для изучения факторов эволюции мы могли бы подобрать группу вполне произвольно, потому что всякое сходство или различие объектов имеет свою причину и в любой группе мы могли бы различить влияние одинаковых и различных факторов. Однако, практически такой прием создал бы громадные затруднения, так как если бы группа была очень велика, то исследование сделалось бы слишком сложным, если же она была бы мала, то материал мог бы оказаться недостаточным и давать неопределенный результат. Поэтому целесообразнее всего было бы пользоваться группами естественной системы, т. е. такой, в которой количество свойств объекта, поставленных в функциональную связь с его положением в системе, было бы максимальным (Любищев, 44/103).

В подобных группах мы могли бы отвлекаться от громадного количества признаков сходства объектов и обратить главное внимание на признаки различия. Понятно, что при малом числе последних причины их образования могли бы выступить ясно.

Можно себе представить, что задача построения естественной системы будет выполнена с помощью математических приемов. Мыслимы общие формулы, которые бы измеряли сходства организмов (вроде формул Гейнке) и которые бы характеризовали строение любой группы с любой комбинацией признаков (вроде функций

Эджворса-Пирсона, 68). Но в настоящее время такая задача далека от выполнения, и если бы я счел вполне необходимым ее разрешить, то окончательно задержал бы достижение моих непосредственных целей. Однако такой необходимости я не вижу. Я могу воспользоваться известной долей произвола и обратиться к существующей системе организмов, созданной без применения математических методов. При этом, как покажет следующий параграф, мой произвол будет уж не так велик.

## § 10

Существующая система организмов является для многих целей вполне удовлетворительной.

Об этом свидетельствуют следующие ее свойства.

1°. Она построена на основе сортировки организмов по их структурному сходству и различию, а не на основе знания их родословной. Этот факт, как и всякий другой, не требует каких-либо „доказательств“. Но так как здесь часто происходит путаница благодаря смешению понятий о принципе построения системы и об ее содержании, то я приведу доказательства: историческое— современная система в главных чертах была создана до возникновения и признания эволюционной теории; логическое— почти все филогенетические представления сами основаны на изучении сходства и различия организмов. [Этого бы не было только в том случае, если бы о родстве организмов можно было заключать или путем прямого наблюдения, или на основе одного лишь характера их распределения во времени (геологического) и в пространстве (географического). Однако, прямое наблюдение почти вовсе невозможно, а геологические и географические построения в эволюционной теории почти всегда требуют, в качестве обязательной посылки, сходства между изучаемыми формами.]

Но принцип построения системы может не исчерпывать ее содержания, и возможно, что система, будучи основана на сходстве структуры организмов, будет выражать также их родословные отношения. Однако такое совпадение явилось бы лишь „случайностью“ и выяснение его составляет особую проблему (см. § 14).

2°. Современная система построена иерархически, т. е. путем деления организмов на неравноценные группы, среди которых каждая „высшая“ подчиняет себе в каком-либо отношении одну или много „низших“.

Это— также простой факт.

3°. Современная система, в большей своей части, приближается к естественной. В § 9 я привел определение „естественной системы“. Его можно передать и таким образом, что каждая группа естественной системы построена на принципе наибольшего сходства, т. е. объединяет собою членов, сходных друг с другом больше, чем с членами любой другой группы.

Положение о близости современной системы к естественной следует считать статистически приблизительным. Частые перестройки системы и отсутствие точного мерил сходства организмов показывают, что современная система не приняла своей окончательной естественной формы. Однако, все высшие категории и большая часть



Рис. 1



Рис. 2

низших все же, вероятно, совпадут с теми группами, которые будут построены на основе точной методики.

В пользу этого говорят многие практические и теоретические аргументы, каковы, напр., следующие:

а) Мы очень легко запоминаем почти все свойства каждой группы организмов и сравнительно легко „определяем“ форму „на-глаз“.

б) Перестройки системы в громадном большинстве случаев заключаются в раздроблении групп и лишь значительно реже в перемещении единиц из группы в группу. (Последнее крупное перемещение в системе животных было сделано только по отношению к отрядам птиц.) Это показывает, что важнейшие свойства групп уловлены современной системой и большая часть новых познаний только детализирует их. Следует также помнить, что существующая система учитывает признаки довольно различные: анатомические (наружные и внутренние), эмбриологические, отчасти экологические и др.

в) То обстоятельство, что нерархичность категорий, установленная в современной системе, соответствует ее „естественным“ свойствам, подтверждается двумя общеизвестными фактами: чрезвычайным распространением корреляции между признаками (которая является обязательным условием естественной иерархии) и их неравноценностью, выражающейся в том, что различные признаки связаны с неодинаковым количеством других признаков.

Весьма поучительно, что недавно привлеченный способ изучения сходства форм — серологический — обнаруживает корреляцию химических свойств организмов с морфологическими признаками; при этом корреляция оказывается такого рода, что в большинстве исследованных случаев серологический метод подкрепляет систему, созданныю на основе других методов.

## § 11

Итак, я принимаю, что группы современной нерархической родственной системы близки к естественным. Теперь предстоит более точно выяснить, какой смысл заключается в том, что мы орудуем с группами *различного значения*: „семействами“, „отрядами“, „классами“ и т. д.

Так как я не взялся строить системы, но решил пользоваться уже готовой, то для разрешения моего вопроса мне остается подробнее исследовать свойства современной системы. Результаты этого изучения таковы.

1°. Начало классификации состоит всегда в том, что избирают некоторую элементарную единицу. При этом на практике нередко исходят из весьма различных единиц, которым дают столь же различные определения. Но характерно, что при любом исходном пункте единицы группируются около некоторых типов, комплекс которых в свою очередь может быть охарактеризован некоторым типом, и т. д.

Важно отметить, что такое распределение отнюдь не является простым результатом метода классификации, потому что оно могло бы быть и совершенно иным. Допустим, что в качестве исходной единицы мы выбрали индивид. Могло бы оказаться, что индивиды, расположенные по сходству, составили бы цепь, в которой расстояния между ее последовательными членами были бы всегда одни и те же (рис. 1). В этом случае всякое образование групп было бы вполне искусственным и запоминание границ между ними представляло бы большие трудности.

С другой стороны, могло быть, что индивиды сгруппировались бы в более тесные комплексы, между которыми остались бы значительные расстояния, но что внутри этих комплексов они распределялись бы на равных расстояниях (рис. 2). Этого на самом деле также нет, так как в этом случае для каждой из групп нельзя было бы наметить определенного типа, не говоря уже о типах более высокого порядка.

Таким образом, в действительности индивиды и все последующие группы слагаются в неодинаково тесные комплексы, что и позволяет находить естественные систематические категории (рис. 3). Изображению существующих здесь отношений может до некоторой степени содействовать сравнение Э. Маха (употребленное по другому поводу): образ густой массы, которая в одних местах гуще, чем в других.

Всякое скопление индивидов или их групп, в котором все члены сходны друг с другом больше, чем с любым членом другого скопления, мы будем называть систематической категорией. (Е. С. Смирнов обозначает это понятие термином „конгрегация“, 90.)

Исходя из предыдущего, мы можем сказать, что число систематических категорий ограничено и не зависит от произвола. (При этом я не называю, конечно, произволом те случаи, когда число категорий увеличивают в результате более детального ознакомления с группами:

они показывают только то, что раньше некоторые категории не были известны, но не то, что последние могут быть произвольно созданы).

Про каждую систематическую категорию говорят, что она имеет определенную „высоту“ или находится на определенном „таксономическом уровне“. Соответственно этому ей дают разные наименования. Но последние вовсе не определяются порядковым номером

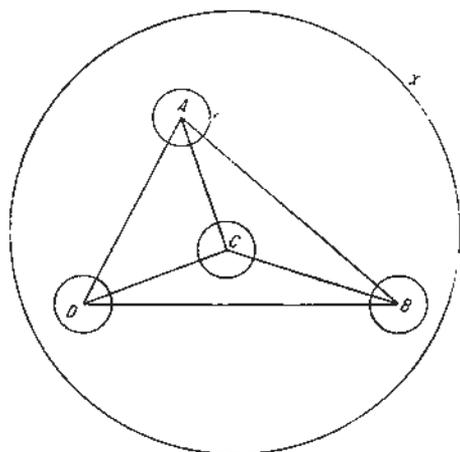


Рис. 4

скопления единиц. Нельзя, напр., сказать, что „видом“ всегда называют скопление второго порядка (скопление „рас“), „родом“ — скопление третьего порядка и т. д. Если бы так было, то одноименные группы в разных участках системы были бы неадекватны друг другу по сходственным отношениям. Так, группу *Rhynchoserphalia* (имея в виду только ее современных представителей) надо было бы назвать „расой“, так как она включает в себя скопление только первого порядка — малочисленную *Hatteria punctata*. Наоборот, группу *Lacertilia* надо было бы назвать „отрядом“, „классом“ или даже выше, так как она образует скопление 5, 6 и 7 порядка. На самом же деле обе группы называют отрядами.

Отсюда видно, что высота или таксономический уровень систематической категории определяется некоторой абсолютной величиной среднего различия между ее членами.

Если бы мы численно выразили расстояние между членами данной группы, то ее высоту мы определили бы как среднее арифметическое между этими величинами. Пусть на рис. 4 расстояния между членами систематической категории *X* определяются соединяющими их линиями. Высотой данной категории мы назвали бы величину

$$T = \frac{AB + AC + AD + BC + BD + CD}{6}$$

На практике эта величина приблизительно ухватывается „инстинктом“ систематика. Таким путем удается, напр., заметить, что различия между отрядами млекопитающих оказываются того же порядка, что и различия между отрядами рептилий, но про отряды птиц это можно сказать лишь с натяжкой.

2°. При определении низших систематических категорий многие авторы, кроме учета сходства организмов, вводят нередко чисто физиологический критерий, именно рассматривают, скрещиваются ли представители определенных групп друг с другом и дают ли плодо-

скопления единиц. Нельзя, напр., сказать, что „видом“ всегда называют скопление второго порядка (скопление „рас“), „родом“ — скопление третьего порядка и т. д. Если бы так было, то одноименные группы в разных участках системы были бы неадекватны друг другу по сходственным отношениям. Так, группу *Rhynchoserphalia* (имея в виду только ее современных представителей) надо было бы назвать „расой“, так как она включает в себя скопление только первого порядка — малочис-

витое потомство. Но я считаю, что в естественной системе этот критерий не выделяется: он ничего не говорит о „суммарном“ (или „интегральном“) сходстве, являющемся признаком естественной системы.

Однако для эволюционной теории необходимо определять ту группу, внутри которой индивиды свободно скрещиваются друг с другом и дают плодовитое потомство. Ее можно назвать „эволюционной единицей“, потому что возникновение только этой группы будет называться эволюцией.<sup>1</sup> Образование любых группировок внутри ее границ еще не будет эволюцией, но только — особым видом изменчивости.

Что касается отношения эволюционной единицы к систематическим категориям, то оно не всегда бывает одинаковым: в одних случаях эволюционная единица совпадает с „расой“ (в таксономическом смысле), в других с „видом“ и т. д. Но мы можем для всех случаев установить ее верхнюю границу: она никогда не захватывает систематических категорий более высоких, чем вид.

Поэтому я, поскольку в мои задачи входит изучение эволюции, орудую в этой работе с категориями не ниже вида.

## § 12

Теперь мы можем спросить, как конкретно характеризуются те черты сходства организмов, которые определяют особенности того или другого таксономического уровня? Другими словами, мы должны выяснить принципы, на основе которых в каждом реальном случае устанавливается иерархия систематических категорий.

Как было указано выше, в настоящее время мы не имеем метода, который с исчерпывающей точностью мог бы измерить величину сходства между организмами. Но на деле такой метод заменяется рядом приемов, передающих типы сходства в приближенной форме. В большинстве случаев теоретические принципы вложены в современную систему „инстинктивно“. Я же постараюсь, как и раньше, выделить их в сознательные положения.

Мое исследование касается только зоологической системы и имеет чисто эмпирический характер. Поэтому оно не претендует на перечисление обязательно всех употребленных критериев, но стремится передать лишь главные из них.

Для этого я избрал следующий метод: рассматривать попарно у одного и того же организма признаки (или комплексы признаков), характеризующие „высшую“ и „низшую“ категории и стараться выяснить, что заставило их считать таковыми. (Для простоты, первые я буду прямо называть „высшими признаками“, вторые — „низшими“).

Таким образом, удалось извлечь следующие принципы.

---

<sup>1</sup> Подробнее на этом вопросе я остановился в другой работе, где я называл эволюционные единицы „генетическими группировками“ организмов (103).

1°. Из двух признаков, встреченных у одного организма, высшим считается связанный с большим количеством других признаков.

Напр., характер кожных покровов у млекопитающих имеет более высокое значение, чем форма тела. Волосы всегда встречаются совместно с млечными железами, плоскими позвонками, семью (6—9) шейными позвонками, парным затылочным бугром, левой дугой аорты, диафрагмой и т. д. Наоборот, напр., „рыбообразная“ форма тела встречается и совместно с общеизвестными признаками рыб, и с признаками рептилий, и млекопитающих.

Поэтому волосы являются признаком класса (млекопитающих), а „рыбообразная“ форма тела — признаком отряда (китообразных, отчасти сиреновых и ластоногих).

Примечание. Чтобы изложить дальнейший принцип, я должен предварительно определить следующие два типа корреляции признаков: а) необходимая корреляция имеет место, если появление одного из признаков требует обязательного присутствия другого; б) факультативная корреляция, наоборот, заключается в том, что „связанные“ признаки не являются необходимыми друг для друга, но встречаются все-таки одновременно (примеры см. ниже).

Отличить оба случая можно по двум критериям (по обоим сразу или по одному из них): 1) морфогенетическому, показывающему, самостоятельно ли механика развития изучаемых частей друг по отношению к другу (т. е. развиваются ли они по типу „зависимого“ или „самодифференцирования“ (Roux), и 2) экологическому, по которому устанавливается, не связаны ли взятые части через посредство одной и той же внешней среды, т. е. не имеет ли их связь необходимого значения для жизни организма.

Необходимая корреляция определяется утвердительными ответами (одним или обоими), факультативная — отрицательными.

2°. Из двух связанных групп признаков, встреченных у одного организма, высшею считается та, в которой большая часть связей имеет факультативный (и меньшая — необходимый) характер.

Напр., аистов (Ciconiidae) и журавлей (Gruidae) относят в современной системе птиц к разным отрядам на том основании, что они отличаются факультативно связанною группой признаков: отряд Ciconiiformes имеет десмогнатическое нёбо, задний палец ноги находится на одном уровне с передними, все представители — птицы птенцовые; отряд Gruiformes обладает шизогнатическим нёбом, задний палец выше передних, почти все представители — птицы выводковые. Наоборот, все признаки, в которых аисты и журавли сходны, — длинные ноги, длинная шея, длинный клюв, — служат лишь для характеристики семейств или подотрядов, так как они связаны необходимо (в экологическом смысле): птица на высоких ногах, но с короткою шеей или клювом была бы экологически мало приспособлена.

Для оценки природы корреляции, на практике почти всегда применяется один экологический критерий, — не только потому, что применение морфогенетического критерия технически очень трудно, но и потому, что части, связанные в отношении механики их развития,

являются большей частью объединенными и экологически. Так, громадная длина фаланг и летательная перепонка у летучих мышей и птерозавров, — признаки, несомненно, связанные морфогенетически; но они же требуют присутствия друг друга для осуществления полета. Эти необходимо связанные признаки считаются здесь „низшими“, чем важнейшие признаки млекопитающих и рептилий, связанные факультативно.

3°. Из двух признаков, встреченных у одного организма, из которых один составляет часть или „свойство“ другого, высшим считается целое.

Например, наличие конечностей у позвоночных животных „выше“, чем наличие крыльев или чем срастание костей запястья.

4° Из двух признаков, встреченных у одного организма, высшим считается менее изменчивый.

Это положение можно иллюстрировать примерами различных типов, зависящих от способа измерения изменчивости систематического признака.

Приведем один пример, в котором изменчивость измеряется количеством типов вариаций, даваемых данным признаком в пределах определенной группы. В группе *Rosa* типы рогов служат для характеристики семейств (оленерогие, полорогие, кожисторогие), так как их мало, а окраска — для видов, ибо типов последней очень много.

Другой пример дадим для случая, когда степень изменчивости признака определяется тем, насколько его типы вариаций отличаются друг от друга по своему характеру. Признак класса — волосы — более однороден у всех млекопитающих, чем признаки отрядов и семейств, летательный парашют (напр., у *Galeopithecus*, некоторых белок, *Draco volans*) или плавники (напр., у *Cetacea*, *Sirenia*, *Pinnipedia*, *Ichtyosauria*).

5°. Из двух признаков, встреченных у одного организма, высшим считается распространенный на большее количество единиц.

Напр., наличие позвонков „выше“ наличия перьев, три пары членистых конечностей „выше“ сосущего ротового аппарата.

На основании главным образом данного принципа принято также считать ранние стадии онтогенеза какого-нибудь органа таксономически более высокими, чем поздние (закон К. Э. ф. Бэра). Так, хорду считают признаком типа (хордовых), а билатеральные позвонки — признаком класса (млекопитающих): хорда, появление которой в онтогенезе млекопитающих предшествует образованию билатеральных позвонков, свойственна гораздо большему количеству животных, чем последние.

Примечание. К перечислению изложенных принципов следует прибавить, что не всегда они применяются все сразу. Бывают случаи, когда какой-либо из этих критериев не может достичь цели; тогда довольствуются остальными.

### § 13

Составив себе представление о строении системы, мы можем хорошо понять, что эволюция организмов бывает разного масштаба: в зависимости от того, насколько велико изменение данного вида, он может достигнуть различного таксономического уровня, — дать новый вид, новый род, новое семейство и т. д. Поскольку я буду говорить об эволюции некоторой группы, ступающей с одного таксономического уровня на другой, я буду называть эти уровни эволюционными.

В виду того что всякая категория имеет „типизационную“ характеристику (составленную на основе „суммарного“ сходства, см. стр. 13) — любое ее преобразование может произойти путем изменения всех или не всех признаков. В последнем случае для получения того же результата нужно, чтобы признаки изменились сильнее: тогда общий („суммарный“) результат получается такой же, как и при изменении всех признаков данной категории.

Поэтому можно изучать совершенно независимо эволюцию целых групп и эволюцию отдельных признаков: обе проблемы совпадают не полностью, — они связаны коррелятивно, но не функционально.

В задачу основных частей моего исследования входит изучение эволюции отдельных признаков.

### § 14

Чтобы придать некоторую целостность изложенным выше воззрениям о системе организмов, я остановлюсь еще очень кратко на взаимоотношениях „сходственной системы“ и филогении.

Системой, как известно, называется комплекс однородных знаний, соединенных в единое целое на основании какого-либо принципа. Если таким принципом мы будем считать происхождение организмов, то мы сможем объединить последние в „филогенетическую систему“. Каждая группа подобной системы будет содержать формы, состоящие генетически друг к другу ближе, чем к членам любой другой группы.

В своей крайней форме филогенетическая система была бы простым родословным деревом, переданным с помощью описательного (или графического) метода. Объем групп зависел бы от числа входящих в них предков различных филогенетических генераций: группы соответствовали бы „ветвям“ родословного древа различной величины.

Так, на рис. 5 ветвь, заключенная в контур  $\alpha$ , передает объем рода; контур  $\alpha$  соответствует семейству, контур  $A$  — отряду и т. д.

Понятно, что филогенетическая система, если держаться обычных терминов логики, будет „искусственной“ системой, потому что она пользуется лишь одним признаком объектов (их происхождением), а не их суммой. Ее построение требует только знания генеалогии организмов и непосредственно не зависит от сходства и различия последних.

Но это, как было упомянуто в § 10, не исключает возможности того, чтобы она совпадала с естественной сходственной системой. Для этого было бы только необходимым, чтобы каждая систематическая категория, построенная на основе суммарного сходства, имела бы монофилетическое происхождение, т. е. происходило бы от одной (а не многих) систематической категории. Наоборот, при полифилии группы единые в отношении сходства были бы разнородны генетически.

Однако, зависимость между сходственной и филогенетической системами может быть очень многообразною, так как явления поли- и монофилии широко варьируют по отношению к таксономическому значению предков и потомков.

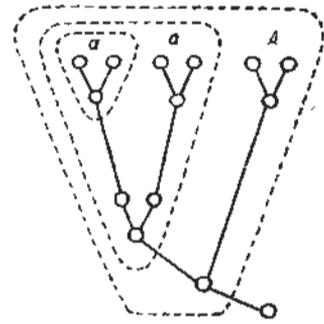


Рис. 5

Я укажу здесь, как усложняется проблема, если обращать внимание на то, ко скольким группам равного с изучаемой значения относятся ее предки и ко скольким группам низшего значения относятся они.

Понятия поли- и монофилии при этом дифференцируются:

а) Полифилией из равных категорий нужно называть случай эволюции, при котором некоторая систематическая категория

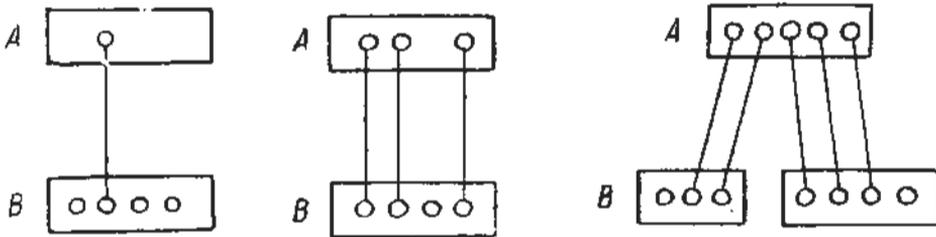


Рис. 6, 7 и 8. Кружки обозначают виды, рамки — границы родов, линии — генеалогические связи.

происходит от нескольких, равнозначных с нею других систематических категорий; монофилией из равных категорий нужно называть случай, при котором данная систематическая категория происходит от одной, равнозначной с нею другой систематической категории.

б) Полифилией из низших категорий будет случай эволюции, при котором некоторая систематическая категория происходит от нескольких, низших, чем она, других систематических категорий; монофилией из низших категорий будет случай, при котором данная систематическая категория происходит от одной, низшей, чем она, другой систематической категории.

При таком делении возможны следующие решения проблемы:

1°. Для некоторой группы может иметь место „монофилия из равных категорий“ при „монофилии из низших категорий“. Напр., род *A* происходит от одного рода *B* и лишь от одного вида из этого рода (рис. 6).

2°. Возможна „монофилия из равных категорий“ при „полифилии из низших категорий“. Напр., род *A* происходит от одного рода *B*, но от многих видов этого рода (рис. 7).

3°. Возможна „полифилия из равных категорий“ при „полифилии из низших категорий“. Напр., род *A* происходит от двух родов — *B* и *C* и, конечно, не меньше, чем от двух видов, относящихся к каждому из последних родов (рис. 8).

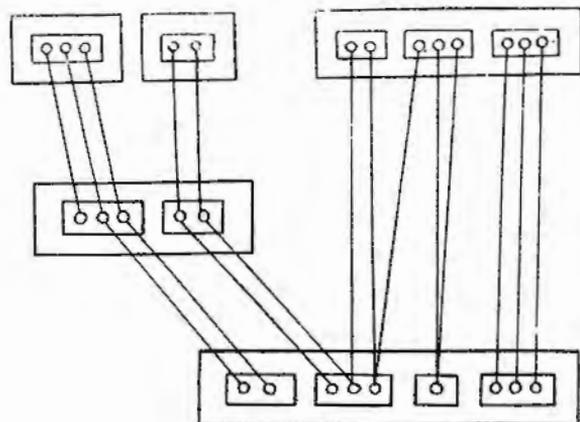


Рис. 9

Отсюда видно, что филогенетическая система может совпадать со сходственной в большей или меньшей степени. Если, напр., получит приложение случай 2°, то правильно будет сказать, что систематические категории имеют филогенетическое единство, но лишь относительное; филогенетическое древо примет сложную форму, при которой каждая последующая крупная группа будет соединена с одной предшествующей, но зато многими линиями связи (рис. 9).

Понятно, что такая картина сможет быть очень различной в зависимости от того, какое количество и какие именно низшие категории будут принимать участие в образовании высших.

Изложенными соображениями я хотел показать, как сложна может быть обсуждаемая проблема. Разрешать здесь вопрос о поли- и монофилии я не имею в виду. Но я позволю себе указать, что данные палеонтологии, повидимому, подтверждают возможность разобранного мною примера (2°). Очень мало случаев, при которых можно допустить „полифилию из равных категорий“, но много случаев, где легко признать „полифилию из низших категорий“. Действительно, трудно, напр., себе представить, чтобы класс млекопитающих произошел от двух других классов, но легче допустить, что он возник из разных отрядов одного класса рептилий, и уж совсем легко признать, что его предками были несколько, а не один вид рептилий.

Таким образом, наиболее вероятным мне кажется частичное совпадение филогенетической и сходственной систем.

§ 15

Теперь вернемся к методам изучения законов эволюционного пути.

Для этого мы прежде всего должны помнить, что в нашу задачу входит определение общих закономерностей эволюции, помимо восстановления родословной организмов (§ 4), и что все изучение будет касаться лишь отдельных признаков (§ 13).

После этого я укажу весь путь исследования. Во-первых, мы выбираем группу организмов. Этим мы с самого начала ограничиваем известную категорию сходных объектов. Во-вторых, мы изучаем различия между ее представителями, т. е. учитываем изменчивость отдельных признаков, не переходящую за границы данной категории.

Я пришел к выводу, что законы изменчивости признаков передают законы их эволюции. Другими словами: характер отличий одних форм от современных им других подобен характеру отличий этих форм от их предков.

Если, напр., мы обнаружим, что среди вариаций современных млекопитающих величина головы возрастает параллельно величине туловища, то мы заключим, что и в течение эволюции этих животных голова и туловище изменялись совместно.

Это положение вытекает из следующих посылок:

1°. Ближайшие предки большей части представителей какой-либо группы (в большинстве случаев) также являются представителями этой группы.

2°. Если у разных представителей какой-либо группы некоторый признак варьирует, то вероятнее всего, что при возникновении самих этих представителей он также испытывал эволюцию.

В дальнейшем (§§ 16 и 17) я дам подробное обоснование обеих посылок, а в § 18 повторю весь ход умозаключения.

§ 16а

1 посылка: „Ближайшие предки большей части представителей какой-либо группы (в большинстве групп) также являются представителями этой группы“.

Обоснование

Для проверки этого предложения я сначала покажу, что при изменении какой-либо органической формы менее вероятно, что возникнет новая категория высшего таксономического значения, чем новая категория равного с нею значения.

В качестве предпосылок я буду пользоваться теоремами умножения и сложения вероятностей.

Демонстрация 1 (основанная на первом принципе таксономической иерархии, § 12, 1°). !Высшие систематические категории

отличаются от низших тем, что определяющие их признаки связаны друг с другом „теснее“, чем признаки низших категорий (т. е. встречаются в менее разнообразных комбинациях).

Но то, что мы знаем о природе органических форм, говорит нам, что, по крайней мере, часть признаков систематических категорий связана друг с другом факультативно, т. е. не необходимо (стр. 16) (напр., волосы, млечные железы, семь шейных позвонков и т. д. или парнопалость и сложный желудок у *Artiodactyla*). Следовательно, хотя бы часть факторов, вызывающих образование систематических признаков, относится к явлениям, независимым друг от друга.

Но для образования высших систематических категорий необходимо одновременное изменение большего количества признаков, чем для образования низших. Следовательно, для того, чтобы возникла высшая категория, должно произойти совпадение большего количества независимых факторов, чем для возникновения низшей. Но это (по теореме умножения вероятностей) менее вероятно, чем обратное; что и требовалось показать.

Демонстрация 2 (основанная на втором принципе иерархии, § 12, 2°) — ведется точно так же, как 1-я, и отличается от нее только тем, что здесь в самом условии независимые факторы противопоставляются зависимым.

Демонстрация 3 (основанная на третьем принципе иерархии § 12, 3°). Наличие признака в таксономическом отношении выше, чем его свойство или часть.

Понятно, что свойство, или часть органа, может появиться только тогда, если существует сам орган. Но и орган не может появиться из ничего и тоже требует для себя материала. Поэтому появление свойства, или части признака, отличается от появления его самого лишь тем, что в первом случае изменение материала оказывается меньшим. Таким образом, все части организма, которые называются особыми органами (признаками высшего значения), отличаются от своих свойств или частей (признаков низшего значения) большим количеством и большей разнородностью составляющей их материи.

Но чем больше элементов в некотором целом и чем они разнороднее, тем больше вероятности, что среди них некоторые вызываются независимыми факторами; кроме того, а *posteriori* мы знаем, что это и на самом деле так, ибо 1) развитие отдельных частей органов бывает самостоятельным (эктодермические и энтодермические части глотки; хрусталик и глазной бокал у *Rana esculenta* и др.), 2) наличие в органе одних частей, а не других, иногда не имеет экологического значения (например, количество рудиментарных пальцев на крыльях птиц и т. п.).

Следовательно, для появления самого признака (высшей систематической категории) требуется совпадение большего количества самостоятельных факторов, чем для образования его части или

свойства (низшей систематической категории). Но это (по теореме умножения вероятностей) менее вероятно; что и требовалось показать.

Демонстрация 4 (основанная на четвертом принципе иерархии, § 12, 4<sup>о</sup>). Высшие признаки менее изменчивы, чем низшие. Но чем более изменчив признак, тем более независимых друг от друга факторов на него действуют. (Зависимые факторы можно не принимать во внимание, так как большое их число не отличалось бы от небольшого числа независимых; следовательно, каждый тип вариаций обязан своим существованием именно независимым факторам.)

Отсюда вытекает, что низшая категория может образоваться более различными способами, чем высшая. Но появление одного из многих независимых факторов (по теореме сложения вероятностей) менее вероятно, чем одного из многих. Следовательно, возникновение высшей категории менее вероятно, чем низшей; что и требовалось показать.

Примечание. На основании пятого принципа (§ 12, 5<sup>о</sup>) я не берусь сейчас делать каких-либо выводов, так как пока у меня нет данных для суждения о том, что более вероятно: одновременное возникновение признака у многих или немногих единиц. Но а priori нетрудно себе представить, что если речь идет о разных единицах, то второе менее вероятно.

## § 166.

Теперь не трудно вывести основное положение. Раз возникновение высшей категории менее вероятно, чем возникновение равной, то, очевидно, каждая единица, прежде чем дать группу высшего значения, испытывает (в большинстве случаев) период рождения групп равного значения. Так, напр., какой-нибудь вид чаще всего порождает новые виды, не выходящие из пределов того же рода; гораздо реже его изменения приводят к возникновению нового рода, еще реже — нового семейства и т. д.

Таким образом, мы можем утверждать, что в большинстве случаев число низших групп, входящих в некоторую высшую, больше чем число корней этой высшей группы. Следовательно, какой бы комплекс равнозначимых форм мы ни взяли, мы почти всегда будем иметь случай, при котором большая часть ближайших предков наших форм будет равного с ними значения. Это и требовалось показать.

Чтобы сделать наш вывод до конца ясным, я разберу его еще на схемах. Отдельно нужно рассмотреть случаи, при которых равнозначимые формы одной категории имеют одного и разных предков (т. е. случаи моно- и полифилии).

На рис. 10 и 11 уровни, разделенные жирными линиями, изображают пределы разных родов. Пунктирные линии №№ 1—17 соответствуют известным моментам времени. Кружки представляют собою виды, а соединяющие их линии указывают на их происхождение один от другого. Белые кружки обозначают, что данный вид произошел от предка, принадлежащего к тому же роду. Черные кружки относятся к видам, происшедшим от другого рода.

Рис. 10 передает тот случай, когда каждый вид одного рода развивается по независимой от соседнего родословной линии. В соответствии с принятым выше тезисом

показано, что каждый вид прежде чем перейти в следующий род, дает ряд видов, остающихся в пределах того же рода. Из рис. видно, что при этом допущении громадное большинство видов, взятых в одно и то же время, имеет предков, относящихся к тому же самому роду. Напр., на уровне № 3 из 10 видов только 2 имеют предков из другого рода, на уровнях №№ 4, 5 все виды имеют равнозначных предков, на уровнях №№ 1, 2 равнозначных предков меньшинство, но зато таких уровней меньше.

На рис. 11 изображен другой крайний случай, при котором все виды одного рода происходят от одного предка другого рода. Здесь также показано, что каждый исходный вид, прежде чем дать начало новому виду другого рода, дает веточки видов того же самого рода. Мы видим, что уровни, на которых большая часть видов происходит от предков того же рода, гораздо более многочисленны, чем обратные.

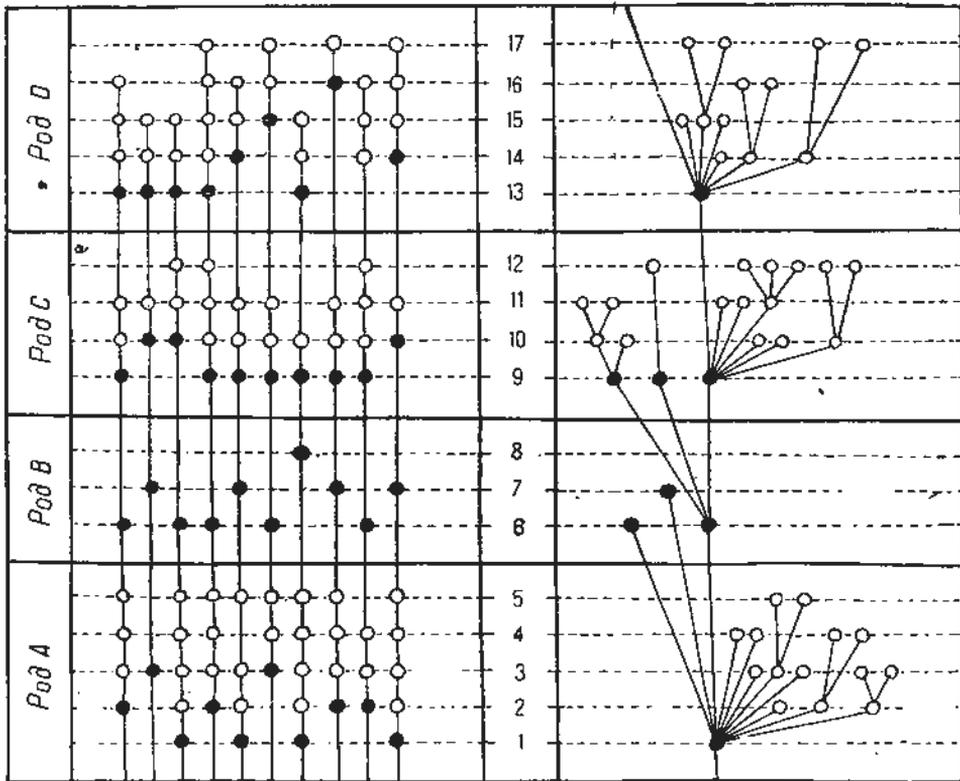


Рис. 10

Рис. 11

§ 17

2 посылка. „Если у разных представителей какой-либо группы некоторый признак варьирует, то вероятнее всего, что и при возникновении самих этих представителей он также испытывал эволюцию“.

Обоснование

В самом деле, пусть мы имеем высшую группу, включающую ряд низших (напр., род с несколькими видами). Признак  $x$  пусть варьирует у последних, принимая состояние  $x_1, x_2, x_3, x_4 \dots$  и т. д.

Допустим, что все наши низшие группы произошли от общего корня, т. е. от одного предка, равного с ним таксономического значения (рис. 10). Тогда этот предок имел одно определенное выражение признака  $x$  (напр.,  $x'$ ). Но в настоящее время разные представители взятой группы имеют различное выражение признака  $x$  (именно,  $x_1, x_2, x_3, \dots$ ). Следовательно, при самом возникновении этих представителей, признак  $x$  также менялся.

Но пусть наша высшая группа имеет несколько корней. Мы сможем сказать (по § 166), что число входящих в нее низших групп, вероятнее всего, превосходит число ее корней (рис. 13). Если же почти всякая низшая группа имеет особое выражение признака  $x$ , то

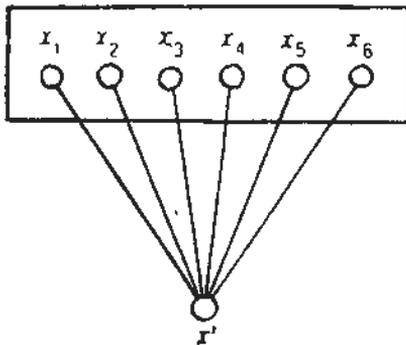


Рис. 12

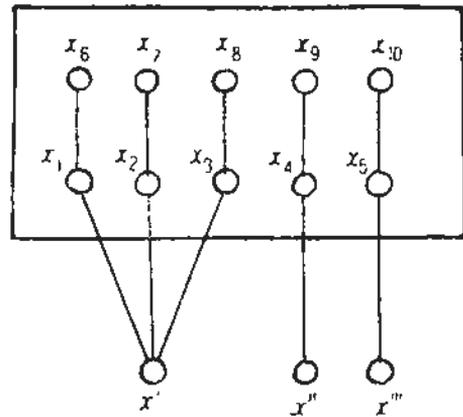


Рис. 13

число этих значений будет также превосходить число таковых у предков. Отсюда видно, что при возникновении изучаемых групп признак  $x$  в большинстве случаев также менялся.

Наконец, возьмем тот маловероятный случай, при котором каждый низший представитель высшей группы имеет отдельного предка равного с ним значения (рис. 14). Все-таки нельзя будет допустить, чтобы у большей части изучаемых форм признак  $x$  не изменился по сравнению с их предками. Действительно, тот факт, что признак  $x$  варьирует (особенно, если он варьирует сильно), показывает, что во время образования его вариаций на него действовали весьма различные и независимые факторы (см. § 16а, дем. 4). Но чем большему числу влияний (особенно независимых) способно подвергаться некоторое явление, тем вероятнее, что за время своего существования оно встретится с ними.

При оценке независимости факторов изменчивости данного признака важно еще обращать внимание на то, в какие сочетания вступают его вариации с различными другими признаками. Чем более разнообразны такие комбинации, тем более независимы факторы его изменчивости от факторов, влияющих на другие признаки.

Но, кроме всего этого, мы вообще знаем, что разные систематические категории (во всяком случае, не ниже вида) отличаются друг от друга почти во всех признаках, а так как предки нашей

группы относились к другой группе, то они, скорее всего, отличались от нее и по данному признаку.

Поэтому и в данном случае более вероятно, что признак у большинства изучаемых форм изменился при эволюции последних, чем то, что он не изменился; что и требовалось показать.

### § 18

Тезис: „Характер отличий одних форм от современных им других подобен характеру отличий этих форм от их предков“.

#### Обоснование

Пусть мы имеем группу  $A$ . Признак  $\alpha$  варьирует у различных представителей данной группы по закону  $x$ .

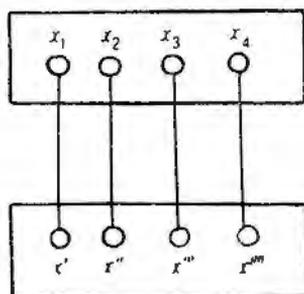


Рис. 14

Эти данные мы передаем в следующем положении: если у членов группы  $A$  изменяется признак  $\alpha$  (при сохранении общей суммы признаков, характеризующих группу  $A$ , как целое), то он может принимать ряд состояний по закону  $x$ .

Из факта варьирования нашего признака мы (по § 17) заключаем, что при возникновении современных членов группы  $A$  предки большей части их членов испытали изменения признака  $\alpha$ . Но (по § 16) мы принимаем, что ближайшие предки современных членов группы  $A$  были в большинстве случаев также членами группы  $A$ . Следовательно, при возникновении современных членов группы  $A$  эволюция признака  $\alpha$  происходила большей частью по закону  $x$ ; что и требовалось показать.

Продемонстрируем то же самое на частном примере.

Эмпирически мы находим, что у современных видов отряда рукокрылых длина передних конечностей весьма варьирует, причем эти вариации связаны с вариациями задних конечностей (в этом заключается здесь закон  $x$ ). Мы говорим: если у видов отряда рукокрылых изменяется длина передних конечностей, то изменяется и длина задних конечностей.

Из самого факта вариаций мы (по § 17) заключаем, что при возникновении современных видов рукокрылых, предки большей части этих видов испытали изменения передних конечностей. Но (по § 16) ближайшие предки современных видов рукокрылых были в большинстве случаев также видами рукокрылых. Следовательно, при возникновении современных видов рукокрылых эволюция передних конечностей в большинстве случаев шла параллельно эволюции задних. Таким образом, мы получаем право, на основании изменчивости организмов, судить об их эволюции.

Повторим характерные особенности этого метода:

1°. Он выводит лишь общие закономерности эволюции и не затрагивает генеалогии отдельных форм (ср. § 4).

2°. Достаточно уверенно его можно применять лишь для эволюции отдельных признаков, а не целых систематических категорий (ср. § 13).

3°. Он выражает закономерности в „типической“, а не в категорической форме, т. е. он дает положения, применимые лишь для большинства членов группы (и для большинства групп), а не для всех. Поэтому его можно прилагать лишь при статистическом исследовании, орудуя с большим количеством единиц и групп.

Этот метод имеет свои недостатки, в частности большую абстрактность. Но его основное достоинство заключается в том, что он позволяет судить об общих закономерностях эволюции, не прибегая к очень сложной и методологически мало разработанной филогенетической индукции.

### Обзор литературы

В обзоре литературы я обращаю главное внимание на те работы, которые противоречат высказываемым мною воззрениям с целью, по возможности, разрешить расхождения с ними. В меньшей степени я касаюсь работ, выводы которых я подтверждаю. Чисто исторических очерков я избегаю здесь вовсе, так как они весьма загромождают статью и непосредственно для нее не необходимы.

### § 19

К §§ 6—8. О методах изучения факторов эволюции.

Наиболее близко к моему пониманию способов изучения эволюции (синтеза сравнительного и экспериментального методов на основе принципа причинности) подходит Чулок. Правда, он начинает с довольно скептических замечаний, сравнивая проблему причин эволюции с уравнением, заключающим 3 неизвестных: 1—исходный предок изучаемой формы; 2—космотеллурические условия среды, в которых последнее развивается; 3—сам двигающий фактор (99/211).

Однако Чулок соглашается с необходимостью признать основной постулат причинности, который он сам выражает в положениях: „одинаковые действия могут быть сведены к одинаковым причинам“ (99/78) и „одно и то же явление не происходит двумя различными путями“ (99/136).

Следовательно, дело уж не так плохо, и Чулок может указать на ход исследования проблемы: 1 шаг—экспериментальное исследование того, как возникают и фиксируются признаки у современных форм; 2 шаг—перенесение полученных представлений на геологически прошлое развитие организмов (99/211). Таким образом, автор отвечает сам себе.

В специальных исследованиях эта двойная методика больше других применяется школой „ламаркистов“. В качестве примера, я укажу на известную работу Семона о пятке человека (86). Экспериментальные и тератологические данные об ороговении кожи он сравнивает с материалами эмбриологии; отсюда он делает заключения о роли функционального приспособления и наследования приобретенных признаков в эволюции.

Различные „косвенные“ материалы, с которыми ламаркисты сравнивают данные эксперимента, собрал Плате (71) (рудиментарные органы, коаптация, „умножение наследственных автоматизмов“ и др.). Такое же сравнение проводят многие ламаркисты-палеонтологи [Коп (13), Осборн (53) и др.]

Наоборот, сторонники другого современного течения в эволюционной теории, к которому относится большинство генетиков и которое правильнее всего назвать „вейсманизмом“, большей частью признают достаточным пользоваться экспериментальным методом. Лишь очень немногие, например Дэвенпорт (16), пытаются наметить параллели между данными генетики и др. наук.

Большинство признает это ненужным, а иногда неправильным. Так, Т. Морган, на основании одного только факта наследственности мутаций, делает эволюционные построения. Палеонтолог, по его мнению, ничего не может сказать о „принципах“, „причинах“ и „законах“ эволюции (49/17).

Такая точка зрения кажется мне крайне близорукой. Конечно, на основании одних данных неэкспериментальных наук нельзя исчерпать вопроса о „принципах“ эволюции. Но того же нельзя сделать и с помощью одной генетики. Как можно забывать, что эксперимент не соблюдает ни условий, ни продолжительности эволюции? Эксперимент — лишь слабый намек на эволюцию, предпосылка ее изучения.

Правда, было время, когда неэкспериментальные спекуляции в области эволюционной теории были очень велики и произвольны. Тогда Дриш (в 1899 г.) мог высказывать горькую уверенность в том, что на убедительные утверждения экспериментаторов никто не обратит внимания (20/50). Но неправильною является обратная крайность, высказанная им с намеренной резкостью: сравнительный метод в морфологии (и эволюционной теории) совсем не имеет научного значения; верен только экспериментальный метод (20/45).

Но время нелепого „научного патриотизма“ должно пройти. Я надеюсь, что завет Сенеки и Шопенгауэра наконец сбудется: „придут люди, которые будут судить без злобы и снисхождения“ (83).

## § 20

К §§ 4 и 15—18. О методах изучения законов эволюционного пути.

1°. Наиболее распространенным методом для восстановления

общих законов филогенеза является индукция, совершаемая на основе палеонтологического и сравнительно морфологического изучения эволюции отдельных организмов.

Я процитирую лишь одного автора, представляющего все течение вполне типично, именно Северцова. Все вопросы о закономерностях эволюции, по его мнению, „суть вопросы филогенетического характера, и необходимой предпосылкой для их решения является изучение самого исторического процесса эволюции или — другими словами — филогенеза. Так, напр., проблема поли-монофилии должна решаться следующим образом: „исследователь, базируясь на всем имеющемся в его распоряжении палеонтологическом, сравнительно-анатомическом и эмбриологическом материале, должен прежде всего попытаться восстановить по возможности подробно эволюцию всех членов данной группы; затем, исходя из этого исторического исследования, получить ответ на вопрос о том, произошли ли все семейства отряда от одного семейства, жившего в предшествующую геологическую эпоху, все роды этого прародительского семейства от одного рода, жившего раньше, и, наконец, все виды этого рода от одного анцестрального вида или нет?“ После этого уже выводится общий принцип (89/5, 6).

Указанный метод употребляли, или думали, что употребляли, многие из тех авторов, которые формулировали известные принципы филогенеза: перемены функций (Дорн), расширения функций (Плате), субституции органов (Клейненберг), фиксации функциональных фаз (Северцов), необратимости эволюции (Долло), увеличения роста (Депере) и другие.

Против него может быть сделано много технических возражений, так как восстановление специальных картин филогенеза очень сложно и потому дает не всегда надежный результат. Но принципиально его следует считать вполне законным эмпирическим приемом.

Однако, ни из чего не следует, чтобы этот метод был единственно правильным. Действительно, в настоящее время редко кто отрицает ценность и других приемов, но филогенетическую индукцию считают по большей части наиболее важной. Так, Северцов пишет, что положение о необходимости филогенетической индукции „представляется на первый взгляд настолько очевидным, что, казалось бы, совершенно излишне останавливаться на нем“ „Мы видим, однако, что авторы, берущиеся за решение намеченных нами филогенетических вопросов, весьма часто идут совершенно по другому пути, обходя филогенетическое исследование“ „Не отрицая интереса соображений, выдвигаемых и систематиками и теоретиками наследственности, едва ли можно сомневаться в том, что закономерности филогенетического процесса могут быть выяснены главным образом на основании обширного и систематического филогенетического исследования“ (89/5, 6).

Поскольку приведенный взгляд не выставлен в аподиктической

форме, мы не будем возражать против него. Но относительно преобладающего значения филогенетической индукции мы можем заметить, что оно считалось таковым лишь до сих пор: последняя имеет немалую историю. Прямому методу изучения общих закономерностей филогенеза еще предстоит развиваться в будущем. Он не успел сделать многого, но он не сделал также столь многих ошибок и произвольных построений, сколько принесла за собою филогенетическая индукция.

2° В пользу прямого изучения законов филогенеза высказывается Гентшель. Он находит, что „различные признаки, свойственные некоторой группе видов, позволяют, вероятно во многих случаях, рассматривать их, как зависимые друг от друга функции, принимающие в каждом виде подчиненное один другому значение“ (35/648). На группе губок Гентшель обнаружил, что виды, расположенные по одному признаку (длине игол), проявляют также закономерные изменения в других (34).

„Признак, как нечто изменяющееся внутри рода, является функцией его (неизвестных) условий возникновения“ (35/647). Такое рассмотрение признаков должно дать метод для изучения их генезиса (35/648).

Е. С. Смирнов (93) указывает форму математического выражения общих законов филогенеза. Он рассматривает каждую сходственную систематическую категорию (по его терминологии „конгрегацию“), как многомерное поле корреляции. По изменению любого комплекса признаков, в пределах того или другого таксономического поля, можно предсказать с известной точностью изменения всех других признаков.

Характерная черта предлагаемого им метода состоит в том, что „здесь в одинаковой мере говорится о прошедшем филогенезе, как и о будущем. Проблема расширяется в том смысле, что мы, вместо фактического филогенеза, ставим вопрос о возможном или, правильнее, вероятном филогенезе“ (93/253). На этом основании данный взгляд обозначается автором как „теория вероятного филогенеза“ (93/257).

Смысл этого метода состоит в том, что „он позволяет нам глубоко проникнуть в сущность филогенетического процесса и изучить управляющие им закономерности“ (93/254). „Ясно, что при изучении вероятного филогенеза осуществленный филогенез получает значение лишь частного случая — так же как после открытия строгих исторических законов фактическая история теряет в значительной степени свой интерес“ (93/255). Важнейшей задачей изучения филогенеза конгрегаций Смирнов считает раскрытие его взаимоотношений с экологическими условиями (93/254).

Во все это я бы внес лишь одну поправку: мне кажется неудачным термин „вероятный филогенез“. Он может вызвать впечатление, будто речь идет о какой-то воображаемой генеалогии организмов, тогда как на самом деле данный метод не касается генеалогии вовсе.

Он говорит сразу о закономерностях эволюции и, притом, как я показал выше (§ 18), действительных, а не только возможных.

В отдельных случаях излагаемый метод часто применялся в палеонтологии и сравнительной анатомии. С помощью его слагаются, напр., так называемые „ряды приспособлений“ (Anpassungsreihen по Абелью), передающие ступени функционального преобразования отдельных органов без какого-либо их отношения к временной последовательности или генеалогическим связям.

Но не точно говорить, что в этом случае „история развития становится своего рода изображением наших представлений об изменениях животных, вместо того чтобы соответствовать действительной картине событий прошлого“ (Депере, 17/118). Самый закон вовсе не является только нашим представлением, но его нельзя, конечно, смешивать с генеалогической картиной.

В заключение я укажу, что на практике оба рассмотренных метода отстоят уж не так далеко друг от друга. Как отмечалось выше, филогенетическая методика не является прямой, но сама опирается на сходственные отношения организмов. Поэтому нередко бывает, что авторы, думая, что они изучают конкретную филогению, на самом деле ухватывают лишь ее общий закон (напр., Годри, см. 17).

## § 21

К §§ 9 и 14. Какие системы организмов нужно строить?

Обычно противопоставляются два типа систем: „сходственные“ и „филогенетические“. Содержание их таково: „сходственная система“ передает все сходства и различия чувственно воспринимаемых признаков у разных организмов; „филогенетическая система“ показывает генеалогические соотношения организмов, т. е. представляет собою родословное древо, переданное в графической или описательной форме.

Для построения системы первого типа нужно пользоваться лишь методикой сравнения и математического учета, для второго — специальной филогенетической методикой (включая палеонтологию и т. д.).

В полемике иногда указывают, что многие филогенетики не понимают даже в теории различия между обоими типами систем. Но я, просмотрев литературу, пришел к выводу, что такое утверждение преувеличено. Даже самый радикальный защитник филогенетической систематики Геккель пишет, что большая часть систем основана на учете „соотношений сходства“ (Ähnlichkeitsbeziehungen) (30/390); я не говорю уже о Плате, Нэфе и др.

С другой стороны, я не встретил и среди современных сторонников „сходственной“ систематики таких, которые бы отрицали важность изучения филогенеза и, следовательно, также филогенетической системы, т. е. конечного результата наших знаний о генеалогических соотношениях организмов. (Совершенно особым является вопрос о том, насколько это технически возможно.)

Однако разногласия существуют по поводу того, не совпадают ли на практике обе системы и не следует ли, поэтому, вместо построения двух систем различными методами, строить сразу одну единым методом.

1°. Достаточность одной системы, после Дарвина, решительнее всех защищал Геккель. Для него „единственная естественная система является родословным древом или филемой“ (30/399). Если бы данные палеонтологии не были отрывочными, то их было бы достаточно для того, чтобы построить всю естественную систему. Другими данными мы пользуемся только для проверки выводов палеонтологии (31/§ 3). И это Геккель считает вполне законным, так как он относит онтогению и морфологию к „историческим наукам“ (по содержанию, конечно) (31/§ 2).

Такой точки зрения сознательно и по инерции держалось все поколение после-дарвиновских биологов: Гёксли, Гегенбауэр, Фюрбрингер и многие другие. Этот взгляд можно считать преобладающим и в наше время. Взятая наудачу работа морфолога может это подтвердить. Так, Северцов в 1922 г. пишет: „Для того чтобы определить положение хрящевых ганойдов в системе, придется прежде всего решить вопрос о том, являются ли они формами примитивными или регрессивными“ (84/4).

Еще раз старый взгляд выразил Керстен. Резграничив понятия „естественного“ и „генетического“ родства, он пришел к выводу, что эволюционная теория сводит первое ко второму, отчего необходимо иметь лишь одну научную систему (40).

Плате хочет освежить аргументацию данного течения. Он пишет, что „систематика может удовлетвориться задачей установить порядок и обзорность громадной массы форм, не руководствуясь эволюционной точкой зрения; однако, она никогда не должна отрекаться от последней, но, по возможности, на ней основываться, так как только на этом пути удастся понять многие систематические факты“ (72/159). Затем он указывает на семь особенностей системы организмов, понять которые можно только с эволюционной точки зрения.

В результате он соглашается с выводом Дёдерлейна, что „конечная цель систематического исследования состоит в познании лишенного пробелов родословного древа отдельных групп животных“ (72/110). Таким образом, он также не видит теоретической надобности в двух системах, устанавливаемых двумя методами.

На все это легко возразить, что ни априорные предположения Геккеля, ни апостериорные доводы Плате не доказывают, что системы, построенные на основе сходства организмов, совпадают с их генеалогическими группировками полностью. Для этого понадобилось бы доказать, что монофилия является единственным способом происхождения групп организмов. Но этого не делают.

Однако, допустим, что на самом деле это имеет место. Неужели

кто-нибудь из биологов рискнет сказать, что филогения органического мира известна настолько полно, чтобы это вполне точно можно было обосновать? Наконец, если бы обоснование и было у нас в руках, следовало бы в теории (не на практике) оставить отдельными две системы, так как смешение в одну массу того, что логически является разнородным, чрезвычайно вредит развитию теоретической биологии, оставляя ее далеко позади других естественных наук.

2° Среди филогенетиков есть и другое течение. Оно не только понимает различие между сходственной и филогенетической системами, но отчасти признает также их несовпадение. Однако, эти авторы, среди которых есть очень видные исследователи, либо признают сходственную систему вообще ненужной, либо не находят в ней никакого теоретического интереса; они отождествляют ее с практической системой, служащей для простого определения различных организмов (104).

Так Ветштейн, установивший полифилию вида *Euphrasia borealis* и признающий полную неотличимость экземпляров этого вида, происшедших от разных предков, отказывается все-таки признавать его за один вид и считает нужным сохранять за двумя группами его представителей разные названия (*E. borealis* и *E. glabra*) (1/251).

Большинство участников дискуссии в Зоолого-ботаническом обществе в Вене присоединилось к этому взгляду (выставленному в докладе Абеля) и поддержало заключение Абеля, по которому разные систематические категории уже потому не могут называться полифилетическими, что, в случае их гетерогенного происхождения, мы их разобьем на группы, которым дадим разные названия (1/256).

Таким образом эти авторы считают построение сходственной системы не невозможным, но ненужным или теоретически неинтересным.

Но от всех сторонников указанного взгляда мы в праве требовать, чтобы они показали, почему изучение общих законов сходства организмов лишено теоретического значения. Никто из них такого разъяснения не дал, да и, конечно, не даст, потому что вряд ли можно доказать, что изучение статики менее нужно, чем изучение динамики.

3°. В пользу методологической отдельности и нужности двух систем также выступали многие авторы, хотя и с различными аргументами.

Для некоторых достаточным основанием служила логическая разнородность в задачах обеих систем. Так, Нэф различает в качестве основ систематики „идеалистическую“ и филогенетическую морфологии, из которых первая основана на „типических сходствах“ или „сходствах сложных целых, состоящих из сходных и одинаково расположенных частей“ (50/69), а вторая имеет в виду „историческую сторону, именно установление первичных состояний, из которых данное произошло и на которое оно, следовательно, может быть «сведено»“

(50/74). Это не мешает ему считать обе системы совпадающими по содержанию.

Также Чулок считает таксономию (как науку) независимой от эволюционной теории и стоящей впереди нее, так как она служит для нее главным основанием (но не наоборот). Восстановление родословных деревьев он рассматривает, как совершенно особую проблему, имеющую свои сложные методы (9<sup>о</sup>/гл. 7).

Очень ясно различие систем для Шиффера. По его мнению, в споре чистых систематиков и филогенистов „возможным разрешением было бы то, чтобы ботаника и зоология построили новую систему, которая оставляла бы в стороне филогенетическую основу и служила бы только для установления порядка в массе единичных проявлений, — а эволюционная наука продолжала бы строить свою собственную систему“ (80/363). Сюда можно внести только ту поправку, что строить новую систему следует, скорее, предложить эволюционной теории, а не ботанике с зоологией, так как современные системы, несмотря на шаткость своих принципов, все же ближе стоят к сходственной, чем к чисто филогенетической.

4°. Другие авторы присоединяют к положению о логической независимости двух систем еще убеждение, что они и по содержанию не совпадают.

Сюда относятся, прежде всего, исследователи, признающие, на основе посторонних систематике данных, распространенность полифилии. Еще Нэгели писал, что толкование естественной системы, как родословного древа, „было бы и теоретически обязательным положением, если бы царства животных и растений имели единичное (монофилетическое) происхождение“. „Однако, такое представление является неестественным и не может быть привлекаемо в научных рассуждениях“. „Всестороннее кровное родство ныне живущих организмов и филогенетическая система являются, таким образом, в действительности не чем иным, как прекрасным сном“ (52/462, 470).

Крайним сторонником несовпадения систем является, конечно, палеонтолог Штейнманн. Для него нет, напр., генетических групп рыб, рептилий, млекопитающих, но есть только „рыбность“, „рептильность“, „млекопитаемость“ и т. д.: так можно назвать стадии, через которые проходят разные генетические стволы (94).

Насколько правильны аргументы в пользу полифилии, взятые не из систематики, я разбирать не буду. Однако, я должен напомнить, что вопрос о несовпадении сходственной и филогенетической систем нужно рассматривать в каждом специальном случае отдельно и определять, до какой степени распространяется это несоответствие. Вряд ли оно, напр., заходит так далеко, как это думает Штейнманн.

Некоторые авторы считают, что доказать невозможность филогенетического толкования сходственной системы можно на основе уже одного распределения признаков у разных организмов. Здесь пользуются общезвестным явлением, называемым „сетчатой связью“

организмов (с его видоизменениями: „круговой связью“ и наличием „переходных форм“ или „комплексных типов“). Оно состоит в том, что организмы могут быть по разным признакам сложены в совершенно различные комплексы. Если мы, напр., распределим жвачных животных по строению их *metapodia* (сращенности или несращенности), то в одну группу войдут *Tyloroda*, а в другую остальные; если же мы распределим их по строению коренных зубов (по тому, имеют ли последние корни или нет), то *Cavicornia* войдут в одну группу, а остальные в другую (см. 99/150).

Виганд основывает на этом следующее рассуждение. Если бы всякое сходство было выражением родства, то между несколькими систематическими категориями можно было бы составить чуть ли не столько же различных филогенетических группировок, сколько существует признаков; но филогения существовала одна; следовательно, по меньшей мере, не все сходства имеют филогенетическое значение (105/257). Но на это отвечают, что „родственными следует считать две формы, совпадающие во многих признаках, а неродственными (но только сходными в аналогичных приспособлениях) — совпадающие в единичных признаках“ (105/260). Однако, число совпадающих признаков весьма варьирует в разных систематических категориях. „Раз таким образом различия между приспособительным и настоящим родством только относительны, то нельзя принимать для них два противоположных принципа“ (105/261).

Отсюда следует, что систематические категории не имеют филогенетического единства, но образуются в результате влияния единого „закона развития“, оказывающего действие на самые различные организмы (105/265).

Е. Смирнов, пользуясь той же аргументацией, выражает ее более современным языком. Если бы мы захотели построить родословное древо, которое учитывало бы сходство и различие групп во всех признаках, то нам пришлось бы его поместить в многомерном пространстве, так как между группами существует почти столько же различных соотношений, сколько имеется признаков. Между тем, это невозможно. Следовательно, вообще нельзя построить монофилетического родословного древа. А отсюда вытекает, что систематические категории происходят полифилетически (92/13, 90/379).

Как и Виганд, Смирнов находит, что считать, будто из двух видов, „*A* более родственен с *B*, чем *C*, лишь на том основании, что он с первым имеет большее количество признаков, чем со вторым, совершенно недопустимо“, ибо в данном случае мы должны предпочесть общий для *A* и *B* признак всем остальным, заставляющим помещать эти виды в разные группировки. Но „такое обращение с признаками... недопустимо логически, ибо, если в отдельных случаях признаки противоречат один другому, следовательно, не допускают филогенетического толкования взаимоотношений видов, то как же можно считать общий учет признаков «методом определения родства»“ (90/374).

На все это можно возразить, что авторы преувеличивают значение своих аргументов. „Сетчатая связь“ доказывает только то, что не всякое сходство организмов обуславливается их кровным родством и что, следовательно, нельзя построить такого монофилетического родословного древа групп, которое было бы одновременно и родословным древом каждого признака. Но это не исключает возможности построить монофилетическое родословное древо для групп, основанных на сходстве большинства (а не всех) признаков. Для этого пришлось бы только допустить, что конвергенция отдельных признаков является столь же распространенным законом эволюции, как и дивергенция.

Раутер, который тоже считает сетчатую связь „затруднением для генеалогической теории“, остается более осторожным и выражает свои заключения условно: „обнаружилось, что невозможно произвести из рода, наделенного признаками данного семейства, или из предка, сходного с простейшим известным родом, другие рода, если не привлечь на помощь многочисленные конвергенции“ (75:125).

Что же касается замечания, будто сумма признаков не имеет, при построении родословной, преимущества перед отдельными признаками, то это неверно, потому что конвергенция во многих признаках, конечно, менее вероятна, чем в немногих.

Таким образом, авторы, доказывающие с помощью „сетчатой связи“ полифилию систематических категорий (а не только полифилию отдельных признаков), совершают ошибку „qui pium probat, nihil probat“, именно, они „доказывают слишком мало“.

Со своей стороны, я не хочу сказать, что мои соображения строго доказывают монофилию групп (это не входит сейчас в мои задачи), но я решаюсь утверждать, что они оставляют значительную возможность для ее приложения.

5°. Наконец, некоторые авторы, ничего не говоря о возможном совпадении систем, считают, повидимому, этот вопрос вообще неразрешимым, так как по их мнению на основании сходства организмов совсем нельзя сделать никаких филогенетических выводов.

Дриш пишет, что „проблема систематики вполне независима от ее отношения к эволюционной теории“. „Понятия вневременны; но так как сосуществование видов выражено в понятиях, то и оно является вневременным“ (21/54).

По тому, как Дриш описывает ход построения системы, видно, что он признает нужность естественной сходственной системы. Тем не менее, он считает, что она имеет лишь практическое значение и является подготовительной работой к истинно-научной системе, которая должна быть рациональной (21/56) (20/40) (22/14). Но разбор соотношений между естественной и рациональной системами не относится к моим задачам.

Что же касается филогении, то она по Дришу „есть субъективный прибавок к данным сравнительной систематики“ (20:37), а

метод, основанный только на мнении и вере, не имеет, естественно, никакого отношения к науке (20/39).

Также по мнению Радля „из сравнения человеческого тела с телом обезьяны можно узнать только то, в чем они сходны и не сходны. Но как они к этому сходству пришли.— это узнать путем сравнения совершенно невозможно“ (74/610).

Соглашаясь с методологическим различием систем, я считаю скептицизм Дриша и Радля излишней крайностью, разрушающей всякую науку о прошлом. Пользование постулатом причинности в течение длинной истории наук показало и показывает, что сравнение объектов при достаточном их количестве и разнообразии, может нередко бросить свет и на их происхождение. Таким способом, напр., установлен самый факт эволюции.

## § 22

К § 10. Как построена современная система организмов?

1°. О принципе ее построения. На деле все авторы согласны в том, что современные системы организмов построены в главных чертах по принципу учета всестороннего сходства между последними. Но на словах здесь обычны большие разногласия. В большинстве сводок и учебников по зоологии и ботанике можно найти уверения, что первой основой их построения является филогенетическое исследование. Однако, если обратиться к тем местам сочинений, где излагаются методы этого исследования, то легко убедиться, что они сводятся к определению анатомического и эмбриологического сходства между организмами с незначительной помощью данных палеонтологии и биогеографии.

Это и вполне понятно, так как изучать родословную организмов раньше их сходств и различий невозможно как по техническим причинам (неполноте материала, трудности исследования и т. д.), так и по логическим, ибо самая возможность построения родословных бывает ограничена там, где, благодаря слабому варинированию материала, у нас отсутствует мера сравнения (см. Чулок, 99/196).

Но несмотря на то, что самая природа методов предохраняет современную систему от чрезмерной путаницы, следует признать, что она содержит большое количество неточностей, происходящих из-за того, что авторы в своей практической работе спутывают идеи о принципе построения и о содержании системы и ставят их одну вместо другой.

Этим и объясняется тот факт, что мы имеем не одну, а много систем. В соответствии со сказанным выше, их следует рассматривать как индивидуальные отклонения от единой родственной системы, заключенные в пределах амплитуды человеческих ошибок.

2°. О естественности современной системы. По этому вопросу существуют, прежде всего, терминологические разногласия,

Нередко выражение „естественная система“ толкуется как синоним выражения „филогенетическая система“. Мне кажется такое словопотребление мало удобным, потому что оно противоречит гораздо раньше установившемуся применению этого термина в логике.

Поэтому я буду пользоваться только вышеприведенными определениями (§§ 9 и 10), по которым естественная система принимается как особая форма сходственной системы, именно, как группирующая свои объекты по максимальному количеству их свойств.

Большинство исследователей согласится, что в этом смысле современная система, по мере ее развития, делается все более и более естественной, так как знание ее объектов расширяется и при классификации начинают учитывать все большее количество свойств последних.

Однако, все признают, что современная система своего идеала далеко не достигла. Любищев вообще сомневается в ее естественности. В своем этюде о форме естественной системы организмов (44) он, прежде всего, протестует против отождествления понятия системы вообще с понятием иерархической системы. Он указывает на три возможных формы естественной системы: а) иерархическую систему, основанную на признании неравноценности и связанности признаков (она состоит из ряда подчиненных друг другу категорий); б) комбинативную систему, принимающую совершенную равноценность и независимость всех признаков (путем комбинирования всех возможных значений признаков мы получаем здесь многомерную решетку); в) коррелятивную систему, в которой один или немногие признаки получают доминирующее значение, а другие находятся с ними в корреляции (ее частный случай — периодическая система элементов, изображаемая винтовой линией на цилиндре).

Рассматривая соотношения организмов, Любищев склоняется к выводу, что их естественная система должна быть смешанной, т. е. включающей одновременно все три принципа. Во всяком случае он утверждает, что она не может быть чисто иерархической. Но мы знаем, что современная система построена на чисто иерархическом принципе. Отсюда, по Любищеву, должно следовать, что современная система не естественна.

Соглашаясь с тем, что в соотношении организмов проглядывают несколько принципов, я считаю (на основании данных, изложенных в §§ 10, 11 и 12) иерархический принцип довлеющим в естественной системе, по крайней мере, по отношению к категориям не ниже вида (которыми я только и занимаюсь в этой работе). Это позволяет мне считать современную систему в большей ее части приближающейся к естественной.

Легко показать, что доводы Любищева против иерархичности (их четыре) такой постановки вопроса не опровергают.

Вот они: 1) „постоянная перестройка иерархических систем“;

2) „наличие комбинативного принципа в любом участке системы“; 3) „признание систематической важности заведомо не монофилетических групп“; 4) „преобладание в хорошо изученных палеонтологических родословных параллелизма, редкость дивергенции“ (44/108).

Против доминирования иерархического принципа эти доводы не говорят по следующим основаниям.

1. Перестройка систем легко объясняется плохим знанием материала, беспрерывно все улучшающимся (а, отчасти, также из-за практического смешения сходственного и филогенетического принципов; см. § 22, 1°).

2. Комбинативный принцип, если он касается большого числа признаков данной группы, встречается только в группах ниже вида (формах, вариациях и т. д.); если же он затрагивает более высокие

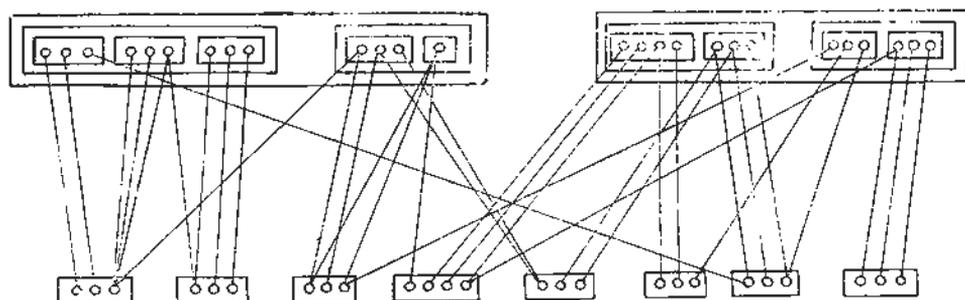


Рис. 15

категории, то это относится лишь к отдельным признакам, но никогда не к большинству, отчего он и оставляет место для преобладающего влияния иерархического принципа. В указанном нетрудно убедиться, просматривая относящиеся сюда работы, напр., Цедербауэра над скрытосеменными растениями (109), Вавилова над покрытосеменными (100), Догеля над *Ophrioscolicidae* (Infusoria) (19), Виттенберга над *Cyclocoeliidae* (Trematodes) (106), Шимкевича над *Rantopoda* (81), Плавильщикова над *Insecta* (73), Копа над разными позвоночными (12), Терентьева над амфибиями (98) и др. (Проявление комбинативного принципа можно без труда обнаружить в любой группе растений и животных, но я упомянул лишь о некоторых работах, специально затрагивающих эту тему.)

Среди указанных авторов Вавилов, напр., пишет, что линейоны характеризуются некоторыми „радикалами“ некомбинирующихся признаков, а жорданоны образуются свободной их комбинацией.

3. Наличие иерархического порядка систематических категорий не имеет никакого отношения к его происхождению и может иметь место как при полифилии, так и при параллелизме эволюционных линий.

Это показано на рис. 15. Кружки верхнего ряда соответствуют современным видам, расположенным в иерархическом порядке: первые рамки очерчивают границы родов, вторые — границы семейств, третьи — отрядов и т. д. Кружки нижнего ряда

изображают предков современных видов. Линии, соединяющие последних с первыми, ясно показывают, что они могут быть как угодно перепутаны, и показывать полифилию и параллелизм без того, чтобы иерархическое расположение современных видов сколько-нибудь пострадало.

### § 23

К § 11. О значении отдельных систематических категорий в современной системе.

Здесь я остановлюсь на спорах о так называемой „реальности систематических категорий“. Как и во всех теоретических проблемах биологии, тут мы встречаем большую логическую путаницу.

С самого начала надо иметь в виду [что уже отмечали Виганд (105/208), Плате (72/118) и др.], что слова, обозначающие разные систематические категории, имеют двойкий смысл: 1) вещественный (sachlicher) (относящийся к объекту), по которому каждая систематическая категория понимается как комплекс всех существующих и существовавших экземпляров с определенными свойствами, и 2) понятийный (begrifflicher) (относящийся к понятию), по которому группа есть перечень самых этих свойств.

Понятно, что вещи суть продукты природы, а понятия — продукты человеческого мышления. Несомненно, что могут существовать вещи, по отношению к которым человек не образовал понятий (например, те, которых он еще никогда не видел) и, наоборот, могут существовать понятия, которым не соответствуют никакие реальные вещи (напр., сатиры, кентавры и т. п.).

Но мы можем утверждать, что в биологической систематике решительно в всякому понятию соответствует нечто реальное, потому что она занимается исследованием действительно существующего мира организмов, а не простыми фантазиями человека.

Однако спор может идти о том, какого рода эта реальность. Она может относиться к следующим типам:

а) сходственная реальность, которая имеет место в том случае, если свойства объектов таковы, что они могут быть сложены в комплексы, каждый член которых более сходен с другими членами того же комплекса, чем с любым членом иного комплекса;

б) филогенетическая реальность, которая проявляется тогда, если родственные соотношения объектов таковы, что они могут быть сложены в комплексы, члены каждого из которых стоят генетически ближе друг к другу, чем к членам любой другой категории;

в) физиологическая реальность, которая имеется налицо, если все члены данной категории свободно скрещиваются между собою и оставляют плодовитое потомство;

г) реальность наличия жизни, которая определяется тем, что характеризуемый ею объект не может быть разделен на части без того, чтобы не была уничтожена сама жизнь.

Разные авторы дают неодинаковые и обычно неполные ответы на вопрос о „реальности систематических категорий“, потому что они, с одной стороны, отождествляют понятие реальности вообще с каким-нибудь одним ее типом, а с другой— спутывают вещественный и понятийный смысл систематических категорий.

Разберем эти воззрения (пользуясь сводкой, данной Плате, 72).

1°. Гейнке считает все систематические категории реальными, потому что различные „индивиды неодинаково отличаются друг от друга и слагаются соответственно основе и характеру этого отличия, в группы возрастающего значения, которые в отношении формы так же резко разделены, как и самые индивиды“ (33/ХС). Очевидно, Гейнке оперирует со „сходственной реальностью“ систематических категорий.

2°. Нэгели в одном своем раннем произведении (где он еще выражает точку зрения Дарвина) приходит к тому же выводу из других соображений, ибо находит, что каждая систематическая категория является комплексом, имеющим общее происхождение (51/34). Он, следовательно имеет в виду только „филогенетическую реальность“.

3°. По Геккелю реальны только типы (Phylum). Каждый из них „является реальной и включающей много форм единицей, так как все члены типа соединены материальной связью кровного родства“ (30/393). Хотя то же можно сказать и про другие категории, но они отличаются от типов тем, что морфологические перерывы между ними имеют лишь случайный и временный характер, ибо они происходят благодаря пробелам нашего знания: если бы все существовавшие организмы были известны, то построить систему с резко отграниченными категориями было бы невозможно (30/396—99).

Таким образом, Геккель критерием „реальности“ ставит одновременное проявление филогенетической и сходственной реальностей.

Интересно, что все категории кроме типа он называет „чистыми понятиями“, будто вещественному смыслу слова „тип“ не соответствует никакого понятия, а понятиям „класса“, „отряда“, „семейства“ и друг. не соответствуют никакого реального содержания (30/329, 379).

4°. Многие авторы, каковы Дельпино, Кернер-фон-Марилаун, Белли, Дана, Брауэр, Плате, считают, что „только вид, как содержащий всех способных к размножению внутри себя индивидов, реален, наоборот, все другие систематические категории абстрактны“ (72/116).

Тут очевидно вся оценка основывается на физиологической реальности. Но, кроме того, эти авторы впадают в ту же терминологическую путаницу, что и Геккель, относя вид к комплексу „конкретных объектов“, а все другие категории к „понятиям“. Даже Плате, который ясно разграничивает вещественное и понятийное толкования систематических терминов, не хочет заметить, что, кроме понятия о сходственных группах, существует еще и реальность,

которая им соответствует, и, с другой стороны, свободно скрещиваемую сообществу, реально существующему в природе, соответствует также человеческое понятие о нем.

Он спрашивает: „будут ли группы индивидов, составляющие вид, род, семейство и т. д., объединены реальной связью, совершенно независимой от человеческого рассмотрения, если не будет существовать ни одного биолога“?

Я отвечаю: будут. Они останутся так же сходны или различны между собою, как были и при жизни биологов. Но, конечно, под словом „связь“ здесь не будет подразумеваться способность индивидов, принадлежащих к разным видам и родам, совместно размножаться, но только возможность сложить эти индивиды в прерывистые категории по принципу наибольшего сходства.

5°. Наконец Л. Агассиц, Клаус, Бессей, Иост, Мёбиус находят, что только индивиды реальны. Ясно, что речь идет лишь о „реальности наличия жизни“, тогда как способность или неспособность индивидов к совместному размножению, их сходство, их происхождение — оставлены без всякого внимания.

Но я не могу верить, чтобы авторы, придерживающиеся одного из изложенных взглядов, не признавали наличия тех основ оценки, которые прилагаются в каждом из других взглядов. Поэтому, если биологи перестанут неправильно употреблять слово „реальность“, они все согласятся с тем, что спор шел в значительной степени о словах и что в сходственной системе все категории реальны; если же они будут иметь в виду филогенетическую систему, то они, конечно, будут оценивать реальность по филогенетическому критерию, не разрушая принципов сходственной системы.

Теперь я еще подвергну обсуждению вопрос: насколько точно можно говорить в действительности о сходственной реальности категорий современной системы.

Мы видели, что по мнению Геккеля, как и Дарвина (а также всего их поколения), прерывистое строение системы имеет чисто практическое происхождение и зависит от неполноты наших знаний. Он различает „хорошие группы“ — не связанные переходными формами и хорошо поддающиеся описанию, — и „плохие группы“, отграничиваемые с трудом и соединенные переходами. Наличие „хороших групп“ объясняется лишь тем, что мы случайно не знаем переходных форм между ними (30/396).

Однако, такую точку зрения следует считать безусловно неправильной. Каждый систематик знает, что группы животных и растений характеризуются скоплением большей части их членов около известных норм, типов. Переходные же формы никогда не уничтожают этих групп, так как их всегда меньше, чем „типичных“. Лучшим подтверждением этому служит тот факт, что палеонтологические открытия никогда не уничтожают „типовых“ групп, но только создают новые.

Гейнке, пользуясь математическим методом, доказал типовое строение низших систематических единиц (рас), а Е. С. Смирнов (91) применил и развил тот же метод для изучения родов (в семействе Syrphidae, Diptera).

Наконец, Чулок хорошо выразил этот же факт, говоря, что только мера непрерывна, тогда как самые категории всегда раздельны: „Группы форм прерывны, но критерии их разделения, перегородки их делящие, являются в своем протяжении непрерывными: незаметно ступаем мы от самых незначительных степеней различия к весьма большим, от громадных сходств к громадным различиям“ (99/131).

## § 24

К § 12. О принципах иерархии в современной системе  
Выделенные мною принципы всегда употребляются, а иногда и указываются во многих специальных работах по систематике. Но в сочинениях Нэфа защищается методика, в значительной степени отличающаяся от изложенной. Я остановлюсь на ней подробнее.

Выше уже говорилось (§ 21), что Нэф логически разделяет сходственную и филогенетическую системы. По его мнению, „естественная система есть не что иное, как выражение познанных или предполагаемых типических сходств“ (50/19).

Последние могут быть определены двояко:

„Определение 2. Типическое сходство есть сходство между сложными целыми, состоящими из сходных и соответствующе расположенных частей“. „Мы можем также говорить об «интегральном сходстве»“ (50/9) (разрядка моя).

„Определение 1. Типическое сходство имеет место между сложными вещами природы, когда последние могут быть мыслимы в нашем представлении, как происходящие („выведенные“) путем постепенного преобразования из общей первичной формы („типа“)“ (50/9).

Нэф дает также критерий, который не позволяет нашим мыслям сделаться в данном случае произвольными: „тип есть та мыслимая (но вполне возможная в природе) форма, из которой множество типически сходных форм может быть выведено путем простейших и наиболее коротких метаморфоз“ (50/13) (разрядка моя).

Задача Нэфа весьма сходна с моею. Он признает, что „для установления Типического опиралась обычно на известный «морфологический инстинкт»“ (50/25) и хочет выделить принципы, которые в нем заложены.

Так как „тип“ является конструкцией, характеризующей ту или другую группу организмов, то, определяя признаки Типического, Нэф, тем самым, дает материал и для установления иерархии систематических категорий (50/19—21).

При этом он с самого начала отказывается считать все признаки одинаково важными для своей цели и устанавливает известный „морфологический примат“ признаков. Но для обоснования такого

приема он изменяет своему методу и опирается, в сущности говоря, на „инстинкт“: он не может привести никакого другого аргумента, кроме примера. „Несмотря на то, — пишет он, — что существует лишь одна известная птица, обладающая рептильным хвостом, ни один морфолог (даже ни один резкий противник эволюционного учения) не вздумает считать последний атипическим признаком, но, наоборот, совокупность всех птиц здесь будет сводить к этой организационной форме“ (50/26).

Но затем Нэф расшифровывает содержание „морфологического примата“, определяя его тремя основными критериями со следующей аргументацией:

I. Примат онтогенетического первенства: „Среди стадий некоего морфогенеза <sup>1</sup> более высокой, при установлении Типического, следует считать более раннюю“ (50/30). Этот принцип „следует из того общего факта, что предыдущие (гомологичные) стадии типически сходных форм находятся ближе друг к другу и, следовательно, также к общему типу, чем последующие“ (50/71).

II. Примат палеонтологического первенства: „Среди соответствующих состояний типически-сходных организмов следует, для установления Типического, считать более высокими те, которые геологически являются более ранними“ (50/30). Основанием для этого служит наблюдение, что геологически ранние формы оказываются более близкими к общему типу (устанавливаемому, очевидно, онтогенетически), чем поздние (50/29).

III. Примат систематического первенства: „Среди соответствующих состояний типически-сходных организмов следует, для установления Типического, считать более высокими те, которые встречаются уже на предыдущей систематической ступени“ (50/30). При этом более „ранние“ систематические ступени определяются, очевидно, тем, что их признаки сохраняются у взрослых форм на стадиях, свойственных другим ступеням лишь в течение онтогенеза. Так, жабры рыб определяют их более „раннее“ систематическое положение (50/28).

Нэф сам признает, что наиболее важными для установления типического являются онтогенетические данные (50/72). Но нетрудно заметить, что они не только здесь наиболее важны, но составляют единственный независимый источник построения системы. Ведь палеонтологическое и систематическое первенство устанавливаются только с помощью онтогенетического.

Если мы сравним этот принцип Нэфа с теми, которые я выше выделил из современной системы (§ 12), то мы увидим, что он соответствует лишь одному из них, именно 5: его реальное основание только в том и заключается, что состояния онтогенеза, проходящие

---

<sup>1</sup>) Морфогенезами Нэф обозначает самостоятельно протекающие процессы развития отдельных частей организма (50/18).

на ранних стадиях, распространены на большее количество единиц, чем состояния поздних стадий.

Итак, мы видим, что „морфологический инстинкт“ Нэфа привел его к тому, что он ограничился лишь одной категорией сходства, пренебрегая всеми другими. (Не надо забывать, что и выделенные мною принципы не исчерпывают всех сторон сходства организмов.)

Правда, сейчас же нужно прибавить, что, кроме главных „трех“ принципов, Нэф добавляет еще три вспомогательных:

IV. Принцип морфологического примата типической корреляции: „Среди соответствующих состояний типически-сходных организмов следует, для установления Типического, считать более высокими те, которые находятся в естественной корреляции с уже принятыми за типические“ (50/30).

V. Принцип морфологического примата совершенной развитости органа: „Если среди организмов, в целом типически сходных, некоторые представители отличаются отсутствием гомологичных образований или конечных стадий, то, при установлении Типического, более высокими следует считать вполне развитые части“ (50/31).

VI. Принцип морфологических средних: „Если среди соответствующих состояний типически сходных организмов ни одно не может определить морфологического примата, то следует рассматривать в качестве Типического среднее состояние“ (50/31).

Но относительно этих принципов следует заметить, что первый из них вполне, а второй частично, базируются снова на онтогенезе (закон Бэра). Совершенную развитость можно принимать за более высокую или потому, что в онтогенезе она предшествует недоразвитости, или потому, что она встречается у большинства форм (статистический критерий). Что же касается последнего принципа, то он мог бы существенно расширить точку зрения Нэфа только в том случае, если бы автор поставил его выше онтогенетического, т. е. изменил бы свои воззрения на обратные. Таким образом, эти добавления не изменяют односторонности его систематических принципов.

Но я готов признать, что такая искусственная „онтогенетическая система“ вполне законна. Как филогенетическая система выражает соотношения между степенью кровного родства различных организмов, так онтогенетическая дает нам возможность разобраться в распространении тех или иных законов онтогенеза.

Однако Нэф придает иное значение своей системе, и это мне кажется ошибочным. Мы видели, что он считает свои принципы критериями естественной системы, т. е. основанной на сходстве сложных целых или на „суммарном“ („интегральном“) сходстве. Его „тип“ должен стоять наиболее близко ко всем членам определенной группы (как линия, проведенная по способу наименьших квадратов между точками), потому что только в этом случае каждую из форм можно вывести из типа путем „простейших и кратчайших метоморфоз“

Но как же можно рассчитывать построить такой суммарный образ, не принимая во внимание всех признаков, а выбирая их лишь из онтогенеза? Я полагаю, мне удалось показать, что закон Бэра не исчерпывает всех типических сходств, определяющих строение систематических категорий.

Объяснить происхождение этой ошибки, мне кажется, довольно просто. Нэф, хотя и отделил, в принципе, сходственную морфологию от филогенетической, но, на деле, всецело остался под влиянием последней.

Принципы „морфологической первичности“ он, в сущности, скопировал с принципов „исторической первичности“. Говоря о „прямой филогенетике“, он указывает для нее три метода, соответствующие принципам „морфологического примата“:

I. Палеонтологическое исследование прошедшего „является непосредственно историческим“ (50/76).

II. Онтогенетическое исследование прошедшего „становится таковым лишь на основе положения, что ранние состояния индивидуального развития являются в течение филогенетического преобразования более консервативными, чем следующие из них“ („закон терминального преобразования“) (50/76).

III. „Систематическое“ исследование прошедшего может быть применено на том основании, что по принципу экономии (принимая гипотезу) общие предки были всегда конструированы таким образом, что они могут простейшим путем объяснить соответствия между различными формами (50/77).

Теперь для нас вполне понятно, почему Нэф, при определении „морфологической первичности“, указал на три основных принципа, тогда как на самом деле их имеется всего один, служащий основой двум другим. Отсюда же происходит и его „филогенетический“ язык.

Ведь самый возраст стадии (хотя бы и относительный) не имеет для сходственной морфологии никакого значения и если бы, напр., средние стадии онтогенеза были бы более сходны друг с другом, чем ранние и поздние, то формулировка Нэфа потеряла бы всякий смысл. Таким образом, для своей онтогенетической формулы он выбрал не существенный признак, а второстепенный.

То же можно сказать о „примате палеонтологического первенства“. Геологический возраст организма имеет еще меньшее значение для сходственной морфологии, ибо сближение организмов по сходству по мере их углубления в землю является гораздо менее точным, чем сближение ранних стадий в онтогенезе.

Наконец, для „систематического первенства“ понятия „ранней“ или „поздней“ ступени являются еще более произвольными.

Таким образом, в этой терминологической неточности просвечивают филогенетические представления.

## ЧАСТЬ II

### Принцип мономорфоза в эволюции конечностей у позвоночных животных<sup>1</sup>

#### § 25

Часть вторая моих эскизов имеет целью исследовать факторы, направляющие эволюцию, на специальном материале. Первая ее задача состоит в том, чтобы ограничить круг изучаемых объектов, т. е. выбрать группы и определить таксономический масштаб эволюции, подлежащей изучению (ср. §§ 9, 13, 15). То, что говорилось выше о принципах систематики, позволяет нам воспользоваться группами готовой современной системы.

Я остановился на группе позвоночных животных. При этом, ввиду того, что изучению подлежали их конечности (§ 26), я выделил классы, у которых последние имеют сравнительно однородный характер, именно амфибий, рептилий и млекопитающих; рыб я откинул совсем, а на птицах остановился лишь очень мало.

Я имел в виду изучить эволюцию весьма различного масштаба и поэтому воспользовался группами разного таксономического значения. Ниже следует перечисление этих групп. Эволюция отрядов изучалась внутри класса: *Mammalia*. Эволюция семейств — внутри отрядов (или подотрядов): *Chiroptera*, *Lacertilia vera*, *Salientia*. Эволюция родов — внутри семейств: *Anthropomorpha*, *Phyllostomidae*, *Geckonidae*, *Agamidae*, *Iguanidae*, *Teiidae*, *Scintidae*, *Ranidae*, *Cystignathidae*. Эволюция видов — внутри родов: *Pteropus*, *Rhinolophus*, *Phyllorhina*, *Vespertilio*, *Vesperugo*, *Nyctinomus*, *Gymnodactylus*, *Hemidactylus*, *Agama*, *Draco*, *Anolis*, *Liolaemus*, *Varanus*, *Mabuia*, *Lygosoma*, *Eumeces*, *Rana*, *Bufo*, *Hyla*.

В качестве материала мне служили отчасти собственные наблюдения, отчасти литературные данные.

При конкретном определении систематических категорий мне нередко приходилось придерживаться несколько устаревших классификаций (7, 8, 18). Но я не считал безусловно необходимым изменять объем групп и номенклатуру сообразно с позднейшими исследованиями. Никто не будет отрицать, что последние сводятся не столь

<sup>1</sup> Предварительное сообщение об этой части работы сделано на III Всеросс. съезде зоологов, анатомов и гистологов в 1927 г. Реферат напечатан в Трудах этого съезда.

к открытию новых групп, как к раздроблению старых (ср. § 10, 3°, в). И это понятно, так как число крупных групп организмов сравнительно невелико, а число присущих им качеств почти бесконечно. С углублением наших знаний, группы еще долгое время будут распадаться перед нашими глазами. Поэтому нельзя утверждать, что старые системы всегда оказываются ошибочными. Они составлены лишь на основании меньшего числа и более бросающихся в глаза признаков. Большая часть таких групп удовлетворяет принципам сходственной системы, т. е. объединяет на основе „суммарного“ сходства некоторое количество организмов.

Если же окажется, что различия между формами, считавшиеся, напр., за видовые, имеют на самом деле характер родовых, то общее содержание моего исследования совершенно не изменяется.

### § 26

Новое ограничение задачи вытекает из выбора признака, подлежащего исследованию. Как было указано в первой части, моя работа посвящена именно эволюции отдельных признаков (см. §§ 13 и 18).

Весьма характерной чертой плана строения позвоночных животных является повторяемость некоторых структур в разных частях их тела. Таковы позвонки, конечности, пальцы и т. п. Создается впечатление, будто отдельные части животного являются преобразованиями одного структурного образца, подобно тому, как разные животные кажутся вариациями одной морфологической конструкции: идеальной или действительной. Это явление указывает на существование какой-то глубокой, закономерности в генезисе органического тела, напоминающей, в некотором смысле, процесс кристаллизации.

Оуэи (62) называет повторяемость органов сериальной гомологией, а самые органы гомотипичными.

Я избрал объектом своего изучения передние и задние конечности. Это для моей цели удобно. Гомотипичные органы, кроме их структурного сходства друг с другом, имеют еще то общее, что они находятся у одного и того же животного. Следовательно, их различия вызываются меньшим различием факторов, чем, напр., у гомологичных органов разных животных. Но в мою задачу входит, как раз, определение факторов, направляющих эволюцию. Следовательно, изучение гомотипичных органов облегчает эту задачу.

Среди свойств конечностей, удобных для изучения, я остановился на их пропорциях. Как известно, пропорциями тела принято называть размеры его частей в их отношениях друг к другу.

### § 27

Пропорции конечностей могут быть поняты различно в зависимости от того, к каким частям тела мы их будем относить. Я буду гл. обр. рассматривать отношения конечностей друг к другу.

В связи с этим следует детализировать понятия гомотипии. Та повторяемость органов в теле животного, на которую указывал Оуэн и другие анатомы, может быть названа качественной гомотипией. Она состоит в простом наличии у животного ряда органов, построенных по сходному структурному образцу, т. е. состоящих из ряда сходных (по виду и расположению) частей.

Но можно также говорить о количественной гомотипии. Молиссон оперирует с нею под названием „гомотипии пропорций“ (47). Последняя выражает известную однородность в размерах или отношениях частей гомотипичных органов.

Количественная гомотипия может быть двоякой. Если мы рассматриваем структурный элемент как простой и неразложимый, то мы сравниваем его с другим подобным ему элементом только в отношении его размеров. (Таково, напр., сравнение тотальных длин передних и задних конечностей у одного животного.) „Гомотипия“ будет здесь иметь место только в том случае, если их размеры будут одинаковы и, следовательно, отношение их друг к другу равно единице. Этот случай я буду называть простой гомотипией пропорций.

Если же мы видим в нашем элементе предмет, состоящий из ряда подчиненных частей, то мы сравниваем его с другим соответствующим ему элементом со стороны отношений этих частей друг к другу (напр., отношений отдельных костей конечностей друг к другу). „Гомотипия“ будет выражать тот случай, когда соответствующие части наших элементов будут математически пропорциональны между собою (напр., если отношение плеча к предплечью будет равно отношению бедра к голени, как это имеет место в некоторых наблюдениях Молиссона). Этот случай я буду называть сложной гомотипией пропорций.

Но легко вообразить, что размеры и отношение частей в качественно гомотипичных органах могут варьировать и что, может быть, случаи настоящей гомотипии пропорций встречаются лишь как исключения. Поэтому рационально ввести понятие гетеротипии пропорций. Оно будет выражать количественную разнородность качественно гомотипичных частей.

Возможна простая гетеротипия и сложная. Первая будет передавать случай неравенства величины некоторых „простых“ (единых) гомотипичных элементов. Вторая будет относиться к случаю математической непропорциональности частей в ряде гомотипичных элементов.

Гетеротипия может количественно варьировать. Среди частных случаев этих вариаций встретится и случай „гомотипии“ пропорций (когда „гетеротипия“ будет равна нулю). В задачу настоящей части этих эскизов входит изучение простой гетеротипии конечностей.

## § 28

План этой части исследования таков. В главе I я рассматриваю, действительно ли происходит эволюция выбранного признака внутри определенных групп организмов (в соответствии с первым шагом моего метода, см. § 18). В главе II я определяю закон или способ, которому подчиняется эволюция простой гетеротипии („закона  $x$ “, как обозначено в § 18). Глава III посвящена исследованию того, являются ли изоляция и селекция факторами, направляющими эволюцию гетеротипии. Как было указано (§ 3), этого может и не быть. В главе IV устанавливаются соотношения между филогенезом гетеротипии и функциями конечностей. Глава V содержит в себе предварительный разбор значения двух других факторов, могущих влиять на направление филогенеза гетеротипии, т. е. конституции организма и агента, вызывающего изменчивость (см. § 2). (Для „окончательного“ разбора настоящая работа не имеет достаточных материалов.)

## ГЛАВА I

### Об эволюции простой гетеротипии конечностей, что она существует

## § 29

Проблема: Изменялась ли простая гетеротипия конечностей за время их филогенетического существования и на каких уровнях эволюции?

Мы знаем, что это вопрос далеко не праздный. Если мы в целом признаем эволюционную теорию, то отсюда вовсе не следует, чтобы было необходимо допускать непрерывное изменение каждого признака за время его существования (см. § 13). (Такого рода ошибка иногда инстинктивно допускается в ряде рассуждений.)

При этом мы ясно должны понимать различие между эволюцией целого и эволюцией части или свойства. Спрашивать о происхождении и развитии последних мы можем лишь в том случае, если они могут быть в понятии отделены от целого, без уничтожения последнего. Иначе, вопросы о происхождении части и целого совпадут.

Если, напр., возникает вопрос о „происхождении горба у верблюда“, то, очевидно, предполагается, что возможно существование животного, которое отличалось бы всеми признаками, характеризующими верблюда, исключая горба. Если же наличие горба было бы таким образом связано с другими признаками верблюда, что не могло бы быть отделено от них, то вопрос о происхождении горба именно „у верблюда“ был бы лишен смысла и надо было бы спрашивать или вообще о происхождении верблюда (включая и его горб, который теперь входил бы в определение верблюда) или о происхо-

ждении горба „у предка верблюда“, который, конечно, отличался бы от современного и не только отсутствием горба.

Для нашего случая ясно, что свойство (гетеротипия) отделимо от понятия целого (конечности): конечности останутся конечностями при любой степени их гетеротипии. Это и дает мне право спрашивать об изменении гетеротипии за время существования конечностей. При этом я хочу также выяснить, на каких уровнях эволюции изменяется гетеротипия (см. § 13).

## § 30

### *Метод*

1. Теоретический ход исследования. Мы знаем (из § 17), что заключать об эволюции некоторого признака мы практически можем на основании факта его многообразия. Поэтому мы начнем с изучения изменчивости гетеротипии у возможно большего числа и возможно более разнородных организмов.

Далее мы должны рассмотреть, не имеем ли мы в данном случае счастливой возможности сразу определить способ происхождения тех групп организмов, гетеротипию которых мы изучаем. Если бы при этом удалось с уверенностью обнаружить, что мы имеем дело с монофилией, то существование эволюции нашего признака было бы доказано с наибольшей точностью (см. § 17, случай 1).

Если же оказалось бы, что наши группы произошли полифилетически или что способ происхождения групп определить не удастся, то нам пришлось бы искать уже не достоверности, но наибольшей вероятности и наше заключение попало бы в зависимость от количества исследованных представителей, от степени их изменчивости и от их разнообразия. При этом достаточно уже двух неодинаковых представителей группы, чтобы заключить, что эволюция их более вероятна чем неизменность, так как в большинстве случаев число представителей группы больше, чем число его корней (см. § 16б и § 17, случай 2).

Но, так как мы можем встретиться, хотя и с очень мало вероятным, случаем полной полифелии, то лучше всегда иметь дело с большим количеством сильно изменчивых и разнообразных представителей. (см. § 17, случай 3).

2. Измерение простой гетеротипии. Степень неравенства передних и задних конечностей я измеряю двумя способами. По одному из них я беру отношение меньшей из конечностей ( $y$ ) к большей ( $x$ ):

$$H = \frac{y}{x}.$$

Эта величина колеблется от 0 до 1 (или от 0 до 100%). При  $H=0$  гетеротипия наибольшая, так как одна из конечностей отсутствует,

при  $H=1$  мы имеем полную гомотипию, так как обе конечности равны.

Если же нужно показать, какая именно конечность превосходит по длине другую, то при букве  $H$  я ставлю маленький значок  $a$  (anterior)—когда передняя конечность больше задней,  $p$  (posterior)—когда задняя длиннее передней, напр.:

$$H_a = 76\%, \quad H_p = 76\%.$$

По другому способу (в главе II) я измеряю гетеротипию, относя всегда заднюю конечность ( $p$ ) к передней ( $a$ ):

$$H' = \frac{p}{a}.$$

Длина задней конечности выбрана числителем условно и, конечно, могла бы быть поставлена и в знаменатель. Данный метод измерения может быть назван частным по сравнению с предыдущим—общим. Он показывает, какую часть задней конечности составляет передняя, тогда как предыдущий говорит о степени неравенства конечностей вообще. Величина  $\frac{p}{a}$  при гомотипии равна, как и  $\frac{y}{x}$ , единице, но колеблется она от 0 (при  $p=0$ ) до  $\infty$  (при  $a=0$ ). В этой несимметричности колебаний около единицы заключается некоторое неудобство данного метода. Однако, при изучении не очень высоких систематических категорий оно бывает практически незаметным, так как в этом случае колебания редко достигают особенно большого размаха.

3. Характеристика систематических категорий по гетеротипии. Чтобы на основании изменчивости признака внутри определенной систематической категории делать заключения об его эволюции, надо быть уверенным, что известная его величина действительно характерна для данной систематической категории. Другими словами, мы должны убедиться, что изменчивость, принимаемая нами за групповую, не есть на самом деле индивидуальная.

Для этого надо было бы, в идеале, произвести испытание всех изучаемых групп. Для каждого вида, напр., пришлось бы исследовать большое количество индивидов и, вычислив средние величины гетеротипии, рассмотреть, не превосходят ли разности между средними величинами отдельных видов вероятных ошибок этих разностей.

То же самое надо бы сделать и для более высоких систематических категорий, с той только разницей, что для их характеристики надо было бы вычислять средние величины из средних величин ближайших низших категорий.

Однако, тот, кто сколько-нибудь изучал изменчивость групп организмов, знает, что точное соблюдение всего этого плана явилось бы в большинстве случаев простой формальностью. Обычно не только разные виды дают реальное различие средних величин почти во всех признаках, но и различные по местонахождению группы индивидов

одного вида обнаруживают ту же особенность [см., напр., Гейнке (33), Терентьев (97), Вермель (101, 102) и мн. др.]. Поэтому я не считал необходимым брать большое количество индивидов для каждого вида.

Обычно для характеристики вида я пользовался всего одним индивидом. Конечно, при этом возможно, что, в силу трансгрессии кривых индивидуальной изменчивости, здесь получалось некоторое смешение групповой изменчивости с индивидуальной. Но если брать достаточно большое количество видов (что я делал почти всегда), то в целом можно быть уверенным, что картина изменчивости видов внутри одного рода будет передана правильно.

Для характеристики более высоких систематических категорий я обычно пользовался средними величинами из средних величин ближайших низших категорий (см. гл. II).

Если же нужно было (как, отчасти, в настоящей главе) просто показать размах вариаций гетеротипии внутри какой-либо крупной группы, то я вообще не производил группировки видов по последовательным таксономическим уровням.

## § 31

### *Исследование*

1. Чтобы составить себе общее представление об изменчивости простой гетеротипии в разных классах позвоночных животных, рассмотрим табл. 1. Каждый ее горизонтальный ряд разбит на вариационные классы, соответствующие известным величинам гетеротипии (измеренным по первому способу). В середине показана гетеротипия, равная единице (100), вправо идут значения, при которых передняя конечность больше задней ( $H_a$ ), влево — значения, при которых задняя конечность больше передней ( $H_p$ ). В каждой образовавшейся клеточке — помещены названия примерных видов или родов, у которых гетеротипия имеет величину, указанную для данного класса. Число примеров в каждой клеточке ограничено двумя, так что оно не имеет целью отобразить истинную численность вариантов. Значение таблицы состоит только в том, чтобы показать наличие и пределы изменчивости гетеротипии.

Материал получен следующим образом.

а) *Mammalia* измерены мною самим на скелетах (см. табл. 6, стр. 104). Длина передней конечности составлялась из суммы длин: *Humerus* + *Radius* + *Metacarpus III* + *Phalanges III*. Длина задней конечности передавалась суммой длин: *Femur* + *Tibia* + *Metatarsus III* + *Phalanges III*.

б) *Aves* взяты главным образом из работы Мейера (46), несколько экземпляров по моим собственным измерениям и несколько по рисункам из книги Циттеля<sup>1</sup> (110). Величины гетеротипии здесь

<sup>1</sup> Понятно, что измерения по рисункам не имеют точного значения и взяты лишь для грубо-приблизительной оценки.

Таблица 1

Изменчивость гетеротипии у позвоночных животных

Группа	Задняя конечность длиннее передней										Передняя конечность длиннее задней															
	0	<0	10	20	30	40	50	60	70	80	90	>100	0	<0	10	20	30	40	50	60	70	80	90	>100		
Amphibia																										
Reptilia																										
Aves																										
Mammalia																										

не вполне адекватны величинам прочих классов, так как в измерениях не входили фаланги задних конечностей. Цифры представляют, таким образом, следующее отношение: 
$$\frac{\text{Humerus} + \text{Radius} + \text{Manus}}{\text{Femur} + \text{Tibia} + \text{Tarso-metatarsus}}$$

с) *Reptilia* изучены по следующим данным: *Lacertilia* взяты у Буленджера (8), откуда использованы тотальные измерения конечностей; *Crocodylia* и *Chelopia* измерены мною самим по скелетам; ископаемые рептилии измерены по рисункам их скелетов (взятым из Циттеля).

д) Среди *Amphibia*, *Salientia* измерены мною самим, *Urodela* представлены по данным Копа (14), а *Stegoccephala* по рисункам из Циттеля.

Рассматривая табл. 1, мы видим, что величина простой гетеротипии колеблется у разных позвоночных весьма сильно. *Mammalia* достигают крайней степени при отсутствии задних конечностей (у *Cetacea* и *Sirenia*), но и к другому пределу они бывают близки, так как, напр., у тушканчиков передние конечности весьма коротки по сравнению с задними. *Aves*, наоборот, достигают предела гетеротипии при отсутствии передних конечностей (*Dinornis*), однако и обратное соотношение, при котором крылья очень велики по сравнению с ногами встречается нередко. (напр., у *Microcarbo rugmeus*  $H_a=18$ ). У *Reptilia* оба предела осуществляются у видов с рудиментарными конечностями (напр., у *Chirotos canaliculatus*  $H_a=0$ , у *Ophiodes striatus*  $H_p=0$ ), хотя и при развитых конечностях гетеротипия бывает весьма различна (*Pteranodon*  $H_a=27$ , *Ceratosaurus nasicornis*  $H_p=33$ ). *Amphibia* в отношении пределов вариаций похожи на *Mammalia* (*Siren*  $H_a=0$ , *Rana clamata*  $H_p=27$ ).

Теперь мы должны обсудить значение этих данных для вопроса об эволюции гетеротипии. Определить с уверенностью, происходят ли некоторые группы животных, включенные в наш материал монофилетически, мы не можем. Но мы, во всяком случае, в праве утверждать что число представителей наших групп больше, чем число их корней: наши группы достаточно многочисленны для этого. Но, кроме общего основания, изложенного в §§ 16а, 16б, нас приводит к тому же выводу ряд рассуждений, подобных следующему.

Современные сумчатые Австралии являются потомками ископаемых сумчатых (так как Австралия отделилась от Азии, когда на ней никаких других млекопитающих не было); но современные сумчатые Австралии более разнообразны, чем ископаемые; след., хотя бы часть разнообразных сумчатых произошла от однообразных предков, т. е. из общего корня. То же можно сказать про многих других животных (напр., про всех современных млекопитающих, при сравнении их с млекопитающими мезозоя), т. е. весьма часто разнообразие представителей определенных групп бывает больше, чем разнообразие их ископаемых предков. Таким образом, нам приходится заключить, что гетеротипия наших групп испытывала эволюцию.

Но если бы оказалось, что некоторые частные группы, входящие в наш материал, произошли полностью полифилетически, то и это не говорило бы против эволюции гетеротипии. Мы видели, что типы последисей, во-первых, бывают очень различны, а во-вторых, могут вступать в очень различные комбинации с другими признаками. Одна и та же величина гетеротипии может, напр., встречаться совместно с признаками млекопитающих, птиц, рептилий и амфибий. Это показывает, что изменчивость гетеротипии определяется очень многими и независимыми факторами. А отсюда становится невозможным, чтобы эти факторы не повлияли на громадное большинство групп в течение их филогенетического развития.

2. Чтобы узнать, на каких уровнях эволюции происходит изменение гетеротипии, надо исследовать ее вариации среди большого числа групп разного таксономического значения. Систематически это будет проведено в следующей главе с помощью другого метода. Здесь же я выбираю три примера в качестве пробной демонстрации: подотряд *Lacertilia vera*, из него семейство *Scintidae* и из последнего род *Eumeces*. Таблица 2 показывает распределение представителей этих групп по величине их гетеротипии.

Весь сырой материал взят у Буленджера (8). Гетеротипия для видов рода *Eumeces* вычислена на основании измерений длины конечностей, сделанных на одном экземпляре от каждого вида. Величина гетеротипии для каждого рода из семейства *Scintidae* получена путем деления средней величины меньшей конечности на среднюю величину большей („родовые“ средние вычислены для измерений от разных видов). Гетеротипия для семейств подотряда *Lacertilia vera* выражена отношением средних величин конечностей, полученных из „родовых“ средних.

Мы видим, что гетеротипия варьирует и в этих группах, причем изменчивость подотряда больше изменчивости семейства, а изменчивость последнего больше изменчивости рода. Но в пределах более узких масштабов род также варьирует довольно сильно (см. нижнюю строчку табл. 2).

## § 32

**Вывод 1.** За время существования конечностей у позвоночных животных, отношение их размеров друг к другу испытывало филогенетические изменения и притом на всех уровнях эволюции.

## ГЛАВА II

### О способе эволюции простой гетеротипии конечностей

## § 33

**Проблема:** Каким способом достигается изменение гетеротипии и одинаков ли он на разных уровнях эволюции?



1. Изучение нашего предмета можно было бы начать с вопроса о первом происхождении гетеротипии. Но я не буду создавать из этого особой проблемы. Для меня важно лишь, что возникновение гетеротипии во всех случаях имело своей ближайшей причиной неравенство скоростей в эволюции передней и задней конечностей.

Действительно, гетеротипия могла возникнуть либо после образования конечностей, либо уже с самого начала их появления. Если имела место первая возможность, то должен был существовать момент, когда одна из равных по длине конечностей перегнала в изменениях другую. Если же неравенство конечностей образовалось вместе с самими конечностями, то еще зачатки их должны были в одни и тот же промежуток времени достигнуть неодинаковых размеров.

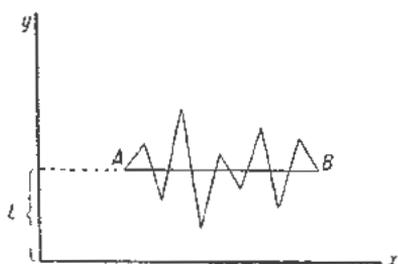


Рис. 16

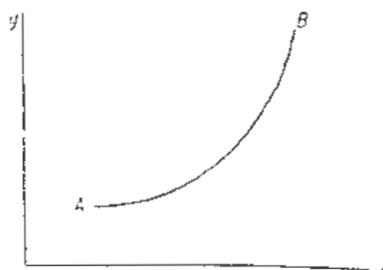


Рис. 17

2. Моя основная задача состоит в том, чтобы вывести закон изменения гетеротипии, независимо от того, возникает ли она впервые или видоизменяется впоследствии.

В виду того, что величина гетеротипии отображает характер не одного какого-нибудь органа, а отношения между размерами двух органов, она может изменяться несколькими различными способами, в зависимости от того, связаны ли эти органы друг с другом и по какому закону.

Допустим, что известное число организмов, составляющих определенную группу, развилось от одного предка. Пусть нам дан этот предок в тот момент, когда он вошел в будущие границы вариаций нашей группы. В течение дальнейшей эволюции у него изменяется, вместе с другими признаками, и длина конечностей; одна из последних пусть, для простоты, увеличивается; изменится ли при этом и гетеротипия, будет зависеть от того, что будет происходить с другой конечностью.

Пусть на рис. 16 19 ось абсцисс соответствует передней конечности, а ось ординат задней; линия регрессии  $AB$  будет выражать зависимость между ними. Рассмотрим четыре случая изменения гетеротипии.

а) Конечности не находятся ни в какой корреляции (рис. 16). Тогда при увеличении одной из них ( $x$ ) другая будет либо

всегда сохранять одну и ту же величину ( $L$ ), либо колебаться около этой величины. Понятно, что отношение ( $y/x$ ) задней конечности к передней будет при всяком изменении передней конечности равномерно или с колебаниями также изменяться: если (как на рисунке) будет увеличиваться передняя конечность ( $x$ ) при постоянстве задней ( $y$ ), то величина  $y/x$  будет падать; в обратном случае она будет возрастать.

б) Конечности находятся в положительной корреляции, при чем регрессия криволинейна (рис. 17). Здесь также вполне очевидно, что всякое изменение конечностей будет сопровождаться изменением их отношения.

с) Конечности находятся в отрицательной корреляции, регрессия прямолинейна (рис. 18). И в этом случае

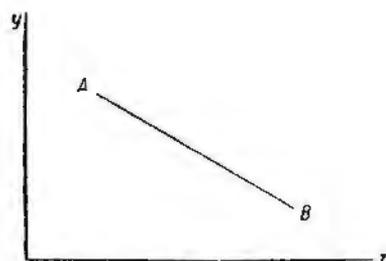


Рис. 18

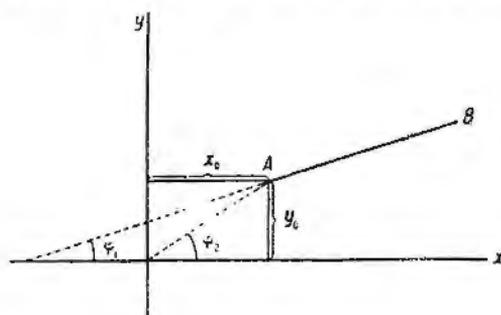


Рис. 19

не требуется аналитического разбора, чтобы видеть, как при любом изменении конечностей меняется их отношение: если передняя конечность ( $x$ ) увеличивается, а задняя ( $y$ ) уменьшается, то  $y/x$  падает; в обратном случае — возрастает.

д) Конечности находятся в положительной корреляции, регрессия прямолинейна (рис. 19). Здесь не при всяком изменении конечностей будет изменяться гетеротипия. Исследуем, что для этого нужно.

Пусть нам дано уравнение нашей прямой:

$$y = Rx + L. \quad (1)$$

Известно, что угловой коэффициент  $R$  уравнения является тангенсом угла  $\varphi_1$ , образуемым прямой (или ее продолжением) с осью абсцисс; свободный член  $L$  уравнения выражает отрезок ординаты при  $x=0$ .

Нам нужно узнать, как изменяется гетеротипия, т. е. отношение  $y/x$  при изменении конечностей. На этот вопрос может ответить величина скорости изменения  $y/x$  относительно одной из конечностей (напр.  $x$ ), т. е. величина, показывающая, на сколько изменяется  $y/x$  при увеличении  $x$  на единицу. Знак скорости показал бы, увеличивается ли гетеротипия или уменьшается, а величина ее определила бы

темп этого изменения; скорость, равная нулю, дала бы знать, что при изменении конечностей гетеротипия не меняется вовсе.

Уравнение, показывающее изменение гетеротипии  $y/x$ , мы можем написать на основании уравнения (1) так:

$$\frac{y}{x} = \frac{Rx + L}{x}. \quad (2)$$

Скорость  $\Delta_H$  изменения гетеротипии относительной одной из конечностей (берем  $x$ ) мы найдем, дифференцируя  $y/x$  по  $x$ :

$$\Delta_H = \frac{d\left(\frac{y}{x}\right)}{dx} = \frac{d}{dx}\left(\frac{Rx + L}{x}\right),$$

или

$$\Delta_H = \frac{-L}{x^2}$$

Отсюда видно, что о скорости изменения гетеротипии мы можем судить по свободному члену  $L$  уравнения. Величина  $x^2$  при всяком  $x$  положительна. Следовательно, знак скорости зависит только от знака при  $L$ . При положительном  $L$  скорость  $\Delta_H$  падает с возрастанием  $x$  (неравенство конечностей делается сильнее), при отрицательном  $L$  скорость  $\Delta_H$  возрастает (неравенство конечностей становится слабее).

Скорость  $\Delta_H$  может быть равна нулю только при  $L = 0$ . (Случай, когда  $x^2 = \infty$ , можно не принимать во внимание, как практически невозможный.) Таким образом, если конечности изменяются по прямой и положительной регрессии, то для изменения гетеротипии нужно, чтобы  $L \neq 0$ .

Теперь выясним биологический смысл этого условия. Так как свободный член  $L$  уравнения выражает отрезок ординаты при  $x = 0$ , то  $L = 0$  в том случае, если наша прямая проходит через начало координат. Но в виду того, что на практике мы имеем дело не с идеальными прямыми, которые могут быть произвольно продолжены в обе стороны, а со строго ограниченными отрезками прямых, то мы должны различать два конкретных случая.

1. Если наша исходная форма действительно не имеет конечностей, тогда она на самом деле „помещается“ в начале координат. В этом случае, как бы быстро и неравномерно ни начали изменяться конечности (если, конечно, их корреляция не равна нулю и регрессия прямолинейна), гетеротипия все время оставалась бы неизменной.

2. Если же исходная форма обладает конечностями ( $y_0, x_0$ ), то величина  $L$  имеет лишь отвлеченное значение и передает характер той мыслимой формы, которая существовала бы, если бы эволюцию нашей конкретной формы продолжить в обратном направлении до полного исчезновения хотя бы одной из конечностей.

Реальное значение последнего случая делается понятным из следующего очевидного условия: гетеротипия остается неизменной (т. е.

$L=0$ ) только тогда, если отношение длин конечностей друг к другу ( $y_0/x_0$ ) у исходной формы нашей группы равно угловому коэффициенту  $R$  уравнения регрессии между конечностями, т. е. при

$$R = \frac{y_0}{x_0}$$

Наоборот, гетеротипия изменяется ( $L \neq 0$ ) только при условии, что

$$R \neq \frac{y_0}{x_0}$$

Последнее наглядно изображается на рис. 19, где видно, что отношение  $y_0/x_0$  не равно  $R$ , т. е.

$$\operatorname{tg} \varphi_2 \neq \operatorname{tg} \varphi_1.$$

Такой случай я буду называть несохранением исходных пропорций конечностей или диспропорциональностью их изменения.

3. Анализ нашей проблемы раскрыл, что первое возникновение гетеротипии происходит благодаря неравенству скоростей в эволюции передних и задних конечностей. Если же гетеротипия уже возникла, то ее дальнейшие изменения могут происходить и без этого условия: таковы случаи, когда регрессия между конечностями отрицательна и прямолинейна или когда она положительна и прямолинейна, но  $L \neq 0$ . Однако, легко видеть, что при изучении филогенеза гетеротипии произвольно разрешаются еще две проблемы: 1) одинаков ли прирост передних и задних конечностей в течение одного и того же отрезка эволюции? и 2) как связан характер прироста конечностей с различными типами гетеротипии?

Допустим, что перед нами форма, обладающая неодинаковой длиной конечностей (гетеротипией). Если в ее филогенезе конечности начинают изменяться, то это может произойти следующими способами.

а) Прирост передних и задних конечностей (за один и тот же промежуток времени) одинаков. Это будет иметь место тогда, если корреляция между конечностями отрицательна или положительна, регрессия прямолинейна, а коэффициент регрессии  $R=1$ .

Действительно, мы знаем, что коэффициент регрессии показывает, каково изменение одной переменной на единицу другой. Если  $R=1$ , то при каждом увеличении или уменьшении одной переменной на некоторую величину, другая увеличивается или уменьшается на ту же величину.

б) Прирост передних и задних конечностей (за один и тот же промежуток времени) не одинаков. Это может

произойти в четырех различных случаях. Во-первых, если  $r=0$ . Тогда при изменении одной конечности в положительном или отрицательном направлении, другая не будет изменяться совсем (или будет колебаться около определенной величины) (рис. 17). Во-вторых, если регрессия между конечностями криволинейна. В-третьих, если корреляция отрицательна, регрессия прямолинейна и  $R \neq 1$  (ср. с пунктом а). В-четвертых, если корреляция положительна, регрессия прямолинейна и  $R \neq 1$ .

Кроме того, во всех этих случаях возможны две вариации процесса: 1) больший прирост приобретает та из гетеротипичных конечностей, которая по размерам больше; 2) больший прирост приобретает та конечность, которая по размерам меньше.

Задача настоящей главы — исследовать на различных по содержанию и таксономическому значению группах, какие из возможных способов филогенеза конечностей распространены в действительности.

## § 34

### *Метод*

1. Теоретические основы. Способ эволюции гетеротипичны мы устанавливаем на основании закона ее изменчивости внутри систематических категорий.

При обсуждении проблемы мы предполагали, что нам известны формы, давшие начало нашим группам и что движение вдоль линий регрессии передает действительный ход их эволюции. На самом же деле мы орудуем лишь с готовыми результатами эволюции, — статическим изображением зависимости между конечностями у разных представителей наших групп; непосредственно нам не даны ни ход эволюции, ни исходные формы. Тем не менее, пользуясь нашей общей методикой, мы можем считать, что законы групповой изменчивости, имеют также эволюционное значение. Мы приняли (§ 166), что систематические категории, прежде чем дать начало группам высшего значения, в большинстве случаев испытывали период рождения групп равного значения; след., история большинства современных представителей какой либо группы имеет в некоторой своей части тот же характер, что и отличия этих представителей друг от друга (§ 18). Поэтому и движение вдоль находимых нами линий регрессии передает закон эволюции тех единиц, на основе которых эти линии составляются. Можно сказать, что такое движение не „изображает“ эволюцию, а „отображает“ ее.

Что же касается филогенетического начала наших линий, то мы, конечно, не можем говорить, будто оно всегда совпадает с их современным статическим началом (точкой  $A$  с координатами  $x_0, y_0$ ). Но мы можем считать, что ближайшая исходная форма эволюции большинства наших единиц находилась на современной линии регрессии или на ее продолжении, так как

только в этом случае эволюция этих единиц сохраняла бы характер их современных отличий друг от друга. Следовательно, и в реальном смысле мы можем говорить, что, напр., изменения гетеротипии при прямолинейной и положительной регрессии происходят вследствие „несохранения исходных пропорций“.

2. **Ход исследования.** В соответствии с тем, что сказано в предыдущем параграфе, мы будем последовательно разбирать приложимость на практике различных указанных возможностей.

а) Во-первых, мы определим, существует ли между вариациями передних и задних конечностей какая-нибудь связь. Чтобы не зависеть от характера связи, мы вычислим корреляционное отношение ( $\eta$ ) Пирсона (65), с его вероятной ошибкой. Если окажется, что эта величина будет близка нулю, то мы сможем заключить, что эволюция гетеротипии в данной группе происходила по первому способу. Кроме того, будет ясно, что прирост обеих пар конечностей был неодинаков.

б) Если же связь между конечностями обнаружится, то, во-вторых, мы определим ее характер: прямолинейна ли она или криволинейна. Для этого мы употребим следующий критерий: регрессия будет считаться прямолинейной, если

$$N(\eta^2 - r^2) < 11,37,$$

где  $N$ —число наблюдений,  $\eta$ —корреляционное отношение Пирсона и  $r$ —коэффициент корреляции Брауэ (76/256). Это довольно грубый метод, но для наших данных вполне пригодный; более тонкий метод был бы не адекватен характеру нашего материала. Если обнаружится, что регрессия криволинейна, то мы сможем заключить, что гетеротипия конечностей изменялась по второму способу, а прирост их был неодинаков.

с) Если же регрессия будет прямолинейной, то, в-третьих, мы обратим внимание на знак коэффициента корреляции Брауэ (вычисление его уже произведено). При отрицательном коэффициенте мы установим эволюцию гетеротипии по третьему способу. Для определения же характера прироста конечностей мы вычислим в этом случае коэффициент регрессии

$$R_{yx} = r \frac{\sigma_y}{\sigma_x}$$

и его вероятную ошибку  $PE_R = 0,6745 \frac{\sigma_y}{\sigma_x} \sqrt{\frac{1-r^2}{N}}$ .

В зависимости от того, будет ли он равен единице или нет, мы заключим об одинаковом или неодинаковом приросте за известный промежуток эволюции.

д) При положительном коэффициенте корреляции мы определим для наших групп уравнения регрессии. По свободному члену ( $L$ ) будет видно, изменялась ли гетеротипия, а по угловому

коэффициенту ( $R$ ) — одинаков ли прирост обеих пар конечно. При  $L \neq 0$  можно будет установить эволюцию гетеротипии по твертому способу.

Для практического осуществления этого приема я воспользуюсь методом, даваемым в теории корреляции. Как известно, уравнение прямой регрессии, взятое с угловым коэффициентом, имеет следующий вид:

$$y = Rx + (M_y - RM_x),$$

где угловым коэффициент  $R$  есть коэффициент регрессии,  $M_y$  — средняя величина первой переменной и  $M_x$  — средняя величина второй переменной. Таким образом:

$$L = M_y - RM_x.$$

Но теория корреляции не дает величины вероятной ошибки свободного члена. Поэтому я, для приблизительного вычисления последнего, рассматриваю  $L$  просто как число, таким образом составленное из трех других величин, что была взята „разность между первою величиной ( $M_y$ ) и произведением второй ( $R$ ) на третью ( $M_x$ )“. Но, так как вероятные ошибки последних мы знаем, то мы можем найти и вероятную ошибку нашей разности. Она будет равна:

$$PE_L = \sqrt{PE^2 M_y + (M_x \cdot PE_R)^2 + (R \cdot PE_{M_x})^2}.$$

Следует заметить, что вычисленное таким образом значение бывает преувеличено по сравнению с истинной величиной вероятной ошибки свободного члена, так что его употребление не может привести к переоценке результатов.<sup>1</sup>

На основании этого можно считать, что величина  $L$  вычислена достаточно точно, если она не покрывается величиной хотя бы одной вероятной ошибки (не удвоенной или утроенной).

<sup>1</sup> Было бы, пожалуй, гораздо лучше вычислять уравнения связи по способу наименьших квадратов, но, к сожалению, эта мысль явилась у меня, когда вся работа была уже сделана, а переделывать ее не имело смысла, так как затраченные усилия были бы велики, а выводы изменений бы не получили.

Однако, чтобы составить представление о порядке расхождения величин, определенных обоими методами, я произвел два пробных вычисления.

Уравнения регрессии для групп, составленные с помощью теории корреляции:	<i>Mabuia</i>	<i>Iguanidae</i>
По методу наим. квадратов:	$y = 1,448x - 1,085$	$y = 1,645x - 4,202$
Вероятные ошибки коэф-та $L$ , вычисленные по моему методу:	$y = 2,672x - 37,449$	$y = 1,772x - 9,454$
По мет. наим. квадр.:	$PE_L = 2,473$	$PE_L = 8,988$
	$PE_L = 3,552$	$PE = 8,922$

Видно, что при употреблении метода наименьших квадратов вероятные ошибки свободного члена меньше по сравнению с его величиной, чем при вычислениях на основании теории корреляции.

Здесь же нужно указать, что ошибки всех приводимых величин очень сильно преувеличены еще потому, что, употребляя приемы вариационной статистики, мы условно предполагаем, что число изучаемых нами единиц произвольно выбрано из бесконечного их числа: но на самом деле число их узко ограничено, так как мы орудуем с систематическими категориями; ясно, напр., что число семейств в подотряде *Lacertilia vera* почти не может быть увеличено по сравнению с тем, которое взято мною (я взял все известные семейства).

е) Чтобы исследовать связь между приростами конечностей и типами гетеротипии, нужно сначала определить последние: для каждой группы мы отметим ту конечность, которая превосходит по длине другую. Так как все взятые нами группы отличаются достаточно сильной гетеротипией (см. § 25), то нужные данные легко установить на-глаз.

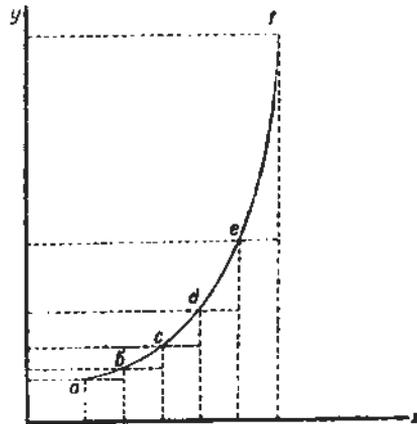


Рис. 20.

Затем нужно определить, какая из конечностей приобретает больший прирост. Если  $r=0$ , то разрешить наш вопрос легко уже по чертежу линии регрессии.

Если регрессия криволинейна, то я употребляю следующий приближенный метод: разобью проекцию кривой на 2 (по возможности, равные) части и сравню средний прирост кривой в каждой из ее двух частей друг с другом. Допустим, напр., что на рис. 20 точки  $a-f$  представляют средние величины переменной  $Y$ , для определенных значений переменной  $X$ . Разобьем проекцию кривой в точке  $c$ . Далее вычислим средний прирост кривой в ее левой и правой частях:

$$\Delta_1 = \frac{(b-a) + (c-b)}{2}, \quad \Delta_2 = \frac{(d-c) + (e-d) + (f-e)}{3}.$$

Знак разности  $D = \Delta_2 - \Delta_1$  покажет, каков характер искривления нашей линии и, след., какая из переменных прирастает сильнее. При  $D$  положительном  $Y$  прирастает сильнее  $X$ , при  $D$  отрицательном — наоборот.

Если же регрессия прямолинейна, то нужный ответ даст коэффициент регрессии (угловой коэффициент). Так как во всех случаях я откладываю на абсциссе величины передней конечности, а на ординате — величины задней, то при  $R > 1$  задняя конечность прирастает в определенный промежуток времени сильнее передней, а при  $R < 1$  — передняя сильнее задней.

Теперь легко составить „таблицу четырех полей“:

	Задняя конечность короче передней	Задняя конечность длиннее передней
Передняя конечн. прирастает сильнее задней	a	b
Задняя конечн. пр.растает сильнее передней	c	d

Коэффициент корреляции Пирсона - Юла

$$r = \frac{ad - bc}{\sqrt{(a+c)(b+d)(a+b)(c+d)}}$$

с его вероятной ошибкой<sup>1</sup> разрешит нашу задачу. Если он окажется положительным, то мы установим, что сильнее прирастает та конечность, которая в данной группе больше другой, при отрицательном коэффициенте мы сделаем обратное заключение; при коэффициенте близком нулю, мы обнаружим, что между характером гетеротипии и характером прироста конечности связи нет.

й) Так как все указанные вычисления будут сделаны для групп разного таксономического значения, то одновременно разрешится и вопрос о том, одинаковые ли способы изменения пропорций распространены на разных уровнях эволюции.

а. Способы изменения гетеротипии обнаружатся путем сравнения корреляции и регрессии в разных группах.

б. Характер прироста конечностей отчасти выяснится уже при изучении одной группы. Если окажется, что в некоторой группе прирост передних и задних конечностей неодинаков, то мы сможем заключить, что эта особенность существовала по крайней мере на двух различных отрезках эволюции: в течение того, который мы исследовали, и при первом возникновении гетеротипии (см. § 33, 1).

г. Наконец, тот же вопрос выяснится детальнее при рассмотрении прироста на ряде конкретных таксономических уровней: мы исследуем, одинаковая ли конечность опережает другую при изменении от вида к виду, рода к роду и т. д.

3. Технические моменты. а) В мою задачу входит установление закона эволюции гетеротипии, в зависимости от самостоятельной эволюции конечностей. Легко вспомнить, что, поместив величины конечностей на оси координат, я рассматривал их изменения так, как будто бы они сами уже не зависят ни от каких других условий. Однако, на самом деле размеры конечностей очень сильно зависят от общих размеров тела животного. Чтобы избавиться от этого влияния, я употребляю метод индексов, т. е. изучаю корреляцию не между абсолютными величинами конечностей, а между их отношениями к длине тела.

<sup>1</sup>  $PE_r = 0,6745 \sqrt{\frac{1-r^2}{N}}$  См. [Pearson and Heron. „On theories of association“. Biometrika, v. IX, 1913.

Пирсон (64) предостерегал от употребления метода индексов, так как с его помощью можно получить нередко очень высокие значения коэффициента корреляции, когда абсолютные величины изучаемых переменных не стоят ни в какой связи друг с другом. Таким образом можно, по его мнению, вывести ложные заключения.

Анализ обнаруживает, что и характер корреляции между абсолютными и относительными величинами может быть различен. Возможны, напр., все следующие комбинации:

Корреляция между абсолютными величинами: $x, y$	Корреляция между относительными величинами: $x/c, y/c$
Прямолинейна	Прямолинейна, криволинейна
Криволинейна	Прямолинейна, криволинейна
$r$ : —	$r$ : —, 0, +
$r$ : 0	$r$ : —, 0, +
$r$ : +	$r$ : —, 0, +

Тем не менее из этого не следует, чтобы мы обязательно сделали ложные заключения. Мы лишь ясно должны представлять себе, какой смысл заключается в наших вычислениях. Юл (108) правильно указал, что корреляция между индексами может ввести не больше ошибок в толкование связей, чем корреляция между абсолютными величинами. Если факторы, природу которых мы хотим истолковать, влияют прямо на абсолютные значения наших переменных, то корреляция между относительными значениями, конечно, не будет для нас пригодна. Но если эти факторы влияют как раз на индексы, то, наоборот, корреляция между абсолютными величинами не будет подходить. Если же нам неизвестно, каким образом действуют эти факторы, то ни тот, ни другой метод не будут иметь никакого преимущества.

В нашем случае осуществляется последняя возможность. Мы не знаем, изменялись ли конечности только с изменением тела или они могли изменяться и при постоянстве тела. Если бы имел место первый случай, то правильнее было бы изучать корреляцию между абсолютными длинами конечностей, потому что тогда всякие различия в абсолютной длине конечностей у разных форм могли бы иметь своей причиной реальное их изменение от одной величины к другой. Свободный член ( $L$ ) уравнения регрессии показал бы, изменяются ли конечности с верх тела, т. е. непропорционально последнему.

Если же конечности изменялись бы и при постоянстве тела, то лучшие результаты дал бы метод индексов, так как в этом случае абсолютные величины могли бы быть совершенно одинаковы при сильнейшем различии индексов; след., абсолютные величины не учитывали бы тех изменений, которые на самом деле могли происходить при постоянстве тела в конечностях.

Но если бы мы употребили метод индексов несмотря на то, что конечности изменяются совместно с телом, мы не сделали бы

большой ошибки. Мы стали бы только обнаруживать тенденции в изменении конечностей вместо самих изменений. Если бы, напр., корреляция между относительными величинами конечностей оказалась отрицательной, а корреляция между их абсолютными величинами положительной (и эта последняя осуществлялась бы при реальных изменениях конечностей), то мы установили бы, что конечности хотя и находятся в положительной связи при их совместном изменении с телом, но сохраняют тенденцию к отрицательной связи непосредственно друг по отношению к другу.

На деле в эволюции конечностей встречались, вероятно, оба случая: конечности изменялись и совместно с телом и независимо от него. Первое не требует никаких доказательств, как вполне очевидное. Но и второе почти несомненно. Если, напр., мы в общей массе млекопитающих будем сравнивать летучую мышь с китом, то никто не скажет, что при увеличении роста — от размера летучей мыши до кита — передние конечности увеличивались, или что при уменьшении роста — от размера кита до летучей мыши — конечности уменьшались. Наоборот, всякий допустит, что в эволюции Cetacea передние конечности реально уменьшались, а в эволюции Chiroptera — реально увеличивались. (То же самое с особенной ясностью выступает на примере задних конечностей кита.)

Имея в виду последнее замечание, а также памятуя, что с методом индексов мы ничего не упускаем для нашей цели, тогда как при употреблении абсолютных величин мы можем кое-что упустить, остается принять, что работа с относительными величинами для нас более пригодна.

Кроме того, индексы удобнее для нас и в практическом отношении. Они обычно менее изменчивы, чем абсолютные величины, и их вариации в разных группах не так сильно трансgressируют. Поэтому они лучше характеризуют систематические категории, чем абсолютные величины.

б) Группы, для которых изучаются корреляционные поля, я составляю следующим образом: единицами изменчивости (вариантами) внутри рода служат виды, представленные каждый одним индивидуом (см. стр. 53). Вариантами внутри более крупных групп являются в большинстве случаев ближайшие низшие группы, характеризованные средними величинами из еще более низких групп. Так, вариантами внутри семейства являются роды, представленные средними величинами из видов.

Однако для тех случаев, когда некоторая крупная группа (напр., семейство) содержит слишком мало ближайших низших групп (напр., родов), я пользуюсь для ее характеристики совокупностью более далеких низших групп (напр., совокупностью видов, относящихся ко всем родам этого семейства).

Этот прием, вызванный техническими соображениями (стремлением увеличить совокупность), на практике не слишком понижает

правильность результата. Он может понизить коэффициент корреляции и изменить элементы уравнения регрессии, если изменчивость соединяемых низших групп (в нашем примере родов) сильно трансгрессирует и линии регрессии в последних резко не совпадают. В противном случае он дает результаты того же порядка, что и при операциях со средними величинами. Но в действительности изменчивость равнозначных групп выше вида редко трансгрессирует сильно, а линии их регрессий имеют, обычно, сходное направление.

### § 35

#### Исследование

Материал получен следующим образом:

1) Группа *Mammalia* составлена на основании моих собственных измерений со 100 скелетов; длина конечностей рассматривалась как сумма длин отдельных костей (см. стр. 53); длина тела передавалась суммой длины черепа (от верхнего края затылочного отверстия до переднего конца *os nasale*) и длины позвоночного столба (от первого шейного позвонка до начала первого крестцового); кости конечностей и череп измерялись штангенциркулем, позвоночный столб с помощью веревки или нитки, накладываемой сверху по всем изгибам позвоночного столба сбоку от остистых отростков (измерения производились на монтированных музейных препаратах). Единицами изменчивости служили прямо виды; несомненно, что они достаточно верно передают изменчивость класса *Mammalia*, так как относятся ко всем отрядам и почти ко всем семействам; кроме того, 100 измеренными видами представлены 96 родов.

2) *Chiroptera* изучены по работе Добсона (18); к сожалению, в ней не даны измерения плеча и бедра; поэтому учитывалась лишь частичная длина конечностей; передняя конечность составлялась из следующих измерений: „forearm + metacarpus III + phalanges III“; задняя конечность: „tibia + foot“; длина тела: „head and body“. Учтены все 393 вида, измерения которых даны. Единицы изменчивости внутри семейства *Phyllostomidae* представлены средними величинами родов. Но изменчивость внутри всего отряда также передана родовыми средними.

3) *Anthropomorpha* взяты из работы Молиссоиа (47); для каждого вида там даны уже отношения конечностей к телу:  $\frac{\text{Oberarm} + \text{Unterarm}}{\text{Rumpf}}$ ,  $\frac{\text{Oberschenkel} + \text{Unterschenkel}}{\text{Rumpf}}$ ; использованы их средние величины. Из этой небольшой группы представлены 6 видов, относящиеся ко всем 4 родам; конечно, средние всех 6 видов включены в общую таблицу корреляции; число индивидов, на основе которых характеризуются виды, следующее: *Simia satyrus* L.—5, *Anthropopithecus troglodytes* L.—8, *Gorilla gorilla* Wym.—1, *Symphalangus syndactylus* Desm.—27, *Hylobates lar* L.—1, *Hylobates leuciscus* Schr.—1. В виду малочисленности этой группы

Таблица 3

Г р у п п ы	N	$\eta \pm PE_{\eta}$	$r \pm PE_r$	$N(\eta^2 - r^2)$	$y = R_x \pm L$ $\pm PE_R \pm PE_L$
Class.: Mammalia	100	$0,725 \pm 0,0320$	$0,559 \pm 0,0463$	2,13	$y = 0,511x + 50,132$ $\pm 0,0511 \pm 2,842$
Fam.: Anthropomorpha	6	$0,981 \pm 0,0104$	$0,782 \pm 0,1070$	2,10	$y = 0,321x + 115,57$ $\pm 0,0801 \pm 18,764$
Ordo: Chiroptera	75	$0,564 \pm 0,0531$	$0,504 \pm 0,0580$	4,81	$y = 0,145x + 16,851$ $\pm 0,0195 \pm 4,821$
Fam.: Phyllostomidae	32	$0,576 \pm 0,0079$	$0,492 \pm 0,0904$	2,87	$y = 0,151x + 15,562$ $\pm 0,0318 \pm 7,158$
Gen.: Pteropus (Fam. Pteropodidae)	33	$0,893 \pm 0,0237$	$0,799 \pm 0,0432$	5,25	$y = 0,228x + 6,183$ $\pm 0,0202 \pm 4,057$
Gen.: Rhinolophus (Fam. Rhinolophidae)	23	$0,646 \pm 0,0082$	$0,444 \pm 0,167$	5,06	$y = 0,076x + 42,752$ $\pm 0,0211 \pm 4,840$
Gen.: Phyllorhina (Fam. Rhinolophidae)	24	$0,740 \pm 0,0622$	$0,631 \pm 0,083$	3,59	$y = 0,184x + 13,316$ $\pm 0,0312 \pm 6,947$
Gen.: Vespertilio (Fam. Vespertilionidae)	40	$0,731 \pm 0,0496$	$0,660 \pm 0,0500$	3,95	$y = 0,144x + 23,176$ $\pm 0,0171 \pm 3,907$
Gen.: Vesperugo (Fam. Vespertilionidae)	50	$0,676 \pm 0,0518$	$0,615 \pm 0,0593$	3,94	$y = 0,193x + 5,109$ $\pm 0,0235 \pm 4,841$
Gen.: Nyctinomus (Fam. Emballonuridae)	20	$0,832 \pm 0,0464$	$0,506 \pm 0,112$	4,36	$y = 0,838x - 134,217$ $\pm 0,0215 \pm 4,610$
Subordo.: Lacertilia vera	21	$0,983 \pm 0,0050$	$0,972 \pm 0,0081$	0,45	$y = 1,402x + 1,807$ $\pm 0,0499 \pm 4,704$
Fam.: Geckonidae	43	$0,974 \pm 0,0053$	$0,919 \pm 0,0160$	4,48	$y = 1,369x - 2,591$ $\pm 0,0604 \pm 2,256$
Fam.: Agamidae	28	$0,915 \pm 0,0208$	$0,729 \pm 0,0597$	8,56	$y = 2,228x - 31,176$ $\pm 0,266 \pm 12,39$
Fam.: Iguanidae	44	$0,714 \pm 0,0498$	$0,643 \pm 0,0652$	4,24	$y = 1,645x - 4,202$ $\pm 0,1994 \pm 8,988$

Fam.: Thelidae	32	0,922 ± 0,0179	0,904 ± 0,0218	1,05	$y = 1,690x - 42,926$ ± 0,0952 ± 3,195
Fam.: Scintidae	25	0,977 ± 0,0061	0,969 ± 0,0082	0,39	$y = 1,200x + 2,068$ ± 0,0369 ± 2,735
Gen.: Gymnodactylus (Fam. Geckonidae)	21	0,898 ± 0,0285	0,877 ± 0,0340	0,78	$y = 1,141x + 7,655$ ± 0,0922 ± 3,686
Gen.: Hemidactylus (Fam. Geckonidae)	27	0,859 ± 0,0340	0,814 ± 0,0438	2,03	$y = 1,114x + 5,039$ ± 0,103 ± 3,539
Gen.: Agama (Fam. Agamidae)	37	0,724 ± 0,0053	0,620 ± 0,0681	5,17	$y = 1,184x + 12,726$ ± 0,166 ± 8,325
Gen.: Draco (Fam. Agamidae)	21	0,958 ± 0,0009	0,956 ± 0,0127	0,28	$y = 1,203x + 10,852$ ± 0,0542 ± 2,616
Gen.: Anolis (Fam. Iguanidae)	79	0,769 ± 0,0310	0,759 ± 0,0324	1,21	$y = 1,548x + 8,704$ ± 0,101 ± 2,392
Gen.: Liolaemus (Fam. Iguanidae)	22	0,900 ± 0,0273	0,871 ± 0,0347	1,13	$y = 1,296x + 11,254$ ± 0,1029 ± 3,908
Gen.: Varanus (Fam. Varanidae)	19	0,848 ± 0,0434	0,848 ± 0,0434	0	$y = 1,129x + 4,762$ ± 0,1091 ± 4,630
Gen.: Mabuya (Fam. Scintidae)	58	0,897 ± 0,0173	0,854 ± 0,0239	4,37	$y = 1,418x - 1,085$ ± 0,0781 ± 2,473
Gen. Lygosoma (Fam. Scintidae)	145	0,951 ± 0,0053	0,934 ± 0,0071	4,65	$y = 1,298x + 2,859$ ± 0,0277 ± 1,226
Gen. Eumeces (Fam. Scintidae)	21	0,962 ± 0,0011	0,778 ± 0,0581	6,72	$y = 0,942x + 10,840$ ± 0,1119 ± 3,083
Ordo: Sallentia	70	0,412 ± 0,0669	0,277 ± 0,0742	6,51	$y = 0,843x + 94,543$ ± 0,235 ± 16,171
Fam.: Ranidae	40	0,615 ± 0,066	0,571 ± 0,0681	2,09	$y = 1,387x + 66,536$ ± 0,212 ± 15,424
Fam.: Cystignathidae	44	0,523 ± 0,0739	0,309 ± 0,0917	7,83	$y = 1,589x + 49,772$ ± 0,491 ± 33,571
Gen. Rana (Fam. Ranidae)	72	0,717 ± 0,0386	0,411 ± 0,0660	25,45	$D = + 10,58$
Gen.: Bufo (Fam. Bufonidae)	49	0,750 ± 0,0422	0,680 ± 0,0518	4,90	$y = 1,269x + 40,447$ ± 0,131 ± 9,339
Gen.: Hyla (Fam. Hylidae)	68	0,480 ± 0,0674	0,216 ± 0,0782	8,80	$y = 0,683x + 120,508$ ± 0,253 ± 17,762

я не придаю ей большого значения и рассматриваю ее лишь как добавление к прочим материалам.

4) *Lacertilia vera* взяты у Буленджера (8); для обеих конечностей там даны тотальные длины („fore limb“ и „hind limb“); длина тела слагалась из длин: „head + body“; в тех случаях когда одного из этих измерений не было, бралась разность: „total length — tail“; если же и эти данные не давались, то бралась величина: „from snout to vent“. Использованы все 1242 вида, измеренные Буленджером. Единицы изменчивости для каждой группы составлены здесь согласно моему основному методу: для семейств это — „родовые средние“, для всего подотряда — „семейственные средние“.

5) *Amphibia Salientia* измерены мною самим; длина передней конечности от плечевого сустава до конца самого длинного пальца; длина задней конечности — от тазового сустава до такого же конца; длина тела — от кончика морды до конца уrostиля. Измерены 312 видов. Единицами изменчивости в семействах *Cystignathidae* и *Rapidae* служили виды (за исключением рода *Rana*, для которого взята „родовая средняя“, так как он непропорционально богат видами); для самого подотряда в качестве вариантов взяты „родовые средние“. В роде *Hyla* было измерено по 2 индивида от каждого вида и для характеристики видов взяты средние из этих измерений.

Исследование проведем по плану, указанному в § 35. Его результаты сопоставлены в табл. 3. В первом столбце таблицы даны названия групп, во втором — число вариантов в группе ( $N$ ).

а) Третий столбец таблицы содержит величины  $\eta$ . Мы видим, что во всех группах этот коэффициент достаточно велик и значительно превосходит свои вероятные ошибки. (Тот же результат дают и коэффициенты корреляции Бравэ ( $r$ ), помещенные в четвертом столбце таблицы.) Таким образом, первый способ изменения гетеротипии отпадает.

б) В пятом столбце таблицы даны величины  $N$  ( $\eta^2 - r^2$ ) для суждения о линейности регрессий. Оказывается, что лишь в одном случае (роде *Rana*) эта величина больше 11,37 и регрессию можно принять за криволинейную. След., только в роде *Rana* осуществляется второй способ изменения гетеротипии. (Однако, исключительность этого результата заставляет относиться к нему с осторожностью и возбуждает мысль о недостаточной однородности материала; наибольшая ошибка могла бы возникнуть в том случае, если бы индивиды взятых видов сильно различались по возрасту.) Величина  $D$ , показанная в шестом столбце таблицы, оказывается положительной, откуда следует, что задняя конечность изменяется быстрее передней.

с) Отрицательная корреляция ( $-r$ ) не встречается ни в одном случае. Таким образом, третий способ изменения гетеротипии в наших группах не имеет места.

д) Теперь следует рассмотреть четвертый способ. Мы видим, что за одним исключением он распространен везде. В уравнениях

регрессии, показанных в шестом столбце, свободный член  $L$  нигде не равен нулю и не слишком к нему близок. Этот результат менее ясен только в четырех случаях (группах: *Lacertilia vera*, *Scintidae*, *Iguanidae* и *Mabuia*), так как в них величина  $L$  покрывается своей вероятной ошибкой. Однако нет сомнения, что гетеротипия в указанных группах все же изменяется: к этому нас приводят вычисления по методу наименьших квадратов.<sup>1</sup> Следовательно, неясность данного результата объясняется, скорее всего, преувеличенностью вероятных ошибок (см. стр. 64).

Угловой коэффициент  $R$  нигде не равен единице и не слишком близок к ней: его вероятные ошибки весьма малы. След., конечно, всюду изменяются с неодинаковой скоростью.

Здесь же обнаруживается, что затруднения относительно приложимости метода индексов (§ 34, 3, а) на практике почти отпадают. Оказывается, что коэффициент корреляции между индексами всюду положителен; но он положителен также и между абсолютными величинами конечностей (это становится вполне очевидным уже после самых поверхностных наблюдений); след., в отношении знака корреляции оба метода дают один и тот же результат.

е) Исследуем связь между проростами и гетеротипией конечностей. По характеру гетеротипии мы можем распределить наши группы в две категории:

1. Передняя конечность больше задней у *Chiroptera* (8 групп) и *Anthromorpha* (1 группа).

2. Задняя конечность больше передней у *Salientia* (6 групп), *Lacertilia vera* (16 групп) и *Mammalia* в целом (1 группа).

Из четвертого столбца таблицы мы видим, какая из конечностей прирастает сильнее другой; у большинства групп по угловому коэффициенту  $R$ , а у рода *Rana* по знаку  $D$ . Составим теперь таблицу 4 полей:

	Задняя конечность короче передней	Задняя конечность длиннее передней
Передняя конечность прирастает сильнее, задней	9	4
Задняя конечность прирастает сильнее, передней	—	19

Коэффициент корреляции и его вероятная ошибка таковы:

$$r = 0,738; \quad PE = 0,079$$

<sup>1</sup> Для групп *Iguanidae* и *Mabuia* эти вычисления даны на стр. 64, а для двух других групп уравнения регрессии, определенные по методу наименьших квадратов, таковы:

$$\begin{array}{ll} \text{Lacertilia vera: } y = 1,626x - 4,642. & \text{Scintidae: } y = 1,169x + 2,428 \\ & \pm 0,0516 \pm 1,4410. \quad \pm 0,373 \pm 0,75\% \end{array}$$

Мы видим, что связь велика и положительна. Следовательно, в большинстве групп сильнее прирастает та конечность, которая в среднем длиннее: передняя конечность — у летучих мышей и антропоморфных обезьян, задняя — у большинства бесхвостых амфибий, ящериц и в классе млекопитающих.

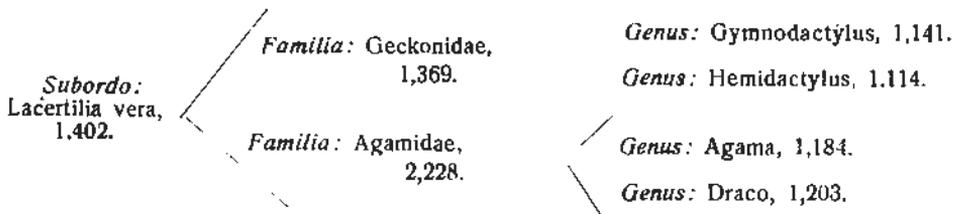
Рассматривая те группы, которые составляют исключение из общего правила, легко заметить, что две из них — *Salientia* и *Nuia* — отличаются слабой корреляцией между конечностями; здесь конечности становятся „самостоятельными“ и изменяются как бы вне общего закона. Что же касается группы *Mammalia*, то в ней, конечно, очень разнороден материал, так что здесь трудно ожидать, чтобы в ее целом был распространен тот же закон, что и в каждой входящей в нее частной группе.

f) Сравнение наших вычислений в группах разного таксономического значения показывает:

а. что на всех исследованных уровнях эволюции (за одним исключением) распространен способ изменения гетеротипии путем несохранения исходных пропорций: регрессия почти везде прямолинейна и положительна, при  $L \neq 0$ ;

б. что неодинаковый прирост конечностей наблюдается во всех группах и что, следовательно, в них повторяется характер того процесса, который имел место при первом возникновении гетеротипии;

γ. что в группах возрастающего таксономического значения, в большинстве случаев, одна и та же конечность прирастает сильнее другой. Для наглядности передадим один пример на следующей схеме (цифры обозначают коэффициенты регрессии):



### § 36

**Вывод 2.** Простая гетеротипия конечностей у очень различных позвоночных животных изменяется (почти без исключений), как следствие того, что передние и задние конечности, находясь в положительной и прямолинейной связи друг с другом, изменяются в филогенезе, непропорционально их исходным размерам.

(Иначе: гетеротипия конечностей есть следствие диспропорциональности их изменений.)

**Вывод 3.** Прирост передних и задних конечностей за один и тот же промежуток филогенеза не одинаков;

при этом (почти без исключений) сильнее прирастает та конечность, которая длиннее другой.

**Вывод 4.** Способ изменения гетеротипии и характер прироста конечностей остаются (почти без исключений) одинаковыми на разных уровнях эволюции.

### ГЛАВА III

**Об изоляции и селекции, что они не являются факторами, направляющими эволюцию простой гетеротипии**

(Принцип мономорфоза)

#### § 37

**Проблема.** Относятся ли изоляция и селекция к факторам, направляющим эволюцию гетеротипии?

Мы должны всегда помнить, что гетеротипия отображает свойства не одного какого-нибудь органа, а сразу двух. Предыдущая глава показала, что изменения гетеротипии происходят (почти всегда) при трех условиях: 1) прямолинейной связи между длинами конечностей, 2) положительной их связи и 3) диспропорциональности изменений обеих конечностей относительно их исходных состояний; кроме того, мы обнаружили, 4) что приросты передних и задних конечностей в течение определенных отрезков эволюции неодинаковы. Теперь мы должны выяснить, какие факторы привели эволюцию конечностей к такой форме их связи друг с другом.

Для этого я последовательно разберу приложимость каждого из факторов, указанных мною в § 2. Изоляция и селекция, с исследования которых я начинаю, могут иметь влияние, конечно, лишь тогда, если для них существует подходящий материал, т. е. многообразная наследственная изменчивость. В зависимости от того, какой характер имеет эта изменчивость, я буду различать два типа эволюции.

Вотони: 1°. **Мономорфоз** или эволюция путем односторонних вариаций: случай филогенеза, при котором процесс наследственной изменчивости у предка новой формы создает в каждом изолированном комплексе индивидов лишь один тип вариаций, совпадающий с направлением эволюции.

2°. **Полиморфоз** или эволюция путем многосторонних вариаций: случай филогенеза, при котором процесс наследственной изменчивости у предка новой формы создает в каждом изолированном комплексе индивидов несколько типов вариаций, но эволюция довершается путем последующей сортировки этих типов (благодаря селекции или изоляции).<sup>1</sup>

<sup>1</sup> Термины произведены от греческих слов *μονος* — один, *πολις* — многих и *μορφαις* — изменение. Я неохотно ввожу новые термины. Но среди старых я не нашел ни одного, который точно соответствовал бы по объему и смыслу ограниченному мною явлению (см. § 42). Таким образом, их употребление могло бы дать начало и без того уже многочисленным терминологическим ошибкам. Вместе с тем я надеюсь, что благодаря

Оба определения легко пояснить на схеме. Рис 21 в виде ярусов передает отдельные этапы эволюции; кружки изображают изолированные группы индивидов, если они помещены в разных ярусах, то они относятся к разным систематическим группам. Стрелки показывают направления изменчивости; из них те, которые пересекают границы ярусов, создают направления эволюции. При мономорфозе (А) ход эволюции получает вид одной или ряда линий, потому что направление изменчивости всюду совпадает с направлением филогенеза; при полиморфозе (В) он изображается системой звездообразных фигур, так как эволюции предшествует многосторонняя изменчивость, среди которой выделяются отдельные типы вариантов.

Эволюция современной статистической картины связи между конечностями у разных органических форм могла происходить обоими указанными способами.

Мономорфоз имел бы место в том случае, если бы при образовании каждой новой формы передняя и задняя конечность давали только одну определенную комбинацию длин.

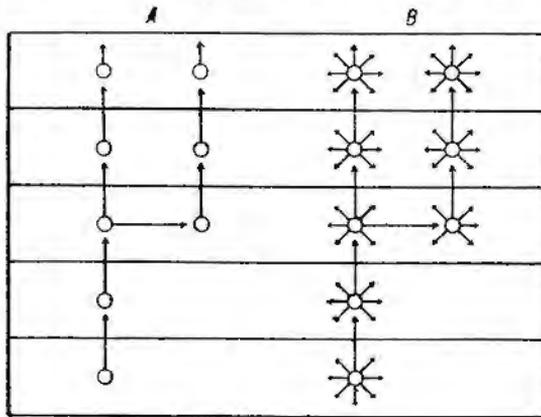


Рис. 21

Полиморфоз надо было бы себе представить следующим образом. Предок каждой изучаемой формы (был ли он особым для каждой или общим для всех) образовывал самые разнообразные вариации длины конечностей, вступавшие друг с другом во всевозможные комбинации. Рис. 22—26, изображающие изменчивость четырех различных предков, показывают в виде кружков эти комбинации, расположенные на осях координат (из которых на  $X$  отложены длины передней, а на  $Y$  — длины задней конечностей).

Но среди них в каждом случае лишь некоторые давали материал для создания новой формы с узко ограниченной длиной передних и задних конечностей (черные кружки на рис. 22—25). При этом в каждом случае выделялись именно те комбинации, которые в результате слагали наблюдаемые нами картины прямолинейных и положительных регрессий, имеющих  $R \neq 1$  и  $L \neq 0$  (рис. 26).

Наша цель — выяснить приложимость обеих этих возможностей к изучаемому материалу. При этом мы рассмотрим влияние обоих видов сортировки вариантов: происходящей путем селекции и путем изоляции.

### § 38

#### О методе.

Я мог бы, как и раньше, разработать методы для установления каждого возможного разветвления наших случаев. Однако моим определениям, авторы не будут употреблять новые термины ни в каком другом смысле, кроме указанного здесь.

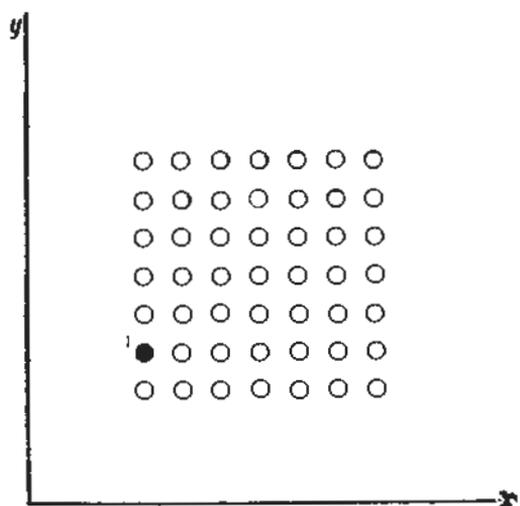


Рис. 22

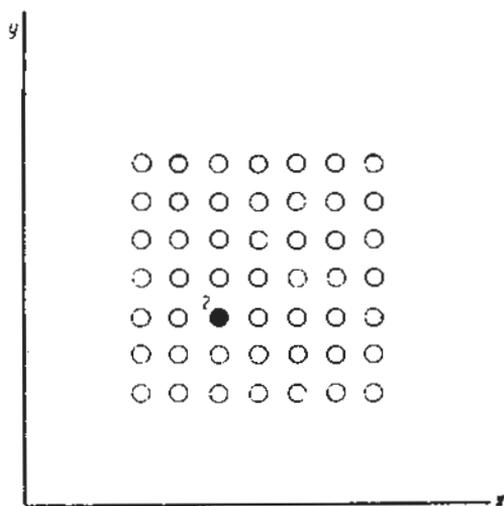


Рис. 23

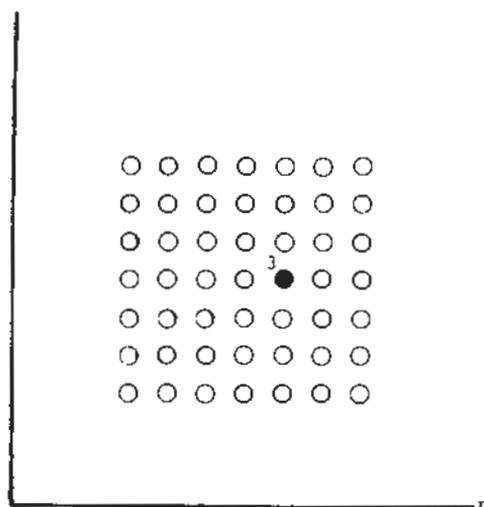


Рис. 24

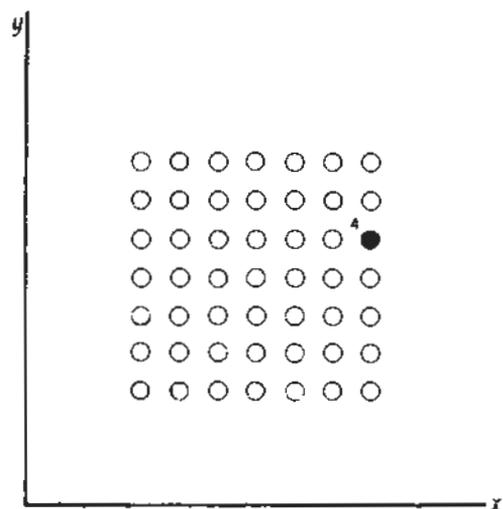


Рис. 25

в виду сложности проблемы и разнохарактерности материала, такое построение оказалось бы для нашей цели слишком громоздким и в значительной степени излишним, ибо большая часть построенных

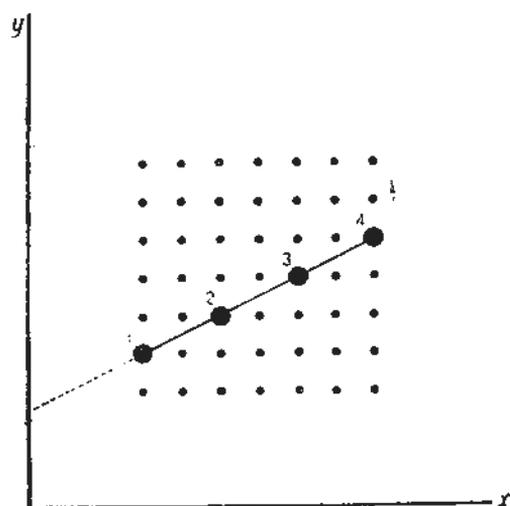


Рис. 26

возможностей не осуществилась бы в действительности. Поэтому в настоящей главе я не буду разделять изложение методов от изложения исследований, но буду устанавливать методы по мере надобности и в соответствии с характером материала.

Я укажу только, что общий прием будет состоять в том, чтобы исходить из какой-либо гипотезы и определять степень ее правдоподобия. В зависимости же от результатов такого исследования будут строиться заключения о других возможностях (см. § 7).

### § 39

#### Исследование I

О полиморфозе, связанном с селекцией.

Допустим, что эволюция пропорций конечностей шла путем полиморфоза, связанного с селекцией. Мы будем орудовать с группами высшего и низшего значения. Если большими буквами обозначить первые (напр., роды), а малыми последние (напр., виды), то мы будем иметь:

$$A = a_1, a_2, a_3, \dots, a', a'', a''' .$$

$$B = b_1, b_2, b_3, \dots, b', b'', b''' .$$

Мы принимаем (по § 166), что большая часть современных групп низшего значения (напр.,  $a_1, a_2, a_3, \dots$ ) произошла от других таких же групп, находящихся в пределах одной группы высшего значения (от  $a', a'', a''' \dots$ ). Пусть, напр.,

$$a' \text{ будет предком } a_1$$

$$a'' \quad \text{ " } \quad \quad \quad a_2$$

$$a''' \quad \text{ " } \quad \quad \quad a_3$$

и т. д.

По нашей гипотезе каждый из предков, прежде чем образовать новую форму организмов, давал разнообразнейшие вариации. При этом для каждой равноценной группы эти вариации были одинаковыми (или сильно трансгрессирующими). Допустить, что разные предки давали разные комплексы вариаций, которые и предопределяли

результат эволюции, мы не можем, потому что этим самым мы ввели бы принцип мономорфоза, что противоречит условию. Однако, необходимо принять, что в разных случаях сохранялись неодинаковые вариации, в зависимости от того, в каких условиях среды находились предки. (Это легко вообразить, так как мы знаем, что в большинстве случаев современные систематические группы занимают неодинаковые станции или географические области).

Возникает вопрос: чем объяснить, что предки изучаемых форм попадали почти исключительно в те среды, которые сохранили вариации, создающие прямолинейные и положительные линии регрессии с  $R \neq 1$  и  $L \neq 0$ ? Далее, нужно знать, почему с подобными комплексами сред встречались и почти все низшие и почти все высшие систематические категории (т. е. единицы всех групп: *B*, *C*, *D* и т. д.).

Этому можно дать только два объяснения:

1° Самый характер различных сред почти во всех случаях таков, что он может сохранить только те вариации, которые укладываются в указанную картину. Иначе говоря, предполагается, что сред, в которых могли бы оказаться варианты с другими свойствами, не существует вовсе. Это можно назвать „предопределенностью“ сред.

2°. Среды, благоприятные для всевозможных вариаций, существуют, но в силу случайности исходные формы современных групп встретили только те комплексы сред, которые оставили во всех случаях компонентов определенной статической картины.

Рассмотрим степень правдоподобия каждой гипотезы.

1°. Легко видеть, что предположение о „предопределенности“ сред крайне маловероятно.

а. Действительно, нужно помнить, что комплексы сред, в которых живут наши группы животных, во многих случаях весьма различны по характеру и объему. Мы встречаемся с сушей, водой, деревьями, воздухом и т. д. Одни группы занимают большее количество разнообразных сред, другие гораздо меньше. Поэтому нет возможности допустить, чтобы все эти среды имели один и тот же характер, в отношении благоприятности для сохранения определенных групп вариаций конечностей.

Сравним, напр., условия жизни различных ящериц. В роде *Lugosa* один вид *L. scapularis* Less.) живет всюду, как на земле, так и на низком кустарнике, питается главным образом насекомыми; другой (*L. smaragdina* Less.) обитатель деревьев (иногда огромных), питается нередко яйцами гекконов, а также растительной пищей; третий — *L. pigra* J. N. — живет у морского побережья и при преследовании бежит в воду; *L. quoyi* D. V. и другие держатся главным образом на земле и быстры в движениях; *L. casuarinae* D. V. (более коротконогая и длинная, чем предыдущие виды) также живет на земле, но медлительна; *L. chalcides* L. и многие другие, обладающие рудиментарными конечностями и длинным телом, живут,

вероятно, роаясь в земле (9/251—54). Допустим, что весь комплекс сред, занимаемый указанными видами, именно таков, что он может сохранить только ту серию вариаций, которая создает известную картину связи между конечностями.

Род *Mabuia* (из того же семейства *Scintidae*) составлен из видов, также занимающих разные среды, но в целом этот комплекс сред будет иным, чем в роде *Lygosoma*: „ни один из видов *Mabuia* не принадлежит к числу животных, роющихся в земле; многие, правда, прячутся в земляных норах и скважинах стен или под камнями, древесной корой и т. п., но все они настоящие дети солнца, лазающие по кустам и по древесным стволам, носящиеся по траве или по скалам и здесь отыскивающие себе пропитание, но ни один из них не копается и не роется ни в песке пустыни, ни в земле. Все бегают проворно, иные с бешеной быстротой, многие лазают и умеют делать большие прыжки, все они хищники, питающиеся насекомыми и другими членистыми животными“ (9/249). Третий изученный мною род из семейства *Scintidae*—*Eumeces*—также, конечно, занимает несколько иные стации, чем предыдущие. Области географического распространения всех трех родов также в целом различны: *Mabuia* занимает тропическую Африку, Азию и Америку, *Lygosoma* главным образом Австралию, Н. Гвинею, о-ва Тихого Океана, Ю.-В. Азию, о-ва Индийского Океана и тропическую Африку, *Eumeces*—преимущественно Северную и Среднюю Америку. Тем не менее, картина связи между конечностями у всех родов имеет сходный характер.

Если мы теперь возьмем комплекс сред, занимаемых всем семейством *Scintidae*, то, конечно, мы будем иметь дело со значительно большим разнообразием внешних условий, чем разнообразие сред, занятых каждым родом в отдельности. И все-таки вариации конечностей у всего семейства (изученные на основе средних величин из отдельных родов) дают такую же картину прямолинейной и положительной связи конечностей, при  $R \neq 1$  и  $L \neq 0$ , как и внутри каждого отдельного рода.

Все изложенное можно в точности повторить для семейства *Agamidae* и его двух изученных родов: порхающего по деревьям *Draaco* и весьма разнообразного *Agama*. То же относится и к сем. *Iguanidae* с его древесным родом *Anolis* и наземных *Liolaemus*.

Если же мы возьмем весь подотряд *Lacertilia vera*, то, конечно, встретимся с комплексом сред еще более разнообразным, чем тот, который занимает какое-либо отдельное семейство. Тем не менее характер изменения конечностей в подотряде совпадает с характером изменений в любой нижней группе.

Наконец, если мы от экологии отдельных видов, родов и семейств перейдем к сравнению образа жизни групп из разных отрядов и классов, то различия между комплексами сред будут колоссальны. Что, напр., общего между стациями летучих мышей и ящериц, амфибий и

атропоморфных обезьян? А, между тем, комплексы этих сред должны быть по предположению, „предопределены“ одинаковым образом.

β. Однако мы отвлеклись от того, что нередко мы имеем дело не только с различными средами, но и с различной конституцией варьирующих организмов. Летучие мыши и ящерицы различаются, конечно, не только условиями своего обитания. Но тем удивительнее, что не встретилось почти ни одной группы животных, для которой комплекс занимаемых сред не был бы вовсе „предопределен“ или был „предопределен“ иначе, чем для других групп. Очень странно, что известная „предопределенность“ среды так же действует на летучих мышей, как и на ящериц.

γ. Кроме того весьма сомнительным является предположение, будто для каждой пропорции конечностей необходимы столь огра-

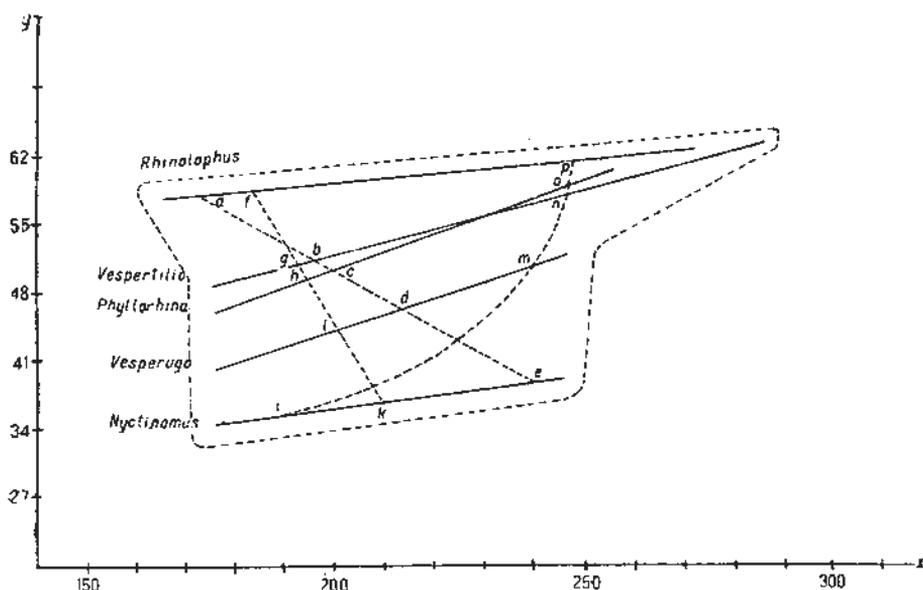


Рис. 27

ниченные условия среды, что все вариации, выходящие за пределы известной картины регрессии, не могут выживать в тех же условиях, что и входящие в них. Наоборот, мы знаем, что организмы весьма гибки и обладают способностью к многостороннему приспособлению.

δ. Наконец, самое предположение о том, что не существует сред, пригодных для выживания других вариаций, кроме ныне существующих, нужно считать неправильным.

Если мы на одни и те же оси координат (где  $x$  — передняя конечность, а  $y$  — задняя) нанесем линии регрессии различных родов *Microchiroptera* (рис. 27), то мы увидим, что общая площадь, занятая их вариациями, довольно велика (окружена прерывистой линией). Это значит, что существуют среды, пригодные для выживания видов

с весьма разнообразными комбинациями длин конечностей. Правда, разные группы вариаций (линии) связаны с различными родами, но в сущности мы без большого труда можем распространить значительную часть этих возможностей и на каждый отдельный род. Допустим, что предки какого-нибудь одного рода, напр., *Rhinolophus*, имели вариации, распределенные по всей нашей площади. Что могло бы им помешать сохраниться в тех же самых условиях, в каких сейчас живут другие роды, обладающие ими? Почему, напр., виды из рода *Rhinolophus*, обладавшие пропорциями, подобными роду *Phylloghina* (из того же семейства), не могли бы существовать в тех же условиях, что и современные виды рода *Phylloghina*. Нет также достаточной причины, по которой не могли бы сохраниться вариации рода *Rhinolophus*, сходные с вариациями родов из других семейств: *Vespertilio*, *Vesperugo*, *Nyctinomus* и др.

Конечно, можно сказать, что пропорции конечностей у различных родов связаны с другими родовыми признаками, которые и делают возможным существование определенных вариаций конечностей в роде *Phylloghina* там, где подобные же вариации рода *Rhinolophus* не могли бы существовать.

Но на это следует возразить, во-первых, что два указанные рода отличаются признаками довольно незначительными и не имеющими достаточного отношения к функциям конечностей: у *Rhinolophus* первый палец ног имеет две фаланги, остальные — три, позвоночник не соединен костной спайкой с *ilium*, на ухе есть *antitragus*; у *Phylloghina* все пальцы ног с двумя фалангами, позвоночник соединен с *ilium*, *antitragus* отсутствует; кроме того, указанные роды различаются формой уха, числом и характером зубов, шириной черепа.

Приблизительно то же можно сказать и об отличиях разных семейств в подотряде *Microchiroptera*. Среди этих отличий трудно найти такие, которые бы делали совершенно невозможной жизнь одних семейств там, где прекрасно живут другие. Они отличаются, кроме длины конечностей, кожными придатками около ноздрей; формой, величиной и расположением ушей; зубной формулой и характером зубов; расположением млечных желез, строением *praemaxillae*, расположением *ossae frontale & nasale*; формой морды; наростами на подбородке; степенью развитости *fibula*; мозолями около первого вальца ноги; формой перепонки; длиной хвоста. Многие из этих признаков имеют важное приспособительное значение, но про большую их часть нельзя сказать, чтобы их наличие могло допустить существование только тех пропорций конечностей, которыми каждое семейство обладает в действительности.

Во-вторых, следует заметить, что условия, в которых передвигаются различные *Microchiroptera* (особенно роды из одного семейства) отличаются большим однообразием, чем в других группах. Плотность воздуха по всей земле почти одна и та же, а ветры не могут иметь большого значения, так как громадное большинство

летучих мышей не может бороться с ветром и в дурную погоду не летает (10/491). Что же касается хождения и лазания летучих мышей, то эти функции слишком незначительны и мало зависят от пропорций конечностей. Поэтому трудно допустить, чтобы разные родовые признаки, сопровождающие определенные пропорции, могли бы иметь значение для сохранения то одной из них, то другой.

Если же нет причин, удерживающих вариации отдельных родов в пределах их линий регрессии, то мы должны были бы встречать во многих родах и более широкие корреляционные поля, чем в действительности, и, может быть, отрицательные и криволинейные линии регрессии (такие воображаемые линии даны на рис. 27 в виде пунктирных линий *abcde*, *fghik*, *lmnop*).

Итак, мы приходим к выводу, что гипотеза „предопределенности“ сред не может иметь приложения к нашему случаю.

2° Теперь рассмотрим вероятность гипотезы о случайном попа-

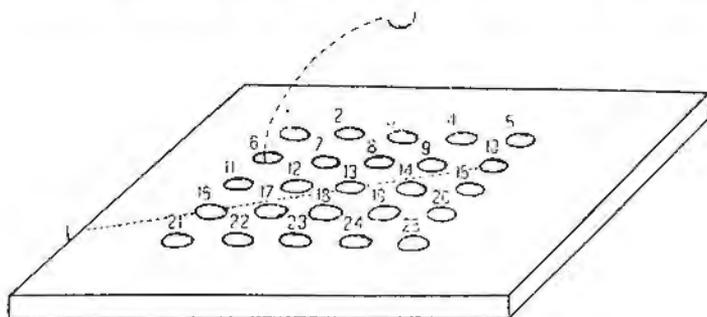


Рис. 28

дании предков наших групп именно в те среды, которые создали современную картину регрессии.

Наша задача формулируется следующим образом. Мы попрежнему будем орудовать с какой-нибудь группой высшего значения, напр., с родом. Возьмем этот род на той стадии, когда он сплошь состоял из видов, являющихся предками современных видов того же рода (т. е. из видов  $a'$ ,  $a''$ ,  $a'''$ ). Допустим, что нам удалось узнать, какие вариации давал каждый из этих видов, прежде чем дать начало соответствующему современному виду. Пусть вариации каждого предка выражаются кружками на рис. 22—25. Теперь примем, что для каждой вариации существует определенная среда, в которой она могла бы сохраниться. Мы можем рисовать себе процесс эволюции таким образом, что сначала определенный предок попадал в какую-нибудь среду, а затем давал в ней всевозможные вариации.

Представим себе теперь следующую схему. Пусть мы имеем доску (рис. 28), стороны которой соответствуют осям координат (конечностям). В доске имеются углубления, изображающие те среды, в которых могут сохраниться вариации длин конечностей, соответствующие координатам, на которых они расположены. Распределение

этих углублений, конечно, таково, что нисколько не предопределяет какой-либо формы будущей регрессии: все поле имеет вид квадрата, в котором каждая ямка отстоит на одинаковом расстоянии от другой. На доску мы бросаем шарики, изображающие предков современных видов. Предположим, что вероятность падения шарика в каждое из углублений совершенно одинакова (так как, по условию, предки современных форм попадают в определенные среды случайно). Пусть, для примера, шарик упадет в углубление 1-е. Это значило бы, что предок попал в такую среду, в которой из всех его вариаций уцелеет лишь имеющая координаты 1-го углубления. Мы бросим столько шариков, сколько в исследуемом роде имеется видов (напр.  $n$ ).

Наша задача сводится к исчислению вероятности того, что  $n$  брошенных шариков расположатся по прямой линии (в статистическом смысле), имеющей положительный и неравный единице угловой коэффициент ( $R \neq 1$ ) и свободный член неравный нулю ( $L \neq 0$ ) (напр., по линии: 16, 13, 10).

Практическое решение этой задачи представляет громадные трудности. Прежде всего, нам неизвестно, какие вариации мог иметь каждый отдельный предок современного вида. Следовательно, мы не знаем также количества и формы расположения „сред“ на нашей доске. Но если бы это и было известно, то и тогда общее решение задачи представляло бы математически весьма сложную и новую проблему. Для нашей цели такое исследование не оправдало бы себя: и без формул уже видно, что вероятность совершиться требуемому событию для нашей 31 группы (из всех 32) совершенно исключительно мала.

Но для того чтобы составить представление о порядке цифр, выражающих искомую вероятность, я произведу примерное вычисление, сделав избыточные уступки в пользу гипотезы полиморфоза, связанного с селекцией. Я выберу, след., такие предпосылки, при которых вероятность нашей гипотезы будет больше, чем при любых других (имея в виду, конечно, те, при которых гипотеза вообще приложима).

Таким образом, я делаю следующие три допущения.

(1) Число вариаций каждой конечности у предка каждой систематической единицы равнялось 3. Тогда число комбинаций между длинами обеих конечностей было равно 9 (рис. 29). Их я и принимаю за число углублений на каждой из наших 32 досок (ср. рис. 28). Понятно, что это количество очень сильно преуменьшено, так как на самом деле почти каждая систематическая единица имеет специфическую длину конечностей (ср. стр. 52). Отсюда следует, что вероятность искомой картины регрессии будет сильнейшим образом увеличена.

Если бы мы захотели выбрать более правдоподобные цифры, то, памятуя, что каждая систематическая единица обладает особой длиной конечностей, мы были бы в праве допустить, что предок каждой единицы давал столько вариаций, сколько можно составить комбинаций между длинами конечностей всех современных единиц определенной

группы. Но так как мы не можем быть уверенным в это числе, то лучше уменьшить его до низшего предела.

Кроме того, мы должны помнить, что вариации конечностей в различных группах находятся не в точной (функциональной) зависимости друг от друга, но только в приблизительной, статистической (коррелятивной). Определить же вероятность случайного образования неточной картины представляет сугубые трудности. Поэтому я и орудуя не с целыми корреляционными полями, а с линиями регрессии, составляемыми из средних величин каждого класса вариаций. Но средних величин, конечно, меньше, чем единиц в группе. Следовательно, мы можем, самое большое, приписать исходным формам столько комбинаций между длинами конечностей, сколько их можно составить между средними величинами каждого класса вариаций. Но число классов при изменчивости „количественных признаков“ произвольно. Поэтому также необходимо сделать его наименьшим. Таковым и является число — три.]

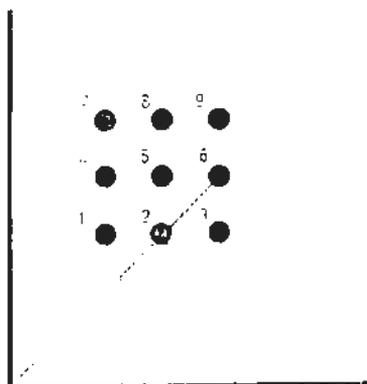


Рис. 29

(2) Второе допущение состоит в том, что число единиц в каждой группе (и, следовательно, их предков) также равно трем. (Предок каждой единицы рассматривается здесь отдельно, независимо от того, имеют ли единицы общих предков или каждая из них произошла от отдельного предка.) На каждую из 32 досок мы будем, следовательно, бросать по 3 шара. Понятно, что, преуменьшая таким образом число единиц, мы также очень сильно увеличиваем искомую вероятность: чем больше единиц (шаров), тем меньше вероятности, что они в своем независимом вариировании не нарушат определенной картины регрессии.

(3) Наконец, допустим, что линия, соединяющая два угловых углубления на наших досках (напр. №№ 2, 6 на рис. 29), лежит на продолжении прямой, выходящей из начала координат. Как показано в главе II (§ 33), координаты точек, идущих по такой линии (у которой  $L=0$ ), остаются все время пропорциональными друг другу, т. е. не удовлетворяют условиям изменения гетеротипии. Я выбрал именно эти две точки потому, что упасть трем шарам в них менее вероятно, чем по линии, проходящей через точки 1—5—9.<sup>1</sup> Таким образом, я снова взял случай, при котором имеется наибольшая вероятность появиться той картине, которая существует на самом деле.

<sup>1</sup> Действительно, по первой линии шары могут упасть в след. комбинациях: 2—2—6, 2—6—2, 2—6—6, 6—2—2, 6—2—6, 6—6—2.

По второй линии комбинаций гораздо больше: 1—1—5, 1—1—9, 1—5—1, 1—5—5, 1—5—9, 1—9—1, 1—9—5, 1—9—9, 5—1—1, 5—1—5, 5—1—9, 5—5—1, 5—5—9, 5—9—1, 5—9—5, 5—9—9, 9—1—1, 9—1—5, 9—1—9, 9—5—1, 9—5—5, 9—5—9, 9—9—1, 9—9—5.

Теперь бросим один за другим на первую доску наши три шара. Так как, по условию, вероятность падения шаров в любое углубление одинакова, то наши шары могут упасть в  $9^3 = 729$  различных соединениях. Мы должны рассмотреть, какие из них удовлетворяют нашим условиям, т. е. составляют прямолинейные и положительные регрессии с  $R \neq 1$  и  $L \neq 0$ . Легко обнаружить, что их всего 12, именно следующие:

1—1—6	1—6—6	2—2—9	4—4—9
1—1—8	1—8—1	2—9—2	4—9—4
1—6—1	1—8—8	2—9—9	4—9—9

Вероятность упасть одному шару в любое углубление равна  $\frac{1}{9}$ . Вероятность любых трех падений (трех шаров) равна, по теореме умножения вероятностей,

$$\left(\frac{1}{9}\right)^3 = \frac{1}{729}.$$

Вероятность упасть трем шарам в одном из 12 порядков, удовлетворяющих условию, будет, по теореме сложения вероятностей,  $\frac{12}{729}$ .

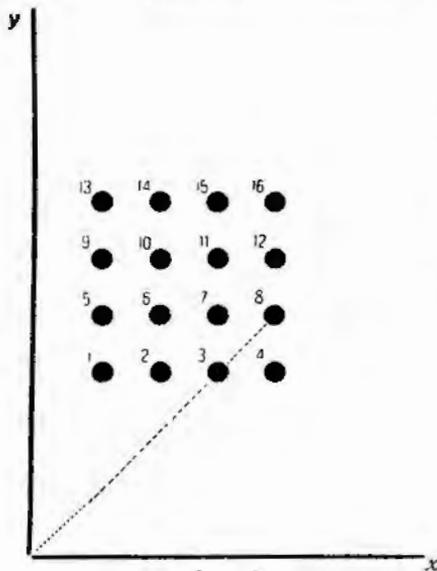


Рис. 30

Последняя величина будет для каждой из наших 32 групп одинаковою. В главе II (§ 35) мы видели, что только одна из групп (род Рапа) не удовлетворяет нашему условию (да и то с натяжкой): регрессия в этой группе криволинейна. Отсюда можно вычислить, какова вероятность случиться нашему условию 31 раз из 32. Для этого применяется след. формула:

$$P_{m, n} = \frac{n!}{m! (n-m)!} p^m q^{n-m},$$

где  $n$  — число испытаний,  $m$  — число благоприятных случаев,  $P$  — вероятность каждого испытания и  $q = 1 - p$ .

У нас  $n = 32$ ,  $m = 31$ ,  $p = \frac{12}{729}$ . След.,

$$P_{m, n} = 1,526 \times 10^{-23}.$$

Это значит, что если бы весь наш опыт с бросанием шаров мы повторили приблизительно сто пятьдесят тысяч триллионов раз, то один раз мы могли бы ожидать появления существующего результата, а во всех остальных случаях какого-нибудь другого. Чтобы сделать наглядной эту величину, я укажу, что число благоприятных случаев для осуществления нашего события так

относится ко всем возможным случаям, как объем арбуза относится к объему земного шара.

В дополнение вычислим наимвероятнейшую частоту ( $\mu$ ) для появления нашей эмпирической картины. Известно, что

$$np - q \leq \mu < np + q,$$

т. е. 
$$\frac{333}{729} \leq \mu < \frac{1101}{729}.$$

Но если правая и левая части этого двойного неравенства представляют дроби, то наимвероятнейшая частота есть единственное целое число, заключенное между ними, т. е. в нашем случае единица. На самом деле наше событие появилось 12 раз (с вероятностью  $1,526 \times 10^{-23}$ ).

В довершение всего остается вспомнить, что исчисляемую вероятность мы преувеличили, должно быть, в миллионы раз (так как мы орудовали со степенями). Действительно, теперь легко показать на цифрах, что при любых других допущениях, чем сделанные нами, — (1), (2) и (3), — вероятность  $P_{m,n}$  будет еще меньше. Если мы увеличим число углублений на наших досках и сделаем его, напр., равным 16 (при четырех вариациях каждой конечности), то количество благоприятных падений достигнет числа 66 (на табл. 4 эти случаи перечислены). Таким образом, вероятность падения трех шаров в одном из 66 порядков будет равна

$$p = \frac{66}{16^3}.$$

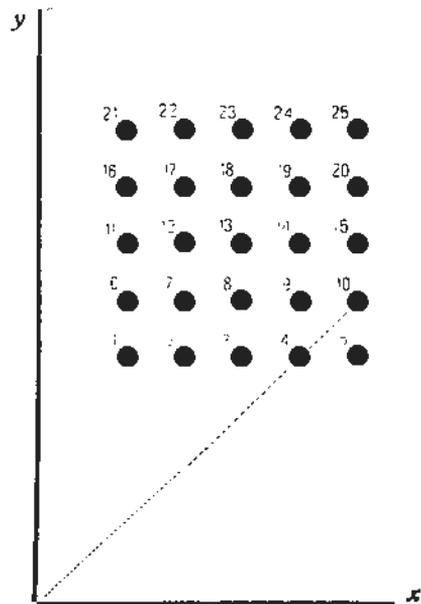


Рис. 31

Таблица 4

Случай падения трех шаров на доску с 16 углублениями, удовлетворяющие условиям образования прямолинейных и положительных линий регрессии с  $R \neq 1$  и  $L \neq 0$  (ср. рис. 30).

1—1—7	1—14—1	2—15—15	5—11—5	6—15—15
1—1—8	1—14—14	2—16—2	5—11—11	7—7—16
1—1—10	1—15—1	2—16—16	5—12—5	7—16—7
1—1—12	1—15—15	3—3—12	5—12—12	7—16—16
1—1—14	2—2—8	3—3—16	5—14—5	9—9—15
1—1—15	2—2—11	3—12—3	5—14—14	9—9—16
1—7—1	2—2—15	3—12—12	5—16—5	9—15—9
1—7—7	2—2—16	3—16—3	5—16—16	9—15—15
1—8—1	2—8—2	3—16—16	6—6—12	9—16—9
1—8—8	2—8—8	5—5—11	6—6—15	9—16—16
1—10—1	2—11—2	5—5—12	6—12—6	10—10—16
1—10—10	2—11—11	5—5—14	6—12—12	10—16—10
1—12—1	2—15—2	5—5—16	6—15—6	10—16—16
1—12—12				

Таблица 5

Случай падения трех шаров на доску с 25 углублениями, удовлетворяющие условиям образования прямолинейных и положительных линий регрессии с  $R \neq 1$  и  $L \neq 0$  (ср. рис. 31).

1-1-8	2-2-23	4-4-25	7-15-7	11-24-24
1-1-9	2-2-24	4-15-4	7-15-15	11-25-11
1-1-10	2-2-25	4-15-15	7-18-7	11-25-18
1-1-12	2-9-2	4-20-4	7-18-18	11-25-25
1-1-14	2-9-9	4-20-20	7-20-7	12-12-19
1-1-15	2-10-2	4-25-4	7-20-20	12-12-20
1-1-17	2-10-10	4-25-25	7-23-7	12-12-23
1-1-18	2-13-2	6-6-13	7-23-23	12-12-25
1-1-20	2-13-24	6-6-14	7-24-7	12-19-12
1-1-22	2-13-13	6-6-15	7-24-24	12-19-19
1-1-23	2-15-2	6-6-17	8-8-15	12-20-12
1-1-24	2-15-15	6-6-19	8-8-19	12-20-20
1-8-1	2-18-2	6-6-20	8-8-24	12-23-12
1-1-8	2-18-18	6-6-22	8-8-25	12-23-23
1-8-15	2-19-2	6-6-23	8-15-8	12-25-12
1-9-1	2-19-19	6-6-25	8-15-15	12-25-25
1-9-9	2-23-2	6-13-6	8-19-8	13-13-20
1-10-1	2-23-23	6-13-13	8-19-19	13-13-24
1-10-10	2-24-2	6-13-20	8-24-8	13-20-13
1-12-1	2-24-13	6-14-6	8-24-8	13-20-20
1-12-12	2-24-24	6-14-14	8-25-4	13-24-13
1-12-23	2-25-2	6-15-6	8-25-25	13-24-24
1-14-1	2-25-25	6-15-15	9-9-20	14-14-25
1-14-14	3-3-10	6-17-6	9-9-25	14-25-14
1-15-1	3-3-14	6-17-17	9-20-9	14-25-25
1-15-15	3-3-19	6-19-6	9-20-20	16-16-23
1-17-1	3-3-20	6-19-19	9-27-9	16-16-24
1-17-17	3-3-24	6-20-6	9-25-25	16-16-25
1-18-1	3-3-25	6-20-13	11-11-18	16-23-16
1-18-18	3-10-3	6-20-20	11-11-19	16-23-23
1-20-1	3-10-10	6-22-6	11-11-20	16-24-16
1-20-20	3-14-3	6-22-22	11-11-22	16-24-24
1-22-1	3-14-14	6-23-6	11-11-24	16-25-16
1-22-22	3-14-25	6-23-23	11-11-25	16-25-25
1-23-1	3-19-3	6-25-6	11-18-11	17-17-24
1-23-23	3-19-19	6-25-25	11-18-18	17-17-25
1-24-1	3-20-3	7-7-14	11-18-25	17-24-17
1-24-24	3-20-20	7-7-15	11-19-11	17-24-24
2-2-9	3-24-3	7-7-18	11-19-19	17-25-17
2-2-10	3-24-24	7-7-20	11-20-11	17-25-25
2-2-13	3-25-3	7-7-23	11-22-11	18-18-26
2-2-15	3-25-14	7-7-24	11-22-22	18-25-18
2-2-18	3-25-25	7-14-7	11-24-11	18-25-25
2-2-19	4-4-15	7-14-14		
	4-4-20			

При 25 углублениях (т. е. 5 вариациях каждой конечности) эта вероятность такова:

$$p = \frac{222}{25^3}$$

(222 благоприятных случая перечислены на табл. 5). Но легко видеть, что

$$\frac{12}{9^3} > \frac{66}{16^3} > \frac{222}{25^3}$$

След., и вероятность  $P_{m,n}$ , в которую величина  $p$  входит как множитель, делается все меньше по мере увеличения числа возможных вариаций.

Если же, сохраняя число углублений, увеличивать число шаров (т. е. число систематических единиц), то величина  $p$  (и с ней  $P_{m,n}$ ) будет также уменьшаться, напр.:

$$\frac{12}{9^3} > \frac{12}{9^4} > \frac{12}{9^5}.$$

Теперь пусть кто-нибудь серьезно скажет, что гипотезу полиморфоза, связанного с селекцией, можно применять для объяснения эволюции гетеротипии.

## § 40

### *Исследование 2*

О полиморфозе, связанном с изоляцией.

Предположим, что эволюция гетеротипии направлялась изоляцией. Пусть, попрежнему, предок каждой из наших систематических единиц давал большое количество вариаций передних и задних конечностей, вступавших друг с другом во всевозможные комбинации. Отдельные группы индивидов, обладавшие известными комбинациями длин, подвергались изоляции: либо они захватывали различные участки пространства, либо переставали почему-либо скрещиваться с обладателями других комбинаций длин и т. д. При этом изолирующие факторы выделили только те вариации, которые, будучи сопоставлены друг с другом, слагались в прямолинейные и положительные линии регрессии с  $R \neq 1$  и  $L \neq 0$ . Понятно, что все остальные вариации также оставались в сохранности (потому что иначе имела бы место селекция), но они не приобретали систематического значения. Таким образом, предки, давшие начало изучаемым систематическим единицам, должны существовать среди них и сохранять такой размах изменчивости, в который укладываются признаки происшедших от них потомков.

Уже одно это обстоятельство делает неприемлемой выставленную гипотезу, так как мы знаем, что изменчивость отдельных признаков внутри вида очень редко достигает состояний, характерных для других видов и, тем более, для других родов, семейств или еще более высоких категорий (хотя в отдельных случаях это бывает, как напр. появление 12-ногой или 4-крылой мутации у *Drosophila melanogaster* или появление трехпалых экземпляров у современной лошади). Но я не имею возможности исследовать индивидуальную изменчивость для моих случаев и потому буду проверять данную гипотезу иным путем.

Я снова спрашиваю: почему изолирующие факторы выделили только те вариации, которые образовали линии регрессии определенного характера? И на это снова можно дать два ответа: 1° либо самые свойства изолирующих сред и изолируемых организмов располагали к изоляции определенных вариаций; иными словами — сред, могущих выделить других вариантов, не существует или организмы, обладающие иными вариациями, не могут подверг-

нуться изоляции; 2° либо выделение одних вариантов, а не других, произошло случайно.

Рассмотрим оба объяснения (ход наших рассуждений будет совершенно симметричен к исследованию 1).

1°. Первое из них невероятно по следующим основаниям:

а. Если говорить о случаях, когда изоляция зависит только от влияния среды (пространственная изоляция разных масштабов), то следует вспомнить, что многие из наших групп живут в очень различных условиях; поэтому нельзя допустить, чтобы среды в разных случаях (*Salientia*, *Lacertilia*, *Chiroptera*) изолировали вариации одного и того же характера.

б. Конституция наших групп также весьма различна и не может быть, чтобы во всех случаях предрасположение к изоляции

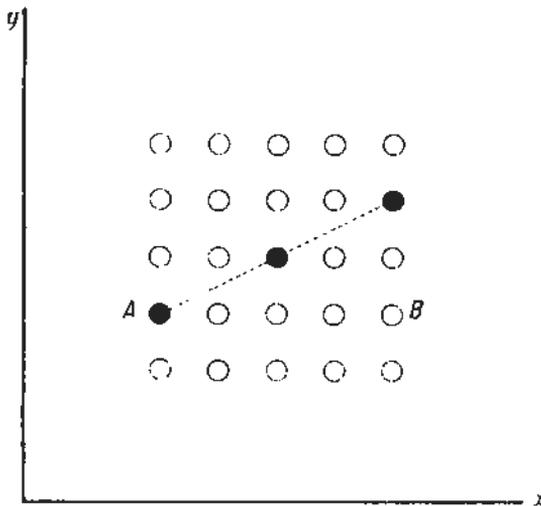


Рис. 32

имели опять однородные вариации. Представим себе, напр., что лягушки, обладающие известными длинами конечностей, более склонны к миграциям, чем другие; благодаря этому они легче подвергаются изоляции. Но совершенно нет оснований считать, что и летучие мыши с соответственными длинами конечностей будут более других склонны к изолированию. Также, если мы примем химерическую возможность, что лягушки с определенными длинами конечностей начнут скрещиваться только

с особями, имеющими такие же конечности (физиологическая изоляция), а лягушки с другими длинами будут скрещиваться как попало, то будет еще труднее допустить, что точно такое же правило наблюдается у летучих мышей, и притом только у тех, которые имеют конечности, связанные по типу положительной и прямолинейной регрессии при  $R \neq 1$  и  $L \neq 0$ .

γ. Далее, невозможно принять, что те слабые различия, которые существуют между индивидами, укладывающимися в определенные линии регрессии (притом, неточные статистические), и индивидами, не укладывающимися в них, могут оказаться решающими для способности их подвергнуться изоляции. Как, напр., можно думать, что индивид с конечностями точки А (рис. 32) может подвергнуться изоляции, а индивид с конечностями точки В не может? Даже для случая пространственной изоляции такое предположение было бы абсолютно невероятно, а для физиологической изоляции оно было бы почти абсурдно.

Наконец (если мы говорим о случае пространственной изоляции), самую гипотезу о том, что не существует сред, пригодных для изоляции других вариантов, следует считать неправильной. Аргументация этого положения ведется так же, как и в исследовании 1, т. е. путем указания на наличие видов из разных родов, которые хотя и близки друг к другу, но имеют разные пропорции конечностей.

2°. Если же теперь мы обратимся к гипотезе случайной изоляции определенных вариантов, то мы придем к той же величине вероятности, которую вычислили в исследовании 1. А эта цифра говорит сама за себя.

#### § 41

Оба предыдущих исследования можно кратко повторить в следующем рассуждении. Эволюция пропорций конечностей происходила либо преимущественно путем полиморфоза, либо не преимущественно или вовсе не путем полиморфоза, но посредством мономорфоза. Если бы эволюция происходила путем полиморфоза, то важное направляющее влияние имели бы селекция или изоляция. При этом наличие в настоящее время одних вариаций, а не других, обуславливалось бы либо определенными свойствами („предопределенностью“) внешней среды и предрасположением к сортировке самих организмов, либо случайным попаданием форм в те условия, которые могли сохранить действительно оставшиеся вариации.

Но ни та, ни другая возможности невероятны. Следовательно, предки современных форм попадали в столь различные среды и были по своим свойствам настолько способны к сортировке, что если бы они давали всевозможные вариации, то во многих случаях сохранились бы и не только те из них, которые создали существующий результат эволюции. Однако, этих многих случаев нет. Следовательно, всевозможных вариаций обычно и не бывало. Другими словами, мы приходим к следующему выводу:

**Вывод 5.** Эволюция пропорций конечностей происходит главным образом путем мономорфоза, т. е. посредством односторонних вариаций; изоляция и селекция (естественный подбор) не являются здесь факторами, направляющими филогенез.

#### § 42

Приложение: К терминологии. Чтобы исключить всякую возможность смешения моих новых терминов с какими-либо из старых, я рассмотрю соотношения между теми и другими. При этом я остановлюсь, главным образом на тех, содержание которых хотя бы частично налагает на понятия, употребленные мною.

Такой анализ представляется мне весьма нужным, потому что при изучении литературы поражает громадное количество эквивока-

ций и неточных определений. Первые из них — хотя, конечно, и вполне недопустимые в научном определении — были бы все же не так вредны, если бы авторы сознавали, что они вкладывают различный смысл в одни и те же слова (как это, напр., имеет место по отношению к „мутациям“ Ваагена и „мутациям“ Де-Фриза). Но, к сожалению, чаще всего при употреблении эквивокации думают, что выражают тот смысл, который вложен в данный термин его автором. Это создает невообразимую путаницу.

1, 2, 3. Ортэволюция, ортогенез, ортоселекция.

Термин ортэволюция употреблен Плате для обозначения следующих двух фvkтов: „что из одной исходной формы не возникает много линий, но всегда лишь несколько, и что каждая отдельная линия развития не протекает зигзагообразно, то поднимаясь к высшим формам, то снова возвращаясь к низшим, но движется в общем прямолинейно“ (70/507). В этом определении мне представляется существенной только вторая часть, потому что, где сможем мы найти границу между многими и несколькими линиями? Во второй же части, по-моему, не нужно упоминания о высших и низших формах, так как мы не имеем объективного критерия для их установления. Важное значение имеет только то, что характеризует приставку „орто“, т. е. сохранение одного и того же характера эволюции в ряде ее последовательных стадий (хотя и здесь понятие о „прямолинейности“ или „одном и том же характере“ эволюции останется весьма условным).

Но как бы там ни было, мы легко заметим, что этот термин не имеет никакого отношения к выражениям — мономорфоз и полиморфоз. В последних ничего не говорится о характере пути филогенеза — прямолинейен ли он или зигзагообразен, но только устанавливается, какого рода вариации дают для него материал.

Ортэволюция, как указывает Плате, может осуществляться путем ортогенеза и ортоселекции.

Автор термина ортогенез — Гааке — к сожалению, не дал его точного определения. Но в общем можно усмотреть, что он понимал под ним эволюцию, идущую в ряде поколений в одном и том же направлении (ортэволюцию) и создаваемую односторонними вариациями без участия подбора. В этом можно убедиться, напр., из следующих цитат: „В заключение наших рассмотрений мы должны, однако, спросить, является ли изменчивость всесторонней или она протекает по predeterminedному направлению, т. е. можем ли установить амфигенезис или ортогенезис“ (29/31). Гааке указывает, „что эпигенетическое учение устанавливает развитие в определенных направлениях. Наоборот, теория преформации может быть сохранена только при допущении развития, идущего в бесчисленные стороны, так как без этого она не могла бы указать достаточного материала для селекции“ (29/105). „Как может объяснить теория преформации тот факт, что развитие при всех условиях протекает в одном направ-

влении и что однажды сделанный шаг никогда не возвращается обратно,—что, след., не существует амфигенезиса“ (29/32).

Эймер, который сделал термин ортогенез особенно популярным и которому большей частью приписывают и его авторство, тоже не дал его определения. Но изучение работ Эймера (23, 24, 25) не оставляет никакого сомнения в том, что он имел в виду тот же смысл, что и Гааке.

Отсюда видно, что ортогенез есть частный случай мономорфоза, именно тот, при котором путь эволюции прямолинеен. Если на рис. 33 за ось абсцисс мы примем время, а за ось ординат—признак, то ортогенез выразится в виде прямой линии *A*, составленной из

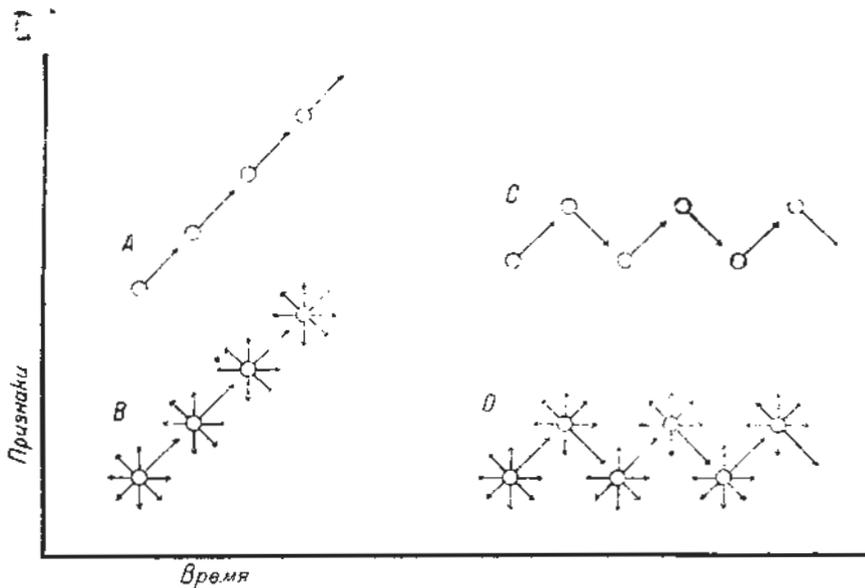


Рис. 33

однообразных вариаций (обозначенных, как и на рис. 21, стрелками, идущими от одной точки к другой). Мономорфоз мог бы создать и зигзагообразную эволюцию, как показано на кривой *C*.

Ортоселекция есть случай эволюции, который Плате определяет следующим образом: „хотя индивидуальные изменения являются многосторонними и поэтому для филогенетической дифференциации открывается возможность идти по многим направлениям, лишь немногие из них осуществляют действительный успех, тогда как все другие погибают“ (70/508). Термин ортоселекция „означает, что подбор действует в ряде поколений в одном определенном направлении, сохраняя наиболее приспособленных индивидов и уничтожая остальных и, таким образом, он медленно совершенствует данное приспособление, т. е. поднимает его со ступени на ступень“ (70/512).

Ортоселекция есть частный случай полиморфоза, во-первых, потому, что последний может создать как прямолинейную (рис. 33, *B*), так и зигзагообразную эволюции (рис. 33, *D*), а во-вторых, потому, что

термин полиморфоз не предусматривает, является ли сортирующим фактором селекция или изоляция.

4. Ортогенез как синоним ортэволюции. Так его понимают многие авторы, напр., Иекель. Это видно прежде всего из определения Иекеля: „Ортогенетическими я хотел бы назвать изменения, постепенно преобразующие какой-либо структурный тип, безразлично, затрагивают ли они весь организм или отдельные органы, и независимо от того, повышают ли они общую организацию или понижают“ (36/9). Также это следует из рассмотрения материала Иекеля. Он приводит прекрасные ряды прямолинейных изменений, но нигде не делает попытки доказать, что они сложились в результате односторонних вариаций и без участия подбора.

Отношение моих терминов к ортэволюции я уже выяснил.

5. Ортогенез как синоним прогрессивной ортэволюции или прогрессивного ортогенеза. Это очень частое толкование. По Шнейдеру, напр., „ортогенезом называется тот важный факт, что определенные признаки организации внутри системы испытывают совершенствование, следовательно, проявляют определенные направления в преобразовании организмов, которые являются выразителями внутренних закономерностей“ (82/317). В это определение, как и вообще в воззрения Шнейдера, входит еще элемент аутогенеза.

По Д. Роза „ортогенезом можно в очень общем смысле назвать тот факт, что развитие протекает не в любом направлении, но по совершенно определенным путям, которые проявляются в явлениях конвергенции и параллелизма различных групп и в общем стремлении восходить от простого к сложному“ (77/65). В этом определении автор говорит только о прогрессивной ортэволюции, но на следующей странице — уже о прогрессивном ортогенезе. Он присоединяется к мнению ряда авторов, „что возникающие вариации не являются свободными, но по самой своей природе оказываются ортогенетическими“ (77/66).

Отношение моих терминов к указанным частным случаям ортэволюции и ортогенеза вполне ясно.

6. Ортогенез как синоним эктогенного ортогенеза. Так его понимает Плате. По его мнению, ортогенез „должен быть определен, как вызванное внешними факторами определенно направленное филогенетическое развитие без участия селекции“ (70/508). При этом Плате приписывает такое понимание Эймеру. Но хотя верно, что Эймер давал эктогенное объяснение ортогенезу, он, повидимому, не вкладывал влияние внешней среды в понятие ортогенеза. Иначе, как мог бы он писать, что „причины определенно направленного развития заключаются, в моем понимании, во влиянии внешних факторов — климата, пищи — на данную конституцию организма?“ (25/15). Ведь не мог же он говорить о причинах явления, в самом понятии которого уже заключается представление об этих причинах.

Эктогенный ортогенез является, конечно, еще более частным случаем мономорфоза, чем ортогенез вообще.

7 Ортогенез как синоним аутогенного ортогенеза. В этом смысле он употребляется целым рядом авторов. Болдуин в своем „Словаре философии и психологии“ (4) дает следующее определение: „Ортогенез: эволюция, которая определенно направлена или предопределена (is definitely directed or determinate), благодаря природе или принципу жизни самой по себе“. „Эта концепция является, повидимому, формой витализма, включающей „самоприспособление“ индивидуальных организмов и наследование приобретенных признаков“.

Осборн не дает определения, но явно имеет в виду аутогенез. Так, отрицая для эволюции зубов эктогенное (ламаркистское) объяснение, он пишет, что здесь имеет место ортогенез (54). Далее, он отождествляет понятие ортогенеза с его понятием „ректиградация“, а для объяснения последней он принимает „внутреннюю совершенствующую тенденцию“ (an internal perfecting tendency, 58) или в более поздних сочинениях „внутреннюю потенциальную энергию наследственности“ (the internal potential energy of heredity, 59/925), „конституциональное предрасположение к образованию видов в определенных направлениях, которые заложены в зародышевой плазме предков“ (61/341).

Меткалф (45) в статье, где как антитезы противопоставляются селекция и ортогенез, пишет, что селекцией он заниматься не будет, но разберет только влияние внутренних факторов (относящихся, след., к понятию ортогенеза).

Следует отметить, что, по крайней мере, Болдуин и Осборн приписывают свое понимание Эймеру.

По отношению к мономорфозу аутогенный ортогенез является таким же частным случаем, как и эктогенный.

8. Ортоплазия. Термин Болдуина, которому он дал следующие определения: „Ортоплазия: направляющее (directive) или определяющее (determining) влияние органического подбора на эволюцию“ (3/152). „Ортоплазия: определенно (determinate) или ограниченно (definitely) направленная эволюция по законам естественного и органического подбора“ (4).

Если держаться первого определения, то ортоплазия есть частный случай ортоселекции, потому что она касается специально направляющего влияния органического подбора, а ортоселекция, очевидно, относится ко всем видам естественного подбора. Правда, Болдуин считает, что органический подбор имеет всеобщее значение, но это нельзя считать доказанным. Если же принять второе определение, то ортоплазия совпадает с ортоселекцией. Но отношение полиморфоза к ортоселекции я выяснил.

9. Определенная изменчивость (definite or determinate variation). Это выражение употребляется в нескольких смыслах.

Дарвин относил его к изменениям всех или почти всех особей данной разновидности в одинаковом направлении и считал, что такое действие могут оказать внешние условия (15/гл. 23).

Келлог (39), указывая, что изменения рисунка надкрыльев жука *Diabrotica soro* не вызываются ни внешними условиями, ни естественным подбором, говорит, что единственно остающееся объяснение — это определенные или ортогенетические вариации (очевидно имеющие аутогенный характер).

Осборн употребляет выражение „determinate variation“, как синоним „determinate evolution“ (как это правильно заметил Болдуин, 3/160), потому что он его отождествляет с „ректиградациями“, а эти последние считает эволюционными изменениями (56, 55/239). Кроме того, он приписывает им аутогенный характер.

Болдуин находит определение путем ответа на следующий вопрос: „В каких случаях вариации бывают определены? Когда по каким-либо причинам они распределяются иначе, чем по закону вероятностей или случая“ (3/161). „Врожденные изменения в ограниченных (definite) направлениях, вызванные некоторыми специфическими причинами и не соответствующие закону вероятностей, называются определенными (determinate) в противоположность неопределенным, неограниченным или случайным“ (4/273). Следует заметить, что это определение, повидимому, не точно передает даже и то, что хотел сказать Болдуин, потому что вряд ли он отнесет к определенной изменчивости обычные для некоторых групп организмов типы кривых Пирсона, не совпадающие с нормальной кривой вероятностей Гаусса.

Я, лично, следуя Дарвину, вкладываю в понятие определенных изменений динамический смысл и определяю его, как передвижение средней величины вариаций внутри изолированной группы индивидов (103).

Понятия определенной изменчивости и мономорфоза частично налегают друг на друга. Определенная изменчивость, иначе названная мною односторонней, есть предпосылка мономорфоза, как это видно из его другого названия — „эволюция путем односторонних вариаций“.

10. Определенная эволюция (definite or determinate evolution). Казалось бы, что „определенной эволюцией“ надо называть филогенез, идущий путем определенных вариаций, но так делают не всегда.

Болдуин называет определенной эволюцией (determinate evolution) „последовательное и единообразное направление прогресса в эволюции, как бы этот прогресс ни протекал и какие бы причины и процессы на него ни действовали“ (3/160), или „эволюцию, истекающую из непрерывного действия таких причин, благодаря которым ее путь оказывается направленным“ (4/273). Таким образом, он имеет в виду либо прогрессивную ортэволюцию, либо ортэволюцию вообще.

По Шаффнеру „термин «determinate evolution» употребляется для выражения действительного порядка вещей во всех эволюционных движениях основной природы. Все такие первичные движения рано или поздно достигают определенного предела, после которого дальнейшие движения в том же направлении невозможны“ (79/277).

Если бы выражение „определенная эволюция“ употреблялось только для обозначения филогенеза путем односторонних вариаций, то я воспользовался бы им вместо термина „моморфоз“. Но при современном состоянии литературы это невозможно. Что касается отношения терминов Болдуина и Шаффнера к термину моморфоз, то легко видеть, что они совсем не соприкасаются с ним.

11. Ректиградация (Rectigradation). Термин Осборна, которому логического определения не дано, но который характеризуется многими признаками различной ценности. Во всяком случае, он употребляется в двух смыслах: для обозначения известных процессов эволюции и для признаков, возникших в результате этих процессов.

При первом введении термина в литературу Осборн писал о нем следующее: „ректиградация — новый термин, с помощью которого я предлагаю характеризовать то, что я в 1889 г. описал под именем «определенных вариаций»; он обнимает изменения, которые многие авторы описали как «ортогенетические», происходящие по предполагаемому закону определенных изменений, — обыкновенно в адаптивном направлении, описанных под именем ортогенеза. Они же, вероятно, совпадают с «мутациями» Вагнера“ (55/961). „Ректиградации — непрерывные герминальные изменения, идущие в единственном направлении...“ (55/960). Уже здесь Осборн расходится с Эймером в том, что считает ректиградации происходящими преимущественно в адаптивном направлении и видит их первое возникновение в зародышевой плазме.

Впоследствии это стало еще более ясным, так как понятие ректиградации он стал прямо связывать с аутогенезом, как я указал это выше (пункт 7). В 1925 г. он пишет, что этот термин обозначает „продвижение в адаптивном направлении“ (advance in adaptive direction, 60/752) и, кроме того, применяет его для характеристики признаков; тут он указывает 10 особенностей, которыми ректиградации отличаются от „аллометрионов“ (allometrons) или изменений пропорций: ректиградации суть локализованные приросты, они являются численно новыми признаками и т. д.

Если понимать ректиградацию как процесс, то он является частным случаем моморфоза, подобно аутогенному ортогенезу, с которым она совпадает. Если же употреблять этот термин для обозначения признаков, то с моими терминами он совсем не соприкасается.

12 и 13. Номогенез, тихогенез. — Л. С. Берг назвал номогенезом „эволюцию на основе закономерностей“, а тихогенезом — „эволюцию на основе случайностей“ (5/280 и др.), имея ввиду

„закономерность“ и „случайность“ вариаций, дающих материал для эволюции.

Таким образом, на словах Берг противопоставляет случайность закономерности. На деле это оказывается не так. Он признает, что „случайность несколько не исключает причинности, закономерности“ (5/16). Кроме того, он пишет: „Эволюция организмов есть номогенез, т. е. развитие на основе закономерностей. Но природа этих закономерностей, очевидно, не статистического характера“ (5/280). Отсюда следует, что тихогенез есть эволюция на основе закономерностей статистического характера.

Следовательно, термины Берга включают в себе ошибочное противопоставление, с которым он же сам на деле не согласен. Существенным же признаком его понятий является не противопоставление случайности закономерности, а другое противопоставление, которое он также делает сам: а) при „номогенезе“ — „наследственных вариаций ограниченное число, и они идут по определенным направлениям“; б) при „тихогенезе“ — „наследственных вариаций масса и идут они по всем направлениям“ (5/281).

Если бы эти характеристики Берг взял за основу своих определений, то я воспользовался бы его терминами, так как по смыслу они почти точно совпадают с понятиями мономорфоза и полиморфоза (при чем я, конечно, имею в виду самые понятия, а вовсе не все вообще теоретические воззрения Берга). Но при существующем положении я этого сделать не могу, потому что считаю, что даже формальные ошибки в определениях и терминах недопустимы.

#### ГЛАВА IV

##### О соответствии между эволюцией простой гетеротипии конечностей и эволюцией их функций

##### § 43

**Проблема.** Связана ли эволюция простой гетеротипии конечностей с эволюцией их функций и каким образом?

Этот чисто эмпирический вопрос является важной предпосылкой для суждения о природе факторов, повлиявших на эволюцию гетеротипии. В мою общую методику входит не только сравнение организмов друг с другом, но также сопоставление их структуры с условиями окружающей среды. Более того, я поставил себе задачей испытывать в каждом отдельном случае, возможно ли, чтобы известная внешняя среда оказала действительное влияние на эволюцию данной структуры (§ 8).

Изучение функций является удобным способом для разрешения указанного вопроса. Действительно, факторы среды, окружавшие животное в течение его эволюции, были столь многочисленны и разнообразны, что составить о них представление чрезвычайно

трудно. Но строение органов животного находится в очень точной связи с определенными функциями, а каждая функция необходимо требует известных условий среды. Таким образом, изучение функций ясно ограничивает и определяет тот круг внешних влияний, с которым оно будет иметь дело.

Гомотипичные органы позволяют с особенной ясностью учитывать сходство и различия функций. В частности, конечности позвоночных животных облегчают эту задачу тем, что обе их пары почти всегда служат для исполнения одной и той же категории функций: для передвижения в широком смысле слова.

Правда, есть случаи, отклоняющиеся даже от этого очень общего положения (напр., конечности человека), но это не может помешать применению нашего метода, так как эти случаи единичны и не могут быть названы характерными.

Благодаря трудности и специальному характеру задачи настоящей главы я не буду разбирать ее в этой работе исчерпывающим или систематическим образом. Поэтому выбор вопросов я сделаю до некоторой степени произвольным. Они будут сведены к следующим трем:

1°. Существует ли зависимость между эволюцией гетеротипии и способами передвижения животных в определенных средах? Этой зависимости может и не быть: если способность к приспособлению у животных окажется очень многообразной, то вариации длины конечностей смогут быть весьма велики и в каждой среде окажется возможным передвижение разными способами. В противном случае для каждого типа среды будет характерен ограниченный тип гетеротипии.

2°. Меняется ли общая интенсивность функций конечностей (передвижение) с изменением гетеротипии?

3°. Следуют ли различия между длинами конечностей (т. е. гетеротипия) за различиями между их функциями (или наоборот)? Можно показать, что такая связь вовсе не самоочевидна. Конечности — двигательные рычаги, и их работа, конечно, должна зависеть от их длины. Но она зависит также: а) от структурных особенностей организма (положения конечностей, способа их приращения, количества их частей, их веса и т. д.) и б) от характера среды, в которой передвигается организм (в частности, от того, с одинаковыми ли частями среды приходят в соприкосновение передние и задние конечности). Поэтому мыслимы случаи, при которых вариации указанных условий сложатся в такие комбинации, что гомотипичные конечности будут иметь весьма различные функции, а гетеротипичные — сходные. Так, напр., можно было бы допустить существование летучей мыши, у которой задние конечности имели бы такую же длину, как и передние.

*Метод*

При изучении эволюции я основываюсь, как и раньше, на изменчивости. Но аргументации этого приема я повторять не буду так как ему посвящена почти вся 1 часть эскизов и §§ 30, 1 и 34, 1 второй частн. Переход от любой систематической категории к любой будет передавать эволюцию, но, конечно, не ее реальный путь, а лишь общий закон. Я рассмотрю конкретные методы для каждого из трех указанных выше вопросов.

1°. Зависимость между гетеротипией и способами передвижения можно обнаружить, если установить категории их вариаций и вычислить для последних коэффициент связи. В литературе сопоставления между структурой и функцией делались обычно лишь чисто „словесно“ (26, 2 42, 37), но к ним можно применить и математические методы. Правда, количественная характеристика функций передвижения встречает большие трудности: это зависит и от сложности функций, и от недостаточной разработанности методов сравнительной физиологии движения, и от чисто практических препятствий. Но мы можем установить качественные (альтернативные) категории для известных типов функций.

Для этой цели я буду пользоваться лишь очень грубой и схематической классификацией. В ее основу я положу характер естественных сред, в которых передвигаются животные, и главнейших способов, путем которых они вступают во взаимодействие с этими средами (хождение, прыгание, порхание, полет и т. п.).

Но мы знаем, что одно и то же животное нередко имеет дело со многими средами и способно исполнять многие функции. Поэтому мы должны будем пользоваться еще, по крайней мере, двумя приемами классификации: а) выбирать преобладающую функцию, б) пользоваться чертами физиологической и морфологической специализации (исключая, конечно, длины конечностей, как изучаемой особенности); под признаками специализации я понимаю такие свойства, которые делают возможным существование животного преимущественно (или исключительно) в одной определенной среде; морфологические черты специализации я буду рассматривать здесь только как показатели наличия известных функций.

Таким образом, мы с одной стороны будем иметь несколько альтернативных категорий функций, а с другой — множество количественных измерений гетеротипии. При этом типы функций не смогут быть расположены ни в какой естественной последовательности, потому, что каждый из них будет рассматриваться как не имеющий никакого отношения к другому.

Для учета зависимости таких признаков можно применить „метод контингенции“ Пирсона (66). В нем высота связи между двумя переменными измеряется функцией разности между числами

корреляционной таблицы и теми числами, которые должны были бы там быть, если бы обе переменные были независимы. Коэффициент контингенции таков:

$$C = \sqrt{\frac{\varphi^2}{1 + \varphi^2}},$$

где  $\varphi^2$  есть среднее отношение между квадратами разностей ожидаемых и действительных чисел к ожидаемым числам. Величина коэффициента  $C$  колеблется от 0 (при отсутствии связи) до 1 (при ее высшей степени).

Для учета вероятной ошибки коэффициента контингенции наилучшей является следующая формула Пирсона: <sup>1</sup>

$$PE_c = 0,6745 \sqrt{N} \left[ \frac{\frac{\varphi^2}{1 + \varphi^2} + 1 - \varphi^2}{(1 + \varphi^2)^3} \right]^{1/2}$$

где  $\varphi^2$  есть среднее отношение между кубами разностей ожидаемых и действительных чисел и квадратами ожидаемых чисел.

2°. Зависимость между гетеротипией и интенсивностью передвижения я изучу на одном частном примере, но с применением прямого физиологического исследования.

Я остановился на прыжке бесхвостых амфибий. Отношение длины прыжка к телу может характеризовать известную интенсивность передвижения. Но понятно, что длина прыжка каждого индивида есть весьма изменчивая величина, поэтому для ее точной характеристики следует брать среднюю величину из большего количества прыжков (напр., из 50). Далее можно орудовать с отношением этой средней величины к телу.

Чтобы составить себе представление о степени колебания силы прыжка и относительной ценности его средней величины, можно произвести пробное испытание для ряда индивидов, вычислив среднее квадратическое отклонение ( $\sigma$ ) прыжка и вероятную ошибку его средней величины ( $PE_m$ ).

Кроме величины прыжка, мы должны передать гетеротипию каждого индивидуума путем отношения передней конечности (меньшей) к задней (большей). Следовательно, здесь гетеротипия будет тем больше, чем коэффициент меньше.

Если мы захотим изучить изменчивость прыжка внутри всей группы *Salientia*, то нужно будет использовать возможно большее количество разных видов и для каждого из них исследовать многих индивидов. Сравнение различных видов дает нам возможность говорить об эволюционной картине изменений прыжка и гетеротипии.

Имея указанный материал, мы сможем вычислить корреляцию между относительной длиной прыжка (выражающей интенсивность передвижения) и величиной гетеротипии. Если не будет веских оснований сомневаться в прямолинейности этой связи, то лучше всего

<sup>1</sup> K. Pearson. „On the probable error of coefficient of mean square contingency“ *Biometrika*, v. X, 1915.

употребить для этой цели коэффициент корреляции Бравэ. Известно, что он не может преувеличить величины связи.

Положительное значение коэффициента дало бы нам знать, что с возрастанием гетеротипии интенсивность передвижения падает; отрицательное значение привело бы нас к обратному заключению; коэффициент, равный нулю, говорил бы об отсутствии связи.

3°. Чтобы обнаружить связь между гетеротипией конечностей и различием их функций, нужно указанное различие измерить количественно. Я употребляю два метода различного значения и различной общности.

Первый метод. Ближайшее затруднение исследования заключается в том, что мы имеем дело с качественно различными группами функций, отвечающими определенным типам внешней среды. И если наш первый вопрос получит отрицательное решение (т. е. если гетеротипия будет одинаково варинровать при каждой функции), то сравнение различий между функциями передних и задних конечностей нужно будет производить для каждого типа функций (среды) отдельно.

Но если гетеротипия при различных функциях будет различна, то наше затруднение сможет оказаться, наоборот, преимуществом. Мы сможем поставить вопрос о том, не характеризуется ли каждый тип передвижения в определенной среде также и некоторыми различиями между функциями передних и задних конечностей?

При этом, так как способы передвижения животных, обитающих в разных средах, отличаются весьма резко друг от друга, может оказаться, что будет довольно легко распределить их в грубые ранги, соответственно степени функционального различия конечностей. Нетрудно сообразить, что здесь могут найтись вполне объективные и резкие критерии; так, напр., передние и задние конечности смогут отличаться наличием или отсутствием функций, соприкосновением с разными типами среды (воздухом и твердым субстратом), разной степенью специализации и т. д.

Таким образом, мы будем иметь два признака, из которых один (различие функций) будет выражен в виде „рангов“, т. е. порядковых номеров, а другой (гетеротипия) в виде обычных множественных категорий.

Сколь ни различны эти категории, они имеют то общее, что обе являются количественными, т. е. передают определенную рядовую последовательность. Но для учета связи между такими переменными (не взирая, притом, на характер распределения численностей) пригодно вычисление корреляционного отношения ( $\eta$ ) Пирсона.<sup>1</sup>

Таким образом, в случае возможности распределить различие функций по рангам, наша задача легко решается.

---

<sup>1</sup> Здесь я должен поблагодарить проф. К. Пирсона за совет употребить эту формулу в моем случае.

Второй метод. Он относится к частному примеру — прыжкам бесхвостых амфибий, — но не требует распределения функций по рангам.

Различие функций передних и задних конечностей должно обнаружиться при изучении корреляции между прыжком и длинами каждой из конечностей. (Я имею в виду всегда относительные длины, т. е. отношения прыжка к телу и конечностей к телу.) Возможны следующие случаи:

1. Одна из конечностей не будет связана с прыжком ( $r=0$ ), а другая будет связана (+ или —). Тогда при изменении связанной конечности ее функция будет также меняться — напр., повышать интенсивность передвижения; наоборот, функция несвязанной конечности будет оставаться приблизительно неизменной; отсюда следует, что с изменением связанной конечности различие функций обеих пар конечностей будет непрерывно возрастать.

2. Одна из конечностей будет связана с прыжком положительно, другая отрицательно. Тогда различие между их функциями будет возрастать, оставаться неизменным или падать, в зависимости от того, как связаны изменения обеих конечностей друг с другом. Если, напр., обе конечности вместе возрастают, то различие между их функциями будет также возрастать: одна из них будет все больше повышать интенсивность передвижения, а другая все больше понижать.

3. Обе конечности будут связаны с прыжком одинаковым образом (т. е. либо обе положительно, либо обе отрицательно). Тогда изменение различия их функций можно было бы определить по характеру регрессии между прыжком и конечностями. Но этот случай требует более специальной разработки и оставляется мною до того момента, когда он конкретно понадобится.

Во всяком случае, в результате изучения указанных корреляций мы получим ответ на два вопроса: (1) как изменяется прыжок с изменением конечностей? и (2) как изменяется различие функций с изменением прыжка? Но раньше (из пункта 2°) мы уже узнаем связь между прыжком и гетеротипией. Таким образом мы сможем сделать окончательный вывод о зависимости между гетеротипией и различием функций.

## § 45

### *Исследование*

1°. Для изучения связи между гетеротипией и способами передвижения я воспользуюсь группой в 100 млекопитающих, уже описанной выше (§ 35).

Начать нужно с установления типов передвижения. Пользуясь характером сред и способами соприкосновения конечностей с ней, а также принципами преобладания функций и специализации (стр. 100), можно грубо разбить млекопитающих на 8 групп. Характеризуя

Таблица 6  
Маскопигаршие (гетеротипия, типы функций и различия функций конечностей)

№		H	F	f'	№		H	F	f'
	<i>Primates</i>								
1	<i>Homo sapiens</i>	81	c	III	53	<i>Tryonomys sp.</i>	80	d	V
2	<i>Simia satyrus</i>	86	f	VI	54	<i>Dasyprata aguti</i>	69	d	V
3	<i>Anthropopithecus troglodytes</i>	87	f	VI	55	<i>Cavia cobaya</i>	66	d	V
4	<i>Gorilla gorilla</i>	82	f	VI	56	<i>Lepus cuniculus</i>	64	d	V
5	<i>Macacus rhesus</i>	97	f	VI		<i>Procavia</i>			
6	<i>Macacus rhesus</i>	88	f	VI	57	<i>Hyrax capensis</i>	78	d	V
7	<i>Cynocephalus sp.</i>	95	f	VI		<i>Proboscidea</i>			
8	<i>Mycetes seneculus</i>	81	f	VI	58	<i>Elephas maximus</i>	97	d	V
	<i>Proboscidea</i>					<i>Perissodactyla</i>			
9	<i>Lemur sp.</i>	78	f	VI	59	<i>Rhinoceros unicornis</i>	88	d	V
10	<i>Chiromis madagascariensis</i>	78	f	VI	60	<i>T. pirus americanus</i>	85	d	V
11	<i>Pterodictus potto</i>	93	f	VI	61	<i>Equus caballus</i>	86	d	V
12	<i>Sienops gracilis</i>	90	f	VI		<i>Artiodactyla</i>			
13	<i>Tarsius sp.</i>	59	e	III	62	<i>Dicotyles torquatus</i>	81	d	V
	<i>Chiroptera</i>				63	<i>Auchenia lama</i>	88	d	V
14	<i>Pteropus sp.</i>	32	h	II	64	<i>Camelus bactrianus</i>	99	d	V
15	<i>Vespertilio noctula</i>	25	h	II	65	<i>Tragulus sp.</i>	67	d	V
16	<i>Eptesicus serotinus</i>	30	h	II	66	<i>Moschus moschiferus</i>	62	d	V
	<i>Dermoptera</i>				67	<i>Cervus maral.</i>	82	d	V
17	<i>Galeopithecus volans</i>	93	g	VI	68	<i>Alces machilis</i>	89	d	V
	<i>Insectivora</i>				69	<i>Rangifer tarandus</i>	80	d	V
18	<i>Macroscelides sp.</i>	58	e	III	70	<i>Camelopardalis giraffa</i>	98	d	V
19	<i>Erinaceus europaeus</i>	90	d	V	71	<i>Anillope dorcus</i>	84	d	V
20	<i>Sorex sp.</i>	67	c	IV	72	<i>Saiga tatarica</i>	85	d	V
21	<i>Myogale moschata</i>	66	b	IV	73	<i>Gasella dorcas</i>	81	d	V
22	<i>Talpa europea</i>	77	c	IV	74	<i>Capra ibex</i>	75	d	V
23	<i>Centetes ecaudatus</i>	75	d	V					



каждую группу, я буду указывать лишь немногие примерные признаки специализации; при этом я буду собирать вместе признаки разных представителей группы, так что не все из признаков, входящих в описание, будут относиться к каждому члену группы.

Эти категории таковы:

а) Плавающие. Плавание — единственный способ передвижения; черты специализации: плавники, вытянутая форма тела, разнообразный хвост, голая кожа и др. *Cetacea*, *Sirenia*.

б) Частично-плавающие. На ряду с плаванием существует и передвижение по суше, но плавание — главная или равноценная функция; черты специализации: плавники или плавательные перепонки, удлиненное тело, отогнутость ног, специализованный хвост, короткая шерсть и др. *Mopotremata*: *Ornithorhynchus*. *Marsupialia*: *Chironectes*; *Insectivora*: *Myogale*, *Nemys*; *Carnivora fissipedia*: *Enhydra*, *Lutra* *Lutrola*; *Carnivora pinnipedia*; *Rodentia*: *Castor*, *Fiber*.

в) Роющие. Рытье у некоторых представителей — главная функция; черты специализации: направленные в бок передние конечности, укороченный *humerus* с большими гребнями, расширенная кисть, сильно развитые конечные фаланги, шерсть, лишенная „ворса“, и др. *Mopotremata*: *Echidna*; *Marsupialia*: *Notoryctes*; *Insectivora*: *Talpa*, *Sorex*, *Chrysochloris*; *Edentata*: *Dasypodidae*.

г) Ходящие и бегающие. Несмотря на распространенность в разных средах, преобладающий способ передвижения — хождение на 4 конечностях, при более или менее равномерном ступании на них; второстепенные функции: рытье, прыгание, лазание, плавание. Большая часть представителей из отрядов: *Marsupialia*, *Insectivora*, *Edentata*, *Carnivora*, *Rodentia*; все *Ungulata* и *Proboscidea*; из *Primates* — *Scapoccephalus*.

д) Прыгающие и ходящие на двух ногах. Передвижение на двух ногах путем прыжков или хождения — главная или весьма частая функция; другие функции: хождение, бег или ползание на 4 конечностях, лазание; черты специализации: удлиненные *metatarsalia* (иногда сросшиеся), редукция боковых пальцев, развитие „подушечек“ на пальцах, сильное развитие хвоста и прыгательной мускулатуры и др. *Marsupialia*: *Macropodidae*; *Insectivora*: *Macroscelidae*; *Rodentia*: *Jaculidae*; *Prosimia*: *Tarsius*; *Primates*: *Homo*.

е) Лазающие. Лазание по деревьям — преобладающий способ передвижения; черты специализации: оппозиция пальцев, большие кривые когти, подвешивание тела ниже точек опоры. *Marsupialia*: *Didelphidae*, *Phascolarctidae*, *Phalangeridae*; *Edentata*: *Bradypodidae*; большая часть *Prosimia* и *Primates*.

ж) Порхающие. Представители этой группы могут делать такие прыжки в воздухе, которые невозможны для других групп; преобладающей функцией остается лазание; черты специализации:

кожный „парашют“; костные хрящевые и волокнистые шпоры для поддержки „парашюта“ и др. *Marsupialia*: *Petaurus*, *Acrobates*; *Dermoptera*: *Galeopithecus*; *Rodentia*: *Apomalurus*, *Pteromys*, *Sciuropterus*. \*

h) Летящие. Летание — главный (почти единственный) способ передвижения; черты специализации: крылья, грудной киль, увеличенные ушные раковины и др. *Chiroptera*.

В табл. 6 перед каждым видом млекопитающих поставлена (в графе F) буква, относящая его к той или другой функциональной категории (a — h).

Теперь мы можем составить таблицу корреляции. Типы функций могут быть распределены по произволу, значения гетеротипии — в возрастающем порядке (табл. 7).

Таблица 7  
Корреляция между типами функций и гетеротипией

F \ H	от 0	10	20	30	40	50	60	70	80	90	
a	5										5
b							3	1	2	2	8
c							2	1	2		5
d							9	10	25	8	52
e				3	2	3			1		9
f								3	6	5	14
g								1	2	1	4
h			1	2							3
	5		1	5	2	3	14	16	38	16	100

Вычисляя коэффициент контингенции и его вероятную ошибку, находим:

$$C = 0,791; PE_c = 0,073.$$

Мы видим, что искомая связь существует и что она достаточно велика. \*Это значит, что для каждого типа передвижения в определенной среде характерен более или менее ограниченный тип гетеротипии.

2°. Изучим теперь зависимость между гетеротипией и интенсивностью передвижения. Для этого я воспользовался прыжками следующих бесхвостых амфибий:

10 экз. *Rana temporaria* L., 10 экз. *R. arvalis* Nils., 10 экз. *R. esculenta* L., 10 экз. *R. ridibunda* Pall., 5 экз. *Bufo bufo bufo*, 10 экз. *Bufo viridis* Laur., 10 экз. *Pelobates fuscus* L., 10 экз. *Bombina bombina*. 3 экз. *B. orientalis*, 10 экз. *Hyla arborea savignyi* Aud.

Все индивиды были взрослыми и для каждого из них было измерено по 50 прыжков. Для этого индивиды сажались на одинаковый

лист бумаги и карандашом отмечались последовательные положения заднего края их тела после каждого прыжка. <sup>1</sup>

Чтобы показать, какова колеблемость прыжка у каждого индивида и какова ценность собранного материала, в табл. 8 даны средние

Таблица 8

	$M_s$	$PE_m$	
<i>Rana temporaria</i>	40,2	0,55	5,73
<i>arvalis</i>	33,8	1,00	10,48
<i>esculenta</i>	32,6	0,94	9,90
<i>ridibunda</i>	48,3	1,50	15,68
<i>Bufo bufo bufo</i>	12,2	0,28	2,88
<i>viridis</i>	15,4	0,29	4,35
<i>Pelobates fuscus</i>	20,9	0,41	4,34
<i>Bombina bombina</i>	14,0	0,32	3,34
<i>orientalis</i>	16,8	0,12	1,25
<i>Hyla arborea savignyi</i>	27,6	0,48	5,04

величины прыжка ( $M_s$ ) с их вероятными ошибками и средними квадратическими отклонениями, вычисленными для 10 примерных индивидов, принадлежащих каждый к особому виду (все величины в сантиметрах). Мы убеждаемся, что средние величины прыжков вполне пригодны для характеристики передвижения вида.

Таблица 9 выражает корреляцию между отношением длины прыжка к телу и гетеротипией (отношением передней конеч-

Таблица 9

Корреляция прыжка и гетеротипии у Salientia

H	s/c											
	от 80	160	240	320	400	480	560	640	720	800	880	
от 30					1	4		1	1			7
34					1	1	2	1	1			6
38			2	2		4	4	2	3			17
42			1	3	3	3			1			11
46			2	1	3	2	2	2	1	2	1	16
50		2	2	1	3	1						9
54		3	3									6
58	1	2							1			4
62				1								1
	1	7	10	8	11	15	8	6	8	2	1	77

<sup>1</sup> Материал по изучению прыжков был собран и отчасти обработан И. И. Шаревским.

ности к задней в процентах). В нее внесены все 77 индивидов от 10 видов.

Коэффициент корреляции по Бравэ с его вероятной ошибкой таков:

$$r = -0,602; PE_r = 0,049.$$

Коэффициент достаточно велик. Но он несомненно преуменьшен, благодаря влиянию вида *Hyla arborea*. Мы и раньше видели (стр. 74), что род *Hyla* (может быть, и другие *Hylidae*) является в некоторых отношениях отклоняющейся группой среди других *Salientia*. Поэтому

Таблица 10  
Корреляция прыжка и гетеротипии у *Salientia* (без *Hyla*)

s/c H	от 80	160	240	320	400	480	560	640	720	
от 30					1	4		1	1	7
34					1	1	2	1	1	6
38			2	2		4	4	2	3	17
42			1	3	3	3				10
46			2	1	3	2	1			9
50		2	2	1	3					8
54		3	3							6
58	1	2								3
62				1						1
	1	7	10	8	11	14	7	4	5	67

будет законно, если мы попытаемся откинуть 10 индивидов этого вида из нашей корреляционной таблицы. В этом случае она принимает гораздо более правильный вид (табл. 10). Коэффициент корреляции становится выше:

$$r = -0,746; PE_r = 0,036.$$

В виду того что коэффициент корреляции отрицателен, мы можем заключить, что с усилением различия между длинами конечностей (т. е. гетеротипии) интенсивность передвижения возрастает (см. § 45, 2°).

3°. Остается исследовать зависимость между гетеротипией конечностей и различием их функций.

Исследование 1. Оно сведется к получению статической картины связи между изучаемыми переменными. Для этой цели я обращаюсь снова к группе млекопитающих.

Рассматривая те категории, на которые мы их разбили по способу их передвижения (стр. 106), мы легко заметим, что они могут быть расположены в новые группы (ранги), соответствующие степеням функционального развития передних и задних конечностей. Перечисление этих групп следует ниже (при этом, чтобы не

вдаваться в тонкости и пользоваться только вполне очевидным, я соединяю некоторые категории вместе).

I ступень — плавающие (а). Так как задние конечности у них отсутствуют (или, во всяком случае, не выдаются наружу), то они и не исполняют никакой двигательной функции; поэтому различие между функциями передних и задних конечностей бесконечно велико.

II ступень — летающие (h). Различие между функциями передних и задних конечностей у них больше, чем у всех других млекопитающих, имеющих обе пары конечностей, потому что: а) их передние и задние конечности имеют дело с совершенно различными типами сред (воздух и твердый субстрат), б) функция каждой из конечностей высоко специализована.

III ступень — прыгающие (е). Их конечности во время прыгания также соприкасаются с разными средами, но функции конечностей здесь менее специализованы (эти животные часто ходят и на четырех ногах).

IV ступень — роющие (с) и частично-плавающие (b) У этих животных конечности всегда соприкасаются с одним и тем же типом среды, но у них возможно функционирование одной пары конечностей при весьма слабой работе другой (напр., рытье крота или плавание выхухоли).

V ступень — ходящие и бегающие (d). Обе пары конечностей соприкасаются с одной и той же средой и почти никогда не могут работать одна без другой. Сходство их заключается еще и в том, что при стоянии животного они исполняют почти одинаковую опорную функцию. Но при движении их функции неодинаковы: задние конечности отталкивают животное, а передние подтягивают.

VI ступень — лазающие (f) и порхающие (g). Обе пары конечностей имеют дело с одной и той же средой. Но при лазании, в силу того, что тело всегда (ленивцы) или часто (обезьяны) подвешивается на конечностях, последние и в спокойном состоянии, и при передвижении исполняют почти одну и ту же функцию; нередко же передние и задние конечности могут заменять друг друга (обезьяны могут висеть и на одних руках и на одних ногах). При порхании обе пары конечностей находятся в неподвижном вытянутом состоянии и поэтому одинаково служат для растягивания „парашюта“.

Пользуясь установленными группами, можно составить нужную таблицу корреляции (табл. 11) и вычислить корреляционное отношение Пирсона с его вероятной ошибкой. Эти величины таковы:

$$r_{nr} = 0,901; PE_r = 0,013.$$

Связь оказывается очень большой. Но надо помнить, что самая цифра не имеет большого значения, потому что состав нашей группы передает изменчивость млекопитающих довольно грубо. Во всяком

случае, мы можем заключить, что при увеличении различия между длинами конечностей увеличивается также и различие между их функциями.

Таблица 11

корреляция между простой гетеротипией и степенью различия функций

H f'	H											
	от 0	10	20	30	40	50	60	70	80	90		
I	5											5
II			1	2								3
III				3	2	3						9
IV							5	2	1			13
V							9	10	4	25	2	52
VI								4	8	8	6	18
	5		1	5	2	3	14	16	38	16		100

Исследование 2. Здесь мы должны изучить корреляцию между отношениями прыжка к телу и каждой из конечностей к телу. материале было уже сказано выше. Табл. 12 и 13 передают иско- корреляцию. Коэффициенты Брауэ таковы:

Для задней конечности:  $r_{ps} = 0,710$ ;  $PE_r = 0,038$ ;

Для передней конечности:  $r_{as} = 0,091$ ;  $PE_r = 0,076$ .

Таким образом, мы видим, что практически осуществилась пер- из возможностей, указанная мною в § 44 (стр. 103): задняя ко- ность находится в сильной положительной корреляции с длиной ажка, а передняя конечность почти совсем не связана с прыжком.

Таблица 12

корреляция между прыжком и задними конечностями у *Salientia*

s/c f/c	s/c												
	от 80	160	240	320	400	480	560	640	720	800	880	940	
r 106			2										2
116			1										2
124	1		4	1	2								9
132		5	3	2	1								11
140		2		1	1	1	2						7
148				1	2	3							6
156					3	3	3	1	1				11
164					1	5	1	4	4	1		1	17
172				1	1	2	2	1	3	1			11
180													—
188						1							1
	1	7	10	8	11	15	8	6	8	2	—	1	77

Отсюда следует, что с увеличением задней конечности различие между функциями обеих конечностей будет возрастать, ибо задние конечности будут все время увеличивать прыжок, а передние по-прежнему будут оставаться для него почти без влияния.

Таблица 13

Корреляция между прыжком и передними конечностями у *Salientia*

s/c a/c	a/c												
	от 80	160	240	320	400	480	560	640	720	800	880	940	
от 42			1										1
48			3	2		3		1					9
54			2	1	3	1	1	1	1				10
60				1	1	3	5	2	4				16
66		1	2	3	1	6	1						14
72		2	2		5	1			1				11
78	1	4		1	1		1	2	1	1			13
84						1				1			2
90													—
96													—
> 96									1				1
	1	7	10	8	11	15	8	6	8	2	—	1	77

Если мы теперь еще вспомним, что длина прыжка возрастает также и при увеличении гетеротипии (стр. 109), то мы сможем составить следующую пару силлогизмов:

При увеличении задней конечности увеличивается прыжок.  
 При увеличении задней конечности увеличивается различие между функциями конечностей.

Следовательно, при увеличении прыжка увеличивается различие между функциями конечностей.

Но при увеличении гетеротипии увеличивается прыжок.

Следовательно, при увеличении гетеротипии увеличивается различие между функциями конечностей.

Кроме того, здесь нужно отметить, что исследование прыжков в очень общих чертах указывает также, на чем основаны различия функций передних и задних конечностей. Именно: конечности имеют неодинаковое значение в передвижении животного, при чем большее значение принадлежит более длинной конечности (в нашем случае задней).

#### § 46

**Вывод 6.** Эволюция простой гетеротипии конечностей связана с эволюцией их функций.

Некоторые признаки этой связи (для исследованных случаев) таковы: 1°. Типы передвижения животных (определяемые характером внешней среды) соответствуют типам их

гетеротипии. 2°. При увеличении гетеротипии возрастает интенсивность передвижения животного. 3°. Чем сильнее различаются передние и задние конечности по длине (т. е. чем больше гетеротипия), тем сильнее различаются они и по своим функциям. 4°. Различие между функциями гетеротипичных конечностей основано, в известной мере, на их неодинаковой ценности при общем передвижении животного. При этом большее значение имеет более длинная конечность.

## ГЛАВА V

### О природе факторов, направляющих эволюцию простой гетеротипии

#### § 47

Введение. В § 2 я указал, что мыслимы три категории факторов, направляющих эволюцию какого-либо признака: 1) конституция исходного предка; 2) „возбудитель изменчивости“ и 3) „сортирующий процесс“ (селекция или изоляция). Далее я выяснил (§ 3), что только первая из них имеет необходимое значение, тогда как две других могут и не иметь приложения. Действительно, в главе III этой части удалось установить, что ни селекция, ни изоляция не имели направляющего влияния на филогенез гетеротипии конечностей. Таким образом, остается рассмотреть, какую роль играли в этой эволюции два других фактора.

Тут возможно, что направляющее влияние имела только конституция (случай 1° в § 3) или также и агент, вызывающий изменчивость (случай 2° в § 3). Природа последнего фактора, в свою очередь, могла быть различной.

Все эти случаи я намерен разобрать в настоящей главе. Однако мой анализ будет носить лишь предварительный характер. Чтобы высказаться сколько-нибудь точно о факторах мономорфоза, нужен не только специальный материал, но и целая сложная методология, которой практически в эволюционной теории сейчас нет. Таким образом, центральной частью этой работы следует считать самое установление мономорфоза, т. е. анализ факторов селекции и изоляции; вопрос же о других факторах нужно рассматривать как дополнительный.

Этим объясняется и то, почему в настоящей главе я изменяю своему обычному методу и не соблюдаю деления, которое принято мною в других главах.

#### § 48

Конституция. Я имею в виду тот случай, когда конституция только одна имеет направляющее значение. Это происходит тогда, если возбудитель изменчивости неспецифичен. Путем сравнения легко пояснить его действие. Куча пороха взрывает как

от искры, так и от удара или подогревания. Характер эффекта здесь не зависит от агента, его произведшего, но зависит от свойств самого материала. Также и характер большей части процессов онтогенеза не зависит от условий питания, температуры, влажности и других, которые являются их побудителями.

Если при этом модусе эволюции сходные изменения появляются в разных филогенетических линиях, то это должно иметь своей причиной сходность конституции данных линий. Осборн объясняет таким образом появление сходных „ректиградаций“ в строении зубов у 23 отрядов *Placentalia* и 7 семейств *Marsupialia*. Факт, что сходные зачатки имеют тенденцию независимо друг от друга развивать сходные структуры, он называет „потенциальной гомологией“ (54, 57, 60).

Можно ли применить это объяснение к нашему случаю? Я полагаю, что нет.

1° Конституция летучих мышей, ящериц и амфибий слишком различна, чтобы допустить, будто этот фактор без всякого участия естественного подбора определил одинаковую картину изменения пропорций: 1) прямолинейную связь конечностей, 2) положительную связь, 3) диспропорциональность изменений, 4) неодинаковую скорость изменения передних и задних конечностей, 5) соответствие с функциями конечностей. При этом сходство конституций должно было бы быть такого рода, что однообразные изменения должны были бы испытывать иногда разные конечности, сходные только в том, что из обеих пар они оказывались более длинными: так, у летучих мышей передние конечности изменялись быстрее задних, а у ящериц и амфибий задние — быстрее передних.

Если же мне скажут, что конституция сильно различна только у высших категорий (классов, отрядов), но достаточно сходна у низших (тоже изученных мною), то все-таки вряд ли можно будет приписывать ей исключительное направляющее влияние в эволюции. Мы видели, что характер изменения пропорций остается одинаковым на разных уровнях эволюции (§ 36). Следовательно, если мы признаем, что конституция не может быть единственным направляющим фактором в эволюции высших категорий, то не будет оснований допускать, что она является таковою и в эволюции низших.

2°. Кроме того, механизм влияния конституции остается для нас совершенно непонятным. Какое бы это общее свойство могло быть у всех наших групп, которое вызывало бы всегда именно одну картину вариаций, а не другую? Почему, напр., изменчивость гетеротипии достигала бы соответствия с функциями конечностей? Пришлось бы допустить „тенденцию к целесообразным изменениям“

3°. Наконец, укажу мнение Осборна, который на основании своих наблюдений приходит к выводу, что эволюционные изменения пропорций, которые он называет „аллометронами“, „вполне независимы от родства“, „у животных, происшедших от одного предка, могут быть как конвергентными, так и дивергентными“, „дают начало

только аналогиям и никогда не „гомологиям“ в каком-либо смысле“. (60/750).

§ 49

Сверхматериальный фактор. Начиная с этого параграфа, я буду рассматривать случаи, при которых конституция не имеет единственного значения, но которые заключаются во взаимодействии ее со специфическим агентом, вызывающим изменчивость.

Под „сверхматериальным фактором“ я понимаю такой мыслимый агент, появление которого не вызывается какими-либо материальными условиями, предшествующими ему. Его можно вообразить либо таким образом, что он заново творится на каждой стадии эволюции и приобретает способность начинать от самого себя новое движение, либо так, что он составляет звено особого мира, не имеющего ничего общего с миром материальным, но обладающим способностью вмещиваться в этот мир, производя в нем непонятные для нас изменения.

На первой точке зрения стоит, напр., Ллойд Морган (48). Он считает, что на каждой ступени эволюции мира появляются совершенно новые „эмергентные“ качества, которые хотя и требуют известной предшествующей обстановки, но причинно не вызываются ею и лишь прибавляются к ней.

Вторую точку зрения поддерживает, напр., Бергсон (6). Его „жизненный порыв“ действует непрерывно на протяжении всей эволюции организмов, но он не обусловливается преобразованиями материи, а напротив, сам производит в ней изменения, застывая в ее бездушных фигурах. Так же „энтелехия“ Дриша есть связанное целое, отличное от материи и ее организующее. Психический элемент психоломаркистов относится к той же категории: он предшествует изменениям материи и является единым началом, распространенным по всей природе.

Всем этим факторам приписывают специфическое влияние на эволюцию организмов. Но я совершенно отказываюсь рассматривать их приложимость к моим данным. Все мое исследование основано на допущении, что упомянутой возможности совсем не существует. Если бы это было не так, то возник бы вопрос о том, имеют ли вообще какой-нибудь смысл все те методы, которыми конкретные науки стремятся раскрыть зависимость одних явлений от других. Но заниматься этой проблемой здесь, конечно, не место, а сомневаться вообще в ценности научного исследования я не вижу оснований.

§ 50

Корреляция. Возможен случай, когда изучаемый признак развивается в онтогенезе по типу „зависимого дифференцирования“ (В. Ру), т. е. таким образом, что его наличие и характер все-

цело зависят от другого признака, развивающегося „независимо“. Филогенез такой особенности также не имел бы самостоятельной природы, но его первоисточник надо было бы искать за его пределами. Таковы, напр., те признаки, которые зависят от внутренней секреции. Сюда же относится влияние одного гена на многие признаки, при чем в этом случае механизм связи остается для нас большей частью непонятным и как бы не имеет логической основы; так, малощетинковая мутация у *Drosophila melanogaster* связана почему-то с разрушением глаз, удлинением периода развития, стерильностью самок и т. д.

Применить корреляцию специально для объяснения ортогенеза пытается Стертевант (96). Он, повидимому, считает, что к принципу ортогенеза приходят только на основании того, что в эволюционных рядах нередко замечают последовательное развитие признаков, не имеющих селективного значения. Однако, последнее впечатление, по его мнению, ошибочно. Неселективные признаки варьируют коррелятивно с селективными и их эволюция следует за эволюцией последних, направляемой естественным подбором. Таким образом, ортогенез есть вообще только кажущееся явление.

Объяснить эволюцию изученного мною материала путем принципа корреляции, повидимому, нельзя. Во-первых, я вполне отрицаю возможность приложения сюда гипотезы Стертеванта. В главе III я показал, что полиморфоз конечностей здесь совершенно невероятен. Если же допустить, что селекции подвергались не самые конечности, но какой-либо другой признак, с которым конечности связаны, то дело от этого нисколько не изменится, так как для этого потребуется такое же количество вариаций другого признака и такое же невероятное совпадение результата, какие предполагались для самих конечностей.

Но нужно разобрать, не есть ли мономорфоз конечностей следствие мономорфоза других признаков. Против этого говорят следующие соображения:

1°. Если допустить, что во всех наших группах изменения конечностей зависели от одного и того же признака, то возникает то же затруднение, что и в § 48: становится непонятным, как одно и то же влияние, оказывая действие на разный материал (потому что конституция наших групп весьма различна), мог произвести сходный результат. При этом в некоторых случаях это сходство должно было быть особого рода: у летучих мышей наш фактор должен был ускорить изменения передней конечности, а у ящериц и амфибий — задней.

2°. Но мы можем предположить, что в разных группах действовали разные коррелянты. Наше незнание механизма корреляции позволяет нам допускать любые „алогические“ связи. Тогда будет совершенно невозможно объяснить, почему во всех группах наблюдались такие разные факторы, которые произвели одинаковый результат.

Если допустить случайность этого события, то его вероятность будет, без сомнения, того же порядка, что и вычисленная мною для гипотезы полиморфоза.

3°. Прием ли мы первое предположение или второе, нам одинаково будет непонятен механизм, по которому возникает именно данная картина, а не другая. В частности, попрежнему останется туманною зависимость конечностей от функций: без допущения „целесообразного стремления“ и здесь нельзя было бы обойтись.

### § 51

Влияние среды. А. Физиогенез. Я буду говорить, конечно, о направляющем влиянии среды на эволюцию.

Для двух общеизвестных видов влияния среды Коп предложил особые термины. Физиогенезом он назвал изменения, „вызванные вмешательством только *молекулярных* энергий“; кинетогенезом он обозначил изменения, сводящиеся к действию „*молярных* движений“<sup>1</sup> Подробнее он разъяснил содержание этих понятий следующим образом: „Изменения веса, окраски и функциональной деятельности вызванные влиянием температуры, пищи и т. д., представляют собою физиогенез. Но изменения размеров и формы частей тела, полученные путем движений организма или его среды, составляют кинетогенез“.<sup>1</sup>

Таким образом, физиогенез совпадает с „фактором Бюффона и Ж. Сент-Илера“ — прямым влиянием среды; кинетогенез совпадает с „фактором Ламарка“ — косвенным влиянием среды или воздействием упражнения и неупражнения органов.

Наиболее ярким выразителем теории ортогенеза, основанного на физиогенезе, является Эймер. Он исходит из того, что „развитие может всегда происходить только по немногим направлениям, потому что конституция, материальная структура тела, с необходимостью определяет эти направления и делает невозможными всесторонние преобразования“ (24/15). Так, для бабочек рода *Papilio* он перечисляет те типы изменений, которые могут происходить в 11 полосах ее крыльев: слитие полос, сужение, укорочение, исчезновение, расширение, соединение перемычками и т. д. (24/7). Но и среди этих ограниченных направлений возможны очень разнообразные комбинации. Характер осуществляющегося рисунка зависит от внешней среды: высокая температура, напр., дает один тип рисунка, а низкая — другой (24/15 — 16 и др.).

Объяснить мономорфоз конечностей путем физиогенеза, я полагаю, совершенно невозможно. Этому препятствуют следующие положения:

1°. Конституция наших групп очень различна (см. § 48, 1°) и

<sup>1</sup> E. Соре. „Energy of Evolution“. Amer. Nat. v. 28, 1894, pp. 212 — 213.

поэтому нельзя понять, как, напр., один и тот же климат мог бы вызвать сходные изменения в конечностях у ящериц и летучих мышей.

2°. Комплексы сред, в которых развивались все наши группы, были в высшей степени разнородны (см. § 39, 1°, а), и потому они не могли во всех случаях вызывать сходный эффект.

3°. Механизм происхождения существующей картины вариаций остается для нас непонятным.

## § 52

Влияние среды. В. Кинетогенез. Если какой-либо орган начинает в течение ряда поколений исполнять новую функцию, то легко допустить, что он будет последовательно изменяться в определенном направлении. Такое представление особенно характерно для Копа (13 и др.).

Применить теорию кинетогенеза для объяснения мономорфоза пропорций конечностей кажется мне вполне возможным. В ее пользу говорят следующие аргументы:

1°. У всех исследованных мною групп, несмотря на различие их конституции, конечности служат главным образом для передвижения. Каждая данная пропорция передних и задних конечностей может быть рассматриваема как стадия филогенеза, определяемая конституцией организма, и известной интенсивностью его функций. Несовпадение линий регрессии в разных группах могло бы быть объяснено начальным различием их конституций. Наоборот, единообразие вариаций на разных таксономических уровнях (стр. 74) могло бы происходить потому, что на каждой новой ступени эволюции процесс функциональных изменений протекает в одном и том же направлении.

Различие конституции наших групп тем менее может помешать теории кинетогенеза, что нередко наблюдается, как, при сходных функциях, эволюция на разном материале и разными путями приводит к сходному результату. Таково, напр., образование на задних конечностях позвоночных животных особой длинной кости составляющей третий рычаг конечности, не касающийся при движении почвы. У птиц и некоторых динозавров он называется цевкой и происходит путем срастания *metatarsalia* II—IV и некоторых *tarsalia*, у тушканчиков срастаются одни *metatarsalia* II—IV, у парнокопытных — *metatarsalia* II—III, у непарнокопытных он составлен из одного *metatarsus* III, а у кенгуру из *metatarsus* IV.

2°. Кроме этих соображений, мы чисто эмпирически обнаружили наличие связи между пропорциями конечностей и их функциями (глава IV). При этом характер данной связи таков, что позволяет нам в значительной степени понять механизм той эволюции, которая привела к изученным нами результатам. Четыре особенности линий регрессии между конечностями могут получить следующее объяснение:

а) Положительное их направление, вероятно, происходит оттого, что передние и задние конечности в громадном большинстве случаев упражняются или не упражняются вместе. Однако, когда этого нет, то связь между конечностями может, повидимому, становиться и отрицательной: таковой она почти наверное была в эволюции *Ratitae* и некоторых динозавров (напр. *Ceratosauros* и др.).

б) Прямолинейность регрессий, т. е. тот факт, что прирост одной из конечностей всегда находится в одинаковом отношении к приросту другой, менее понятна с точки зрения кинетогенеза. Возможно, что между функциями передних и задних конечностей сохраняется какой-то неизвестный, но всегда один и тот же характер соотношений; но может быть также, что здесь имеет место направляющее влияние конституции всякого позвоночного животного. Во всяком случае, прямолинейность регрессий здесь не более непонятна, чем при любом другом объяснении.

в) Неодинаковый прирост передних и задних конечностей (т. е.  $R \neq 1$ ) становится, напротив, весьма понятным. Мы установили выше, что функции последних имеют неодинаковую ценность для передвижения животного (§ 46, 4°), причем большее принадлежит более длинной паре, т. е. той, которая изменяется быстрее (§ 36, 3). Отсюда легко допустить, что характер упражнения конечностей является самой причиной, вызывающей это различие.

Чтобы сделать более убедительным это предположение, обратимся к одному из разветвлений того метода, который мною указан в § 7: мы должны сравнить наши результаты с данными эксперимента. Нужно знать, может ли усиленное упражнение конечностей действительно вызывать удлинение костей.

В литературе нередко принимают, что длина костей почти не зависит от функции. Руу (78/509), напр., пишет следующее: „Длина скелетных частей организма определена главным образом или исключительно каким-либо прямым или косвенным влиянием зародышевой плазмы, независимо от того, унаследована ли она типически или заново образовалась в виде вариации“. Но в известной степени он допускает и влияние функции на рост костей, особенно если давлению и растяжению подвергаются хрящевые эпифизы. „После того, когда наступает замена хряща костной тканью, кости становятся длиннее и весь индивидуум несколько больше, чем если бы он был определен одною наследственностью“.

Стиве, исследуя этот вопрос (95), приходит к отрицательному выводу. У новорожденных кроликов он отрезал на одной задней конечности по 3 пальца и заставлял их таким образом ходить лишь на одном пальце. Через 8—12 месяцев фаланги и *metatarsalia* этого пальца не делались несколько длиннее тех же костей неоперированной конечности, хотя ширина их сильно возростала. Отсюда он делает заключение, что „функциональная деятельность остается без всякого влияния на рост длины трубчатых длинных костей“ (95/555).

Я думаю, что результаты Стиве могут иметь и особое объяснение, которое я попытаюсь дать ниже, но, во всяком случае, приведенный общий вывод из них не вытекает.

Есть наблюдения и другого рода: Фульд (27), отрезая у собак передние конечности и заставляя их прыгать на задних, обнаружил увеличение голени по отношению к бедру. Изменения роста костей, связанные с функцией, здесь несомненны.

Кольтон (11) проделал такой же опыт над крысами на большом материале и нашел увеличение бедра по отношению к голени. Различие с опытом Фульда он объясняет тем, что двуногие собаки были дигитиградны, а двуногие крысы плантиградны, но это для нас значения не имеет. Кохс (41) еще раньше заметил „компенсаторную гипертрофию“ задних конечностей у тритона (*Triton taeniatus*) при отрезании передних конечностей или хвоста.

Лессгафт (43) наблюдал 11-летнюю девочку, у которой, благодаря отсутствию части *m. pectoralis*, левая рука была короче правой (левая — 62,5 см, правая — 64,4 см). После четырехлетних систематических упражнений левой руки ее длина и сила достигли правой.

У Ю. Вольфа (107) описан случай компенсаторной гипертрофии малой берцовой кости при переломе большой берцовой у человека. Эта кость не только увеличилась в 6—8 раз в поперечнике, но возросла и в длину: ее головка стала причленяться к бедру вместо боковой поверхности большой берцовой кости.

Я лично также в ряде опытов обнаружил функциональное удлинение костей. В результате некоторых операций над предплечьем одной конечности молодого кролика эта часть укорачивалась по сравнению с неоперированной конечностью. Но длина плечевой кости при этом возрастала, как бы стремясь восстановить нарушенную симметрию парных конечностей. При оперировании голени у собаки и при ее укорочении длина бедра на этой стороне также возрастала.<sup>1</sup>

Мои опыты может быть бросят свет и на результаты Стиве. Так как он проделывал операции лишь на одной стороне, то возможно, что кости оперированной стороны не удлинялись, потому что конечности „не допускали“ асимметрии. Но мыслимы еще и другие объяснения.

Кроме приведенных материалов, есть еще ряд косвенных данных, касающихся асимметрии рук у человека, темпа роста костей и ряда уродств, но их, как менее убедительные, я рассматривать не буду (см. Стиве, 95). Я думаю, что для ряда случаев можно с несомненностью установить влияние функций на длину костей конечностей.

<sup>1</sup> Материалы еще не опубликованы.

д) Диспропорциональность в изменении конечностей (т. е.  $L \neq 0$ ) объяснить легко. Для этого достаточно только допустить, что предки изучаемой группы имели гомотипичные (равные) или менее гетеротипичные конечности, чем представители этой группы. Пусть, напр., предок некоторой группы имел конечности, выражаемые на рис. 34 точкой  $A$  (где  $x \geq y$ ). Но с тех пор, как потомки этой формы начали одну конечность ( $x$ ) упражнять сильнее другой, изменение этой конечности пошло со значительно большей скоростью, чем изменение другой конечности и поэтому, вместо пропорциональных изменений, которые дали бы линию  $AC$  (при  $L=0$ ), они стали диспропорциональны и образовали линию  $AB$  (где  $L \neq 0$ ).

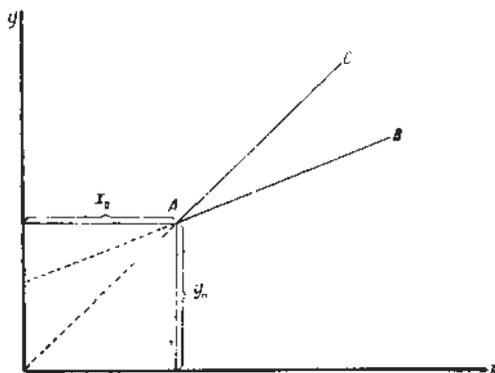


Рис. 34

Все, что известно о филогенезе изученных мною и сходных групп, говорит о правильности сделанного при этом допущения. Почти несомненно, что позвоночные с резкой гетеротипией конечностей произошли от предков с менее гетеротипичными конечностями.

Об этом свидетельствуют морфолого-статистический, палеонтологический и онтогенетический критерии.

Так, *Salientia* берут свои корни вероятно от стегоцефалов, которые имели почти гомотипичные конечности (см. табл. 1). Кроме того, как показывает табл. 14, гетеротипия конечностей делается у вида *Rana temporaria* сильнее в течение онтогенеза. По абсциссе этой корреляционной решетки отложена величина отношения передней конечности к задней ( $H_a$ ). Ордината составлена следующим образом: первые 4 группы —  $A, B, C, D$  — содержат головастика, выловленных из прудов через последовательные промежутки времени (указанные по числам летних месяцев); следующие 4 группы включают превращенных индивидов, но, так как их абсолютный возраст не был известен, то они просто разбиты на группы по размерам тела, принимаемым приблизительно пропорциональными возрасту.<sup>1</sup>

Важно отметить, что усиление гетеротипии в течение онтогенеза служит известным доказательством возможности функциональных

<sup>1</sup> Измерения производились следующим образом: конечности у головастика из группы  $A$  и  $B$  выщипывались иглами и мерились под микроскопом с помощью окуляр-микрометра; у головастика из групп  $C$  и  $D$  и у превращенных индивидов измерения производились штангенциркулем. Тело от кончика морды до конца уростилия также измерялось штангенциркулем.

Работа с головастиками была произведена Е. Н. Герасимовой, а с превращенными лягушками — И. И. Шаревским и Г. В. Лопашевым.

изменений в филогенезе; но если бы этого усиления не было, а гетеротипия определилась бы уже в момент закладки конечностей, то

Таблица 14  
Возрастные изменения гетеротипии у *Rana temporaria*

H		от 25	30	35	40	45	50	55	60	65	70	75	80	85	90	95	100	
		A	31.V.						1				3	6	5	7	5	1
B	6.VI.						1	4	5	10	8			2				30
C	21.VI.				2	17	11											30
D	28.VI.			1	2	20	7											30
Тело	от 1 см		14	22	4													40
"	от 3 см	1	19	20														40
"	от 5 см	2	20	17	1													40
"	от 7 см	1	9	14														24

это не служило бы опровержением кинетогенеза, потому что стадия первого образования гетеротипии могла бы передвинуться на ранние моменты индивидуального развития.

Впрочем, в этом замечании нет надобности, так как другие группы подчиняются тому же закону.

Рептилии также, вероятно, произошли от стегоцефалов, но, напр., у ящериц гетеротипия сильнее, чем у последних (я не говорю уже о динозаврах и птерозаврах). В онтогенезе ящериц гетеротипия также усиливается. Петер дает, напр., рисунок эмбриона *Lacerta agilis*, у которого зачатки конечностей имеют равную длину (69/Taf. 25, Fig. 1). По двум рисункам Северцова видно, что у эмбриона *Ascalabotes fascicularis* сначала передние конечности длиннее задних (87/т. I, рис. 1b), а затем они вполне выравниваются (87/табл. 1, рис. 1c); у взрослых же индивидов задние конечности больше передних.

Едва ли можно сомневаться, что и летучие мыши произошли от предков с более слабой гетеротипией. В онтогенезе у них есть стадия, когда обе конечности равны по длине. Это видно, напр., из рисунка Гёре, изображающего эмбриона *Pteropus edulis* 15 мм длиной (28/Taf. 42, Fig. 6). Я также видел эмбрионов *Eptesicus serotinus* и *Vespertilio murinus* с одинаково длинными конечностями.

Такую же стадию проходят антропоморфные обезьяны (напр., *Nylobates concolor*, см. 85/Fig. 6) и человек.

То же можно сказать и о прыгающих млекопитающих. Мы склонны их производить от более равноногих предков уже потому, что их число мало по сравнению с другими млекопитающими. Кроме того, это подтверждается онтогенезом. У новорожденной кенгуровой крысы (*Marsiprimum cyniculus*) передние конечности больше задних (84/Tab. 21, Fig. 8); для молодого кенгуру (*Macropus*) Паркер и Гасвелль дают рисунок, где задние конечности лишь

очень немного превосходят передние (63/Fig.); по моим измерениям у тушканчика *Alactaga saliens* эмбрион имел  $H=100$ , молодой экземпляр  $H_p=44$ , а взрослый  $H_p=31$ .

§ 53

**Вывод 7.** Из всех возможных гипотез о факторах, направляющих мономорфоз простой гетеротипии конечностей, наиболее вероятной кажется гипотеза кинетогенеза.

Я не разбираю случая одновременного влияния нескольких факторов, но и не считаю этого возможным, так как даже анализ отдельных факторов не может быть сейчас проведен с достаточной точностью. Поэтому мое заключение следует относить к действию преобладающего фактора.

---

Исполнению моей работы содействовали многие лица, за что я прошу их принять мою глубокую благодарность. Более всего я обязан руководителю одного из отделений Зоол. ин-та при I МГУ проф. Б. М. Житкову, без исключительного отношения которого работа вообще не могла бы быть выполнена. За прямую помощь я благодарю проф. К. Пирсона, И. И. Шаревского, Е. Н. Герасимову, Г. В. Лопашева и П. П. Паренаго; за прочтение и критику моей работы доц. Е. С. Смирнова и Б. С. Кузина; за разрешение работать в музеях — директоров: акад. А. Н. Северцова, проф. Г. А. Кожевникова и проф. А. А. Бялыницкого-Бирулю.

Немецкий перевод этой работы со многими добавочными таблицами печатается за границей.

Цитированная литература

1. Abel, O. „Was verstehen wir unter monophyletischer und polyphyletischer Abstammung?“ Verh. Zool.-bot. ges., Bd. 59, Wien, 1909.
2. „Grundzüge der Paleobiologie der Wirbeltiere“. Stuttgart, 1911.
3. Baldwin J. M. „Development and evolution“. N.-York and London, 1902.
4. „Dictionary of Philosophy and Psychology“. N.-York, 1925.
5. Берг Л. С. „Номогенез или эволюция на основе закономерностей“. Пггр., 1922.
6. Бергсон А. „Творческая эволюция“. Пер. Флеровой, 1914.
7. Boulenger G. A. „Catalogue of the Ecaudata (Amphibia) in the British Museum“. London, 1882.
8. „Catalogue of the Lizards in the British Museum“. 2 ed. London, v. I (1885), II (1885), v. III (1887).
9. Брэм А. „Жизнь животных“. Пер. с 4-го изд.; „Деятель“, т. 4. Земноводные и пресмыкающиеся.
10. То же, т. 10. Млекопитающие.
11. Colton H. S. „How bipedal habit affects the bones of the hind legs of the albino rat“. Journ. Exp. Zool., v. 53, 1929.
12. Соре Е. „On the origin of Genera“. Proc. Acad. Nat. Sci., Philadelphia, 1868.
13. „The primary factors of organic evolution“. Chicago, 1896.
14. „The Batrachia of North America“. Wash. 1889. — Bull. Un. St. Nation. Museum, Nr. 34.
15. Дарвин Ч. „Изменение животных и растений в домашнем состоянии“.
16. Davenport. „The form of evolutionary theory that modern genetical research seems to favour“. Amer. Nat., v. 50, 1916.
17. Денере Ш. „Преращения животного мира“. Пер. А. Борисяка, Пггр., 1921.
18. Dobson G. E. „Catalogue of the Chiroptera in the British Museum“. London, 1878.
19. Догель В. Архив Русск. প্রতিষ্ঠা. общ., т. 2, 1923.
20. Driesch H. „Von der Methode der Morphologie“ Biol. Centr. 19, 1899.
21. „Die Biologie als selbständige Grundwissenschaft u. s. w.“ 2. Aufl., Leipzig, 1911.
22. „Der Begriff der organischen Form“. Abh. d. theor. Biol., H. 3, 1919.
23. Eimer Th. „Untersuchungen über das Variieren der Mauereidechse“. Berlin, 1881.
24. „Die Artbildung und Verwandtschaft bei den Schmetterlingen“. Jena, 1889.
25. „Orthogenesis der Schmetterlinge“.
26. „Vergleichend-anatomisch-physiologische Untersuchungen über das Skelett der Wirbeltiere“. Herausg. von C. Fickert und M. v. Linden, Leipzig, 1901.
27. Fuld E. „Ueber Veränderungen der Hinterbein-knochen von Hunden in Folge Mangels der Vorderbeine“. Arch. Entw.-mech. Bd. 11, 1901.
28. Göhre R. „Dottersack und Placenta des Kallong (Pteropus edulis L)“ Seienka's Studien über Entw.-gesch. der Tiere. H. 5, Wiesbaden, 1892.
29. Haacke W. „Gestaltung und Verebung“. Leipzig, 1893.
30. Heckel E. „Generelle Morphologie der Organismen“. Berlin, 1866.
31. „Systematische Phylogenie“. I Teil, Berlin, 1894.
32. „Prinzipien der generellen Morphologie der Organismen“. Berlin, 1906.
33. Heineke F. „Naturgeschichte des Herings“. 1898.
34. Hentschel E. „Zool. Anz.“, 42.
35. „Ueber die Anwendung der funktionalen Betrachtungsweise auf die biologische Systematik“. Biol. Centr., 33, 1913.
36. Jaekel O. „Ueber verschiedene Wege phylogenetischer Entwicklung“. Jena, 1902.
37. Jäger G. „Ueber das Längewachstum der Knochen“. Jen. Ztschr. f. Med. und Naturw. Bd. V, 1869.
38. Kant I. „Logick“.
39. Kellog V L. „Is there determinate variation?“ Science v. XXIV, 1906.
40. Kersten H. „Ueber die Begriffe der natürlichen, systematischen und der genetischen Verwandtschaft der Organismen“. Ztschr. Naturw., 79, 1907.
41. Kochs W. „Versuche über die Regeneration von Organen bei Amphibien“. Arch. Mikr. Anat., 49, 1897.
42. Lebedinsky N. G. „Der Unterkiefer der Vögel u. s. w.“. Acta Univ. Latviensis I, 1921.
43. Lesshaft. „Ueber das Verhältnis der Muskeln zur Form der Knochen und Gelenke“. Verh. Anat. Ges., 1892.
44. Любичев А. А. „О форме естественной системы организмов“. Бюлл. Биолог. инст., Пермь, т. II, 1923.
45. Metcalf M. M. „Adaptation through natural selection and orthogenesis“. Amer. Nat. 47, 1913.
46. Meyer A. B. „Abbildungen von Vogel-Skeletten“. Lief. I. — XXI, Dresden, 1879 — 1894.
47. Molisson Th. „Die Körperproportionen der Primaten“. Gegenb. Morph. Jahrbuch, Bd. 42, 1911.
48. Morgan Lloyd. „Emergent evolution“. London, 1927.
49. Morgan Thomas. „Evolution and Genetics“. Princeton, 1925.
50. Naef A. „Idealistische Morphologie und Phylogenetik“. Jena, 1919.
51. Nägeli C. v. „Entstehung und Begriff der Naturhistorischen Art“. München, 1865.
52. „Mechanisch-physiologische Theorie der Abstammungslehre“. München und Leipzig, 1884.
53. Osborn H. F. The paleontological evidence for the transmission of acquired characters“. Amer. Nat. 23, 1889.

54. „Homoplasy as a Law of latent or potential Homology“. Amer. Nat., 36, 1902. 55. „The Ideas and Terms of modern Philosophical Anatomy“. Science 21, 1905. 56. „Evolution of Mammalian Molar Teeth etc“. N.-York, 1907. 57. „Evolution as it appears to the paleontologist“. Science 26, 1907. 58. „Coincident, evolution through rectigradations“. Science 27, 1908. 59. „The Origin of Species as revealed by Vertebrate Palaeontology“. Nature 115, 1925. 60. „The Origin of Species. II. Distinctions between Rectigradations and Allometrons“. Proc. Nation. Ac. Sci. Un. St. Am., v. 11, 1925. 61. „The Origin of Species IV. The Problem of the Origin of Species as it appeared to Darwin in 1859 and as it appears to Us To—day“. Science 1926. 62. Owen R. „Principes d'osteologie comparée ou recherches sur l'archétype et les homologies du squelette vertébré“. Paris, 1855. 63. Parker and Haswell. „Textbook of Zoology“. 64. Pearson K. „Mathematical Contributions to the theory of Evolution. On a Form of Spurious Correlation which may arise when Indices are used in the Measurement of Organs“. Proc. R. Soc., v. LX, London, 1897. 65. „Mathem. Contrib. etc. XIV. On the theory of Skew Correlation and Non-linear Regression“. Drapers Biom. Series 2, 1905. 66. „On the Theory of Contingency and its Relations to Association and Normal Correlation“. Ibid. 1, 1904. 67. „Mathem. Contrib. etc. III Regression, Heredity and Panmixia“ Philos. Trans. R. Soc., v. 187, A, London. 68. „On the Criterion that a given System of Deviations from the Probable in the Case of a Correlated System of Variables is such that it can be reasonably supposed to have arisen from Random Sampling“. London, Philos. Mag. and Journ. of Sciences, v. 50, 1900. 69. Peter K. „Mitteilungen zur Entwicklungsgeschichte der Eidechse IV u. V“. Arch. Mikr. Anat, 61, 1903. 70. Plate L. „Selektionprinzip und Probleme der Artbildung“. 4-te Auflage, Leipzig und Berlin, 1913. 71. „Die Abstammungslehre“. Jena, 1925. 72. „Prinzipien der Systematik mit besonderer Berücksichtigung des Systems der Tiere“. Die Kultur der Gegenwart. Abt. IV, Bd. 4. Leipzig und Berlin, 1914. 73. Plavil'schikov N. N. „Ueber die sogenannten homologen Reihen der Variabilität und den morphomatischen Parallelismus bei Insekten“. Zeitschr. f. wiss. Insectenbiol., 24, 1927. 74. Radl E. „Ueber die Bedeutung des Prinzips von der Korrelation in der Biologie“. Biol. Centr., 21, 1901. 75. Rauther M. „Ueber den Begriff der Verwandtschaft“. Zool. Jahrb. Suppl., 15, Bd. 3, 1912. 76. Ритц X. Л. (ред.) „Математические методы в статистике“. Пер. и обработка С. П. Боброва, Москва, 1927. 77. Rosa D. „Die progressive Reduktion der Variabilität u. s. w.“ Jena, 1903. 78. Roux W. „Bemerkungen zur Analyse des Reizgeschehens und der funktionellen Anpassung u. s. w.“ Arch. Entw.—mech. 46, 1920. 79. Schaffner J. H. „The general course of evolution in the plant Kingdom. — Studies in Determinate Evolution I“. Ohio Journ. of Science 28, 1928. 80. Schiffler V. „Ueber Grenzen der Deszendenzlehre und Systematik“. Verh. zool.-bot. Ges. 59, Wien, 1909. 81. Schimkewitsch W. „Ueber die Periodizität in dem System der Pantopoden“. Zool. Anz., 30, 1906. 82. Schneider K. C. „Einführung in die Descendenztheorie“. 2-te Aufl. Jena, 1911. 83. Шопенгауэр А. „О четвероюм корне закона достаточного основания“. Пер. со 2-го изд. Ю. Айхенвальда. — Предисловие. 84. Selinka E. „Studien über Entwicklungsgeschichte der Tiere“. Wiesbaden. 5 Heft, Erste Hälfte (1891): „Beutelfuchs und Känguruhratte. (Phalangista et Hysiprymus)“. 85. Ibid. 7. Heft, 2-te Lief. (1899): „Entwicklung des Gibbon (Hylobates und Siamanga)“. 86. Semon R. „Die Fusssole des Menschen“. Arch. mikr. Anat., 82, 1913. 87. Sewertzoff A. N. „Studien über die Entwicklung der Muskeln, Nerven und des Skeletts der Extremitäten der niederen Tetrapoda u. s. w.“ Bull. de la Soc. Imp. des Natur. de Moscou, № 1—3, 1907. 88. „Положение хрящевых ганондов в системе“. Русск. зоол. журн., т. III, 1922. 89. „Главные направления эволюционного процесса“. Москва, 1925. 90. Смирнов Е. С. „О строении систематических категорий“. Русск. зоол. журн., т. III, 1923. 91. „The Theory of Type and the Natural System“. Ztschr. f. ind. Abst.- u. Vererbung. 37, 1925. 92. „Probleme der exacten Systematik und Wege zu ihrer Lösung“. Zool. Anz., LXI, 1924. 93. „Ueber die Phylogenese der Kongregationen“. Biologia Generalis, v. II, 1926. 94. Steinmann G. „Geologische Grundlagen der Abstammungslehre“. Leipzig, 1908. 95. Stieve H. „Versuche über die Tätigkeitsanpassung langer Röhrenknochen. I. Der Einfluss stärkerer Inanspruchnahme auf die Länge und Dicke der Mittelfussknochen und Zehegfieder am Hinterlaufe des Kaninchens“. Roux'Arch. Entw.-mech. 110, 1927. 96. Sturtevant A. H. „An Interpretation of

orthogenesis". Science 59, 1924. 97. Terentjev P. V. „Bemerkungen über Systematik und Verbreitung der grünen Frösche". Zool. Anz., 74, 1927. 98. Труды I Всеросс. съезда зоологов, анатомов и гистологов. 1923. 99. Tschulok S. „Deszendenzlehre". Jena, 1922. 100. Vavilov N. J. „The law of homologous series in variation". Journ. of Genetics, 13, 1922. 101. Wermel J. „Ueber die Variabilität der Anurea aculeata v. serrulata und Arcella vulgaris in einem Moortümpel". Intern. Revue f. Hydrobiol. 1930. 102. „Ueber den Einfluss der Regeneration und der Ueberernährung auf die Siphonenlänge bei Ciona intestinalis. Ein Beitrag zu Kammerer's Experimenten". Arch. Entw.-mech. 1930. 103. Natürliche Selektion als evolutionerzeugender Faktor" (в печати). 104. Wettstein R. v. „Das System der Pflanzen". Die Kultur der Gegenwart. Abt. IV, Bd. 4, Leipzig und Berlin, 1914. 105. Wigand A. „Der Darwinismus und die Naturforschung Newtons und Cuviers". Braunschweig, Bd. I, 1874. 106. Виттенберг Г. Г. „Трематоды сем. Cyclocoelidae и новый принцип их классификации". Труды Гос. Инст. Эксп. Ветерин., т. I, вып. 1. 1923. 107. Wolff J. „Das Gesetz der Transformation der Knochen". Berlin, 1892. 108. Yule G. U. „On the Interpretation of Correlations between Indices or Ratios". Journ. R. Statist. Soc., 73, London, 1910. 109. Zederbauer E. „Variationsrichtungen der Nadelhölzer". Sitz.-ber. der Math.-Naturw. Klasse d. k. Akad. Wiss. Wien. 116. Abt. I, 1907. 110. Zittel K. v. „Grundzüge der Paläontologie. II. Vertebrata". 4-te Auflage. München und Berlin, 1923.

### Замеченные опечатки

На с. 10, 9 строка сверху, напечатано:  
«от неизвестного к известному».

Следует читать:  
«от известного к неизвестному».

На с. 109, 2 строка снизу, напечатано:  
«развития».

Следует читать:  
«различия».

*Н.Е. Семпер-Соколова*<sup>1</sup>

**Цена индивидуализма**  
(Воспоминания о Ю.М. Вермеле, 1916–1932 гг.)<sup>2</sup>

**1**

Его внешность бросалась в глаза: в те годы, когда носили кепки, шинели, потертые пальто, зимой – валенки, летом – сапоги и тапки, он, высокий и тонкий, носил черный плащ с широкой пелериной и мягкую черную шляпу с полями; на улицу брал с собой дорожную трость черного дерева с набалдашником в виде черепа из слоновой кости; его длинное белое лицо не было красивым, но было совершенно интеллигентно – высокий лоб, крупные черты, небольшие темные глаза, внимательные, умные. Он был похож на геттингенского ученого или поэта XIX века, и умышленно выдерживал этот стиль, игнорируя насмешки и оскорбления прохожих, обывателей и самодовольного пролетариата.

**2**

Юлий Матвеевич Вермель, талантливый биолог и оригинальный философ, родился в 1905 году в семье Матвея Борисовича Вермеля, доктора медицины, директора известной тогда в Москве бактериологической лаборатории в Фуркасовском переулке. Мать, Софья Дмитриевна, лаборантка и потом сотрудница отца, происходила из русской дворянской семьи: чтобы вступить в брак, оба должны были перейти в лютеранство, так как православная не могла венчаться с евреем. У них было трое детей – старший сын Женя, впоследствии ставший тоже биологом, младший сын

---

<sup>1</sup> *Наталья Евгеньевна Соколова* (литературный псевдоним – Н.Е. Семпер) (1911–1995) – дочь известного театрального художника Евгения Гавриловича Соколова (1880–1949). Не получив законченного филологического образования, работала в разных советских организациях, но предпочитала «не служить». Глубоко интересовалась философией, особенно восточной. Самодеятельный художник, переводчик, референт, учитель иностранных языков, мемуарист, для себя писала стихи. В 1949 году была арестована по доносу и осуждена на 10 лет лагерей. Близко знала семью Вермелей. Подруга детства Ю.М. Вермеля, который был старше ее на 5 лет. Позднее он в частном порядке обучал ее основам философии и оказал заметное влияние на формирование ее индивидуалистического мировоззрения. (*Сост.*)

<sup>2</sup> Печатается по изданию: *Семпер-Соколова Н.Е. Портреты и пейзажи. Частные воспоминания о XX веке.* – М.: ОАО «Московские учебники и Картолитография», 2007. – С. 93–98. (*Сост.*)

Юлий и дочь Соня – будущая певица. Они жили на Лубянке, в большой квартире на 3 этаже того самого дома, который потом заняло ГПУ.

Это была богатая, добродетельная семья: все у них было дорого, упорядочено и чинно до скуки – даже на елке дети не бесились, а играли в «тихие» игры и читали наизусть немецкие и французские стихи; помню, как чей-то крошечный мальчик, стоя на стуле, с грандиозным пафосом читал Гейне... «und der Kaiser, der Kaiser gefangen»<sup>3</sup>. У Жени и Юли была гувернантка Евгения Карловна, круглолицая блондинка в платье с белым воротничком; учились они много и хорошо, любили книги больше игрушек, которых было немного, зато им давно принадлежали два одинаковых фокстерьера. Оба мальчика с детства увлекались биологией и подавали большие надежды.

### 3

Мама была давно знакома с Вермелями. Однажды осенью 1916 года она взяла меня к ним на дачу в Джамгаровку, по Ярославской железной дороге. Тогда Москва была далеко оттуда, кругом стоял сосновый лес, в нем – дорогие дачи с полосатыми занавесками на балконах и блестящими шарами в саду. Это было сухое пасмурное воскресенье. Перед обедом меня отпустили с мальчиками погулять в поле, вероятно, поблизости, но мне-то показалось – длинное путешествие! Мне только что исполнилось пять лет, Юле – 11. Он был одет в клетчатую блузу, заправленную под ремень в короткие штаны, на длинных ногах носки до колен и крепкие сандалии; через правое плечо на левом боку висела холщовая сумка, в которую он собирал всякую всячину – жуков, червей, корни, шишки, монетки, билеты, камни... ему делали замечания, сокровища выбрасывали, но он продолжал их собирать и сортировать... На этой прогулке Юлий объяснил мне, как получают бабочки, я слушала «развесив уши» – удивительно! – «И ты знаешь, что из чего будет?» – «Ну, конечно, у меня такая коллекция! Идем домой, покажу». Он первый посвятил меня в одно из чудных таинств природы, я запомнила сразу: яичко – личинка – куколка – бабочка, разве не чудо? После обеда Матвей Борисович снял всех на ступеньках балкона и, о другое чудо, эта выцветшая фотография сохранилась до сих пор!

### 4

Когда я начала учиться, Женья и Юля подарили мне сделанную ими на листе ватмана разноцветную таблицу умножения: колонки цифр легко проникли в мое сознание вместе с окраской, и я доньше не могу отделаться от этой связи. Отдали мне потом удобную одноместную парту с откидным квадратом-крышкой, за которой дома Юлий учил уроки. Когда я окончила школу и поступила в вуз, мама передала ее маленькому родственнику, но я, несмотря на свои 17 лет, рассталась с ней с сожалением.

Иногда меня водили в гости к Вермелям, но я там стеснялась и скучала. У нас мальчики не бывали, приходили Софья Дмитриевна с Соней, сидели

---

<sup>3</sup> И кайзер, кайзер сдался (нем.).

за чаем, вели неинтересные разговоры о делах, о быте, о болезнях... Софья Дмитриевна была статной, полной дамой с большим достоинством; одевалась она всегда старомодно, в духе начала века: строгая кофточка с высоким воротником, юбка до пят, волосы подняты со всех сторон наверх и уложены пучком на темени, как на подушке. Хорошенькую благовоспитанную Соню мне часто ставили в пример, но я не хотела быть такой панинкой и не подружилась с ней, к тому же она была старше на пять лет. Из их разговоров я узнала сперва, что Женя и Юля окончили гимназию с отличием, потом блестяще окончили университет и поступили в аспирантуру – это красивое слово внушало мне, подростку, трепетное уважение. Я почти не встречалась с ними несколько лет из-за большой разницы в возрасте и в образовании.

## 5

Мне было 16 лет, когда один раз, в мае 1930 года, я случайно встретила Юлия в Знаменском переулке (Вермелей давно выселили с Лубянки). Я была очень рада, у меня накопились к нему вопросы. На II курсе мы проходили диамат, я интересовалась философией, но что-то не удовлетворяло: категорические суждения преподавателя – это наше, а то не наше; это единственно верно, а то ложно и вредно, – мешали мне размышлять. Надо было зубрить такие же пристрастные параграфы учебника Митина, чтобы сдать и забыть. Тут же, на улице, спрашиваю Юлия, что делать? (т.е. что думать?). Он повел меня домой, дал для начала «Введение в философию» Челпанова<sup>4</sup>, велел проштудировать, сделать конспект и после – поговорить с ним об этом. Все лето я усердно занималась на даче в деревне Свистуха и выполнила задание. Границы предмета раздвинулись, но не исчезли. Я поняла, что к чему, разобралась в терминологии, познакомилась с основными направлениями, но опять тут что-то не удовлетворяло. Челпанов сочувствовал позитивизму<sup>5</sup>, который меня не увлек, – тянуло куда-то вглубь, в нельзя: метафизика отметалась им, как нечто ненаучное, но манила дух. Мне казалось, что философия – безбрежное море, в ней не может быть никаких запретов. Что скажет Юлий? Он увлекался Спинозой, что-то писал свое по его геометрическому методу<sup>6</sup>, но тогда я была не готова понять и оценить его мысли. Ах, надо было бы внимательнее слушать, больше уз-

---

<sup>4</sup> *Челпанов Г.И.* Введение в философию. 7-е изд. – М.: Тов-во «В.В. Думнов – насл. Бр. Салаевых», 1918. – 548 с. (*Сост.*)

<sup>5</sup> Это неверно, Г.И. Челпанов был убежденным идеалистом и позитивизму никогда не сочувствовал. Будучи кантианцем и психологом, он в большей мере интересовался вопросами логики и теории познания, в том числе, о соотношении априорности и врожденности. Метафизика не была в центре его философских интересов. (*Сост.*)

<sup>6</sup> Речь, по всей видимости, идет о переиздаваемой книге Ю.М. Вермеля, аргументация которой местами напоминает «геометрический метод» произведений Спинозы, в частности, «Этики». (*Сост.*)

нать его как ученого и человека, чтобы было сейчас, что вспомнить! – Но я знаю, что он создавал жизнеутверждающее учение.

## 6

Юлий, вероятно, готовил в 1930 году кандидатскую диссертацию – или уже защитил ее? – не помню. Он занимался на хорах в Зоомузее, где для молодых ученых были отгорожены отдельные мини-кабинеты, клетки. Вот я иду к нему «экзаменоваться», в полумраке, мимо скелета динозавра, мимо чучел каких-то зверей, иду с замиранием сердца от необычной обстановки и недоверия к своим знаниям.

Поднимаюсь по лесенке на хоры, нахожу дверцу в его клетку. В ней очень уютно: едва помещаются стол, кресло, небольшой книжный шкаф. На столе приветливая лампа под зеленым абажуром, располагающая к долгой углубленной работе. Кандидат Julius встает мне навстречу во весь рост: на нем черный халат с широкими рукавами, стянутый шелковым шнуром. Он здоровается с загадочной улыбкой, нарочно, шутя, пугает меня, и с кошачьей грацией умещает свое худое тело в мягком кресле. Я сажусь рядом на ручку кресла, и начинается собеседование, о Челпанове первым делом. Юлий основательно проверил новые знания, прощупал самостоятельные мысли. Я осмелилась высказать их, и он одобрил: «Эта книга – только введение, учебник. Подходящую систему каждый, в данном случае ты, должен выбрать сам и переварить в себе, создать независимое мировоззрение». Он понял, что меня привлекает имманентная школа; рассказал подробнее о Гераклите, Спинозе, Лейбнице, Гегеле, Бергсоне, – бегло, конечно, но так образно и ясно, что по нескольким словам я смогла разобраться в основах их систем. Визит мой закончился тем, что Юлий дал мне два тома «Истории философии» Виндельбанда<sup>7</sup> и предложил их тщательно проработать, уже с выбором и оценками, а потом опять явиться на «экзамен». Этим я занималась почти год.

## 7

Молодость кипела во мне ключом, выплескивалась через край в страстные увлечения языками, лекциями, концертами, турпоходами, кино... С утра до ночи ходила я опьяненная радостью жизни, полнотой своего я. Осенью 1931 года во мне вдруг сформировался внутренний мир в виде четкой графической схемы, которую я нарисовала и назвала своей «конституцией»; она была укоренена в единстве природы, устремлена к Солнцу. Я перевернула знаменитое изречение Людовика XIV – «moi c'est l'etat» вместо «l'etat c'est moi»<sup>8</sup>: разум – законодатель, воля – исполнитель, чувства – духовенство, тело – народ-производитель пищи для себя и для ума.

---

<sup>7</sup> Виндельбанд В. История новой философии в ее связи с общей культурой и отдельными науками. 3-е изд. Т. 1, 2. – СПб.: Типография М.М. Стасюлевича, 1905, 1912. (Сост.)

<sup>8</sup> Я есть государство (*фр.*), то есть «я – это целый мир». Изречение Людовика XIV: «Государство – это я».

Виндельбанд познакомил меня с развитием античной и европейской мысли, но жаль, что я тогда ничего не знала о восточных системах, это пришло намного позже и подарило мне цельное *credo*<sup>9</sup>. Юлию Вермелю я обязана всем становлением моего разбросанного, бессистемного образования, и еще одним – порочным – фактом: он привил мне свой индивидуализм, закрывший все пути к мирскому успеху в те годы идеологической монополии коллективизма; трудно было плыть против течения в своей маленькой лодке, без руля и без ветрил. Юлий гнал ее на рифы, дал мне читать крепко-накрепко запрещенного Ницше, по-немецки, вместе с хорошим переводом. Необыкновенная форма и стилизованный, образный язык «*Also sprach Zarathustra*»<sup>10</sup> поразили меня больше, чем содержание, впрочем, и оно не могло не увлечь 19-летнюю студентку: она погрузилась в мир эстетизированной философии индивидуализма, совсем не замечая обратной стороны медали – Гитлер еще не стал «сверхчеловеком». А источник – Зенд-Авесту я еще не читала, чтобы сравнить с ним фантазию Ницше.

## 8

Зимой 1931 года в Москву приехал из Батуми мощный гипнотизер Орнальдо с женой и остановился у своих родственников в соседней квартире. Скоро мы познакомились, и он пригласил нас – отца, маму, меня и 2-3 друзей на свое выступление в захудалом клубе в Средне-Тишинском переулке (теперь там новое здание). Зная, что Юлий очень интересуется психологией и всякими из ряда вон выходящими явлениями, я предложила ему придти на этот вечер. Тесный зал был битком набит рабочей публикой, мест не было, и мы «по знакомству» стояли за кулисами, смотрели на чудеса: высокий, тяжелый Орнальдо плясал на животе своей жены, лежащей, опираясь лишь затылком и пятками, меж двух стульев; лечил заик; вызывал желающих из публики, заставлял их валять дурака на сцене и т.п. Однако Юлий относился ко всему серьезно, он был восхищен и повторял: «Это черт знает что! Здорово... Я должен поговорить с ним...». После сеанса я подвела его к гипнотизеру, и они поговорили о чем-то, не знаю. Орнальдо приехал в Москву не только забавлять публику на эстраде, им интересовались хирурги, по утрам он бывал в больницах. Один раз он целых 45 минут держал под гипнозом пациента во время сложной операции. Опыт удался, но вернулся он домой в полном изнеможении, очень довольный – это был добрый и скромный человек; помню его ярко блестящие глаза под густыми черными бровями, его открытое смуглое лицо. Он собрался ехать в Батуми, кажется, купил билеты, но... бесследно пропал. Ходили странные слухи, что его завербовали в НКВД, принудили содействовать на допросах, готовить подсудимых к выходу на тех громких политических процессах, говорили, что, не выдержав подлости, он покончил с собой – но это были недостоверные слухи.

---

<sup>9</sup> Кредо, убеждения (*лат.*).

<sup>10</sup> «Так говорил Заратустра» Ф. Ницше.

9

Никогда не был Юлий Вермель ученым-педантом, отчужденным от мира сухарем. Биологом он стал, потому что с детства был зачарован тайной происхождения жизни и непосредственно, нежно любил животных. К людям относился дружелюбно, но количество внимания уделял разное – побольше тем, кто был умен, интересен; поменьше – необходимым, и почти ничего – мимоидущим. Первым он никому не предлагал свою незаурядную личность, но сразу откликался на зов ищущих его общества. В своей дружеской компании это был привлекательный человек, способный шутить, острить, придумывать занятные игры и мистифицировать. Юлий очень любил симфоническую музыку, особенно немецкую классику, что не мешало ему на вечеринках легко и ритмично танцевать. Его чувство юмора не переходило в злую иронию или едкий сарказм – при всех своих внешних чудачествах он был прост и человечен. Женя Вермель превратился в стройного юношу древнегреческого типа, стал таким же блестящим собеседником, как Юлий, но не таким эксцентричным и склонным к философскому восприятию жизни. Самым близким их другом был молодой астроном Паренаго, по прозвищу «Пий». Соня Вермель и невеста Жени Ольга (сопрано и меццо-сопрано) прекрасно пели соло и дуэты, им аккомпанировала моя троюродная сестра Марианна Шумилина, профессиональная пианистка, готовая исполнить все, что просили, от Бетховена до фокстрота – у нее был беспечный, артистический характер с огоньком. Еще была среди них миловидная девушка «Фаншетта», элегантная Зоя Дворина и другие. Сама я не принадлежала к этой компании, они были старше на 7–10 лет, но мы, молодежь от 15 до 18, примыкали к ним, собираясь на праздниках и веселясь полувместе, полуврозь.

10

Однако не всем по душе был вызывающий индивидуализм Вермеля, начиная с внешности, кончая свободой мысли – от плаща до Ницше. Некоторые сотрудники в университете смотрели на него с неприязнью, как на рафинированного эстета; иные посредством завидовали ему; так неизбежно должны были возникнуть неприятности, и они скоро возникли. Юлий вел какие-то новые экспериментальные исследования по генетике и делал независимые выводы из них – а это уже не поощрялось, хотя до гегемонии Лысенко и мичуринцев было еще далеко. Сначала его исподтишка критиковали, наконец против него открыто выступила с обвинением в ламаркизме известная интриганка Быховская<sup>11</sup>. Упрекнуть и обличить

---

<sup>11</sup> Очевидно, имеется в виду *Анна Марковна Быховская* (1901–1996) – зоолог, доцент, первый декан биологического факультета МГУ (1930–1931). Член ВКПб с 1920 года. В 1933–1937 годах занимала посты исполняющего обязанности декана биофака и директора НИИ зоологии МГУ (с 1935 г.), в котором работал Ю.М. Вермель. 10 июня 1937 года отстранена от руководства факультетом как «допустившая в своей работе ряд политических ошибок и притупившая партий-

Вермеля в идеализме было очень легко, и эта ученая дама, преследуя, не оставляла его в покое. Невзирая на это, Юлий не думал менять свои взгляды, оправдываться и сдаваться<sup>12</sup>.

## 11

Неприятности сгустились в черные тучи и грянул гром – его арестовали. Софья Дмитриевна пришла к нам неузнаваемая, похудевшая, утратившая всю свою важную осанку, с красными от слез глазами и плакала у нас. Я с ужасом слушала ее рассказ о злополучном Ламарке, о доносе Быховской, о страшном обвинении в «протаскивании антимарксистских идей в советскую науку». Юлий получил три года режимного лагеря без переписки и был отправлен в Восточную Сибирь, в г. Свободный (подходящее название...). Его определили работать уборщиком на свиноферме – выносить навоз и мыть корыта. Не могу вообразить его бритым, в телогрейке... По косвенным данным, он даже там не изменил биологии и психологии – наблюдал за бытом свиней, четвероногих и двуногих.

## 12

Прошло три года. Его ждали дома страстно и нетерпеливо. Ему удалось сообщить день и час своего приезда – к этому дню была отделана его комната, приготовлен пир. Софья Дмитриевна выгладила белую рубашку и нагрела ванну – а он не пришел. Ни в этот день, ни в другой, никогда. Сколько ни скиталась она по канцеляриям и высоким инстанциям, – ни слова в ответ. Дошли смутные сведения через третье, четвертое лицо: начальник лагеря, ненавидевший Юлия за интеллигентность, придрался к чему-то в последний момент, не отпустил... застрелил «при попытке к бегству». Слишком умен был Юлий, чтобы бежать перед освобождением, и вообще, может быть, и не так было дело. В 1935 году ему исполнилось только 30 лет.

---

ную бдительность». В том же году арестована ОГПУ с должности директора НИИ Зоологии МГУ и осуждена. После освобождения, с 1947 года работала в Самарканде в Институте медицинской паразитологии и малярии. (Сост.)

<sup>12</sup> История подавления ламаркизма в СССР достаточно подробно и объективно описаны в книге Э.И. Колчинского «В поисках советского “союза” философии и биологии» (СПб.: Изд-во «Дмитрий Буланин», 1999). Свой «посильный вклад» в будущие репрессалии против Ю.М. Вермеля и его соратников внесли многие. Например, Р.И. Белкин, находясь на посту директора Биологического института им. К.А. Тимирязева, еще 24 декабря 1931 года доносил руководству Коммунистической академии: Вермель и его коллеги-ламаркисты (Е.С. Смирнов, Б.С. Кузин и др.) из лаборатории экологии пытаются «использовать нынешнюю борьбу с антимарксистскими взглядами Деборина и борьбу с идеалистическими ошибками группы генетиков (Серебровского, Агола, Левита, Левина) в свою пользу», «срывают соцсоревнование и профсоюзную работу», «активно выступают против дарвинизма, за номогенез, пропагандируют номогенез». За все это означенных деятелей нужно немедленно уволить, а работу лаборатории экологии – кардинально перестроить. (Сост.)

Странные вещи случаются иногда: как только я закончила эти воспоминания, мне неожиданно передали два оттиска исследования Ю.В.: *Untersuchungen über die Kinetogenese und ihre Bedeutung in der onto- und phylogenetischen Entwicklung, II und III. Von Julius Wermel // Morphologisches Jahrbuch. Leipzig, 1935. № 75. S. 92–149. 15 Abb.; 130–223. 28 Abb.*

Сейчас, через 55 лет, я в первый раз увидела и взяла в руки его работу, на которой знакомым мелким почерком написано «В.Ф. Еремееву» (его коллеге).

Б.С. Кузин<sup>13</sup>

### Эпиграмма<sup>14</sup>

Вермель в Канте был подкован,  
То есть был он, так сказать,  
Безусловно окантован,  
Что ли, Канта знал на ять.

В сюртуке, при черном банте,  
Философ был прямо – во!  
Вермель съел собаку в Канте,  
Кант, собака, съел его.

### Из письма Б.С. Кузина к жене А.В. Апостоловой<sup>15</sup>

21.Ш.42. Шортанды

<...> Очень рад, что ты достала книжку д'Орвилли о Брэммеле<sup>16</sup>. Я считаю эту вещь одной из самых блестящих, какие мне приходилось читать. Во всяком случае, я не знаю лучшего литературного портрета. Я когда-то дал ее читать бедному Юлию Вермелю, надеясь, что он из нее уразумеет сущность дэндизма и перестанет носить сюртук, галстук бантом, широкополую шляпу и плащ. Он прочитал и ничего не понял. Продолжал носить свой безвкусный и претенциозный костюм. Д'Орвилли ему очень понравился. Но он не понял, что дэнди должен обладать безукоризненным вкусом – и что дэндизм – искусство. <...>

---

<sup>13</sup> Борис Сергеевич Кузин (1903–1973) – зоолог, эволюционист, теоретик систематики, писатель, поэт и мемуарист. Друг и соавтор Ю.М. Вермеля. (Сост.)

<sup>14</sup> Печатается по изданию: Кузин Б.С. Воспоминания. Произведения. Переписка. *Мандельштам Н.* 192 письма к Б.С. Кузину. – СПб.: ООО ИНАПРЕСС, 1999. – С. 402–403. (Сост.)

<sup>15</sup> Печатается по тому же изданию, с. 471. (Сост.)

<sup>16</sup> Жюль Амеде Барбе д'Орвилли (1808–1889) – французский писатель и публицист, теоретик и практик дендизма. Имеется в виду его известная книга «О дендизме и Джордже Бреммеле» («Du dandisme et de George Brummel», 1845), вышедшая в 1912 году в русском переводе (М., Изд-во «Альциона»). Имеется несколько современных ее переизданий. (Сост.)



## *Содержание*

<b>От составителей</b> .....	1
<b>Часть I. Методологические предпосылки (о принципах систематики и методах изучения эволюции)</b> .....	5
<b>Часть II. Принцип мономорфоза в эволюции конечностей у позвоночных животных</b> .....	47
Глава I. Об эволюции простой гетеротипии конечностей, что она существует .....	50
Глава II. О способе эволюции простой гетеротипии конечностей .....	56
Глава III. Об изоляции и селекции, что они не являются факторами, направляющими эволюцию простой гетеротипии .....	75
Глава IV. О соответствии между эволюцией простой гетеротипии конечностей и эволюцией их функций .....	98
Глава V. О природе факторов, направляющих эволюцию простой гетеротипии .....	113
<b>Цитированная литература</b> .....	124
<b>Замеченные опечатки</b> .....	126
<i>Н.Е. Семпер-Соколова.</i> Цена индивидуализма (Воспоминания о Ю.М. Вермеле, 1916–1932 гг.) .....	127
<i>Б.С. Кузин.</i> Эпиграмма .....	135
Из письма Б.С. Кузина к жене А.В. Апостоловой .....	135

Научное издание

**Юлий Матвеевич Вермель**

**ЭСКИЗЫ О ФАКТОРАХ,  
НАПРАВЛЯЮЩИХ ЭВОЛЮЦИЮ**

Редактор издательства *А.Л. Анидралантов*  
Макет *Ю.В. Мосейчик*

Подписано к печати 24.05.2022  
Формат 70×100 1/16. Бумага офсет № 1,80 г/м<sup>2</sup>  
Гарнитура «Таймс». Печать офсетная. Уч.-изд. 15,0 л. Тираж 150 экз.

Издательство ГЕОС  
125315 Москва, 1-й Амбулаторный пр., 7/3–114  
Тел./факс: 8 (495) 959 3516, 8 (499) 152 1914, 8 (926) 222 3091  
E-mail: geos-books@yandex.ru, www.geos-books.ru

Отпечатано с готового оригинал-макета в ООО «Чебоксарская типография № 1»  
428019, г. Чебоксары, пр. И. Яковлева, 15